



HAL
open science

DIVERSITE GENETIQUE ET PHENOLOGIE DE CYPERUS ESCULENTUS L. (CYPERACEAE) POUR UNE GESTION INTEGREE DE L'ESPECE DANS LES CULTURES DE HAUTE LANDE

Marine Dodet

► **To cite this version:**

Marine Dodet. DIVERSITE GENETIQUE ET PHENOLOGIE DE CYPERUS ESCULENTUS L. (CYPERACEAE) POUR UNE GESTION INTEGREE DE L'ESPECE DANS LES CULTURES DE HAUTE LANDE. Ecologie, Environnement. Université de Bourgogne, 2006. Français. NNT: . tel-00261512

HAL Id: tel-00261512

<https://theses.hal.science/tel-00261512>

Submitted on 7 Mar 2008

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE DE BOURGOGNE

THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE BOURGOGNE

Discipline : Biologie des Organismes et des Populations

Formation Doctorale : Gènes, Sélection, Adaptation

Ecole Doctorale : Buffon, « Images et Modélisations des Objets Naturels »

DIVERSITE GENETIQUE ET PHENOLOGIE DE *CYPERUS*
ESCULENTUS L. (*CYPERACEAE*) POUR UNE GESTION INTEGREE
DE L'ESPECE DANS LES CULTURES DE HAUTE LANDE

Présentée et soutenue publiquement

par

Marine DODET

le 4 décembre 2006

JURY

François FELBER, Privat-docent, Directeur du Jardin Botanique de Neuchâtel, Suisse

François MESLEARD, Chargé de recherche, Station biologique de la tour du Valat

François BRETAGNOLLE, Professeur, Université de Bourgogne

Anne CHARPENTIER, Maître de conférence, Université Montpellier II

Jacques GASQUEZ, Directeur de recherche, INRA Dijon

Jacques-Yves GUERLESQUIN, Ingénieur, directeur du GRCETA SFA

Rapporteur

Rapporteur

Président

Examineur

Directeur de thèse

Membre invité

Remerciements

Ce travail a été effectué dans le cadre d'une thèse de doctorat de l'université de Bourgogne, encadrée par l'INRA de Dijon (UMR Biologie et Gestion des Adventices) et à la demande du Groupement de Recherches sur les Cultures et Techniques Agricoles des Sols Forestiers d'Aquitaine (GRCETA SFA), financeur de l'étude. Aussi, je tiens à adresser mes vifs remerciements à toutes les personnes qui, à Dijon, en Haute Lande mais aussi ailleurs, ont encadré ce travail et apporté leur aide pour son bon déroulement.

En Bourgogne, je remercie Jacques Gasquez, qui a accepté de piloter ce travail, malgré la distance géographique et ses nombreux autres engagements professionnels, toute l'équipe de l'UMR BGA pour son accueil et en particulier Emilie pour les comptages de germinations en serre et Annick pour son aide avec les chambres de culture.

Je tiens à remercier sincèrement François Mesléard et François Felber pour avoir accepté l'exigeant travail de rapporteur, ainsi que François Bretagnolle et Anne Charpentier qui ont bien voulu examiner et juger ce travail.

En Haute Lande où j'ai passé plus de 80% de mon temps, je tiens à exprimer mes sincères remerciements à Jacques-Yves Guerlesquin, qui m'a chaleureusement accueilli au sein du GRCETA SFA, a co-encadré ce travail et a toujours été présent pour répondre à mes questions ou passer quelques heures les genoux à terre à la recherche de tubercules toujours plus nombreux. Un grand merci à tous les « collègues de travail », employés du GRCETA, les permanents comme Hélène, Milène, Yohann, Marie-Alice ou juste les passagers pour quelques semaines ou quelques mois comme Julie, Christophe, Xavier, Manuel, Pierre et Leslie qui, tous, par leur bonne humeur, leur humour et finalement leur amitié me permettent de garder en mémoire de nombreux souvenirs chaleureux de ces trois années, en particulier les longues discussions autour du café (3 cafetières en 3 ans !) ou de « l'eau chaude » du matin et les nombreuses heures passées à tamiser et à retourner des mètres cubes de sable noir toujours à la recherche de ces innombrables tubercules, parfois même à la fourchette !

Merci aussi à Rémy Petit qui m'a ouvert les portes du laboratoire de l'INRA de Cestas-Pierroton (UMR BIOGECO), a participé à mon comité de thèse et a accepté de superviser la partie génétique de cette étude, pour sa disponibilité et les discussions sur les résultats qui m'ont beaucoup appris sur les mystères de la clonalité, des techniques utilisées, de l'hétéroplasmie... Je remercie chaleureusement Erwan Guichoux et Marie-Hélène Pémonge pour m'avoir initié aux subtilités (et susceptibilités) des AFLP et microsatellites et aussi Henri Caron pour son aide dans le traitement informatique des résultats.

J'exprime ici ma profonde gratitude à Marie-Laure Navas de l'Agro-Montpellier et à Pierre-Olivier Cheptou du CEFÉ-CNRS de Montpellier qui ont accepté de participer à mes comités de thèse et ont su m'ouvrir de nouvelles portes de réflexion par leurs questions et remarques toujours pertinentes, chacun dans leur spécialité. Merci aussi à José Escarré pour sa participation à mon premier comité de thèse.

Je n'oublie pas non plus tous les agriculteurs sans qui cette thèse n'aurait pas eu lieu, que ce soit sous forme de discussions ou parce qu'ils m'ont permis d'expérimenter sur leurs terres. Je pense notamment à Pascal Marsaux, Antoine Schieber, Claude Letierce et Isabelle Ripoché, Hugues Ancellin et Bruno Cuzange. Je ne peux naturellement pas tous vous citer ici mais soyez-en chaleureusement remerciés.

Merci également à tous ceux qui m'ont gentiment envoyé des échantillons ou chez qui je me suis arrêtée quelques heures pour mes prélèvements : Benoît Bernard (Sologne), Christian Peyronie (Dordogne), Pascal Marnotte du CIRAD de Montpellier, Josiane Le Corff de l'Institut National d'Horticulture d'Angers, Sylvain Oceau du Service Régional de la Protection des Végétaux d'Angers et Jean-Pierre Fiocre (Fontainebleau) pour les échantillons des Seychelles.

Et bien sûr, pour leur soutien et pour m'avoir toujours laissée libre de tous mes choix, un grand merci à ma famille, mes parents et ma sœur Sandrine ainsi qu'à Guillaume. Le sud-ouest est devenu une étape obligée de leurs vacances pendant ces trois années... Une pensée particulière pour ma grand-mère...

Merci enfin à M^{me} Streichert qui a su nourrir très tôt un intérêt naissant et jamais démenti pour les sciences écologiques au sens large. Je lui en serais toujours redevable.

A mes grands-parents, qui étaient de la terre comme on est d'un pays ;
Grâce à eux, je sais qui je suis...

'Nowadays we live in a very explosive world, and while we may not know where or when the next outburst will be, we might hope to find ways of stopping it or at least damping down its force. It is not just nuclear bombs and wars that threaten us, though these rank very high on the list at the moment: there are other sorts of explosions...like that of...a green plant...'

Charles Elton (1958),
In: *The ecology of invasions by animals
and plants*

Sommaire

| | |
|---|-----------|
| 1. Introduction générale | 6 |
| 2. Cadre général et états des lieux en Haute Lande | 9 |
| 2.1. Les plantes pérennes clonales | 9 |
| 2.1.1. Définitions et importance | 9 |
| 2.1.2. Croissance clonale et occupation de l'espace | 10 |
| 2.1.3. Multiplication végétative et reproduction sexuée | 10 |
| 2.1.4. Variabilités génétique et phénotypique des plantes clonales | 12 |
| 2.1.5. Intégration physiologique chez les plantes clonales | 14 |
| 2.2. <i>Cyperus esculentus</i> L. | 15 |
| 2.2.1. Position taxonomique, distribution géographique, usages et caractères principaux | 15 |
| 2.2.2. Etude morphologique et anatomique | 19 |
| 2.2.3. Physiologie de la croissance et du développement | 21 |
| 2.2.4. Ecologie | 24 |
| 2.2.5. Variabilité des traits d'histoire de vie | 27 |
| 2.2.6. <i>Cyperus esculentus</i> comme mauvaise herbe | 28 |
| 2.2.7. Moyens de lutte | 31 |
| 2.3. Cadre géographique et agricole : la Haute Lande | 34 |
| 2.3.1. Aspects géographiques, pédologiques et climatiques | 34 |
| 2.3.2. L'agriculture en Haute Lande | 36 |
| 2.4. Etats des lieux en Haute Lande | 41 |
| 2.4.1. Historique | 41 |
| 2.4.2. Espèces rencontrées | 41 |
| 2.4.3. Enquête : répartition, importance et évolution des surfaces infestées par <i>Cyperus esculentus</i> en Haute Lande | 42 |
| 3. Diversité génétique de <i>Cyperus esculentus</i> en Haute Lande | 46 |
| 3.1. Réalisation et analyse des données AFLP | 47 |
| 3.1.1. Principe de la méthode | 47 |
| 3.1.2. Matériels et méthodes | 48 |
| 3.1.3. Résultats et discussion | 50 |
| 3.2. Réalisation et analyses des microsatellites chloroplastiques | 64 |
| 3.2.1. Principes et propriétés des microsatellites chloroplastiques | 64 |
| 3.2.2. Matériels et Méthodes | 65 |
| 3.2.3. Résultats | 66 |
| 3.2.4. Discussion | 67 |
| 3.3. Bilan sur la diversité génétique de <i>C. esculentus</i> en Haute Lande | 70 |
| 4. Développement de <i>Cyperus esculentus</i> en Haute Lande | 72 |
| 4.1. Germination des tubercules | 73 |
| 4.1.1. Matériels et méthodes | 74 |
| 4.1.2. Résultats | 75 |
| 4.1.3. Discussion | 76 |

| | |
|--|------------|
| 4.2. Développement végétatif de <i>Cyperus esculentus</i> en Haute Lande | 79 |
| 4.2.1. Facteurs clés de la multiplication végétative | 79 |
| 4.2.2. Influence de la date de levée sur le développement de <i>C. esculentus</i> en Haute Lande | 80 |
| 4.2.3. Influence du couvert végétal sur le développement de <i>C. esculentus</i> en Haute Lande | 87 |
| 4.2.4. Bilan sur les effets d'un retard de levée et d'un couvert végétal sur le développement de <i>C. esculentus</i> en Haute Lande | 96 |
| 4.3. Reproduction sexuée de <i>Cyperus esculentus</i> en Haute Lande | 98 |
| 4.3.1. Données bibliographiques et apports de l'étude génétique | 98 |
| 4.3.2. Matériels et méthodes | 99 |
| 4.3.3. Résultats | 99 |
| 4.3.4. Discussion | 100 |
| 5. Vers des solutions pour contrôler et limiter l'expansion géographique de <i>Cyperus esculentus</i> en Haute Lande | 102 |
| 5.1. Proposition d'un indicateur de gestion | 103 |
| 5.1.1. Matériels et méthodes | 103 |
| 5.1.2. Résultats | 104 |
| 5.1.3. Discussion | 106 |
| 5.2. La lutte chimique contre <i>C. esculentus</i> en Haute Lande | 109 |
| 5.2.1. Choix et fonctionnement des herbicides | 109 |
| 5.2.2. Données bibliographiques | 110 |
| 5.2.3. Essai comparatif de deux modes d'application des herbicides : avec et sans incorporation | 112 |
| 5.2.4. Bilan sur les essais de lutte chimique en Haute Lande | 114 |
| 5.3. Modélisation du cycle de développement végétatif de <i>Cyperus esculentus</i> et utilisation du modèle à des fins agricoles en Haute Lande | 117 |
| 5.3.1. Développement du modèle | 117 |
| 5.3.2. Utilisation du modèle à des fins agricoles | 119 |
| 6. Discussion générale et conclusions | 126 |
| Bibliographie | 135 |
| Annexes | 148 |

Liste des figures

| | |
|---|-----|
| Figure II.1 – Inflorescence..... | 19 |
| Figure II.2 – Cycle de développement de <i>C. esculentus</i> | 21 |
| Figure II.3 – Germination du tubercule..... | 21 |
| Figure II.4 – Observation des souchets en 1995 en France..... | 30 |
| Figure II.5 – Situation géographique et petites régions agricoles des Landes de Gascogne..... | 34 |
| Figure II.6 – Pluviométries et températures mensuelles à la station météorologiques de Bordeaux..... | 35 |
| Figure II.7 – Zone d’influence du GRCETA SFA et les différents CETA qui le composent..... | 36 |
| Figure II.8 – Superficie Agricole Utilisée (SAU) moyenne des exploitations par département..... | 37 |
| Figure II.9 – Part de l’assolement en maïs grain, semence et doux dans la SAU des exploitations.. | 38 |
| Figure II.10 – a) Evolution des superficies développées en cultures légumières et b) Superficies développées en hectares en 2003..... | 39 |
| Figure II.11 – Evolution des infestations de <i>C. esculentus</i> par CETA entre 2003 et 2005..... | 43 |
| Figure III.1 – Schéma de principe des AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism)..... | 47 |
| <i>Fig. 1. Sample localities. Clustering according to the importance and the oldness of the infestations.....</i> | 53 |
| <i>Fig. 2. UPGMA clustering based on Nei’s genetic distance of amplified fragment length polymorphism profiles between the 180 individuals of <i>Cyperus esculentus</i> and <i>C. eragrostis</i>.....</i> | 57 |
| <i>Fig. 3. Graphic representation of the factorial correspondence analysis based on 180 AFLP markers for 180 samples from <i>Cyperus esculentus</i> and <i>C. eragrostis</i>.....</i> | 58 |
| <i>Fig. 4. Graphic representation of the factorial correspondence analysis based on 114 AFLP markers for 162 samples from <i>C. esculentus</i>.....</i> | 59 |
| Figure IV.1 – Proportion de tubercules germés, dormants et morts aux différentes profondeurs d’enfouissement..... | 76 |
| Figure IV.2 – Conditions environnementales en 2004 et 2005..... | 81 |
| Figure IV.3 – Biomasses des organes aériens et souterrains en 2005 pour les trois dates de plantation T1, T2 et T3..... | 84 |
| Figure IV.4 – Taux de croissance relative de la première pousse feuillée en 2004 et 2005..... | 85 |
| Figure IV.5 – Taux de croissance relative de l’individu en 2004 et 2005..... | 86 |
| Figure IV.6 – Apport total en eau (précipitation + irrigation) sous maïs (M) et en terrain nu (TN) en 2004 et en 2005..... | 89 |
| Figure IV.7 – Schéma des parcelles expérimentales..... | 90 |
| Figure IV.8 – Emission (a, b) et croissance (c, d) des feuilles en 2004 (a, c) et 2005 (b, d) sous maïs et en terrain nu..... | 91 |
| Figure IV.9 – Taux de croissance relative de l’individu pour 2005..... | 92 |
| Figure IV.10 – Taux de croissance relative de la première pousse feuillée pour les données 2004 (A) et 2005 (B)..... | 92 |
| Figure IV.11 – Biomasses des feuilles, rhizomes et tubercules 2005 sous maïs et en terrain nu..... | 93 |
| Figure IV.12 – Nombre de levées au 11 mai 2006 en fonction du nombre de pousses feuillées à la fin de la saison de croissance 2005..... | 93 |
| Figure V.1 – Nombre moyen de pousses formées en fonction du cumul des températures..... | 104 |
| Figure V.2 – Nombre moyen de pousses feuillées dans les bacs déterrés en fonction du cumul des températures..... | 104 |
| Figure V.3 – Nombre moyen de feuilles portées par l’ensemble des pousses à chaque déterrement | 104 |
| Figure V.4 – Nombre moyen de rhizomes formés par chaque pousse feuillée à chaque déterrement..... | 105 |
| Figure V.5 – Nombre moyen de tubercules produits par chaque pousse feuillée au cours du temps..... | 105 |
| Figure V.6 – Distribution du nombre de feuilles des pousses (a) portant des tubercules et (b) ne portant pas de tubercules..... | 106 |
| Figure V.7 – Plan d’expérience de l’essai comparatif avec et sans incorporation en 2004..... | 112 |
| Figure V.8 – Graphique des notations avec et sans incorporation, avant (18 mai 2004) et après (23 août 2004) le traitement foliaire..... | 113 |

| | |
|---|-----|
| Figure V.9 – Cycle du développement végétatif de <i>C. esculentus</i> | 117 |
| Figure V.10 – Evolution du nombre de tubercules en fonction du temps pour les deux situations simulées..... | 120 |
| Figure V.11 – Evolution du nombre de tubercules par m ² en fonction du temps pour les itinéraires techniques envisagés..... | 124 |

Liste des tableaux

| | |
|--|-----|
| Tableau II.1 – Avantages évolutifs apparents des reproductions sexuée et asexuée et quelques traits d’histoire de vie..... | 11 |
| Tableau II.2 – Superficie Agricole Utilisée (SAU) totale, nombre d’exploitations et SAU Moyenne par exploitation sur la Haute Lande..... | 37 |
| Tableau II.3 – Répartition du territoire dans les départements de Gironde et des Landes..... | 38 |
| Tableau II.4 – Pourcentage de SAU en maïs par exploitation sur la Haute Lande en 1998..... | 38 |
| Tableau II.5 – Estimation des principales productions en Haute Lande en 2002..... | 39 |
| Tableau II.6 – Stades repères de développement du maïs et interventions culturales..... | 40 |
| Tableau II.7 – Calendrier de culture de la carotte primeur et de la carotte de saison..... | 40 |
| Tableau II.8 – Exemples de rotations culturales pratiquées en Haute Lande..... | 40 |
| <i>Table 1. Polymorphism revealed for each primer pair</i> | 55 |
| <i>Table 2. Number of C. eragrostis and C. esculentus genets and range of marker differences among genets</i> | 56 |
| Tableau III.1 – Origine, espèce, haplotype et hétéroplasmie éventuelle des 46 individus analysés..... | 66 |
| Tableau III.2 – Tableau de contingence haplotypes / espèces..... | 67 |
| Tableau IV.1 – (a) Influence de la période de formation dans l’année et (b) des basses températures sur la capacité de germination des tubercules..... | 75 |
| Tableau IV.2 – Influence de la profondeur d’enfouissement sur la capacité germinative des tubercules..... | 76 |
| Tableau IV.3 – Proportion (%) de tubercules germés, dormants et morts aux différentes profondeurs d’enfouissement et résultats du test de comparaison des proportions..... | 76 |
| Tableau IV.4 – Nombre de tubercules, de pousses feuillées et de tubercules par pousse et rapports des biomasses pour les trois dates de plantation en 2004 et 2005..... | 83 |
| Tableau IV.5 – Conditions environnementales sur les deux sites d’étude (2004 et 2005)..... | 89 |
| Tableau IV.6 – Nombre de pousses feuillées, de tubercules et de tubercules par pousse et ratios de masse sèche des feuilles (LWR), des inflorescences (FWR), des tubercules (TWR) et des rhizomes (RWR) pour les deux couverts en 2004 et 2005..... | 91 |
| Tableau IV.7 – Nombre de graines par inflorescence et résultats des tests de germinations réalisés en conditions contrôlées..... | 99 |
| Tableau V.1 – Taux de germination des tubercules récoltés lors des différents déterrements..... | 105 |
| Tableau V.2 – Modalités de traitement des 5 parcelles en 2004..... | 112 |
| Tableau V.3 – Résultats de l’analyse de variance à 3 critères de classification..... | 113 |
| Tableau V.4 – Influence potentielle des divers facteurs étudiés ou non sur les paramètres du modèle de développement végétatif de <i>C. esculentus</i> | 118 |
| Tableau V.5 – Récapitulatif des résultats démographiques obtenus au cours de ce travail..... | 118 |
| Tableau V.6 – Situations possibles après les deux traitements successifs..... | 124 |
| Tableau V.7 – Estimation des paramètres alpha et gamma en supposant l’effet additif du couvert végétal (maïs) et du retard de levée (traitements herbicides)..... | 124 |

Liste des photographies

| | |
|--|----|
| Photo II.1 – Feuilles de <i>C. esculentus</i> | 19 |
| Photo II.2 – Inflorescence..... | 19 |
| Photo II.3 – tubercule mature typique..... | 20 |
| Photo II.4 – Bulbe basal..... | 20 |
| Photo II.5 – Jeune rhizome de <i>C. esculentus</i> | 20 |
| Photo II.6 – Formation des tubercules..... | 23 |
| Photo II.7 – Infestation de <i>C. esculentus</i> en bordure de parcelle de maïs en Haute Lande en 2002. | 30 |
| Photo IV.1 – Coupe longitudinale d'un tubercule de <i>C. esculentus</i> colorée au tetrazolium (concentration 1%) après 12h d'hydratation et 24h d'incubation..... | 74 |

Liste des encadrés

| | |
|---|----|
| Encadré 1 – Test au tetrazolium (TZ)..... | 74 |
| Encadré 2 – Le taux de croissance relative RGR (Relative Growth Rate)..... | 80 |

Liste des annexes

| | |
|--|--|
| Annexe 1 – Article de vulgarisation – Cultivar (Nov. 2006) | |
| Annexe 2 – Caractérisation des pédopaysages landais | |
| Annexe 3 – Historique de l'occupation des sols | |
| Annexe 4 – Analyses AFLP : protocoles | |
| Annexe 5 – Analyses microsatellites chloroplastiques : protocoles | |
| Annexe 6 – Caractéristiques des spécialités commerciales testées | |

Introduction

1. Introduction générale

Depuis une vingtaine d'années maintenant, l'importante modification des systèmes agronomiques de production en Haute Lande, dans le Sud-Ouest français, avec le développement des cultures spécialisées de légumes et de fleurs, est à l'origine d'une spécialisation et d'une recrudescence des attaques biotiques sur les cultures : l'intensification de certaines cultures légumières à forte valeur ajoutée a rapidement posé le problème de l'enherbement et principalement celui de *Cyperus esculentus*, une espèce pérenne clonale d'origine tropicale, plus communément appelée « souchet comestible » par les agriculteurs aquitains.

Probablement arrivée dans les années 1980, l'espèce commence à représenter un véritable problème agronomique dans les années 1990, date à partir de laquelle de plus en plus d'agriculteurs de la Haute Lande s'inquiètent de cette nouvelle menace pour les cultures dites « basses », à faible stature. A la fin des années 1990 et au début des années 2000, la forte concurrence entre *C. esculentus* et les cultures se traduisait par des diminutions de rendement variables selon les espèces et pouvant aller jusqu'à la perte de la culture pour les espèces les plus sensibles à la concurrence, telles le bulbe de fleurs et la carotte. Aussi, très vite, des essais réalisés par le Groupement de Recherche sur les Cultures et Techniques Agricoles des Sols Forestiers d'Aquitaine (GRCETA SFA) ont été menés afin de tester l'efficacité des différents herbicides traditionnellement utilisés en Haute Lande. Mais les résultats se sont avérés dans l'ensemble décevants et ont abouti à la conclusion de l'absence de solutions conventionnelles efficaces en agriculture intensive.

Peu sensibles aux herbicides très utilisés en cultures légumières contre les mauvaises herbes annuelles, les populations ont donc continué à se développer facilement dans un environnement agricole landais figé par la répétition des mêmes pratiques culturales, conséquences de l'intensification de quelques cultures à fortes valeurs ajoutées.

Aussi, la gestion à long terme de *C. esculentus* doit prendre en compte le contexte agro-écologique et intégrer différents niveaux d'études dans le cadre de recherches pluridisciplinaires, pour ne pas se focaliser uniquement sur la lutte chimique. La phénologie de *C. esculentus*, la caractérisation génétique de l'espèce, l'impact des techniques agricoles sur sa phénologie telles qu'elles sont pratiquées en Haute Lande aident à l'élaboration d'une stratégie de lutte intégrée contre l'adventice.

La lutte intégrée contre les ravageurs, telle qu'elle est définie par la FAO en 2001 (Food and Agriculture Organization), « associe divers moyens de lutte y compris la conservation des ennemis naturels existants, la rotation des cultures, les cultures intercalaires et l'emploi de variétés résistantes aux ravageurs. On peut continuer à utiliser les pesticides de manière sélective mais en plus petites quantités. Avant de prendre la décision de les utiliser, il faut envisager un système de lutte contre les

ravageurs qui ne soient pas chimique. » Dans le cadre des infestations de *C. esculentus* en Haute Lande, la recherche de méthodes alternatives aux produits chimiques de synthèse ne résulte pas d'un souci de protection environnementale mais de l'inefficacité de ces derniers pour gérer les populations croissantes de la mauvaise herbe. A ce titre, ce travail s'assimile davantage aux recherches effectuées pour limiter le développement des espèces résistantes aux herbicides.

La lutte intégrée consiste donc à combiner différentes méthodes de lutte –biologique, chimique, physique, techniques culturales, etc.- pour d'une part, privilégier la réduction de l'utilisation de pesticides, et d'autre part contrôler de manière efficace les espèces résistantes (au sens large) à ces pesticides. Dans ce contexte, la protection des cultures ne peut pas être considérée indépendamment des itinéraires techniques ni des critères socio-économiques qui sous-tendent les décisions des agriculteurs, rejoignant ainsi le concept de « production intégrée » (Malausa & Lapchin, 2005).

Par ailleurs, la protection des cultures ne peut être réalisée à long terme que si elle s'appuie sur une base écologique. Il s'agit donc, pour prévenir l'apparition et la dissémination des nuisibles, de veiller à ce que les pratiques ne soient pas potentiellement favorables à l'apparition de ces espèces. La biologie de *C. esculentus*, les particularités liées à sa pérennité et les caractéristiques des cultures et du milieu agricole de la Haute Lande qui ont favorisé son expansion constituent le socle des connaissances de base indispensables à l'édification d'un programme de gestion efficace prenant en compte les particularités agricoles et économiques de la Haute Lande (**Chapitre II**).

Avant de développer tout programme de lutte contre une espèce, il est également indispensable d'en préciser la diversité génétique, au moins à l'échelle de la région étudiée. En effet, l'efficacité des techniques de lutte, en particulier chimiques et biologiques, peut varier entre génotypes, d'autant plus s'ils sont génétiquement éloignés (Cheplick, 1997). La diversité génétique de *C. esculentus* a donc été analysée (**Chapitre III**) comme préalable indispensable à l'élaboration des propositions de lutte contre l'espèce. De plus, dans le cas des espèces pérennes clonales, l'étude de la diversité génétique permet de préciser l'importance relative des reproductions sexuée et asexuée. Cette connaissance constitue aussi un préalable indispensable à toute lutte efficace puisque les implications d'une reproduction sexuée ou d'une multiplication uniquement végétative pour les techniques de lutte recommandées diffèrent. Par ailleurs, dans le cadre d'une infestation liée aux échanges agricoles commerciaux, l'analyse de la diversité génétique permet de proposer des hypothèses liées aux événements invasifs (origine(s), récurrence, mode(s) de dispersion) et donc de faire les recommandations indispensables afin d'éviter de nouvelles infestations dans l'avenir.

Jusqu'à présent, sur le plan de la mise au point des stratégies alternatives, la recherche de solutions efficaces a été menée le plus souvent par la méthode des « essais et erreurs ». La démarche purement expérimentale a le plus souvent été privilégiée aux dépens de la formalisation générique ou modélisation (Malausa & Lapchin, 2005). Or, la diversité des pratiques culturales envisageables

multiplie les interactions possibles entre ces pratiques et l'espèce visée, rendant impossible l'expérimentation exhaustive de ces interactions (Munier-Jolain *et al.*, 2005). En conséquence, l'approche modélisatrice a été choisie au cours de ce travail afin de proposer un outil capable d'évaluer l'impact de différentes techniques sur le développement de *C. esculentus*. Des études démographiques et phénologiques de l'espèce dans les conditions agro-climatiques de la Haute Lande (**Chapitre IV**) ont donc été réalisées afin de préciser les paramètres du modèle simple proposé.

En plus du modèle proposé qui permet d'estimer les conséquences de telle ou telle pratique culturale sur la multiplication végétative de *C. esculentus*, la recherche menée pendant ces trois ans s'est également orientée vers l'élaboration d'un outil de gestion à visée pratique pour les agriculteurs. Il s'agissait de définir un critère visuel simple qui indique de manière fiable quand déclencher l'intervention. L'analyse des relations morphologiques entre organes aériens et souterrains a ainsi permis de préciser le stade caulinaire des plants, directement accessible par l'agriculteur, lors de l'initiation de la tubérisation, les tubercules constituant les organes souterrains de multiplication et de dispersion de l'espèce responsables de sa forte expansion en Haute Lande (**Chapitre V**).

L'ensemble des approches définies ci-dessus nous a ainsi permis de proposer des modifications ou des adaptations des systèmes de cultures de Haute Lande afin de gérer au mieux la dynamique de cette espèce invasive.

Cadre général et états des lieux en Haute Lande

2. Cadre général et états des lieux en Haute Lande

2.1. Les plantes pérennes clonales

La croissance clonale est une adaptation écologique fondamentale qui présente des conséquences importantes pour la biologie des populations, la morphologie, le développement et l'évolution de tels organismes. L'adéquation difficile entre ces formes à croissance clonale et les théories démographiques et évolutives basées sur l'étude d'organismes unitaires a retardé la compréhension des propriétés spécifiques de la clonalité jusque dans les années 1970. Depuis ces dernières décennies, un nombre croissant d'aspects et d'implications de la clonalité ont reçu une attention considérable de la part des écologistes et des biologistes au sens large. Ces aspects incluent l'organisation modulaire et décentralisée des organismes clonaux, la plasticité architecturale et la mobilité des clones, la capacité à transférer informations et ressources entre ramets (*cf.* définition ci-dessous), l'équilibre entre reproduction sexuée et asexuée et son impact potentiel sur la diversité génétique des populations de plantes clonales (Stuefer *et al.*, 2002).

2.1.1. Définitions et importance

Le terme de clone, d'abord utilisé par les horticulteurs pour désigner les plantes cultivées multipliées de manière asexuée (bouturage, marcottage, greffage...) (Harper, 1985), désigne tout organisme qui croît et se propage par auto-réplication d'unités génétiquement identiques capables de survivre et de fonctionner seules si elles étaient séparées, naturellement ou non, les unes des autres (Jackson *et al.*, 1985). Ces unités de croissance clonale, ou modules capables de devenir autonomes après rupture des connexions existant avec la plante mère, sont appelées ramets. Le genet, ou individu génétique, regroupe l'ensemble de tous les ramets issus du développement d'un zygote (Jackson *et al.*, 1985).

Les plantes clonales représentent une part importante de la végétation mondiale. Il n'existe pas d'estimation du nombre total d'espèces végétales clonales, mais la plupart des espèces dites inférieures et beaucoup des espèces d'angiospermes se reproduisent de manière asexuée, au moins en partie (Silander, 1985). Par exemple, sur les 46 espèces (ou genres) d'angiospermes cosmopolites les plus abondants listés par Good en 1964 (cité dans Silander, 1985), la moitié montre une reproduction asexuée. D'autre part, 79 % des 118 espèces pérennes listées comme adventices communes aux Etats-Unis par l'USDA¹ en 1971 se reproduisent végétativement.

¹ Agricultural Research Service of the Department of Agriculture

2.1.2. Croissance clonale et occupation de l'espace

La clonalité se caractérise par la production de descendants à partir de tissu somatique, sans la réalisation de cycles cellulaires méiotiques, et donc sans recombinaison sexuée du matériel génétique (Stuefer *et al.*, 2002).

Toutes les plantes supérieures ramifient, mais il existe une forte variabilité aussi bien dans la longueur des segments qui ramifient que dans la fréquence de la ramification. Les variations de ces deux propriétés, auxquelles s'ajoute l'angle de ramification (Bell & Tomlinson, 1980), aboutissent aux formes de croissance caractéristiques des différents arbres, des plantes à rhizomes, etc. (Hallé *et al.*, 1978). Un continuum existe entre les deux formes extrêmes de croissance, « phalange » et « guérilla », décrites par Lovett-Doust (1981). Lorsque les entrenœuds sont courts et les ramifications fréquentes, la croissance est de type phalange. Un genet développe alors de nombreux ramets rapprochés les uns des autres résultant en une occupation dense du site et une compétition intra et inter-genets. A l'inverse, la croissance de type guérilla correspond à des entrenœuds longs et à une ramification peu fréquente. L'espace entre les modules minimise la compétition inter-ramets, permet une occupation rapide mais lâche de grandes superficies et la recherche de nouvelles ressources en milieu hétérogène (Harper, 1985 ; Waller & Steingraeber, 1985).

La morphologie clonale n'est pas figée : le continuum existant entre espèces phalange et guérilla s'applique également, bien que dans une moindre mesure, aux genets d'une même espèce. En effet, la variation des niveaux de plasticité entre espèces à reproduction asexuée aboutit à ces formes de croissance divergentes. Un clone extensif, mobile, de type guérilla rencontre nécessairement un environnement hétérogène. Dans ce cas, le clone doit soit s'adapter aux nouveaux sites, soit exploiter de manière différentielle l'environnement par la sélection des sites favorables et l'évitement des sites défavorables (Silander, 1985). Ce comportement est généralement considéré comme bénéfique, l'avantage adaptatif étant lié à une meilleure exploitation du milieu (Sutherland & Stillman, 1980). Cependant, l'efficacité avec laquelle les ramets sont effectivement placés dans ces habitats favorables n'a que rarement été testée.

A l'inverse, un clone à mobilité plus restreinte, de type phalange, est incapable d'exploiter aussi efficacement un milieu hétérogène et il se retrouve exposé à une variation temporelle accrue de l'environnement. Il exploite en revanche rentablement l'espace qu'il occupe et semble plus apte à le « défendre » en situation de compétition (Schmid, 1990).

2.1.3. Multiplication végétative et reproduction sexuée

La plupart des plantes qui se reproduisent asexuellement le font de manière facultative, puisqu'elles produisent également des graines issues de la reproduction sexuée.

▪ Avantages évolutifs de la reproduction asexuée.

En théorie, sans un avantage sélectif de la reproduction sexuée, la reproduction végétative serait rapidement fixée dans les populations. Pourtant, chez la plupart des espèces clonales, les deux modes de reproduction coexistent. Les avantages évolutifs relatifs de l'un et l'autre de ces deux modes sont synthétisés dans le **Tableau II.1** (d'après Silander, 1985).

▪ Importance relative des reproductions sexuée et asexuée

De nombreuses études ont étudié les modalités de répartition des ressources entre production de graines et propagation végétative chez les plantes clonales (Abrahamson & Caswell, 1982 ; Armstrong, 1984 ; Westley, 1993 ; Jackson & Dewald, 1994 ; Ågren & Willson, 1994 ; Muir, 1995 ; Barsoum, 2002). Plusieurs théories différentes ont été proposées pour expliquer les variations d'allocation entre ces deux modes de reproduction (*e.g.* Abrahamson, 1975, Winkler & Fischer, 2002). Elles supposent qu'il existe des compromis¹ entre les deux fonctions (Weiner, 2004), et que l'allocation entre elles est contrôlée par le succès relatif des germinations issues de graines vs. les ramets végétatifs. La preuve d'un tel compromis est basée sur la corrélation négative entre allocation à la reproduction sexuée et allocation aux structures impliquées dans la croissance végétative. Cependant, toutes les études n'observent pas cette corrélation négative (Ashmun *et al.*, 1985 ; Reekie, 1991 ; Elle, 1996 ; Thompson & Eckert, 2004).

Certaines études de l'effet de la production de graines sur la croissance suggèrent que le coût de la reproduction est hautement variable, voir même négligeable dans certaines conditions (*e.g.* Jurik, 1985). Devant cette importante variation des coûts de la production des graines et de la propagation végétative, Reekie (1991) a proposé une nouvelle explication à ces patrons d'allocation entre les deux modes de reproduction. En supposant que le coût de la reproduction sexuée varie indépendamment de celle de la propagation clonale, on peut alors soutenir que l'allocation aux graines doit augmenter lorsque le coût de leur production est faible par rapport au coût de la propagation végétative, et inversement. Ce sont donc les caractéristiques du milieu, en modifiant les coûts relatifs des deux modes de reproduction, qui définissent le patron d'allocation des ressources, et non plus un compromis systématique entre les deux fonctions. Cette théorie permet ainsi d'expliquer les cas où l'allocation des ressources est forte aussi bien pour les graines que pour la propagation clonale. Il suffit que les deux coûts de production soient faibles dans le milieu considéré.

De nombreux rapports font état de plantes qui ont apparemment complètement abandonné la reproduction sexuée au profit de la reproduction clonale (*e.g.* Philbrick & Les, 1996). Cependant, peu d'études ont quantifié le degré de variation de la sexualité chez les espèces clonales et ont tenté de

¹ La nécessité de compromis repose sur le caractère limité de la quantité des ressources disponibles pour assurer la maintenance, la croissance et la reproduction des plantes. Une augmentation de la biomasse allouée à l'une des fonctions entraîne nécessairement une diminution de la biomasse allouée à une autre.

déterminer les facteurs génétiques et/ou écologiques qui sous-tendent cette variabilité (mais voir Eriksson, 1989 ; Fischer & van Kleunen, 2002 ; van Kleunen *et al.*, 2002). Bien que la production des graines puisse être souvent limitée par les aspects biotiques et abiotiques du milieu, notamment pour les populations géographiquement marginales (Eriksson, 1989 ; Eckert & Barrett, 1995 ; Amsellem *et al.*, 2000), les facteurs génétiques, dont les changements de ploïdie (Eckert *et al.*, 2000) et les mutations stérilisantes (Klekovski, 1988), peuvent également jouer un rôle significatif dans la réduction de la fertilité (Eckert, 2002). De plus, la suppression environnementale de la reproduction sexuée peut faciliter l'évolution de la stérilité génétique car la sélection naturelle ne maintient alors plus les nombreux traits impliqués dans le sexe (Charpentier, 2002). En plus de l'accumulation de mutations stérilisantes dans les populations fortement clonales, l'évolution de l'infertilité génétique peut être facilitée si la stérilité est associée à une facilitation de la croissance végétative, de la propagation clonale ou de la survie, par réallocation des ressources (Poulson & White, 1969) ou par pléiotropie. Malheureusement, il n'existe quasiment aucune donnée permettant de confirmer ou non l'une de ces possibilités (Eckert, 2002).

2.1.4. Variabilités génétique et phénotypique des plantes clonales

- Variabilité génétique

Nombre d'articles ont montré que les populations clonales présentent un niveau de diversité génétique élevé, au moins comparable à celui des plantes à reproduction sexuée (Ellstrand & Roose, 1987 ; Kreher *et al.*, 2000).

Pour expliquer le maintien de la diversité génétique des populations à reproduction végétative, la plupart des auteurs supposent un fort recrutement sexuel lors de la fondation des populations après perturbations, trouées de végétation (Escaravage *et al.*, 1998) ou après le retrait des glaciers lors des périodes glaciaires (Jelinski & Cheliak, 1992, cité dans Widén *et al.*, 1994). Si les individus hétérozygotes sont favorisés par la sélection naturelle parmi les genets survivants, des niveaux élevés de diversité génétique peuvent alors être préservés (Schaal & Levin, 1976 ; Pappert *et al.*, 2000). Par ailleurs, la recombinaison sexuée, les mutations somatiques lors de la réplication (Kreher *et al.*, 2000 ; Klekowski, 2003) et l'installation secondaire de propagules issues de la reproduction sexuée, bien que rare (Escaravage *et al.*, 1998 ; Keiper & McConchie, 2000), peuvent augmenter la diversité génétique intra-population. Un taux de reproduction sexuée faible, mais régulier, est ainsi souvent évoqué pour expliquer le maintien de la diversité génétique (Ivey & Richards, 2000 ; Kreher *et al.*, 2000 ; Pappert *et al.*, 2000 ; Herben *et al.*, 2001). Etant donné l'immortalité potentielle des genets, l'arrivée annuelle de quelques nouveaux genets peut ainsi suffire au maintien de la diversité génétique (Widén *et al.* 1994 ; Brzosko *et al.*, 2002).

La croissance clonale peut également retarder la perte de diversité génétique des populations par plusieurs mécanismes. Une sélection divergente dans un environnement hétérogène peut permettre

la co-existence de genets à faibles amplitudes écologiques. Les connections physiques entre ramets peuvent aussi maintenir cette diversité en atténuant les forces sélectives sites-spécifiques. L'autonomie des ramets permet de répartir le risque de mortalité, en réduisant la probabilité de la mort du genet et donc en préservant la diversité. Le comportement de type « foraging » des plantes clonales à stratégie guérilla leur permet de sonder divers environnements et de s'installer dans les sites les plus favorables ou d'éviter la compétition (Schmid, 1990 ; Suyama *et al.*, 2000). Dans le cas d'une espèce guérilla en milieu hétérogène, on peut alors s'attendre à une distribution mosaïque de nombreux genets mêlés à la population locale (Widén *et al.*, 1994).

▪ Plasticité phénotypique

Les organismes peuvent modifier leur développement, leur physiologie et leur histoire de vie selon les conditions du milieu dans lesquelles ils se trouvent. Ces réponses sont spécifiques des traits considérés et des ressources environnementales et représentent des caractéristiques qui varient entre les génotypes, les populations et les espèces. Cette capacité pour un génotype donné à exprimer différents phénotypes dans différents environnements est appelée plasticité phénotypique (Sultan, 2000 ; Weiner, 2004).

Plasticité phénotypique et spécialisation sont deux modes d'adaptation à l'hétérogénéité du milieu. Lorsqu'un individu ne rencontre qu'un seul type de milieu, les spécialistes à phénotype fixe peuvent se développer puisqu'un unique phénotype exprime la plus forte fitness. A l'inverse, lorsque les conditions environnementales sont variables, la sélection doit favoriser la plasticité phénotypique (Weinig, 2000). La plasticité est sélectivement avantageuse lorsque les signaux environnementaux sont fiables (Levins, 1963) car les individus peuvent alors adapter leur phénotype au niveau de compétition qu'ils rencontrent.

La majeure partie de la littérature sur la signification écologique et évolutive de la plasticité phénotypique suppose implicitement que les individus fonctionnels se trouvent dans un environnement unique au moment où ils expriment un unique phénotype (*e.g.* de Jong, 1995 ; Pigliucci *et al.*, 2003). Pourtant, la plasticité phénotypique des végétaux est généralement exprimé à un niveau modulaire, sous-individuel. Selon de Kroon *et al.*, (2005) la plasticité phénotypique n'est pas une réponse de la plante entière mais une propriété de méristèmes, feuilles, branches et racines individuels, déclenchée par les conditions environnementales locales. La communication et l'intégration comportementale des modules interconnectés peuvent changer les réponses locales en augmentant ou en diminuant les effets plastiques locaux, et de cette façon en augmentant ou en diminuant les différences entre les modules intégrés exposés aux différentes conditions. La réponse d'une plante à son environnement, selon ces auteurs, est donc la somme de toutes les réponses modulaires à leurs conditions locales plus tous les effets d'intégration. Les règles de réponse locale à la variation environnementale, et les règles de l'interaction modulaire peuvent être vues comme des traits évoluant ciblés par la sélection naturelle.

En suivant cette idée, les normes de réaction de la plante entière ne seraient alors qu'un sous-produit de la plasticité modulaire.

Enfin, la plasticité phénotypique serait favorisée chez les plantes clonales puisqu'elles subissent une grande hétérogénéité du milieu dans le temps (en raison de leur durée de vie) et dans l'espace (en raison de leur taille) (Silander, 1985).

2.1.5. Intégration physiologique chez les plantes clonales

L'individu génétique (genet) est constitué, chez beaucoup d'espèces pérennes clonales, d'une collection de ramets interconnectés par la persistance de rhizomes ou de stolons. De telles connections permettent l'échange de matériels entre ramets (nutriments, hormones, eau et photo-assimilats) (Stuefer *et al.*, 1998). Cette capacité, bien connue et principalement gouvernée par le principe sources-puits (Stuefer, 1998), est appelée intégration physiologique (Pitelka & Ashmun, 1985).

L'un des rôles de la continuité physiologique est le soutien des nouvelles pousses par les ramets parents lors de l'installation. Cependant, au-delà de l'installation des nouveaux ramets, le maintien de telles connections suggère des bénéfices à plus long terme, comme le lissage de la variabilité spatiale des conditions de croissance des différentes parties du clone (Chesson & Petterson, 2002). En présence d'intégration physiologique, les ramets ou groupes de ramets sont potentiellement soutenus par l'apport transitoire de matériels depuis les ramets voisins situés dans de meilleurs environnements (Slade & Hutchings, 1987 ; Yu *et al.*, 2002). Mais les bénéfices pour les ramets soutenus peuvent être coûteux pour ceux qui apportent un soutien (Pitelka & Ashmun, 1985). Un bénéfice de fitness n'a donc lieu que si la somme des divers coûts et bénéfices aboutit à un bénéfice net pour le genet (Chesson & Petterson, 2002).

La persistance des connections physiques entre ramets n'a lieu que si ces liaisons physiologiques présentent des avantages sélectifs. Or, bénéfices et coûts sont fonction des conditions environnementales qui peuvent être variables. Ainsi, dans les habitats où les risques de mort sont forts et prévisibles, l'indépendance physiologique peut être favorisée de manière à répartir le risque d'extinction du genet sur l'ensemble des ramets produits (Cook, 1985). Similairement, Pitelka & Ashmun (1985) font l'hypothèse que l'indépendance des ramets peut être favorisée dans les environnements stressants où la pression de compétition est faible et les sites favorables aléatoirement répartis dans le temps et dans l'espace.

2.2. *Cyperus esculentus* L.

Les préconisations données en vue du contrôle d'une mauvaise herbe tout comme le succès d'une stratégie de lutte intégrée présupposent la connaissance aussi approfondie que possible de la biologie et de l'écologie de l'espèce en question. Dans cette partie, une étude bibliographique de l'anatomie, de la physiologie de la croissance et du développement, de l'écologie et des traits d'histoire de vie de *Cyperus esculentus* permettra de mieux appréhender le cycle de cette adventice et d'identifier les facteurs limitants de son développement.

2.2.1. *Position taxonomique, distribution géographique, usages et caractères principaux*

▪ Classification

*Cyperus esculentus*¹ est une espèce herbacée pérenne de type C₄ à croissance clonale qui appartient à la famille des *Cyperaceae* (Li *et al.*, 1999 ; Judd *et al.*, 2002). On estime que 7% des espèces des *Cyperaceae* sont des mauvaises herbes, les deux principales étant *C. esculentus* et *C. rotundus*, une espèce voisine non étudiée dans le cadre de ce travail.

Il existe une considérable diversité d'adaptation climatique, génétique, d'habitat, morphologique parmi les variétés adventices du souchet comestible (Okoli *et al.*, 1997 ; Schippers *et al.*, 1995). Les taxonomistes ont proposé plusieurs divisions intraspécifiques de l'espèce basées principalement sur les variations de la structure florale (Abad *et al.*, 1998 ; Schippers *et al.* 1995). La classification de la famille la plus répandue reconnaît quatre variétés sauvages de *C. esculentus* (*esculentus*, *leptostachyus* Boeckeler, *macrostachyus* Boeckeler et *hermanii* (Buckley) Britton) et une variété cultivée (*sativus* Boeck) non distinguée par certains auteurs de la var. *esculentus* dont elle est issue par sélection (Mulligan & Junkins, 1976 ; Schippers *et al.*, 1995).

La famille est apparemment monophylétique (Judd *et al.*, 2002), mais les systèmes de classification basés sur des caractères morphologiques diffèrent encore (Heywood, 1996).

C. esculentus est une espèce diploïde, décrite comme ayant $2n = \text{ca. } 48$ par Mulligan & Junkins (1976) d'après des populations canadiennes tandis que Hicks (1929) a rapporté $2n = \text{ca. } 108$ pour des plants collectés à Boston, dans le Massachusetts, USA.

Les *Cyperaceae* sont souvent confondues avec les graminées. On les distingue par des tiges trigones, les feuilles tristiques, l'absence de ligule en général et les gaines fermées (Defelice, 2002). Les fleurs des *Cyperaceae* sont sous-tendues par une bractée unique (une seule glume carénée) alors

¹ Classe : *Liliopsida* ; Sous classe : *Commelinidae* ; Ordre : *Cyperales* ; Famille : *Cyperaceae* ; Sous famille : *Scirpoideae* ; Genre : *Cyperus* ; Espèce : *esculentus*

que les fleurs des graminées sont accompagnées de la glume inférieure et de la glume supérieure (Judd *et al.*, 2002).

Le genre *Cyperus* se distingue par des fleurs hermaphrodites regroupées de façon distique (alternant régulièrement en deux rangs parallèles) en épillets allongés, disposés en une inflorescence plus ou moins composée et proche d'une ombelle (Jauzein, 1996).

La plantule *C. esculentus* présente une préfoliation pliée à section triangulaire, le limbe déplié, glabre, étant de 20 à 50 fois plus long que large. Adulte, la plante atteint une hauteur variant de 20 à 70 cm. Les feuilles sont d'un vert clair, très allongées, minces, larges de 4 à 8 mm et pointue. L'inflorescence est dépassée par 2 à 5 feuilles et les épillets sont roux-doré. Les fleurs ont 3 étamines et l'ovaire est surmonté d'un long style et de 3 stigmates. Les fruits sont des akènes bruns à beiges à 3 angles et mesurent environ la moitié de la longueur de l'écaille. *C. esculentus* se distingue par les écailles bien visibles de ses rhizomes et par ses tubercules terminaux (Mulligan and Junkins, 1976). Les rhizomes allongés se renflent vers l'extrémité en des tubercules presque globuleux, blanchâtres puis brunâtres, qui assurent la multiplication végétative des individus (Holm *et al.*, 1977). Le caractère pérenne de *C. esculentus* est assuré par les tubercules, seuls organes capables de passer l'hiver (Mulligan & Junkins, 1976).

Les tubercules du souchet comestible sont largement connus, en particulier dans les pays hispanophones, sous le terme de « chufa ». Dans les pays anglophones, *C. esculentus* est appelé yellow nutsedge (nom commun actuellement accepté, Weed Science Society of America 1989), yellow nutgrass, watergrass, earth almond, groundnut, tiger nut, zulu nut, rush nut, duck potato et edible rush, en référence soit à sa ressemblance avec les graminées, soit au caractère comestible de ses tubercules. Les synonymes français du souchet comestible sont amande de terre, souchet tubéreux, souchet sucré et souchet sultan.

- Distribution géographique

Distribution mondiale et française

La famille est cosmopolite mais se trouve davantage dans les régions humides ou marécageuses des zones subtropicales, tempérées et subarctiques (Heywood, 1996).

Originnaire de l'est du Bassin méditerranéen, *C. esculentus* est devenue une adventice sur tous les continents à l'exception de l'Antarctique, le plus souvent dans les régions chaudes (Mabberley, 1997). Mais depuis la moitié du XX^{ème} siècle environ, l'espèce semble gagner les climats plus froids des zones tempérées, jusqu'au 50^{ème} parallèle dans l'hémisphère nord. En Europe, son aire de distribution s'étend vers le nord (Ter Borg & Schippers, 1992). Dès les années 1970, elle pose problème au sud et à l'est de l'Afrique ainsi qu'en Amérique Centrale et du Nord (Holm *et al.*, 1977).

La distribution géographique des quatre variétés sauvages est résumée par Ter Borg *et al.* (1998) en se basant sur les données de Kükenthal (1935) et sur l'étude morphologique de 1000 spécimens d'herbiers. La var. *esculentus* est présente dans toute l'Afrique, au sud de l'Europe et localement au nord-est des USA et au Canada adjacent. La var. *leptostachyus* est commune dans les régions plus froides d'Amérique du Nord et du Sud. La var. *macrostachyus* préfère les régions d'Amérique plus chaudes, et la var. *hermanii* est limitée à une zone restreinte dans l'ouest des USA (Schippers *et al.*, 1995).

En France, les populations de *C. esculentus* résultent de plusieurs origines et traduisent en grande partie la variabilité de cette espèce. Trois types de populations peuvent être distingués : des populations peut-être spontanées et localisées en région méditerranéenne, sans doute sensibles au froid (var. *esculentus*, originaire d'Afrique, déjà rapportée présente dans le sud de l'Europe par Kükenthal en 1935 (Ter Borg & Schippers, 1992)), quelques populations très localisées envahissant des exploitations horticoles ayant importé du matériel végétal vraisemblablement d'Espagne (var. *sativus*), des populations présentes surtout le long des berges des grandes rivières de l'Ouest, importées d'Amérique du Nord, et peut-être exportées avec l'extraction de sables de Loire (var. *leptostachyus*) (Jauzein, 1996). A l'exception des deux premières variétés citées ci-dessus et confinées à des zones géographiques restreintes et bien déterminées, tous les échantillons issus de populations françaises disséminées sur tout le territoire métropolitain ont été identifiés comme appartenant à la variété *leptostachyus* par Ter Borg & Schippers (1992). La variété *esculentus* étant à l'origine la seule présente en Europe, et comme elle reste localisée sur le pourtour méditerranéen (Kükenthal, 1935, cité dans Ter Borg & Schippers, 1992), l'extension de l'aire de répartition de l'espèce ne peut résulter d'un simple déplacement vers le nord. Les nouvelles populations sont donc plus vraisemblablement originaires des USA, où la var. *leptostachyus* est la plus commune. Cette variété a d'ailleurs été apportée dans le Loir-et-Cher dès 1947 mélangée avec des bulbes de glaïeuls importés des Etats-Unis (Guillerm, 1987). L'introduction de la var. *leptostachyus* aux Pays-Bas est de même bien documentée et les populations maintenant disséminées dans tout le pays trouvent leur origine dans les champs cultivés en glaïeuls et en lys dont les bulbes ont été importés des USA. Très largement distribuée en Europe de l'Ouest, la var. *leptostachyus* a vraisemblablement été introduite plusieurs fois (Ter Borg & Schippers, 1992 ; Schippers *et al.*, 1995 ; Ter Borg *et al.*, 1998).

Facteurs environnementaux

La distribution géographique de l'espèce peut être reliée aux variations des facteurs climatiques et édaphiques. La température et l'humidité semblent être les deux facteurs environnementaux dominants. En ce qui concerne la température, le facteur principal est la survie des tubercules dans des sols gelés. Ceux de *C. esculentus* peuvent survivre jusqu'à -17°C en développant un durcissement au froid par l'augmentation des teneurs en amidon, en oses et en lipides (Bendixen

& Nandihalli, 1987). En milieu tempéré, *C. esculentus* commence à germer et à croître dès que les températures moyennes atteignent 10°C (Li *et al.*, 2000) et la température de base varie selon les auteurs et les conditions d'expérimentations entre 10 et 12°C (Stoller *et al.*, 1972 ; Kelley & Fredrickson, 1991 ; Li *et al.*, 2000). Pour l'ensemble des expérimentations réalisées au cours de ce travail, et notamment le calcul du cumul des températures, nous avons donc utilisé la température de base de 10°C.

C. esculentus est observée dans les champs humides, dans les cultures abondamment irriguées, le long des berges des cours d'eau et dans les fossés. Bien que ses tubercules soient capables de tolérer l'assèchement, l'espèce croît mieux dans des sols à forte humidité. Ce n'est donc pas une espèce problématique dans les zones arides, sauf en cas d'irrigation (Holm *et al.*, 1977 ; Bendixen & Nandihalli, 1987).

Modes de dissémination

Outre l'amplitude écologique et la diversité génétique, la distribution d'une espèce est également fonction de la dissémination. Bien qu'il soit impossible de documenter précisément les moyens utilisés par *C. esculentus* pour être si largement distribuée, des suppositions sont possibles.

Les rhizomes sont connus pour se développer dans les tubercules de pomme de terre et d'autres cultures dont la partie souterraine est commercialisée, telles les bulbes de fleurs (*cf.* paragraphe 2.6.4). Le souchet peut donc être distribué avec ces produits ainsi que les stocks de graines. Les tubercules peuvent également contaminer les cultures d'arachide lors de la récolte ou du chargement. Tubercules et graines peuvent contaminer les graines commercialisées et être ainsi largement distribués. Ces propagules résistent en outre aux systèmes digestifs des oiseaux et animaux et sont ainsi distribués à l'échelle de leur aire de déplacement. Les tubercules comme les graines peuvent être transportés par les mouvements d'eau de surface (le long des cours d'eau...) de même que par les équipements agricoles de travail du sol et de récolte qui servent ainsi de modes de dissémination. La variété *sativus* a été volontairement importée dans nombres de pays pour l'utilisation humaine et la consommation animale...

La distribution de l'espèce semble être limitée par les conditions environnementales et non par les modes de dispersion (Bendixen & Nandihalli, 1987).

- Usages

L'utilisation de *C. esculentus* a ses origines en Egypte Ancienne. La variété *sativus* constitue l'une des premières cultures domestiquées et des tubercules secs ont été trouvés dans les tombes des anciens pharaons égyptiens.

La var. *sativus* regroupe les cultivars sélectionnés à partir de la var. *esculentus* depuis la Chine jusqu'au bassin méditerranéen. Cette plante est utilisée depuis l'Antiquité en alimentation humaine et

animale pour ses propriétés nutritives et médicinales. En Espagne, elle est encore très présente aujourd'hui et consommée sous forme de la boisson laiteuse « horchata de chufas » (Mulligan & Junkins, 1976 ; Jauzein, 1996). Elle est également cultivée en Chine et en Afrique du Nord et de l'Ouest où les tubercules sont consommés grillés ou incorporés dans des plats sucrés. Aux USA, les tubercules ont été utilisés pour l'alimentation des porcs et dindons sauvages notamment.

En Afrique du Nord et en Chine, la plante est toujours utilisée pour ses vertus médicinales (Defelice, 2002).

2.2.2. *Etude morphologique et anatomique*

Les descriptions morphologiques et anatomiques présentées dans cette partie sont basées sur deux études : l'une réalisée par Lorougnon en 1969 portant sur deux variétés de *C. esculentus* (une originaire de Californie, vraisemblablement *leptostachyus* et une cultivée dans l'Ouest africain, vraisemblablement *sativus*) et l'autre réalisée par Wills *et al.* en 1980 qui étudie l'anatomie des tissus conducteurs afin de mieux appréhender la translocation des herbicides chez cette espèce.

- Feuille, rachis, inflorescence

Avec une phyllotaxie tristique, les feuilles (**Photo II.1**) sont presque toutes basales, à gaines à bords soudés, planes, et leur limbe est parcouru par un réseau très serré de petites nervures longitudinales. A maturité, dans les 7 premières feuilles formées, il y a 11 faisceaux vasculaires. Chaque faisceau est engainé à l'extérieur par une couche de cellules chlorophylliennes radiales allongées et très concentrées en chloroplastes, typiques des plantes de type C₄. Seul l'épiderme supérieur est dépourvu de stomates. (Wills *et al.*, 1980).

Le rachis, ou hampe florale, glabre, dressé, de 1 à 4 mm de large, épaissi à la base en forme de bulbe noirâtre, est l'axe qui porte l'inflorescence (Mulligan & Junkins, 1976).

L'inflorescence est une ombelle composée ou presque simple (**Photo II.2**). Les 3 ou 5 bractées involucrales sont semblables aux feuilles. Les racèmes comprennent de 3 à 30 épillets aux bords parallèles. Ils sont plus ou moins allongés selon la variété, mais toujours d'un jaune pâle ou d'un brun foncé et contiennent de 6 à 30 fleurs. L'akène lisse et trigone, qui mesure presque la moitié de la longueur de la glume, est ellipsoïde et blanchâtre à brun-jaunâtre. Le style, plus court que l'akène, possède trois longues branches stigmatiques (**Figure II.1**).

▪ Tubercule, bulbe basal, rhizome, racine

Les tubercules¹ résultent de l'épaississement sur plusieurs entrenœuds de l'extrémité distale de certains rhizomes. Sur un même pied, les formes et les dimensions de ces tubercules peuvent être assez variables. Lorougnon (1969) décrit ainsi une variété africaine dont les tubercules peuvent atteindre 2,5 cm de longueur sur 1,5 cm d'épaisseur et sont tantôt sub-sphériques, tantôt allongés et elliptiques. En Haute Lande, les tailles des tubercules que nous avons observé varient de quelques millimètres à plus de 2 centimètres. Tout juste formés, les tubercules sont petits et blancs. Ils s'assombrissent pour devenir brun foncé, presque noir, au fur et à mesure qu'ils grossissent et mûrent (Mulligan & Junkins, 1976).

Un tubercule adulte comprend deux parties (**Photo II.3**) : le corps du tubercule, qui est généralement formé de 3-4 entrenœuds saturés de réserves et une partie distale, le « cône apical » qui comprend un certain nombre d'entrenœuds (Bendixen, 1970b). A l'intérieur de ce dispositif protecteur se trouvent trois méristèmes végétatifs, un terminal et deux bourgeons axillaires. Le corps du tubercule étant dépourvu de bourgeons, la ramification est donc uniquement apicale (Lorougnon, 1969).

La composition du tubercule peut varier selon l'origine des échantillons mais des constantes sont observables : le tubercule est essentiellement constitué d'eau (40 à 60% environ selon Tumbleton & Kommendahl, 1961). Les glucides représentent plus de la moitié du poids sec du tubercule, l'amidon étant le plus important. Le fructose, le glucose, le saccharose et le mélibiose sont toujours présents au moins à l'état de traces, le saccharose étant généralement le plus abondant. Les triglycérides constituent plus de 80% des lipides (Matthiesen & Stoller, 1978). La concentration des différents constituants varie suivant les différentes phases de développement (Ratiarson, 2004).

La littérature anglophone utilise les termes « *corm* » ou le plus souvent « *basal bulb* » pour désigner l'axe court superficiel décrit par Lorougnon (1969). Jauzein (1996) utilise la dénomination traduite « bulbe basal » que nous conservons ici.

Il s'agit d'un bulbe² basal dont le méristème apical différencie, à un stade donné de son activité, une hampe inflorescentielle (**Photo II.4**). Les racines sont les premières ramifications qu'émet le bulbe basal. A l'aisselle de chaque base foliaire se trouvent les bourgeons destinés à édifier les rhizomes. Comme le tubercule, le bulbe basal assure la multiplication de la plante puisqu'il contient les méristèmes des feuilles, rhizomes, racines et hampes florales (Stoller *et al.*, 1972 ; Stoller & Sweet, 1987).

¹ Tubercule = organe renflé de nature caulinaire, généralement souterrain, appartenant à un végétal vasculaire, et au niveau duquel la plante stocke des réserves (Boullard, 1988).

² Bulbe = organe le plus souvent souterrain, lieu d'accumulation de réserves pour le végétal. Sa tige, très courte, aplatie supporte un ou plusieurs bourgeons entourés de pièces foliaires plus ou moins déformées, et différencie vers le sol des racines adventives (Boullard, 1988).

Il existe deux types de rhizomes¹ : les rhizomes obliques profonds dont le méristème apical différencie un tubercule et les rhizomes horizontaux superficiels qui donnent un nouveau bulbe basal porteur de feuilles chlorophylliennes (Lorougnon, 1969).

Un rhizome jeune (**Photo II.5**) est blanc, charnu, avec des nœuds et des entrenœuds et un méristème apical recouvert d'écailles foliaires tristiques pointues (Jansen, 1971). En fin de saison de croissance, l'épiderme et la zone corticale se détériorent et le rhizome donne l'apparence d'un fil noir résistant, le cylindre central engainé et protégé, de 1 à 3 mm de diamètre pouvant atteindre 60 cm de long (Lorougnon, 1969) et dépourvu de bourgeons (Mulligan & Junkins, 1976).

Les racines sont fasciculées, simples, filiformes, fibreuses et peuvent pénétrer à plus d'un mètre de profondeur. Elles prennent naissance dans les tissus endodermiques du tubercule et du bulbe basal, puis traversent indifféremment les zones corticales et épidermiques (Ratiarson, 2004).

2.2.3. *Physiologie de la croissance et du développement*

Les manipulations expérimentales et les origines du matériel végétal sont des facteurs qui peuvent expliquer la variabilité des valeurs issues de la bibliographie dans les paragraphes suivants. Cependant, *C. esculentus* reste une plante à cycle court ; dans des conditions chaudes, humides et ensoleillées, la germination, la croissance, la tubérisation et la floraison de *C. esculentus* mènent très rapidement à l'élaboration d'un réseau souterrain difficile à maîtriser (**Figure II.2**).

▪ *La germination à partir du tubercule*

Dans le cas d'un tubercule ayant séjourné pendant l'hiver dans le sol et démarrant au printemps, la perception des stimuli (augmentation de la température du sol et humidité suffisante) déclenche le développement d'une tige grêle orthotrope à géotropisme négatif à partir du bourgeon apical du tubercule (Lorougnon, 1969). Plusieurs bourgeons du même tubercule, le plus souvent deux, parfois trois, peuvent démarrer simultanément. Ce rhizome orthotrope croît et s'enfle en un bulbe basal dès que l'apex perçoit la lumière et subit les alternances plus marquées de la température (**Figure II.3**) (Stoller *et al.*, 1972 ; Stoller & Woolley, 1983).

La profondeur maximale d'émergence dépend de l'importance des réserves accumulées dans le tubercule. Plus le tubercule est profond, plus il s'épuise et moins il sera ensuite capable de produire un grand nombre de pousses feuillées vigoureuses. Le tubercule persistant peut par ailleurs constituer une réserve de secours permanente dans laquelle les pousses aériennes puisent en période de stress (Jauzein, 1996).

¹ Rhizome = tige souterraine, vivace, gorgée de réserves, émettant des pousses aériennes, des feuilles écailleuses et des racines adventives (Boullard, 1988).

Stoller *et al.* (1972) n'observent aucune différence significative du taux de germination des tubercules selon la taille de ces derniers. En revanche, leur masse initiale influence la vigueur de la germination (Stoller *et al.*, 1972) et la longévité des tubercules (Thullen & Keeley, 1975). Thullen & Keeley (1975) précisent également que le nombre de germinations simples et multiples, l'intervalle de temps entre la plantation et la première germination ainsi qu'entre les germinations successives ne dépendent pas de la taille initiale du tubercule.

Grâce à la dominance apicale et à la dormance des bourgeons, les tubercules peuvent rester dans le sol pendant de longues périodes avant de germer. Cette longévité est fonction de la profondeur des tubercules dans le sol : le temps de survie augmente lorsque la profondeur augmente (Stoller & Sweet, 1987). La $\frac{1}{2}$ vie des tubercules est de 4 et 6 mois à 10 et 20 cm respectivement hors parcelle cultivée en Illinois (Stoller & Wax, 1973). En maïs modérément infesté, au moins 2 ans de contrôle tout au long de la saison sont nécessaires pour réduire la population de tubercules initiale de 20% tandis que 3 ans de traitements réduisent les tubercules de 5% supplémentaires (Stoller *et al.*, 1979). Le temps nécessaire à la mortalité de 100% des tubercules n'est pas connu en parcelles cultivées mais la durée de vie moyenne des tubercules est estimée entre 3,5 (Mulligan & Junkins, 1976) et 4 ans (Cloutier, 1986), bien que Rotteveel & Naber (1993) évaluent leur dormance à 6 ans.

- *Croissance morphogénique*

Une description claire de la prodigieuse ramification de *C. esculentus* reste complexe tant par la multitude des facteurs de croissance que par la simultanéité des phases de développement qui la composent.

Dans un premier temps, les pousses aériennes développent une rosette de feuilles de plus en plus grandes. Toutes les feuilles, mise à part la première, portent à leurs aisselles trois bourgeons. Régulièrement, le bourgeon axillé médian donne naissance à un rhizome horizontal jouant ainsi le rôle d'organe de fixation pour le jeune bulbe basal. Le rhizome superficiel, dès qu'il atteint de 1 cm à quelques décimètres, se redresse et son méristème apical édifie aussitôt un nouveau bulbe basal porteur de feuilles chlorophylliennes. Par la suite, les deux autres bourgeons latéraux à l'aisselle des feuilles se développent à leur tour et forment des rhizomes obliques à géotropisme positif (Lorougnon, 1969). Il en résulte des entrelacs de tiges souterraines reliées les unes aux autres dans les horizons superficiels du sol, et pouvant couvrir plusieurs mètres carrés en une saison.

A noter que certains bourgeons axillaires peuvent rester latents car les bourgeons apicaux exercent une dominance apicale et inhibent en partie les bourgeons inférieurs. L'élimination des pousses peut supprimer la dominance apicale. Les conditions du milieu et les réserves nutritives conditionnent aussi la formation des rhizomes qui ne peuvent se faire que lorsque ces réserves sont suffisantes (Ratiarson, 2004) ; la première pousse en utilise déjà 60% en conditions favorables d'après

Holm *et al* (1977). Mais les deux germinations suivantes en utilisent moins de 10% et la vigueur des pousses diminue à chaque germination successive (Stoller *et al.*, 1972).

- La formation des tubercules

Au terme de la phase d'élongation des rhizomes obliques profonds, des modifications morphologiques se produisent dans la partie distale du rhizome : raccourcissement progressif des entrenœuds et accroissement du diamètre (**Photo II.6**) (Wills *et al.*, 1980). Pendant qu'il croit en épaisseur, le jeune tubercule se couvre de radicelles blanchâtres (Jansen, 1971 ; Mulligan & Junkins, 1976) et accumule de fortes concentrations d'amidon (Wills *et al.*, 1980).

La dormance des tubercules est un point important à prendre en compte puisqu'elle gêne considérablement la lutte contre *C. esculentus*. Les mécanismes en restent mal connus, mais quelques auteurs ont étudié ce phénomène chez *C. rotundus*. L'âge du tubercule semble être le premier facteur responsable de son entrée en dormance. L'acide abscissique est sans doute l'élément naturel qui intervient dans la dormance du tubercule, mais des composés phénoliques, l'eugénol et l'acide salicylique, peuvent inhiber son activité dans des conditions expérimentales (Jangaard *et al.*, 1971). Les exemples de stimuli qui lèvent l'état de dormance des tubercules sont plus nombreux, même si des niveaux de dormance très différents existent selon le matériel végétal, les dates de récolte et les méthodes de test utilisés. Nous pouvons citer : les fluctuations des températures, la scarification, la dessiccation, l'oxygène, l'acide gibbérellique, l'éthylène et la kinétine (Tumbleson & Kommendahl, 1962 ; Stoller & Sweet, 1987 ; Ratiarson, 2004). Le travail du sol peut également lever la dormance (Taylerson, 1967). En climat tempéré, les températures hivernales et le lessivage des sols sont des actions naturelles qui favorisent la germination des tubercules (Stoller & Sweet, 1987 ; Thullen & Keeley, 1975).

- La floraison

Chez *C. esculentus*, l'induction florale nécessite des jours décroissants. La floraison et la production de semences varient beaucoup suivant les populations, leur localisation géographique ou écologique (Jauzein, 1996) et suivant la variété considérée (Lorougnon, 1969). La floraison intervient en moyenne 6 à 8 semaines après l'émergence, soit à un stade de 6 à 8 feuilles. Le pollen peu fertile explique déjà la faible production de semences, même en cas de floraison abondante. Seules les populations implantées très tôt au printemps peuvent atteindre une maturité suffisante (Jauzein, 1996).

La semence est un akène à péricarpe très résistant qui induit de fortes inhibitions tégumentaires permettant à la semence de rester dormantes plusieurs années. Des comptages de production de semences effectués aux USA montrent que la majorité des akènes sont vides ou exempts d'embryon. Quelques pays réunissent les conditions nécessaires à une production de semences. On a

ainsi dénombré jusqu'à 5000 akènes par hectare, distribués par l'eau d'irrigation dans des parcelles au Soudan, mais cette situation semble exceptionnelle. La plupart des auteurs s'accordent pour minimiser le rôle des semences dans la propagation des *Cyperus*, en particulier dans les régions tempérées. En France, ce rôle doit être négligeable pour la var. *sativus* qui est pratiquement stérile. En revanche, il peut être notable avec la var. *leptostachyus*, sur berges exondées par exemple, où la submersion temporaire favorise la dissémination et la germination (Jauzein, 1996).

L'auto-incompatibilité, souvent citée dans la bibliographie mais rarement vérifiée, n'est peut-être pas fixée. Elle a été observée chez la var. *sativus* par Lorougnon (1969) sur des plants originaires de l'Ouest africain. Le pollen des individus de cette variété est rigoureusement inefficace vis-à-vis des pistils des mêmes individus. L'auteur a cependant réussi à féconder des pistils de *sativus* avec du pollen d'individus originaires de Californie (vraisemblablement var. *leptostachyus*). Sur 9173 fleurs ainsi traitées, 1742 akènes ont été produits. Mais les akènes issus de ces croisements n'ont pas germé. En revanche, la variété américaine est auto-féconde, mais là aussi, les akènes ne germent généralement pas : au bout de huit mois d'essais, seules deux germinations ont pu être observées qui ont donné naissance à des pieds extrêmement chétifs.

2.2.4. Ecologie

Les conditions du milieu influencent largement la croissance et le développement de *C. esculentus*. Les caractéristiques du sol et la photopériode agissent et/ou interagissent sur l'intensité des phases du développement de la mauvaise herbe.

- Caractéristiques du sol

C. esculentus est rapporté présent dans une grande variété de types de sol selon la localisation géographique des observations qui sont réalisées. Ainsi, l'espèce a été observée en sol sableux, sableux-limoneux, sableux-caillouteux, limoneux, argilo-limoneux et argileux (Mulligan & Junkins, 1976). Son aire de répartition ne semble donc pas limitée par ce facteur bien que la texture du sol joue sur le nombre et la vitesse d'émergence des pousses feuillées (Tumbleson & Kommendahl, 1961), ainsi que sur la répartition des rhizomes et donc des tubercules (Stoller & Sweet, 1987).

La richesse du sol constitue bien évidemment un élément important dans la croissance de l'espèce. La biomasse totale des plants ainsi que la masse sèche et le nombre des tubercules sont plus importants sur les rangs de maïs qu'entre les rangs, là où la fertilisation est appliquée lors du semis de la culture (Ghafar & Watson, 1983a). Garg *et al.* (1967, cité dans Stoller & Sweet, 1987) montrent également que l'azote favorise la production des nouvelles pousses feuillées.

En revanche, la croissance et la répartition de *C. esculentus* sont dépendantes de la disponibilité du sol en eau. Dans son habitat d'origine, l'espèce est présente dans des sols inondés au printemps alors que dans les champs cultivés qu'elle envahit, elle pousse souvent dans des sols plus secs. Les infestations s'établissent ainsi le plus souvent dans des zones humides d'où elles rayonnent ensuite. Bell *et al.* (1962) (cité dans Mulligan & Junkins, 1976) ont montré que la germination des tubercules est fortement réduite dans les sols compactés et que les individus poussant à 100% d'humidité produisent significativement plus de tubercules et de matériels végétatifs que ceux poussant à 50% d'humidité (*cf.* aussi Li *et al.*, 2001b). En outre, les taux de germination des graines et des tubercules sont plus élevés en conditions de forte humidité (Lapham & Drennan, 1990 ; Wilén *et al.*, 1996). Des conditions de croissance humides semblent en revanche retarder la floraison et limiter la proportion des ramets qui fleurissent.

Enfin, *C. esculentus* pousse très bien sur tous les types de sol pourvu que l'humidité soit suffisante, y compris à des pH compris entre 5 et 7 (Holm *et al.*, 1977). Le pH ne semble pas être un facteur limitant du développement de l'espèce.

- Température

Les tubercules constituent l'unique partie végétative de *C. esculentus* capable de survivre au gel et donc de passer l'hiver (Mulligan & Junkins, 1976). Selon Stoller (1973), les tubercules survivent dans des zones à faibles températures du sol et de l'air, d'une part car ils sont capables de s'endurcir au froid, et, d'autre part, car le froid extrême de l'air à la surface du sol n'est généralement pas transmis aux couches du sol où les tubercules sont présents (-15 cm en moyenne). L'auteur observe ainsi la survie de 50% des tubercules à -7°C au laboratoire. Au champ, des tubercules sont capables de supporter des températures aériennes de -20°C pendant l'hiver (Stoller & Wax, 1973). Il existe une variabilité de l'endurcissement au froid entre les variétés et vraisemblablement entre les génotypes. Matthieson (1976, cité dans Stoller & Sweet, 1987) a ainsi montré aux USA que les génotypes les plus au nord sont également les plus endurcis au froid (variation des concentrations en lipides). Le froid semblerait même favoriser la germination des tubercules puisque Thullen & Keeley (1975) notent un accroissement des germinations multiples des tubercules lorsque ceux-ci sont conservés de manière prolongée à 5°C environ.

La température minimale nécessaire pour stimuler la germination des tubercules est de 10°C à 12°C selon Stoller *et al.* (1972). Mais cette température ne doit pas être considérée comme une valeur seuil car, dans le sol, les tubercules sont exposés aux fluctuations diurnes et germent mieux sous température fluctuante que sous température constante (Stoller & Sweet, 1987).

▪ Photopériodisme et intensité lumineuse

Parmi les autres facteurs du développement, la photopériode affecte l'initiation des rhizomes, la formation des tubercules et sans doute l'initiation florale. Selon Jansen (1971), le taux de différenciation de l'extrémité distale des rhizomes en bulbes basaux ou en tubercules est maximal lorsque la longueur du jour est de 16h ou comprise entre 8 et 12h respectivement. Les jours courts ont donc tendance à stimuler la tubérisation. En jours longs, les rhizomes auront plus tendance à croître à l'horizontale et à donner des pousses feuillées (Bendixen & Nandihalli, 1987 ; Holm *et al.* 1977 ; Stoller & Sweet, 1987 ; Williams, 1982). Cependant, Jansen (1971) précise bien que les tubercules peuvent être formés quelle que soit la photopériode. Williams (1982) note aussi que la formation de l'inflorescence ne débute que lorsque la durée d'éclairement descend en dessous de 14h.

Malgré sa forte héliophilie et son absence de tige se traduisant par un système foliaire basal très sensible à l'ombrage, l'espèce reste capable de croître à l'ombre ce qui lui permet de perdurer dans les champs cultivés même si la croissance et la reproduction sont toujours réduites à des intensités lumineuses limitées (Jordan-Molero & Stoller, 1978 ; Keeley & Thullen, 1978 ; Patterson, 1982 ; Santos *et al.*, 1997b). Li *et al.* (2001a) précisent en outre que la quantité et la qualité de la lumière ont des effets différentiels sur la croissance et le développement de *C. esculentus*.

▪ Communautés dans lesquelles l'espèce est présente

Hors des espaces cultivés par l'homme, *C. esculentus* est généralement confiné dans des habitats ouverts récemment perturbés. C'est une espèce native le long des berges des rivières, des cours d'eau et des lacs, ainsi que dans les marais et marécages. Ces habitats sont généralement inondés au printemps et il y a peu de compétition des autres espèces au début de la saison de croissance (Mulligan & Junkins, 1976).

En parcelles cultivées, *C. esculentus* est associée à une large variété de mauvaises herbes colonisatrices. Surtout, elle semble être mauvaise compétitrice. Mais comme elle résiste à beaucoup d'herbicides, il y a souvent un accroissement rapide de son abondance qui n'est plus inquiétée par la compétition des autres adventices contrôlées chimiquement (Mulligan & Junkins, 1976).

▪ Intéactions des facteurs

Chaque facteur édaphique ou climatique a des effets favorables ou défavorables sur *C. esculentus*, son abondance et sa dynamique. A l'échelle de la parcelle, l'infestation ne réagit pas à l'effet d'une succession d'éléments indépendants, mais plutôt à l'interaction d'un ensemble de facteurs interdépendants dans un contexte agro-écologique (Ratiarson, 2004). Ainsi, la dessiccation interagit avec la température sur la longévité des tubercules. Une combinaison de températures basses et d'une faible humidité est plus efficace pour tuer les tubercules que l'un des deux facteurs appliqué seul

(Thomas, 1969). L'humidité est un paramètre critique pour la germination des graines, mais celle-ci est largement améliorée par une intensité lumineuse élevée (Lapham & Drennan, 1990).

Cette notion peut expliquer certains désaccords entre auteurs quant à l'action précise d'un facteur sur l'initiation d'une phase de développement ou sur la longévité d'une autre. Ainsi, sous climat tempéré, le réchauffement du sol est considéré comme le stimulus principal de la germination des tubercules (Jauzein, 1996) tandis qu'il s'agit de l'humidité du sol sous climat aride (Lapham, 1985). La photopériode est le facteur principal contrôlant la différenciation de l'extrémité des rhizomes en bulbe basal ou en tubercule (Jansen, 1971) mais les fluctuations de température ainsi que la disponibilité en nutriments influencent également la différenciation des rhizomes (Garg *et al.*, 1967).

2.2.5. Variabilité des traits d'histoire de vie

Le cycle de vie d'une espèce se décompose en événements majeurs, quantifiables, appelés traits d'histoire de vie (paramètres de fécondité, croissance, survie). Les végétaux présentent des fortes variations de leur traits d'histoire de vie sous l'influence des variations environnementales (*plasticité phénotypique*), mais aussi en fonction des conditions expérimentales ou du matériel végétal utilisé (génotype).

Ainsi, au champ, 1 tubercule a formé en un an une tache de 2 m de diamètre contenant 1900 plants et presque 7000 tubercules (Tumbleson & Kommedahl, 1961). Au Zimbabwe, Lapham (1985) a compté 17681 tubercules la première année de croissance d'un unique clone, aboutissant à 163000 à la fin de la seconde année, pour une densité maximale de 15300 tubercules par m². Mulligan & Junkins (1976) rapportent de fortes variabilités de comportement selon la localisation des populations étudiées : au Canada, à la même date, des individus d'une population sont encore dépourvus de tubercules tandis qu'une population distante d'une cinquantaine de kilomètres en présente déjà beaucoup. De même, le taux des individus portant des fleurs passe de 0 à 50% sur la même distance (Stoller & Sweet, 1987). En placettes expérimentales, une pousse feuillée est capable de développer un système produisant en une saison jusqu'à 90000 graines avec une viabilité supérieure à 50% (Hill *et al.*, 1963). Au NE des Etats-Unis, Justice & Whitehead (1946) ont observé des plants produisant 1500 graines viables par inflorescence et la viabilité des graines varie de 50 à 95% du nord au sud des USA. Lapham & Drennan (1990) rapportent, quant à eux, des infestations au Zimbabwe et au Massachusetts qui ont produit respectivement 100 et 605 millions de graines par hectare.

Les études font ainsi état de fortes variabilités pour presque toutes les caractéristiques biologiques et morphologiques mesurées (Thullen & Keeley, 1975 ; Costa & Appleby, 1976 ; Stoller & Sweet, 1987 ; Ter Borg *et al.*, 1988 ; Holt, 1994 ; Li *et al.*, 2001b), particulièrement lorsque les localisations géographiques diffèrent. Mais peu d'auteurs précisent sur quelle variété ils travaillent.

La variation génotypique est rapportée pour de nombreuses caractéristiques biologiques telles que la dormance et la longévité des tubercules, le développement des rhizomes et des tubercules, la floraison ou la réponse aux herbicides. A New York, la longévité et les différences de dormance des tubercules sont à l'origine des différences de temps nécessaires pour éliminer des infestations installées des var. *esculentus* et *leptostachyus* (Yip, 1978). Des populations monovariétales, cultivées en des lieux différents, ont également montré des temps nécessaires à l'élimination des populations significativement différents, révélant ainsi une importante interaction variété/localisation qui n'a pas été étudiée.

En l'absence de conditions communes aux différentes études de propagation et de multiplication de *C. esculentus*, il est impossible de différencier la contribution des différences héritées résultant de génotypes différents, et celles dues aux facteurs environnementaux (Lapham, 1985). La plasticité de *C. esculentus* peut donc avoir des conséquences pour la détermination intraspécifique des spécimens. L'effet de l'environnement peut modifier profondément l'apparence de la plante. Comme *C. esculentus* est une espèce cosmopolite, cette plasticité peut facilement mener à une large variété de formes morphologiques résultant des interactions entre l'environnement et les différents génotypes. Cette variabilité rend une détermination précise des variétés difficile, particulièrement entre les var. *esculentus* et *leptostachyus* (Schippers *et al.*, 1995).

2.2.6. *Cyperus esculentus* comme mauvaise herbe

▪ Importance économique

Les pertes de rendement sont importantes mais varient selon la compétitivité de *C. esculentus* qui dépend des conditions du milieu et du système de culture.

Lorsque *C. esculentus* constitue une adventice des cultures, elle provoque des pertes économiques non négligeables. Il n'est pas rare d'observer des baisses des rendements jusqu'à 50%. Dans l'est des USA, l'espèce constituait déjà une adventice sérieuse au début des années 1970 dans environ 10 à 15% des terres destinées au maïs, à la luzerne, à la pomme de terre, aux légumes et aux vergers (Mulligan & Junkins, 1976). Une étude dans l'Illinois rapporte une réduction de 8% des rendements de coton chaque centaine de pousses de souchet par m² (Stoller *et al.*, 1979). Dans l'Alabama, c'est une perte de 18kg.ha⁻¹ pour chaque plant de *C. esculentus* au mètre carré qui est rapportée par Patterson *et al.* (1980) et la liste est loin d'être exhaustive...(Santos *et al.*, 1997a ; Johnson & Mullinix, 1997 et 1999 ; Moffett & McCloskey, 1998 ; Leon *et al.*, 2003 ; Motis *et al.*, 2003).

En 1984, les Pays-Bas ont interdit la récolte de toutes cultures souterraines (pomme de terre, bulbe de fleurs, carottes...) dans les champs infestés par *C. esculentus* (Bendixen & Nadihalli, 1987 ; Ter Borg & Schippers, 1992).

En Haute Lande, la présence de l'adventice occasionne des problèmes importants : pour les exploitations actuellement concernées, les coûts de contrôle sont énormes. *Cyperus esculentus* semble résister aux produits phytosanitaires traditionnellement utilisés pour le contrôle des adventices classiques, entraînant des applications d'herbicides à des doses largement supérieures aux pratiques habituelles. En maïs, le surcoût résultant du traitement du souchet est ainsi estimé à 30 euros par hectare, soit une augmentation de 50% des dépenses phytosanitaires (GRCETA, 2001). En cultures spécialisées (notamment en carottes et en bulbes), certaines exploitations ont eu recours à une désinfection du sol. Cette technique a montré des résultats intéressants en terme de contrôle mais reste nécessairement limitée par son coût et la récente interdiction du produit concerné. Aucun autre produit homologué n'a montré une efficacité suffisante.

▪ L'adventice *C. esculentus* dans le monde

Cyperus rotundus et *C. esculentus* sont classés respectivement à la 1^{ère} et 16^{ème} place des « pires mauvaises herbes mondiales » en terme de pays concernés et de cultures touchées (Holm *et al.*, 1977). *C. esculentus* constitue une adventice pour au moins 21 cultures dans plus de 30 pays partout dans le monde (Holm *et al.*, 1991, cité dans Defelice, 2002).

L'espèce est maintenant considérée comme une adventice très sérieuse dans de nombreux pays africains et américains, comme un problème majeur en Australie, Inde, Mexique et Swaziland, comme une adventice commune en Argentine (Eyherabide *et al.*, 2001), Iran et au Portugal, et une adventice présente en France, en Suisse (Schmitt & Sahli, 1992) et de nombreux pays d'Asie tropicale et subtropicale, d'Afrique, d'Amérique centrale et du sud (Holm *et al.*, 1991).

C. esculentus constitue un véritable problème dans les cultures de sucre de canne, maïs, coton, soja, café, céréales, légumes, betteraves à sucre, ananas, riz, thé, citron et tabac à des niveaux différents selon les pays (Holm *et al.*, 1977).

L'aspect le plus intrigant de *C. esculentus* est son évolution soudaine en adventice majeure, particulièrement aux Etats-Unis. D'adventice mineure, l'espèce semble inconnue ou largement ignorée jusqu'au milieu du 20^{ème} siècle lorsqu'elle est rapidement devenue une menace dans la « corn belt » (Stoller, 1981). De même, au Canada, les premières infestations datent des années 1930 mais ne deviennent réellement importantes qu'à partir des années 1950 (Mulligan & Junkins, 1976). L'utilisation de plus en plus répandue des herbicides qui contrôlent les autres adventices, associée à une réduction des labours et du travail du sol, sont les pratiques les plus souvent citées pour expliquer cette rapide extension. Dans d'autres régions du monde, c'est vraisemblablement l'intensification de l'irrigation qui a fourni un environnement adéquat à l'espèce dans les champs cultivés (Negbi, 1992, cité dans Defelice, 2002).

▪ L'adventice *C. esculentus* en France

Malgré son importance mondiale, *Cyperus sp.* ne constituent pas une catégorie d'adventices commune sur le territoire métropolitain. Elles restent très peu connues de la grande majorité des agriculteurs et de leurs conseillers. Le dernier recensement plus ou moins exhaustif de la présence de *C. esculentus* dans les cultures françaises date de 1996 (**Figure II.4**) (Bernard, 1996). Deux secteurs apparaissaient particulièrement concernés par l'espèce :

- le nord des Pyrénées-Atlantiques et le sud des Landes : l'espèce est implantée aux alentours de Bayonne, dans les marais côtiers proches de l'Adour et entre Peyrehorade et Navarrenx dans les vallées des gaves, sur maïs en particulier. Sa présence en Haute Lande était alors considérée comme rarissime.
- la Sologne : *C. esculentus* y aurait été introduite de Hollande et s'est solidement implantée dans la région de Contres et de Soings-en-Sologne. Elle est très concurrentielle sur de nombreuses cultures : asperge, pomme de terre, fraisier, maïs...

La présence gênante de *C. esculentus* est aussi remarquée sur des zones géographiquement limitées où elle a été introduite par des apports de composts, de terre ou de terreaux contaminés lors de plantations. Elle s'implante dans des terres basses soumises à l'inondation et près d'installations d'irrigation. On la rencontre dans le sud du Finistère et la région de Vannes (cultures légumières), en Haute-Saône et sous forme de foyers réduits dans l'Oise et le Pas-de-Calais, à l'est du Gers, en vallée de Garonne (maïs et soja irrigués) ou du Lot-et-Garonne, dans l'estuaire de la Gironde (maïs), et dans les basses vallées de la Garonne et de la Dordogne (vigne, maïs), le marais charentais...

Bien que fortement implantée en Sologne depuis plus de 30 ans maintenant, *C. esculentus* ne semble pas s'étendre davantage dans la région. Comme en Haute Lande, les sols y sont de type sableux. En revanche, les itinéraires techniques sont différents, et surtout la disponibilité en eau est bien moindre avec l'absence d'irrigation généralisée. Il est probable que ce critère constitue un facteur limitant de son extension en Sologne.

▪ Compétition

C. esculentus occasionne des pertes de rendement des cultures infestées, gêne le travail mécanique du sol, abrite des arthropodes et nématodes potentiellement dangereux pour les cultures, génère de la compétition pour la lumière et les nutriments du sol et occasionne des dommages mécaniques en perçant les organes souterrains d'autres plantes, réduisant ainsi la qualité de la récolte (bulbes de fleurs, tubercules de pomme de terre) (Holm *et al.*, 1977 ; Ramirez & Bendixen, 1982).

L'adventice agit au niveau de tous les facteurs de la compétition. Malgré leur port (absence de tige et système foliaire basal), la densité des populations peut créer un écran à la lumière pour des plantes cultivées à large espacement, tant que la plante cultivée n'a pas pris le dessus (**Photo II.7**)

(William & Bendixen, 1987). De nature hygrophile, *C. esculentus* absorbe beaucoup d'eau et est capable d'aller la chercher profondément si besoin est (Keeley & Thullen, 1975). Tous les éléments nutritifs sont par ailleurs fortement stockés dans l'appareil souterrain : une population peut ainsi détourner en zone tropicale humide 815 kg de sulfate d'ammonium, 320 kg de potasse et 200 kg de superphosphate par hectare (Jauzein, 1996). Volz (1977, cité dans Keeley, 1985) suggère que les racines de la mauvaise herbe diminuent la teneur en azote disponible dans le sol en stimulant l'activité de la bactérie qui dénitrifie NO_3 en N_2 , non assimilable par les plantes.

La maîtrise croissante des autres adventices réduit leur pression compétitive vis à vis de *C. esculentus*, sensible à la compétition, et qui s'en trouve alors d'autant plus vigoureux. En Oregon par exemple, les agriculteurs cultivant des orchidées n'avaient que très rarement noté la présence de *C. esculentus* avant le contrôle efficace d'*Agropyron repens* (William & Bendixen, 1985).

C. esculentus est également un hôte alternatif pour plusieurs pestes importantes des cultures, notamment pour *Meloidogyne incognita* nématode pathogène sérieux du coton, du poivre et du soja et pour *Sphenophorous callosus* sur maïs (Mulligan & Junkins, 1976 ; Defelice, 2002).

- *Le cas particulier de la dissémination par les graines*

C. esculentus produit des graines viables mais la plupart des auteurs s'accordent à dire qu'elles jouent un rôle insignifiant pour la propagation de l'espèce dans la plupart des zones cultivées, en particulier dans les régions tempérées, notamment en raison de l'absence de vigueur des germinations issues de graines, apparemment sensibles aux traitements chimiques (Hauser, 1961 ; Justice & Whitehead, 1946 ; Mulligan & Junkins, 1976 ; Stoller & Sweet, 1987 ; Thullen & Keeley, 1979).

2.2.7. Moyens de lutte

- *Gestion des cultures*

C. esculentus occasionne les plus grandes pertes de rendement sur les cultures n'offrant qu'une compétition minimale et dépourvue d'une canopée dense et uniforme. Les pratiques culturales doivent donc inclure des dates de semis adaptées pour permettre des cultures supplémentaires et limiter les périodes sans couverture végétale, la sélection de cultures compétitives ou de cultivars vigoureux qui émergent rapidement (Lotz *et al.*, 1991), et une plantation à forte densité et aux rangs étroits (Ghafar & Watson, 1983b ; William & Bendixen, 1985).

La mauvaise herbe nécessite un fort ensoleillement et une humidité suffisante pour croître et se développer. Dans la vallée mexicaine d'Ojos Negros, la luzerne a été introduite dans la rotation des parcelles infestées par l'adventice. L'ombrage résultant de cette culture limite fortement la croissance des parties aériennes de *C. esculentus*. Le contrôle semble efficace à condition de cultiver la luzerne plusieurs années. Lotz *et al.* (1991) observent la même tendance en introduisant des cultures de

chanvre dans la rotation et en privilégiant un engrais vert après la moisson à une simple jachère. Ces auteurs déduisent aussi de leurs expérimentations que la compétition pour la lumière est le principal facteur expliquant les effets des cultures sur la dynamique des populations de l'adventice.

▪ Travail du sol

La perturbation mécanique du sol, et en particulier le labour de présemis, stimule la germination des tubercules (Glaze, 1987 ; Taylorson, 1967) ce qui réduit leurs réserves énergétiques de 60%, tandis que l'initiation des autres germinations utilise encore 10% supplémentaires des réserves carbonées. Le passage fréquent du rotavator permet donc d'épuiser les réserves du tubercule, de réduire la vigueur des plants, d'installer plus rapidement une canopée compétitive (William & Bendixen, 1985) et de remonter les tubercules vers la surface, où leur longévité est décriée. Le travail du sol est donc l'un des composants nécessaires d'un programme de gestion des *Cyperus*. Lorsqu'elle a été testée, la réduction du travail mécanique a favorisé la prolifération de *C. esculentus* (Hauser, 1962), comme de toutes autres espèces adventices (Buhler, 1995).

▪ Contrôle chimique

Les herbicides sélectifs utilisés pour le contrôle de *C. esculentus* ne semblent pas tuer les tubercules ; ils agissent uniquement sur les germinations issues de graines (s'il y en a) et les pousses feuillées (Stoller & Sweet, 1987). A défaut de détruire les tubercules, l'inhibition de leur formation permettrait le contrôle des infestations. Le choix des dates d'application est donc important : la fenêtre d'intervention entre la levée et l'initiation des premiers tubercules ne doit pas être manquée (Stoller *et al.*, 1972).

Qu'elles inhibent la synthèse des acides aminés (amino-phosphates, sulfonilurées), la synthèse des lipides (Fops ou acétamides), qu'elles affectent la photosynthèse proprement dite (uraciles, urées substituées, benzothiadiazones, triazinones, ammoniums quaternaires), perturbent la régulation de l'auxine (aryloxyacides), inhibent la synthèse des caroténoïdes (furanones ou diphényl-éthers) ou perturbent la croissance (acides phtaliques, benzonitriles), de nombreuses familles de molécules chimiques ont été testées sur les *Cyperaceae* depuis les années 1970, (Wax *et al.*, 1972 ; Parochetti, 1974 ; Banks, 1983 ; Keeley *et al.*, 1987 ; Keeling *et al.*, 1990 ; Ackley *et al.*, 1996 ; Hutchinson *et al.*, 2004 ; Gilreath & Santos, 2005) ainsi que les modalités de leurs utilisations (Chase & Appleby, 1979a, 1979b ; Moosavia-Nia & Dore, 1979a ; Wehtje *et al.*, 1997 ; Wilcut, 1998) et de leurs actions (Pereira *et al.*, 1987), parfois associées à des rotations culturales particulières (Hauser *et al.*, 1974 ; Keeley *et al.*, 1979, 1983 ; Manley *et al.*, 2002).

Les résultats diffèrent fortement d'une famille de molécules à l'autre mais il n'existe pas d'herbicide contrôlant efficacement *C. esculentus* en une application. Des applications répétées aux doses conseillées sont nécessaires pour permettre un contrôle annuel acceptable de la mauvaise herbe.

Par ailleurs, dans les rizières d'Espagne, de Corée et d'Australie notamment, *C. difformis*, une adventice congénérique de *C. esculentus*, s'est révélée résistante aux sulfonylurées, herbicides inhibiteurs de l'enzyme ALS (Acétolactate Synthase) qui conduit à la synthèse des acides aminés ramifiés (Ruiz-Santaella *et al.*, 2004 ; Kuk *et al.*, 2004 ; Baines & Pratley, 2004). La menace du développement de systèmes de résistance chez *C. esculentus* suite à l'intensification des traitements herbicides n'est donc pas négligeable.

- Contrôle biologique

Qu'il s'agisse d'insectes (Keeley, Thullen & Miller, 1970 ; Phatak *et al.*, 1987) ou d'agents pathogènes (Phatak *et al.*, 1987 ; Beste *et al.*, 1992 ; Garcia-Jimenez *et al.*, 1998 ; Kadir & Charudattan, 2000), les expérimentations ont abouti à des résultats contrastés mais le plus souvent positifs pour le contrôle effectif de *C. esculentus* (Beste *et al.*, 1992 ; Callaway *et al.*, 1985, cité dans Phatak *et al.*, 1987). La plupart des études réalisées sur le contrôle biologique de l'adventice ont été menées en serres en conditions contrôlées. L'efficacité de ce type de lutte à l'échelle de la parcelle agricole reste encore hypothétique et des études supplémentaires sont nécessaires.

- Solarisation du sol

L'utilisation d'un film de polyéthylène capable de retenir les infra-rouges permet de transmettre l'énergie lumineuse au sol où elle est absorbée et utilisée pour le chauffer. Si la température dans le sol atteint des valeurs suffisamment élevées, adventices, insectes et pathogènes sont affaiblis ou tués. Chase *et al.* (1998) relèvent cependant des cas où les rhizomes de *C. esculentus* parviennent à percer le film, permettant ainsi aux pousses feuillées de se développer au-dessus. Les auteurs concluent que cette technique permet effectivement de réduire les populations de tubercules (-40% environ selon Elmore, 1991) mais ne développe pas des températures létales à des profondeurs suffisantes pour en assurer la complète éradication.

- Prophylaxie

Comme la reproduction sexuée n'est pas considérée comme un mode de dissémination en parcelles cultivées, *C. esculentus* est le plus souvent dispersé par le transport des tubercules sur les équipements agricoles depuis les champs infestés vers les parcelles propres ou par la plantation de matériel végétal contaminé. Le nettoyage méthodique du matériel, en particulier des machines agricoles servant au travail du sol ou à la récolte, est donc indispensable entre les parcelles. Le rejet des stocks contaminés doit être systématique et la surveillance des parcelles régulière et approfondie pour éliminer toute nouvelle infestation (William & Bendixen, 1985).

2.3. Cadre géographique et agricole : la Haute Lande

Les Landes de Gascogne, vaste triangle de sable de plus d'un million d'hectares, présentent plusieurs visages (**Figure II.5**). Le nom de *Grandes Landes* est donné à la partie la plus ingrate, couvrant près de la moitié de la superficie totale, avec les Landes du Médoc, les Landes de Bordeaux, la « Grande Lande »... Y règnent d'immenses surfaces planes. Cette plaine est appelée, par opposition aux vallées, la « Haute Lande » ou « plateau landais ».

2.3.1. Aspects géographiques, pédologiques et climatiques

▪ Les limites géographiques

Répartie sur trois des cinq départements que compte la région Aquitaine, la Gironde (33) au nord, les Landes (40) au sud et le Lot-et-Garonne (47) à l'est, la Haute Lande se situe dans la partie centrale du massif forestier des Landes de Gascogne, entre Garonne au nord, Adour et Midouze au sud et le cordon littoral atlantique dunaire à l'ouest. La Haute Lande couvre ainsi la majeure partie de la forêt landaise, soit le triangle qui a été recouvert par le *sable des Landes*. Autrefois caractérisées par ses étendues marécageuses, les Landes de Gascogne représentent aujourd'hui le plus grand massif forestier résineux artificialisé d'Europe occidentale avec un million d'hectares boisés dont 830 000 hectares de Pins maritimes. La surface totale de la Haute Lande proprement dite est de 700 000 ha dont 620 000 environ sont en sylviculture.

▪ Les sols

La mise en place du Sable des Landes résulte essentiellement d'un remaniement éolien des dépôts alluviaux qui recouvrent la surface du Bassin centre-aquitain et s'étalent sur le plateau continental, exondé lors des phases climatiques arides et froides de la glaciation würmienne. Sous l'action des vents dominants des secteurs WNW à NW, plusieurs phases d'épandage du sable se succèdent. A la fin du Tardiglaciaire, les sables éoliens recouvrent toute la surface du complexe intermédiaire et des vents du NW édifient les dunes continentales.

Les sols sableux du plateau landais sont pauvres en minéraux altérables et en fraction argilo-limoneuse mais riches en matières organiques. Cette caractéristique leur confère un manque de cohésion, une forte sensibilité aux actions de l'eau et du vent, ainsi qu'une grande facilité culturale (GEREA 1990). Ils sont totalement dépourvus de calcaire et présentent une réaction fortement acide, comprise entre 4 et 4,6 dans les horizons supérieurs (Jolivet 2000).

La matière organique, en l'absence presque totale d'argile, constitue le complexe absorbant sur lequel les éléments minéraux se fixent. La capacité d'échange cationique est faible et le complexe absorbant désaturé (manque de cations). L'apport d'amendements et d'engrais « recharge » ce

compartiment en bases échangeables et augmente ainsi la fertilité. La matière organique brute, provenant de l'accumulation de débris végétaux, évolue selon les conditions d'acidité et d'hydromorphie ; d'abord incorporée au sol (formation des acides humiques), elle se minéralise lentement, libérant les éléments nécessaires à la croissance et au développement des végétaux.

En lande humide (*cf.* les différents types de landes en annexe 2), où la végétation comprend davantage de graminées, l'humus, moins acide, se minéralise un peu plus vite. L'aération du sol et l'assainissement accélèrent la minéralisation, ce qui libère de l'azote. La diminution du taux de matière organique se traduit par une diminution de la réserve hydrique et de la quantité d'éléments minéraux fixés par le sol. Cette perte doit être compensée pour conserver au sol son support de fertilité : une restitution est nécessaire, soit par un engrais vert, soit par incorporation des résidus de culture dans le sol (GEREA 1990).

- *Le climat*

Les Landes de Gascogne bénéficient d'un climat doux et humide de type atlantique méridional. Les précipitations annuelles sont abondantes mais variables de 800 à 1 200 mm (gradient croissant du nord au sud), avec deux maxima, au printemps et à l'automne. La température moyenne annuelle est de 12°C et les amplitudes thermiques saisonnières sont relativement faibles. Les écarts journaliers de température peuvent être importants : la chaleur accumulée par le sable la journée est restituée à l'atmosphère la nuit. La pluviométrie et les températures mensuelles à Bordeaux donnent une idée des caractéristiques globales du climat local (**Figure II.6**). L'évapotranspiration est supérieure aux précipitations dès le mois d'avril et jusqu'en septembre, résultant en un bilan hydrique négatif des horizons superficiels du sol dès le mois de mai.

- *La ressource en eau*

La région est dotée d'un système hydraulique bien alimenté. Sa situation en région océanique lui assure des précipitations soutenues et une recharge rapide des ressources en eau superficielles et souterraines. Ces ressources représentent un gisement naturel important mais inégalement réparti dans le temps (variations saisonnières) et dans l'espace.

Les ressources souterraines en eau sont constituées par deux nappes superposées (GEREA 1990), la nappe Plioquaternaire, la plus superficielle et alimentée par l'infiltration de surface, et la nappe Miocène, de 100 à 200 m de profondeur, protégée des infiltrations superficielles par des couches imperméables d'argile.

Qu'elle soit en excès ou qu'elle fasse défaut, l'eau représente dans les Landes de Gascogne le principal facteur responsable de la différenciation des sols et de la répartition des paysages. La mise en valeur agricole des landes, qu'elle soit pastorale, sylvicole ou culturale, a donc nécessité la maîtrise de cet élément essentiel.

Le paysage landais tel qu'on peut l'observer aujourd'hui constitue l'étape la plus récente d'une évolution fortement marquée par l'empreinte anthropique et dont l'histoire se confond avec celle d'un arbre indigène : le Pin maritime. Cette histoire comporte plusieurs épisodes caractérisés par de profondes transformations du paysage landais, dont en dernier lieu, l'expansion d'une plante tropicale récemment introduite : le maïs (*cf.* l'historique de l'occupation des sols en annexe 3).

2.3.2. *L'agriculture en Haute Lande*

▪ *L'adaptation au contexte pédo-climatique*

La création d'une zone agricole sur la Haute Lande résulte de la volonté des pouvoirs publics et de quelques agriculteurs arrivés dans les Landes dans les années 1950 qui vont réduire peu à peu les obstacles à la mise en valeur de sols considérés initialement comme peu favorables. A partir de 1962, le développement de l'irrigation ouvre de nouvelles perspectives de rentabilité (Neveu 1993).

A la fois par esprit d'entreprise et en raison des difficultés techniques, les agriculteurs de la Haute Lande vont se regrouper, d'abord localement sous forme de CETA (Centre d'Etudes Techniques Agricoles) puis à l'échelle du triangle sableux (naissance du GRCETA.SFA) afin de créer leur propre référentiel agronomique (**Figure II.7**).

De 1980 à 1992, défrichement, préparation des sols, drainage et irrigation permettent de développer des productions céréalières et légumières sur de grandes surfaces, à un moment où les conditions économiques sont intéressantes : la PAC des années 1980 est celle des prix garantis. Les résultats obtenus permettent de poursuivre les investissements : modernisation des équipements, lancement de nouvelles cultures... La Haute Lande devient alors une vitrine des techniques agricoles avancées : fertilisation raisonnée, fractionnement des apports, analyse des potentialités organiques du sol, adaptation de l'irrigation aux besoins des plantes, protection contre l'érosion éolienne.

A partir de 1992, la nouvelle version de la PAC remet en cause des acquis techniques et économiques : les contraintes environnementales deviennent beaucoup plus pressantes et certaines productions (maïs grain notamment) sont moins rémunératrices. La diversification légumière est l'une des réponses à ce nouveau paysage politique et économique.

▪ *Les exploitations agricoles sur la Haute Lande aujourd'hui*

Dans les zones de défrichement des Grandes Landes au sud de Bordeaux, 293 exploitations se partagent 25 548 hectares de Surface Agricole Utilisée¹ girondine pour une SAU moyenne de 87

¹ La Surface Agricole Utilisée (SAU) comprend toutes les terres de l'exploitation cultivées : grandes cultures, cultures permanentes, fourrages, légumes, fleurs et plantes ornementales, jardins familiaux, jachères... Sont exclus les sols des bâtiments et cours, les landes non productives et les friches, les superficies boisées et le territoire non agricole de l'exploitation (étangs, jardins d'agrément, chemins privés).

hectares (Neveu 1993, Agreste 2005). Dans la zone landaise de la Haute Lande, 726 exploitations se répartissent sur 52 700 hectares, soit une SAU moyenne de 73 hectares.

Une SAU moyenne de 77 hectares par exploitations de la Haute Lande est très supérieure à la SAU moyenne des exploitations aquitaines (29 hectares) et même à la SAU moyenne nationale (47 hectares en 2003) (Agreste 2005) (**Figure II.8 ; Tableau II.2**). Mais si la SAU moyenne est élevée sur la Haute Lande, toutes les exploitations ne présentent pas des surfaces équivalentes : 606 exploitations (soit 60 % des exploitations) ont une SAU inférieure à 50 hectares et 188 exploitations (18 %) ont entre 50 et 100 hectares tandis que 225 exploitations ont une SAU supérieure à 100 hectares. Autrement dit, les exploitations de plus de 100 hectares pèsent pour 68 % de la SAU totale tandis que celles de moins de 50 hectares représentent 15 % de la SAU.

Ainsi, comparativement aux autres exploitations aquitaines, les structures agricoles de la Haute Lande présentent des parcellaires beaucoup plus étendus et rarement morcelés. Ces vastes plaines sableuses qui interrompent et ponctuent des paysages dominés par le Pin maritime sont propices aux cultures du maïs et de divers légumes à condition qu'elles soient irriguées.

- *Le développement de l'irrigation sur la Haute Lande*

Si la pluviométrie moyenne est bien répartie et permet à elle seule une production de 60 à 70 quintaux/hectare de maïs, l'augmentation des surfaces irriguées a permis d'accroître considérablement le rendement à l'hectare et de pallier les déficits de la pluviométrie (GEREA 1990). Chossat (1992, Cemagref) est plus radical et considère que sur des sols ayant une réserve en eau faible¹ et sous un climat présentant un déficit pluviométrique estival, l'irrigation est un aménagement indispensable sans lequel aucune production n'est économiquement viable.

Dans le Sud-Ouest, les besoins en eau du maïs sont élevés : au cours de son cycle (avril à octobre) ces besoins varient de 300 à 550 mm selon les années, le lieu et la variété². La consommation réelle reste cependant inférieure si l'été est vraiment sec. En Haute Lande, la période où l'irrigation du maïs est nécessaire s'étend généralement de début juin à début septembre, mais une irrigation peut être nécessaire au semis pour favoriser la levée des plantes et éventuellement en mai si le temps est chaud et sec (GRCETA 1999).

Pour répondre aux besoins en irrigation des cultures, les superficies irriguées croissent régulièrement pour atteindre en Haute Lande, en 2000, 40% de la SAU en Gironde et 51,6 % dans les Landes (Agreste 2005).

¹ Les sols sableux de la Haute Lande, avec un horizon humifère rarement supérieur à 40 cm, ont une réserve en eau faible à très faible (GRCETA 1999).

² A titre de comparaison, les besoins en eau d'une forêt de Pin maritime sont de l'ordre de 600 mm.

▪ *Les cultures agricoles de la Haute Lande*

Plus de la moitié des terres arables landaises et girondines sont principalement destinées au maïs et 10% environ sont réservées aux pommes de terres et légumes frais. Pour les deux départements, ces cultures sont surtout le fait de la Haute Lande (**Tableau II.3**).

La prédominance du maïs

Le maïs devient, à partir de 1950, le support d'une véritable révolution technico-économique grâce à l'introduction de grandes cultures de maïs hybrides américains et à l'apparition de l'atrazine. De 1950 à 1960, la production connaît une véritable explosion : les superficies doublent, la récolte de maïs grain est multipliée par cinq, atteignant 10 millions de quintaux en Aquitaine. Dans les années 1990, couvrant près de 400 000 hectares, elle dépasse, en moyenne annuelle, les 30 millions de quintaux, soit près du quart de la production française et 10% du total de l'Union européenne. L'Aquitaine s'affirme ainsi comme première région maïsicole d'Europe en maïs grain mais aussi en maïs semences pour lequel elle assure plus du tiers de la production française. Elle est encore au premier rang national en maïs doux avec 85% des volumes produits (**Figure II.9**).

Dans les départements de la Gironde et des Landes, les surfaces destinées au maïs grain en 2004 représentent respectivement 38 400 et 128 000 hectares, soit 81,7% et 92,5% des surfaces cultivées en céréales, pour un rendement moyen de 92 et 98 qtx/ha. Sur la zone agricole de la Haute Lande, 72% en moyenne de la SAU des exploitations est en maïs (**Tableau II.4**).

Le maïs grain est donc bien la culture prédominante en Haute Lande depuis l'implantation dans les années 1950 des grandes exploitations. Cependant, suite aux réformes de la PAC de 1992 et aux fluctuations des prix du maïs, une diversification légumière s'est développée depuis le début des années 1990.

Les autres cultures

Avec près de 8% de la valeur des productions végétales, les légumes tiennent une place de choix en Aquitaine. Les surfaces consacrées aux cultures légumières en frais rassemblent pour l'Aquitaine plus de 50 000 hectares en 2002 dont près de 26 000 de maïs doux. Troisième en terme de surface au plan national (derrière la Bretagne et le Nord), cette position s'accompagne d'une plus grande spécialisation (**Figure II.10**). Ainsi, plus du tiers de la production nationale de carottes est concentrée dans les « sables » aquitains, le maïs doux français est quasiment exclusivement cultivé en Aquitaine, surtout dans les Landes (83% des surfaces nationales), et la culture du haricot vert représente 22,5% de la production nationale en 2004. Le développement de la bulbiculture a également été spectaculaire en Gironde et dans les Landes avec 680 hectares de bulbes grâce aux contrats passés localement avec des producteurs hollandais qui trouvent en Haute Lande des sols

adaptés et un climat favorable. L'asperge (1/4 de la production nationale), la pomme de terre et le poireau (290 ha en Haute Lande en 2004) sont également des cultures bien présentes (Agreste 2005).

De nouvelles pistes paraissent s'ouvrir en permanence : tomates, plantes aromatiques ou médicinales, fruits rouges... Bien que nettement moins importantes que le maïs grain en surface couverte et en tonnages produits, ces nouvelles cultures caractérisent aujourd'hui très fortement l'agriculture de la Haute Lande, en particulier par leur part très substantielle dans la production nationale. Le **tableau II.5** résume les principales productions de 2002.

Comparativement à la culture du maïs grain, les particularités et les itinéraires techniques des cultures légumières favorisent souvent les mauvaises herbes, et surtout *C. esculentus*. Ainsi, les cultures légumières et florales, hors maïs doux, sont de stature basse, peu couvrantes, et permettent un passage accru de la lumière vers le sol. Toutes les adventices, dès les premiers stades de développement, bénéficient donc de la forte intensité lumineuse. Bien que le maïs doux soit une culture couvrante, sa récolte, dès la fin juillet, est plus précoce que celle du maïs grain (septembre-octobre) ce qui permet la levée d'une nouvelle vague de *C. esculentus*. Le développement des surfaces destinées aux légumes en Haute Lande a donc favorisé le développement et l'expansion des populations de l'adventice.

- *Cycles de développement de quelques cultures et exemples de successions culturales en Haute Lande*

Les périodes d'observation et d'intervention sur la culture correspondent ou sont assimilées, pour la plupart d'entre elles, à des rendez-vous jalonnés par des stades repères de développement, dont les dates varient selon la date de semis, la climatologie, les variétés et parfois le sol.

Le maïs

Le maïs est une plante hybride. Son cycle de développement se caractérise par son intensité et sa brièveté. Comme toutes les plantes en C4, le maïs possède un système biochimique très efficace pour valoriser l'énergie solaire, assimiler le carbone et fabriquer de la matière sèche. Les différents stades de développement du maïs (**Tableau II.6**) sont bien repérables par les cumuls de températures calculés au seuil 6 – 30 °C entre le semis et la récolte.

Le maïs est particulièrement sensible à la concurrence des adventices du stade 2 feuilles (début mai) jusqu'à l'initiation de la panicule et de l'épi, au stade 8-10 feuilles (juin). Moins performante dans la recherche de l'eau et des éléments fertilisants, la culture est rapidement pénalisée dans les parcelles mal désherbées. Seul l'ombrage de l'interligne à partir de 10-12 feuilles lui permet de rétablir sa suprématie sur des adventices estivales aux besoins élevés en intensité lumineuse. La période critique mai-juin est aussi celle des fortes multiplications des pousses feuillées de *C. esculentus*. La

forte compétition exercée par l'adventice sur le maïs à cette période peut donc contribuer à diminuer les rendements futurs de la récolte.

La carotte

Deux types de carottes sont cultivées en Haute Lande, les jeunes carottes (ou carottes primeurs) et les grosses carottes, dont le cycle de végétation diffère de même que l'époque de transformation. Ces variantes expliquent que les calendriers de culture soient totalement distincts (**Tableau II.7**) et que les interventions en parcelle, notamment les récoltes, interviennent à différentes périodes de la saison de croissance, libérant des parcelles de toute culture et occasionnant ainsi des vagues de levée de *C. esculentus* échelonnées dans la saison.

Exemples de rotations culturales pratiquées en Haute Lande

Les productions locales, en particulier légumières, souvent à forte valeur ajoutée, ne peuvent être cultivées en monoculture sur une même parcelle afin d'éviter des problèmes phytosanitaires, dus à des ravageurs ou à des maladies, ou des baisses de rendement par épuisement du sol. De plus, toutes les cultures ne constituent pas des précédents¹ agronomiques équivalents. Par exemple, l'introduction d'espèces légumineuses (haricots verts, pois...) dans la rotation permet d'améliorer la nutrition azotée de la culture suivante.

Le système des doubles cultures de haricots verts extra-fins est très représenté en Aquitaine du fait des possibilités de semis précoces. Il peut également être implanté en dérobé après une culture de pois de conserve ou de céréale (production locale d'orge). Les semis peuvent ainsi s'étaler de début mai à fin juillet, la date limite de récolte des haricots se situant autour du 15 octobre. Au-delà, les risques de gel, de maladies de fin de cycle et d'excédents pluviométriques (difficultés de récolte) sont élevés.

Le système des doubles cultures de carottes primeurs est également souvent pratiqué en Haute Lande. Dans ce cas, le premier semis a lieu en mars-avril pour une récolte en juin-juillet, immédiatement suivi d'un nouveau semis pour une récolte en octobre.

Le **tableau II.8** donne des exemples de rotation.

¹Le précédent : désigne la culture précédente produite sur la parcelle en question.

2.4. Etats des lieux en Haute Lande

Toute gestion locale d'une adventice nécessite, outre la connaissance approfondie de la biologie, de l'écologie et de la phénologie de l'espèce en question, de connaître l'importance concrète de la mauvaise herbe, tant en terme de répartition géographique que de nuisance réelle notamment du point de vue économique.

2.4.1. Historique

Cyperus esculentus, quelle que soit la variété considérée, n'est jamais cité pour la Haute Lande dans les flores régionales ou nationales ni dans les différents herbiers régionaux consultés au Jardin Botanique de Bordeaux. Par exemple, il n'est pas présent dans l'herbier Desmoulins de 1897 et n'est pas non plus mentionné par Jeanjean (1961) ni par Fournier en 1936. En élargissant à toute la Gironde, il est cité pour la première fois à Pineulh et Saint-Avit-du-Moiron vers 1970 puis il est identifié en 1992 à Sainte-Foy-la-Grande (limite départementale avec la Dordogne). Il a été observé depuis à Ambès, Cussac-Fort-Médoc (Nord Gironde), Sainte-Terre et à Castillon-la-Bataille en 2003 (Est Gironde). Toutes les observations de *C. esculentus* ont ainsi été faites le long des berges de la Dordogne. Aniotsbéhère & Dussaussois (2003) continuent cependant à le considérer comme très rare en Gironde. Il semble donc que l'espèce reste peu présente en milieu plus ou moins naturel, et que sa présence croissante dans les parcelles cultivées dès le début des années 1980 n'a pas été prise en compte dans les flores locales plus récentes.

2.4.2. Espèces rencontrées

Plusieurs espèces telles que *Cyperus longus* L. (= *C. badius* Desf. ou souchet long, vivace à rhizomes, pas de tubercules), *C. eragrostis* L. (= *C. vegetus* Willd. ou souchet robuste, espèce annuelle sans rhizomes ni tubercules), ou *C. difformis* L. (souchet à petites fleurs, annuelle à vivace) ont été observées ici ou là en bordures de chemins mais jamais en parcelles cultivées. Ces espèces sont d'ailleurs citées en de nombreux endroits depuis la fin du 19^{ème} siècle, aussi bien dans des flores nationales et régionales, que dans les différents herbiers régionaux. Contrairement à *C. esculentus*, aucune de ces espèces naturalisées ne forme de tubercules. L'espèce *C. rotundus* L. (qui forme des chapelets de tubercules), jusqu'ici cantonnée au pourtour méditerranéen (notamment dans les rizières de Camargue) a été observée pour la première fois sur la Haute Lande l'été 2005 sous la forme d'une unique tache dans un champ de lys dont les bulbes étaient importés de Hollande.

En parcelles cultivées, à de rares exceptions près, seul *C. esculentus* a donc été observé. Par ailleurs, il n'a jamais été identifié hors parcelle sur la Haute Lande, vraisemblablement en raison de conditions hydriques peu favorables hors des surfaces irriguées. En revanche, sa présence le long des

cours d'eau dans d'autres régions (berges de la Dordogne ou de la Loire par exemple) laisse envisager une possible colonisation des berges de la Leyre, rivière traversant la zone nord de la Haute Lande, si une éventuelle installation initiale avait lieu dans les portions sableuses et ensoleillées du cours d'eau.

2.4.3. Enquête : répartition, importance et évolution des surfaces infestées par *Cyperus esculentus* en Haute Lande

▪ *Protocole d'enquête*

Le public enquêté était constitué de l'ensemble des adhérents du GRCETA SFA. Deux raisons justifient ce choix :

- D'un point de vue pratique, nous disposions du listing et des coordonnées de tous les adhérents du GRCETA SFA, ce que nous n'avions pas pour les autres agriculteurs de la Haute Lande.
- Les adhérents du GRCETA SFA totalisent ensemble 33000 ha, soit plus de 60% de la SAU de la Haute Lande. Toutes les tailles d'exploitation et toutes les cultures présentes en Haute Lande sont représentées. De plus, les fermes sont bien dispersées sur l'ensemble du territoire concerné. L'échantillon représenté par les adhérents du GRCETA SFA est donc suffisamment représentatif de l'ensemble des agriculteurs de la Haute Lande pour obtenir une vision précise de l'importance et de la répartition des infestations.

Trois types de renseignement ont été demandés : le niveau des infestations, les successions culturales des parcelles concernées par l'adventice, et la première année où l'espèce a été repérée sur l'exploitation.

Pour évaluer les niveaux d'infestation, une échelle qualitative avec une notation allant de 0 (*C. esculentus* absent) à 4 (infestation généralisée à l'ensemble des parcelles de l'exploitation) a été utilisée. Les niveaux intermédiaires codent pour 1 : présence uniquement en bordures de parcelles et dans les fossés ; 2 : taches ponctuelles, généralement de faible diamètre (quelques mètres), dans une ou quelques parcelles et 3 : taches importantes mais cantonnées à une ou quelques parcelles.

Deux enquêtes similaires ont ensuite été réalisées à la fin des saisons de croissance 2004 et 2005 de manière à estimer l'évolution sur ces deux années des surfaces concernées.

▪ *Résultats : répartition et évolution des surfaces infestées, 2003-2005*

Le taux de réponse en 2003 a été de 72 %, soit 81 réponses pour 113 adhérents questionnés, ce qui représente environ 43 % de la SAU totale de la Haute Lande. Les adhérents, sensibilisés dès 2003 à cette adventice, nous ont ensuite tenu informés de l'évolution des infestations déjà établies et surtout

de l'apparition de nouvelles populations. Associées à nos observations directes dans toute la région, ces informations nous ont permis de renseigner la quasi-totalité des exploitations lors des deux enquêtes suivantes.

Les résultats sont présentés dans la **Figure II.11**. 56 % des exploitations sont directement concernées par la présence de la mauvaise herbe en 2003. Elles sont 57 % en 2005.

Une première approche des résultats montre un gradient nord-sud des infestations, le CETA des Landes Bordelaises (LB) étant le plus touché. Les CETA d'Ychoux (Y) et Grande Lande (GL) présentent un profil similaire : la majorité des exploitations y sont indemnes (60 % en moyenne). Les Landes Gironnaises (LG) et le CETA de Sore-Bourriot (SB) ont des profils intermédiaires, les infestations restant supérieures en LG. Au regard uniquement de ces résultats, et en supposant une dispersion graduelle de l'adventice depuis une zone principale d'entrée de l'espèce, il semble que la ou les sources de contamination soient dans le CETA des LB. Les infestations s'atténuent ensuite de manière concentrique à partir de cette zone de départ. Une autre possibilité consiste en des contaminations multiples de la Haute Lande, le plus grand nombre ayant eu lieu dans le CETA des LB.

Il est intéressant de noter que les proportions d'agriculteurs ne sachant pas si *C. esculentus* est présent sur leur exploitation présentent un gradient inversé par rapport à celui des infestations. Les zones où l'adventice est la moins présente sont aussi, logiquement, celles où les adhérents connaissent le moins l'espèce en question.

L'évolution temporelle des infestations présente également des dissemblances entre les différentes zones géographiques. Alors que les infestations s'accroissent en 2004 dans les CETA des LG et LB, elles semblent au contraire diminuer cette même année dans les CETA d'Y et de GL.

La régression du nombre d'exploitations contaminées entre 2003 et 2004 dans les CETA du sud ne s'explique pas par l'éradication de la mauvaise herbe sur ces fermes mais par une méconnaissance de l'espèce qui s'est révélée effectivement absente en 2004. Certains agriculteurs avaient en effet confondu l'espèce avec d'autres *Cyperus* (*C. eragrostis* par exemple est présent dans ces régions), voire aussi avec le sorgho d'Alep, les conduisant à déclarer de manière erronée la présence de *C. esculentus* dans ces parcelles en 2003. L'augmentation des infestations entre 2004 et 2005 résultent bien, en revanche, du développement de l'adventice, même s'il reste limité.

En LG et LB, les infestations augmentent en nombre et en intensité entre 2003 et 2004. Au développement effectif de l'espèce au cours de cette période s'ajoute une prise de conscience du problème par les agriculteurs, suite aux nombreuses communications réalisées lors de l'hiver 2003 (réunions en salle, diffusion de photographies, discussions au coin du champ...). Entre 2004 et 2005, le nombre d'exploitations touchées semblent se stabiliser, voir même régresser en LG, tandis que les niveaux des infestations diminuent. Ces CETA les plus infestés sont aussi ceux où les adhérents sont

les plus inquiets vis à vis de cette adventice. Ils luttent donc systématiquement contre la mauvaise herbe, avec davantage de précision, et en appliquant le plus souvent en 2005 les conseils de lutte prodigués en 2004.

Les tendances décrites ici sont cependant à nuancer dans la mesure où les réalités individuelles sont très diverses. Une telle enquête évalue davantage les niveaux de perception de l'adventice par les agriculteurs que les niveaux d'infestation réels. Les exploitants situés dans les régions, voire même dans les plaines, les plus touchées sont davantage sensibilisés et surveillent donc mieux leurs parcelles vis à vis de cette espèce. Au contraire, dans les zones où *C. esculentus* est apparemment moins présente, les agriculteurs ne repèrent pas nécessairement dès leur apparition les premiers pieds de l'adventice sur la ferme.

Des origines probables de *Cyperus esculentus* aux modes de dispersion sur la Haute Lande

En l'absence d'études publiées à ce sujet, les idées développées ici s'appuient essentiellement sur les enquêtes et les témoignages recueillis auprès des adhérents du GRCETA SFA.

Les assolements précisés par les agriculteurs montrent que tous les agriculteurs cultivent du maïs, mais ils sont aussi 42 % à produire des carottes et 21 % à cultiver des bulbes de fleurs.

Parmi les adhérents indemnes de toute infestation de *C. esculentus* en 2003, 32 % produisent des carottes mais ils ne sont que 18 % à cultiver des bulbes de fleurs. A l'inverse, les agriculteurs ayant déclaré des niveaux d'infestation de 2, 3 ou 4 sont 65 % et 35 % à produire des carottes et des bulbes de fleurs respectivement. Enfin, sur les 17 exploitants qui cultivent des bulbes de fleurs, ils sont 14 à présenter des infestations de niveau 2 et plus (soit 82 %), tandis que 68 % des carottiers sont infestés (27 sur 40 exploitations). Même si ces observations ne permettent pas de conclure sur l'origine de *C. esculentus* dans les parcelles, il semble néanmoins exister une relation entre la présence de l'adventice et la production de ces deux cultures.

Les différents témoignages recueillis au cours de ces trois années permettent également de formuler des hypothèses. L'arrivée de *C. esculentus* sur la Haute Lande n'est pas précisément datée mais les réponses fournies dans le premier questionnaire indiquent que l'espèce a été repérée le plus souvent dans les années 1990. Il est probable que son arrivée soit légèrement antérieure (deux agriculteurs indiquent 1988 et 1989) mais les années 1990 correspondent vraisemblablement à la forte expansion de l'espèce en Haute Lande. Elles correspondent également au développement des surfaces dédiées aux cultures basses (bulbes de fleurs originaires de Hollande, légumes, plantes aromatiques...). Par ailleurs, des exemples documentés en France (contamination d'un champ en

Sologne en 1947 avec une culture de grossissement de bulbes de glaïeuls, l'intensification agricole aurait ensuite permis son extension à partir de 1976, (Careil, 1987 ; Guillermin, 1987) et ailleurs (des bulbes de glaïeuls originaires des USA auraient également amené *C. esculentus* dans les parcelles hollandaises, ter Borg & Schippers, 1992 ; ter Borg *et al.*, 1998) laissent fortement supposer une arrivée de la mauvaise herbe concomitante à celle des bulbes de fleurs (lys et tulipes principalement). De plus, l'exemple de l'arrivée de *C. rotundus* en 2005 dans un champ de lys montre bien la possible contamination d'une parcelle auparavant indemne par ce type de culture.

En revanche, l'extension de *C. esculentus* à l'ensemble de la Haute Lande a certainement pris plusieurs voies. Outre des introductions multiples probables, deux autres modes de dispersion sont souvent cités par les agriculteurs. Le premier, non vérifiable, concerne une dispersion endozoochore : les sangliers semblent apprécier les tubercules, les dispersant ainsi au fil de leurs déplacements. Cette idée s'appuie sur les nombreux dégâts qu'ils occasionnent en « fouillant » les taches de *C. esculentus*, généralement dans les champs de maïs. L'utilisation de *C. esculentus* comme pâture pour les dindons et les porcs, notamment aux Etats-Unis, appuie cette possibilité.

Un autre mode de dispersion, vérifié celui-ci, concerne les machines agricoles (ter Borg *et al.*, 1998). Les agriculteurs font en effet appel à des entrepreneurs pour la récolte des légumes, en particulier des carottes. Les machines passent donc d'une parcelle à l'autre, et d'une exploitation à l'autre sans un nettoyage systématique des outils. L'exemple est frappant lorsqu'une parcelle jusque-là indemne présente le printemps qui suit la culture de carottes des taches de l'adventice à l'entrée du champ. Souvent, la machine venait juste de récolter une parcelle contaminée¹... Les machines de récolte ont également tendance à disperser les tubercules dans une parcelle déjà contaminée, créant ainsi de nombreuses taches là où il n'y en avait qu'une auparavant.

Les souris et les corvidés sont des acteurs de dispersion également cités par ter Borg & Schippers (1992) et ter Borg *et al.* (1998) en Allemagne et aux Pays-Bas.

Ainsi, l'arrivée accidentelle de *C. esculentus* dans les parcelles de Haute Lande il y a environ une vingtaine d'années a résulté en une forte extension des surfaces concernées avec le développement des cultures basses légumières et florales. Ces dernières années, les niveaux d'infestation semblent se stabiliser dans les CETA les plus touchés, au nord, grâce à une sensibilisation accrue des agriculteurs et une lutte systématique contre l'adventice. En revanche, moins touchés jusqu'au début des années 2000, les agriculteurs du sud de la Haute Lande continuent à observer la progression des infestations déjà installées et l'apparition de nouvelles populations. Quoi qu'il en soit, toutes les régions de la Haute Lande sont concernées et une lutte efficace contre l'adventice nécessite une connaissance accrue de sa diversité génétique et de sa phénologie locale.

¹ Dans le contrat qu'ils établissent avec l'entrepreneur, nombre d'agriculteurs ont inclus ces deux dernières années une clause imposant le nettoyage minutieux des machines avant toute intervention en parcelle.

Diversité génétique de *Cyperus esculentus* en Haute Lande

3. Diversité génétique de *Cyperus esculentus* en Haute Lande

Les espèces clonales ont longtemps été associées à un monomorphisme génétique en raison de leur reproduction essentiellement asexuée (Harper, 1977). Mais aujourd'hui, les études (cf. Ellstrand & Roose, 1987 et Widén *et al.*, 1994 pour une synthèse) s'accordent à montrer que les espèces à croissance clonale présentent des niveaux de variabilité génétique aussi élevés que les espèces à reproduction sexuée.

La connaissance de la structure génétique des populations d'adventices est indispensable pour leur gestion, car la variabilité génétique affecte l'efficacité des divers modes de contrôle d'une espèce invasive (Sterling *et al.*, 2004).

Chez *C. esculentus*, les analyses basées sur des techniques moléculaires (RAPD) ont montré des niveaux élevés de diversité génétique (Holt, 1994 ; Abad *et al.*, 1998 ; Tayyar *et al.*, 2003), à l'origine de certaines difficultés de gestion de l'espèce aussi bien lors de l'utilisation d'herbicides (Costa & Appleby, 1976 ; Pereira *et al.*, 1987) qu'avec les approches de lutte biologique (Okoli *et al.*, 1997) et mécanique (Glaze, 1987 ; Schippers *et al.*, 1993). La variabilité observée dans l'ensemble de ces études soulève également des questions quant au mode de dispersion de l'espèce. Cependant, toutes les études réalisées sur *C. esculentus* l'ont été sur des étendues géographiques couvrant un (Holt, 1994) ou plusieurs états américains (Okoli *et al.*, 1997), ou même plusieurs pays (Abad *et al.*, 1998). Aucune étude génétique de l'espèce, à ma connaissance, n'a été réalisée à l'échelle locale d'une petite région de 700 000 ha.

Notre but est d'étudier, dans le contexte du développement d'un programme de gestion de l'espèce, la diversité génétique de *C. esculentus* à l'échelle de la Haute Lande. Nous cherchons donc à répondre aux questions suivantes :

- *C. esculentus* présente-t-il une diversité génétique à l'échelle locale ? Existe-t-il une structuration géographique des clones ? Quelles sont les implications pour la gestion de l'espèce en Haute Lande ?
- L'espèce se reproduit-elle aussi localement par voie sexuée ?
- La diversité ou l'homogénéité génétique observée donne-t-elle des indications sur le ou les événement(s) d'introduction de l'espèce dans la région ?

Deux techniques complémentaires d'analyses moléculaires de l'ADN ont été utilisées : les AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) et les microsatellites¹ chloroplastiques.

¹ Microsatellites = SSR = Simple Sequence Repeats (répétitions de séquences simples).

3.1. Réalisation et analyse des données AFLP

L'analyse réalisée en 2004, destinée à obtenir une vision globale de la diversité génétique en Haute Lande, a utilisé la technique AFLP.

Cette technique, développée par Vos *et al.* (1995), est un moyen reproductible et hautement fiable pour estimer la variation génétique des populations naturelles. Elle présente en outre l'avantage de ne pas nécessiter d'investissements préalables en terme d'analyses de séquences ou de synthèse d'amorces et génère un nombre important de marqueurs avec un haut degré de reproductibilité (Vos *et al.*, 1999 ; Keiper & McConchie, 2000). Largement utilisés dans les études génétiques impliquant des espèces clonales (*e.g.* Escaravage *et al.*, 1998 ; Suyama *et al.*, 2000 ; van der Hulst *et al.*, 2000 ; Raccuia *et al.*, 2004 ; Scarcelli, 2005), les marqueurs AFLP se sont révélés plus robustes que les RAPD (Douhovnikoff & Dodd, 2003 ; Kjølnner *et al.*, 2004).

3.1.1. Principe de la méthode

L'analyse AFLP est basée sur un processus en plusieurs étapes : extraction de l'ADN, digestion de l'ADN, ligation des adaptateurs, amplification PCR présélective, amplification PCR sélective puis séparation des fragments (**Figure III.1**).

L'ADN, extrait à partir des feuilles, est digéré par deux enzymes de restrictions (*EcoRI* et *MseI*). Des adaptateurs spécifiques sont ensuite fixés aux extrémités des fragments de restrictions obtenus. Les amplifications de ces fragments sont réalisées à l'aide d'amorces définies d'après la séquence nucléotidique des adaptateurs. Ces adaptateurs permettent de n'amplifier qu'une partie seulement des fragments de restriction obtenus précédemment. Deux amplifications multiplient ensuite de manière sélective certains des fragments d'ADN issus de la digestion enzymatique.

Les produits issus de ces amplifications sélectives successives sont alors séparés sur un gel d'électrophorèse. Celui-ci permet de faire migrer au moyen d'un courant électrique les fragments d'ADN qui ne migrent pas à la même vitesse selon leur taille. Ils forment ainsi des bandes dont la position est corrélée au nombre de nucléotides qui les composent. Des fragments positionnés à la même hauteur sur le gel sont donc de taille identique.

Cinq paires de primers ont été testées, un primer étant la combinaison d'une enzyme (E pour *EcoRI* et M pour *MseI*) et d'une amorce. Toutes révélaient du polymorphisme et ont donc été retenues pour l'étude (E-GCA/M-CA* ; E-CAA/M-CA* ; E-CAC/M-CA* ; E-CAT/M-CA* ; E-CAG/M-CA*). Le primer M-CA* est marqué radioactivement et sert à la révélation des bandes sur le gel d'électrophorèse.

Le protocole suivi pour les extractions d'ADN et les AFLP proprement dits sont détaillés en annexe 4.

3.1.2. Matériels et méthodes

▪ Echantillonnage

L'analyse AFLP concerne deux échelles spatiales (Haute Lande et échantillons nationaux) et deux espèces différentes (*C. esculentus* et *C. eragrostis*). Le but étant l'étude de la diversité génétique globale de *C. esculentus* en Haute Lande, l'effort d'échantillonnage concerne avant tout les parcelles locales infestées par cette adventice. Les 4 zones géographiques échantillonnées se distinguent les unes des autres par l'importance et l'ancienneté des infestations. La zone 1 correspond aux échantillons prélevés dans une seule exploitation médocaine isolée par la distance et par de larges étendues forestières des autres exploitations de la Haute Lande. La zone 2 regroupe les CETA des Landes Bordelaises et des Landes Girondines (à l'exception des échantillons de la zone 1) où les infestations sont les plus denses et certainement les plus anciennes. La zone 4, qui regroupe les CETA de Grande Lande et de Sore-Bourriot, se caractérise par des infestations plus diffuses et vraisemblablement plus récentes, tandis que la zone 3 (CETA d'Ychoux) présente des caractéristiques intermédiaires entre les zones 2 et 4. Le nombre de sites échantillonnés dans chacune des zones est corrélé à l'importance locale des infestations.

Des échantillons proviennent également de deux sites en Sologne (400 km en moyenne de la Haute Lande), un site en Dordogne (à 150 km) et deux sites près d'Angers, sur les bords de la Loire (Val de Loire à 400 km environ).

L'espèce congénérique *C. eragrostis* a également été incluse dans l'échantillonnage afin de tester la capacité de discrimination des marqueurs moléculaires utilisés, par le prélèvement d'échantillons dans sept sites répartis dans les quatre zones définies ci-dessus.

Comme le prélèvement abondant, en un même site, d'individus d'une espèce à reproduction clonale tend à augmenter la probabilité d'échantillonner le même génotype multilocus de façon répétée (Widén *et al.*, 1994) et que l'objectif principal de l'analyse était d'obtenir une vision globale de la diversité génétique à l'échelle de la Haute Lande, seuls 3 individus ont été prélevés en chaque site, choisis les plus loins possible les uns des autres.

▪ Extraction de l'ADN et protocole AFLP

Les techniques et protocoles utilisés sont présentés en annexe 4.

▪ Analyse génétique des données AFLP

Les données AFLP ont été codées binairement en présence/absence de chaque bande et pour chaque individu (1 = bande présente ; 0 = bande absente). Pour chaque paire de primers, les nombres

de bandes polymorphes et monomorphes ont été déterminés puis les bandes monomorphes pour les 180 individus ont été exclues de l'analyse.

L'analyse des résultats obtenus avec les AFLP nous a servi à explorer la diversité génétique de *C. esculentus* en Haute Lande. Elle nous a aussi servi à nous faire une idée sur l'importance respective des reproductions sexuée et asexuée, d'une éventuelle structure géographique des clones et de la diversité existant à une échelle spatiale élargie et entre les deux espèces congénériques. Pour cela, le calcul de statistiques descriptives a été réalisé et deux types de classification ont été utilisés : la représentation sous forme d'arbre et l'analyse factorielle des correspondances (AFC).

Les statistiques de diversité et de structure génétique des populations sont calculées d'après l'estimation des fréquences alléliques, en suivant strictement l'approche de Lynch & Milligan (1994), grâce au logiciel AFLP-SURV 1.0 (Vekemans, 2002 ; Vekemans et al., 2002). Sont ainsi calculées :

H_T , l'hétérozygotie attendue dans la population totale sous l'hypothèse de Hardy-Weinberg, ou diversité génétique totale ;

H_S , l'hétérozygotie attendue dans la sous-population sous l'hypothèse de Hardy-Weinberg, ou la diversité génétique intra-population ;

Le F_{ST} de Wright (1951) a également été calculé. Il mesure l'écart à Hardy-Weinberg dû à la différenciation entre sous-populations. Le F_{ST} sert couramment à déterminer s'il existe des flux de gènes entre des populations. En effet, plus la valeur du F_{ST} est élevée, moins il y a d'échange entre les populations (la migration est alors réduite) (Henry & Gouyon, 1999).

Afin de déterminer si les distances génétiques entre les génotypes sont corrélées aux distances géographiques correspondantes, un test de Mantel a été réalisé grâce au logiciel de statistiques R (R Development Core Team, 2005) sur les données réduites à *C. esculentus* en Haute Lande. Le test de Mantel estime le niveau d'association qui existe entre deux matrices indépendantes (ici la matrice des distances génétiques et celle des distances géographiques) en utilisant le coefficient de corrélation des rangs de Spearman, l'hypothèse nulle étant l'absence d'association entre les éléments d'une matrice et ceux de l'autre. La significativité de la corrélation obtenue a été testée avec 1000 permutations aléatoires des individus.

Les méthodes sous forme d'arbre cherchent à représenter au mieux les relations individuelles en se basant sur une matrice de distances génétiques individuelles. Dans l'arbre construit ici grâce au logiciel MEGA 2.1 (Kumar *et al.*, 2001) en utilisant la méthode UPGMA, tous les individus, quelle que soit l'espèce ou l'origine, sont représentés.

Les méthodes factorielles comme l'AFC ont pour objectif de repérer des structures fortes dans une population en se débarrassant le plus possible des effets individuels. Le but des analyses factorielles est de ramener les n dimensions d'un nuage de points à quelques axes indépendants expliquant un maximum de l'inertie du nuage de points. Deux AFC ont été réalisées, l'une sur l'ensemble des individus des deux espèces, l'autre uniquement sur les individus *C. esculentus*, grâce au logiciel R.

Ces deux méthodes de classification présentent plusieurs inconvénients. D'abord, les résultats sont très dépendants de la distance et du type de représentation choisis. Ensuite, l'utilisation d'arbre permet l'étude des relations phénétiques, et non phylogénétiques, entre les individus et les populations du fait du caractère dominant des AFLP (Amsellem *et al.*, 2000). Enfin, l'absence de données statistiques nous empêche de savoir quelle confiance accordée aux résultats. Malgré tout, ces méthodes de classification nous permettent d'avoir une première image de la diversité de *C. esculentus* en Haute Lande et de répondre en partie aux questions posées.

Tous les logiciels utilisés pour ces analyses sont en accès libre : AFLP-SURV 1.0 est téléchargeable sur <http://www.ulb.ac.be/sciences/lagev>; MEGA 2 sur <http://www.megasoftware.net/>; et R sur <http://www.R-project.org>.

3.1.3. Résultats et discussion

Les résultats et la discussion sont présentés dans l'article "Genetic variation of the invasive *Cyperus esculentus* L. (Cyperaceae) at the local-scale inferred from AFLP fingerprints" soumis à Weed Research.

Genetic variation of the invasive *Cyperus esculentus* L. (Cyperaceae) at local-scale inferred from AFLP fingerprints

M Dodet^{1,2,3}, RJ Petit² and J Gasquez^{1*}

¹ INRA, UMR Biologie et Gestion des Adventices, 17 rue Sully, BP 86510, 21065 Dijon Cedex, France.

² INRA, UMR Biodiversité Gènes et Ecosystèmes, 69 route d'Arcachon, 33612 CESTAS Cedex, France.

³ Groupement de Recherches sur les Cultures Et Techniques Agricoles des Sols Forestiers d'Aquitaine, 4 ZI La Règue, 33830 Belin-Béliet, France.

Summary

The clonal weed *Cyperus esculentus* L. (yellow nutsedge) has become invasive in southwestern France for about 20 years. As weedy plant genetic variation can affect the success of the management strategies, genetic diversity and spatial genetic structure were measured at a local-scale with Amplified Fragments Length Polymorphism (AFLP) markers, from samples collected mainly in southwestern France. 21 samples of *C. eragrostis* were also included. All five primer combinations tested detected polymorphism and identified a total of 180 polymorphic out of 253 scorable loci. A low level of genetic diversity (0.187) was detected, of which 97% were partitioned among sites. Altogether, molecular evidence suggests that the local populations might originate from multiple introductions of a single or a few clones previously differentiated by somatic mutations. The rapid range expansion of the weed was then the result of a massive local vegetative propagation through harvesting engines resulting in regional patterns of variation. Implications of the low genetic variability detected in yellow nutsedge are discussed in the context of the development of weed management strategies.

INTRODUCTION

Describing the genetic structure of weedy plant populations is relevant for their management, because this variability has been shown to affect the efficacy of various control methods of invasives (Sterling *et al.*, 2004). For instance, weeds with high degree of asexual reproduction are often better controlled by biological agents than sexually reproducing weeds (Burdon & Marshall, 1981), because the clonal reproduction is often associated with genetic monomorphism (Silander, 1985). Yet, Widén *et al.* (1994), in a literature survey, showed that clonal populations often have a high degree of genetic diversity. For instance, yellow nutsedge (*Cyperus esculentus L.*), a perennial weed, was found to possess a high degree of genetic variation (Holt, 1994; Abad *et al.* 1998; Tayyar *et al.*, 2003). These high levels of intraspecific variability could make control of this species difficult, either with herbicides (Costa & Appleby, 1976) or using biological (Okoli *et al.*, 1997) or mechanical approaches (Glaze, 1987).

Yellow nutsedge is one of the most widely distributed species in the world and one with the most devastating consequence for agriculture (Holm *et al.*, 1977). In France, the species has been unwittingly introduced in 1947 in the centre of the country (Guillerm, 1987) and yellow nutsedge became an increasing problem during the last two decades in the small region of the Haute Lande (southwestern France, 700,000 ha including 80,000 ha of croplands in a matrix of pine plantations), where the local environment appears well suited for yellow nutsedge development. The study of the genetic diversity and clonal structure in yellow nutsedge by assessing variability between samples of nutsedge collected from different geographic locations should help to explain the mode of dissemination and spread of this species (Okoli *et al.*, 1997). Information on its biology, especially reproduction, would be particularly useful for developing weed management strategies. Yellow nutsedge produces abundant seeds (Mulligan & Junkins, 1975) but Stoller and Sweet (1987) have stated that seeds are not important in cultivated fields as seedlings lack the necessary vigor to survive under fields conditions. Because of this apparent absence of seedling recruitment in agricultural environments, dissemination by seeds is not considered the major means of propagation (Thullen & Keeley, 1979). However, the viability and germination of yellow nutsedge seeds seem to vary greatly over years and locations (Lapham & Drennan, 1990) and differences in germination rates are attributed to genetic divergence between source samples (Horak & Holt, 1986). Being self-incompatible, yellow nutsedge is an obligate outcrosser (Tayyar *et al.*, 2003). While reproduction by seeds in the field is probably limited, asexual reproduction and spread by rhizomes and tubers is highly successful (Tumbleson & Kommedahl, 1961).

Clonal plants present special problems for population studies as individuals can be recognized at two different organizational levels: genet - a single genetic individual - and ramet, which is a physiologically independent part of a genet (Silander, 1985). The identification of genets, associated with the visualization of the geographic structure, represents an important objective in the study of the population dynamics. Excavation, to expose roots and connections between ramets, is not effective

over large areas, and becomes ineffective when ramets become physically separated (Stoller & Sweet, 1987). In contrast, molecular genetic methods allow for the identification of clones whatever the environmental variations and can give results after a single collection of vegetative material from the field (Douhovnikoff & Dodd, 2003). Yellow nutsedge genets recognition has been achieved by using isozyme electrophoresis (Horak & Holt, 1986; Tayyar *et al.*, 2003) but the low genetic diversity revealed by this technique was incongruent with the phenotypic variability observed in this species (Holt, 1994). RAPD markers have been used to study genetic variation in yellow nutsedge as well (Okoli *et al.*, 1997; Abad *et al.*, 1998; Tayyar *et al.*, 2003) and revealed a greater level of variation in nine Californian samples than was previously shown by isozyme analysis, raising questions about the method of dispersal of this species. Amplified Fragment Length Polymorphism (AFLP) is a more robust technique than RAPD (Kjølner *et al.*, 2004) and is increasingly used for the identification of plant clones (Escaravage *et al.*, 1998; Suyama *et al.*, 2000; Raccaia *et al.*, 2004) as it can reveal a large number of markers with a high degree of reproducibility.

Weed control is needed for efficient crop protection. This implies some knowledge of the amount and distribution of genetic diversity of the weeds present in the fields. We therefore compared intra-area clonal diversity using AFLP markers and used the patterns of variation to make inferences about the reproductive biology of this introduced weed. Furthermore the genetic analysis also allowed us to formulate scenarios of introduction and spreading of *C. esculentus* in Haute Lande.

MATERIAL AND METHODS

Study site, plant material and sampling procedure

The study site is located in Haute Lande in southwestern France. As we were primarily interested in the overall genetic diversity and as large samples within populations tend to increase the probability of sampling the same multilocus genotype repeatedly (Widén *et al.*, 1994), we sampled three yellow nutsedge shoots in each of 49 cultivated fields distributed in four geographic areas in Haute Lande (Figure 1). In each sampled field, the three shoots were distant of 1 m to about 100 m, depending on the local distribution of the plant. Zone 1 was a single farm geographically isolated and separated from other farms by pine plantation. Zone 2 corresponded to the most important and historically ancient infestations (early eighties). Zone 4 is characterised by a diffuse and generally more recent spread of *C. esculentus*, whereas the zone 3 was intermediary between the zones 2 and 4.

The same sampling was extended to quantify variability between distant localities at the national scale. Individuals in three additional areas were collected: two fields were sampled in Sologne in the centre of the France (at 400 km from Haute Lande), one field in Dordogne at about 150 km from Haute Lande and three more shoots came from the Loire's river banks (Val de Loire).

To test the capacity of discrimination of the molecular markers used, a congeneric species was included. For *C. eragrostis* (golden nutsedge), seven localities were sampled in Haute Lande (three

shoots sampled in each case, Figure 1). So 147 yellow nutsedge and 21 golden nutsedge were analyzed.

DNA isolation

DNA was isolated from ~1 cm² fresh and clean leaf of each sample using a modification of the CTAB extraction process (Doyle & Doyle, 1990). Leaves were cut into small pieces and placed in 2 mL microtubes. The samples were then frozen in liquid nitrogen. Leaf tissue was grounded in an extraction buffer. Samples were treated with Rnase 1 h at 55°C, and then with dichloromethane (centrifugation 13000 rpm, 10 min, 4°C) followed by isopropanol (1 h, -20°C). After centrifugation (13000 rpm, 10 min, 4°C), DNA was washed in 76% ethanol, dried and resuspended in sterile water. Isolated DNA was quantified visually by agarose gel electrophoresis.

AFLP procedure

A modified version of the protocol described by Vos *et al.* (1995) was used. Total DNA was digested with *EcoRI* (2U) and *MseI* (2U) in their buffer (1X) (incubation 1 h at 37°C). Ligation was performed with *EcoRI* adapters (0.05 mM), *MseI* adapters (0.05 mM), T4 ligase (0.02U, USB Amersham) and dATP (0.08 mM). Pre-amplification was performed via 28 PCR cycles (94°C 30 s, 60°C 1 min, 72°C 1 min) using *EcoRI* and *MseI* primers (0.3 µM), dNTPs (0.2 mM), Taq polymerase (0.4U) in its buffer (1X) and MgCl₂ (2 mM) with a PCR 9600 Perkin-Elmer thermocycler. Five primer pairs were used in preliminary screenings. All of them revealed polymorphism and thus were retained for this study: *E-AC*/M-GCA*, *E-AC*/M-CAA*, *E-AC*/M-CAC*, *E-AC*/M-CAG* and *E-AC*/M-CAT*. Selective amplification was performed in a 20-µl solution containing 5 µl of diluted primary amplification product, 0.2 mM of dNTPs, 2 mM of MgCl₂, 0.25 pmol/µl of *EcoRI* labelled selective primers, 0.3 pmol/µl of *MseI* selective primer and 0.4U of Taq polymerase in its buffer (1X). The selective PCR reaction had two cycle sets: 12 cycles of 30 s at 94°C, 30 s at 65°C (annealing temperature was lowered 0.7°C at each cycle) and 1 min at 72°C, followed by 23 cycles of 30 s at 94°C, 30 s at 56°C and 1 min at 72°C. Amplification products were separated on a 6% acrylamide gel in a Li-Cor IR² automated DNA sequencer (Li-Cor, Lincoln, NE, USA).

Data analysis

The data were coded binarily for the presence/absence of each band (1 = presence; 0 = absence) in each individual. For each primer pair, the number of polymorphic and monomorphic bands was determined; however, bands that were monomorphic across all 180 individuals were excluded from the analysis.

Descriptive statistics providing information on the total gene diversity (H_T), the mean gene diversity within populations (Nei's H_S) and the coefficient of genetic differentiation among

populations (F_{ST}) were estimated using the program AFLP-SURV 1.0 (Vekemans, 2002). Based on the estimates of allelic frequencies, the program follows the approach of Lynch and Milligan (1994) that uses the average expected heterozygosity of the marker loci, or Nei's gene diversity, as a measure of genetic diversity. The observed value of F_{ST} was tested using 1000 permutations. The null hypothesis was that there was no genetic differentiation among the populations. Values of F_{ST} were computed after each permutation consisting in randomly permuting individuals among existing populations. The set of values of F_{ST} obtained by permutation gave an ad-hoc distribution of the statistic under the null hypothesis. The observed F_{ST} was then tested against this distribution.

To determine whether genetic distances between genotypes were associated with the corresponding geographical distance in Haute Lande, we performed a Mantel test on *C. esculentus* data using R (R Development Core Team, 2005). Mantel test estimates association between two independent matrices (e.g. genetic distance and geographical distance). The geographical distance matrix was computed from the point coordinates for all sites in Haute Lande (i.e. excluding remote sites in France). The Mantel test states the null hypothesis that there is no association between elements of one matrix and those in the other, using a Spearman Rank correlation coefficient. The significance of the correlation was tested by 1000 random permutations over individuals.

Nei's genetic distance matrix was also used to perform multivariate genetic analyses using the program MEGA version 2.1 (Kumar *et al.*, 2001). Cluster analysis was performed to construct a dendrogram using the unweighted pair-group method using the arithmetic means (UPGMA) procedure. It is important to note the limits of interpretation of such a dendrogram of individuals. The index used here only allowed inspection of phenetic, not phylogenetic, relationships between individuals and populations, because of the dominance of the molecular marker used. Also, the dendrogram presents only a unidimensional image of similarities among individuals (Amsellem *et al.*, 2000).

In order to obtain a more synthetic picture of the organization of molecular variation among all the *Cyperus* sampled compared with the dendrogram, two FCA were performed on the binary data matrix presence/absence using R. The first FCA was based on the complete binary data matrix in order to represent in the form of scattered plots all the individuals of *C. esculentus* and *C. eragrostis*. A reduced matrix was constructed for the second FCA: only *C. esculentus* individuals (162 samples) and polymorphic markers for *C. esculentus* samples were retained (114 bands), so that *C. eragrostis* individuals did not contribute to the definition of factorial components and axis. *C. esculentus* individuals were thus only discriminated by their location.

RESULTS

AFLP polymorphism and clonal diversity

AFLP analysis of 180 individuals based on five primer pairs revealed 253 bands. 73 bands were monomorphic (overall polymorphism of 71%). Primer pairs varied in their degree of polymorphism

(54-79%) (Table 1). We identified a total of 68 multilocus genotypes, some of them differentiated by only one locus. 39 genotypes are represented by more than one individual (from 2 to 18 individuals). In only four of 60 sites surveyed (7%), all sampled individuals were represented by different genets (Table 2). In 38 of the 60 sites (63%), the three samples corresponded to the same genet. In the remaining 18 sites, we identified two different genets. The clonal diversity value, defined as the number of clones detected (68) divided by the sample size (180), was 0.38. Nearly the same clonal diversity value (0.37) was obtained when excluding *C. eragrostis*.

A total of 27 (15%) and nine (5%) bands were specific to *C. eragrostis* and to *C. esculentus*, respectively. However, there was no diagnostic marker.

Genetic structure within and between localities

The total gene diversity (H_T) over the 180 individuals was 0.187 and the diversity within sites (Nei's H_S) was 0.006. The estimated F_{ST} over all loci, which measures the genetic correlation between pairs of genes sampled within a site relative to pairs of genes sampled within the overall set of sites, was 0.97. Thus, the analysis attributed 97% of the total gene diversity to the diversity among sites as opposed to within sites (3%). Permutation-based significance test indicated that the among-sites classification was significantly better ($p < 0.0001$) than random classification.

Spatial genet structure

Mantel test. Results showed that the Spearman Rank correlation coefficient was 0.31 with $p < 0.001$, indicating that genetic distance between genotypes was significantly correlated with geographical distance.

Dendrogram of individuals. Results of the UPGMA analysis revealed few clear clusters of clones (Figure 2). Nevertheless, the majority (56 samples out of 91) of zone 2 individuals were clustered. Most of zones 3 and 4 samples were also clustered and showed very little variation. Some individuals from each zone did not cluster in the geographic group in which they were classified by sampling localities. The majority of genotypes were not site-specific. Interestingly, except for three samples from Sologne, the most remote samples (Val de Loire, Dordogne and Sologne) formed a single cluster close to *C. eragrostis* and some *C. esculentus* from zones 2 and 4. The six individuals sampled in zone 1 are completely different from all the other *C. esculentus* samples. Similarly, the three individuals from the site n°31 are clearly different from the other individuals of the zone 2. Although they were collected in the center of the geographic zone 2, they were sampled on the sides of a pathway and not in a cultivated field. The individualization of nine of the 21 sampled *C. eragrostis* individuals suggests higher variability for this species, even if the 12 remaining *C. eragrostis* individuals are very similar to *C. esculentus* individuals.

FCA. The first three dimensions of the first and the second FCA accounted for 68% and 50% of the total variance in the data matrix, respectively, and were retained to establish spatial

representations of the individuals. In the first FCA based on both species (Figure 3), the first axis (50% of the total variance) strongly discriminated nine of the *C. eragrostis* individuals (n°43, 44 and 56) (*cf.* Fig. 2). The remaining individuals were mixed with *C. esculentus* individuals forming a single cluster (axis 2). The third axis separated the *C. esculentus* samples from zone 1 (n°45 and 46) from the other individuals.

In the second FCA based on *C. esculentus* individuals only (Figure 4), the first two axis strongly discriminated the samples n° 45 and 46 (zone 1). The first axis grouped zones 2 3 and 4 individuals into three clusters largely overlapping. The third axis separated the zone 2 individuals into four distinct groups: (i) individuals n°31 and 59 sampled on a pathway, (ii) samples n° 35 and 47 mixed with zone 3 individuals, (iii) individuals n° 48 to 53 that were the most western samples of the zone 2, and (iv) the remaining individuals. As in the dendrogram, the 12 remote samples (Dordogne, Sologne, Val de Loire) were intermixed with zone 2 and 4 individuals.

DISCUSSION

Genetic diversity and structure

C. esculentus and *C. eragrostis* are two well distinct species: they have different morphologies, *C. eragrostis* does not produce tubers and is an indigenous species (and clear genetic distinction, *cf.* Figures 2 and 3). However, the genetic similarity obtained between 12 samples of golden nutsedge and the yellow nutsedge individuals was unexpected. Misidentification seems doubtful as morphological features of the two species are well marked. Numerous studies have shown the usefulness of AFLP markers for addressing questions at the level of conspecific populations (e.g. Amsellem *et al.*, 2000), so they should be well suited to distinguish species. Nevertheless, it would be most interesting to use another technique, like microsatellites for instance, to remove any remaining ambiguity. Most of the *C. eragrostis* samples showed large genetic differences among sites. In contrast, they were genetically similar within sites. As this species does not produce tubers but only rhizomes and reproduces sexually (Mabberley, 1997), the genetic variability observed between sites certainly indicates sexual reproduction. The *C. eragrostis* populations were rare and isolated from each other and made up of only a few individuals (*pers. comm.*) suggesting that each local population survived through vegetative multiplication. A combination of sexual reproduction at the Haute Lande scale and of vegetative multiplication at the population scale could explain the genetic structure found in this species.

The *C. esculentus* individuals from zone 1, clearly distinct from all the others samples by cluster and FCA analyses, were sampled in only one distant farm and the genetic difference suggests a distinct invasive event. Analyses showed also three distinct groups in the zone 2 differing from most of the other individuals of the same zone. One of these groups corresponds to a distinct geographic area (samples n°48 to 53) and the infestations in these farms have certainly a specific origin. The intermixing of the n°47 and 35 individuals with those coming from the zone 3 suggests an exchange of

vegetal or mechanical material between these two farms with one or some farms from zone 3. As for the n°31 and 59 samples, they were the only individuals not sampled in crops. Their origins remain unknown and are probably different from those of the other infestations. The samples from zone 4 are genetically intermediary between those of the zones 2 and 3. As the presence of the weed is more recent in this area, some simultaneous infestations from both zones 2 and 3 are very likely.

Cluster and FCA analyses did not differentiate the distant samples between them and with the Haute Lande individuals. The origin of the Sologne populations is well documented: yellow nutsedge tubers were imported in 1947 mixed with gladiolus (*Gladiolus cultivars*) bulbs from the USA (Guillerm, 1987). Given that Dutch populations also originated from contaminated gladiolus and lilies bulbs coming from infested fields in the USA (ter Borg & Schippers, 1992), Haute Lande and Sologne populations could actually have the same US source. Concerning Dordogne and Val de Loire populations, little information is available. According to farmers from Dordogne, yellow nutsedge patches were first observed in this region after one year of strawberry (*Fragaria vesca* L.) cultivation, the plants coming from Spain. It is therefore possible that some infestations in Spain had the same source populations than in France and probably in Holland as well. Val de Loire yellow nutsedge, sampled on the banks of the river, could result from the propagation of local field populations previously introduced.

A high level of fixation was detected in *C. esculentus* by AFLP analysis as indicated by the high F_{ST} value (97%). The partitioning of genetic diversity between populations rather than within them has been documented in other small fragmented populations (Keiper & McConchie, 2000; Pluess & Stöcklin, 2004). More generally, this pattern is typical of clonally reproducing species (Levin & Kerster, 1971). Cluster analysis, Mantel test and FCA results revealed genetic differentiation among geographic areas in Haute Lande. Some surveys carried out with local farmers have shown that vegetables crops, including carrots (*Daucus carota* L.) and green beans (*Phaseolus vulgaris* L.), characterized most of the infested fields. Moreover, the first yellow nutsedge patches often appeared when these small-statured crops were included in crops rotation, generally following maize (*Zea mays* L.) monoculture. In addition to the favourable environmental conditions provided by these new crops (particularly light availability), technical itineraries could explain the rapid spread and the genetic structure of this weed in Haute Lande. The harvest of carrots, green beans and flower bulbs is carried out by contractors whose engines transit from one field to another within and between farms. The harvesting of carrots and bulbs necessitates pulling out the underground parts of the plants. Roots, bulbs and earth, as well as yellow nutsedge tubers when the weed is present, enter in the internal parts of the engines (conveyor belt system). If some yellow nutsedge tubers remain inside the machines, new fields might become contaminated. As contractors generally work by geographic area, a local clone would spread in the fields of the same zone; this could explain the clustering of samples from the same geographic sector. The exchanges of materials are also certainly the physical vectors that allowed the spread of the species between some farms from different zones.

The first studies on genetic diversity of *C. esculentus* based on enzyme electrophoresis data revealed low variability: Horak & Holt (1986) found only four loci (33%) exhibiting variability out of twelve loci resolvable with eight enzyme systems assayed on 20 individuals of each of ten widely separate populations in California. A maximum of four isozymes genotypes appeared in any population and 50% of the populations were genetically uniform with this technique. Subsequent studies based on RAPD data revealed generally higher level of genetic variation (Tayyar *et al.*, 2003) but comparisons are difficult with this technique. In the present study, the total gene diversity was low (0.18) but the technique used was different and the spatial scale considered was limited. Whereas Okoli *et al.* (1997) sampled in several US states and Abad *et al.* (1998) in at least five different countries, we analysed genetic diversity at a local scale ranging from six to 200 kilometres between sampling sites, excluding sites outside the Haute Lande (Dordogne, Loire, Sologne), which were at most 400 km away.

In principle, the high overall genetic homogeneity of *C. esculentus* observed in Haute Lande suggests that very few different introductions were involved. Nevertheless, this low genetic variation is coupled with relatively many distinct clones. Differences between individuals based on one or at most a few different bands could result from somatic mutations and/or from artefacts of AFLP procedure (Kjølner *et al.*, 2004). However, the high degree of repeatability of the same profile among the three individuals of the same site favours the hypothesis of somatic mutations. These mutations could be linked to multiple introductions from the same area or could have taken place in the field after one or few introductions. Given the low somatic mutation rates in clonal plants (Gill *et al.*, 1995) and the relatively recent spread of the species in Haute Lande, the hypothesis of repeated introductions of a previously mutated material appears more likely. The low overall genetic diversity could result from the common origin of imported bulbs from the Netherlands (unpub. obs.).

Clonal diversity

The clonal diversity index was 0.38 when considering the two species and 0.37 when considering *C. esculentus* only. These indexes are higher than the mean (0.17) reported by Ellstrand and Roose (1987) for 21 clonal species. It is nevertheless important to point out that comparisons between studies are almost impossible unless sampling schemes can be standardized for stem density and sample spacing (Douhovnikoff & Dodd, 2003) and genotyping effort. Since many genotypes taken into account for the present calculation differ only by one or a few AFLP bands (*i.e.* a small fraction of the total bands screened), differences could result from somatic mutations and/or technical artefacts. Another possible source of variation might be leaf sample contamination by fungi and other microorganisms in the field. Unfortunately, in a field study it is impossible to completely eliminate either type of variability, and consequently all possible variation should be accounted for in the calibration of a similarity threshold. Some studies have taken into account this heterogeneity between AFLP profiles from the same clone. For instance, the results of Douhovnikoff and Dodd (2003) on

Salix exigua have shown that clonal fingerprints were less than 100% identical, and that the source of this non-identity lays both in differences between ramets -by mutation- and in replicate runs of the same DNA template. Winfield *et al.* (1998) found similarities between duplicate leaf samples of *Populus nigra* to range from 0.96 to 1.00 and predicted that trees having similarities of about 0.95 were within the range of scoring errors. In the same way, if we consider only genotypes differing by a Nei's genetic distance inferior to 0.04 (= similarity superior to 0.96, corresponding to less than 4% of differing markers, Figure 2), only 14 different genotypes remain, and 12 different genotypes in *C. esculentus* alone, leading to clonal diversity index of 0.08 and 0.07 respectively. Thus, the probability of detection of a distinct genotype in Haute Lande would be twice lower than the clonal species mean. We therefore suggest that locally low clonal diversity is a consequence of particularly intensive vegetative reproduction.

Breeding system

Plant breeding systems determine gene flow and hence the genetic structure of the populations (*e.g.* Duminil *et al.*, in press). A controversy does still exist over the role of yellow nutsedge seeds as propagules for establishing new stands or perpetuating existing ones. Yellow nutsedge has been shown to be a prolific seed producer (Justice & Whitehead, 1946; Thullen & Keeley, 1979) and the seeds were shown to produce viable offspring, at least in growth chambers. However, in cultivated fields, seeds might not play an important role because of the lack of vigor of seedlings that would not survive under field conditions (Stoller & Sweet, 1987). Moreover, pine forests often separate agricultural fields in Haute Lande. Hence, favourable environments are patchy and separated by natural barriers. This kind of landscape structure does not favour sexual reproduction of self-incompatible and wind-pollinated species like *C. esculentus*. A study on sexual reproduction of the weed in Haute Lande (data unpub.) confirmed the lack of seedlings in many crops and the rare seeds that germinated did not achieve their development cycle before winter.

Implications for weed management

Given the low genetic diversity of yellow nutsedge obtained in this study and the inefficiency of the seeds in crops, the reproduction of the weed in Haute Lande is certainly only asexual. As a result, for more effective management of this species, (1) the vegetative reproduction by tubers would have to be prevented. Some phenology experiments are currently carried out in Haute Lande to identify the best crop conditions and technical itineraries that prevent their production. (2) Moreover, as numerous new infestations seem to be the consequence of vegetal or material exchanges from infested to *C. esculentus* free areas, prophylaxis appears essential. Thus, all agricultural machines, particularly harvesting engines, must be cleaned up cautiously between each field, and infested fields must be harvested last.

REFERENCES

- ABAD P, PASCUAL B, MAROTO JV, LOPEZ-GALARZA S, VICENTE MJ & ALAGARDA J (1998) RAPD analysis of cultivated and wild yellow nutsedge (*Cyperus esculentus* L.). *Weed Science* **46**, 318-321.
- AMSELLEM L, NOYER JL, LE BOURGEOIS T & HOSSAERT-McKEY M (2000) Comparison of genetic diversity of the invasive weed *Rubus alceifolius* Poir. (*Rosaceae*) in its native range and in areas of introduction, using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Molecular Ecology* **9**, 443-455.
- BORG SJ TER & SCHIPPERS P (1992) Distribution of varieties of *Cyperus esculentus* (yellow nutsedge) and their possible migration in Europe. In: *II^{ème} colloque international sur la Biologie des mauvaises Herbes* **1**, 417-425.
- BURDON JJ & MARSHALL DR (1981) Biological control and the reproductive mode of weeds. *Journal of Applied Ecology* **18**, 649-658.
- COSTA J & APPLEBY AP (1976) Response of two Yellow Varieties to Three Herbicides. *Weed Science* **24**, 54-58.
- DOUHOVNIKOFF V & DODD RS (2003) Intra-clonal variation and a similarity threshold for identification of clones: application to *Salix exigua* using AFLP molecular markers. *Theoretical and Applied Genetics* **106**, 1307-1315.
- DOYLE JJ & DOYLE JL (1990) Isolation of DNA from fresh tissue. *Focus* **12**, 13-15.
- DUMINIL J, FINESCHI S, HAMPE A, JORDANO P, SALVINI D, VENDRAMIN GG & PETIT RJ (in press) Can population genetic structure be predicted from life history traits? *American Naturalist*.
- ELLSTRAND NC & ROOSE MJ (1987) Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *American Journal of Botany* **74**, 123-131.
- ESCARAVAGE N, QUESTIAU S, PORNON A, DOCHE B & TABERLET P (1998) Clonal diversity in a *Rhododendron ferrugineum* L. (*Ericaceae*) population inferred from AFLP markers. *Molecular Ecology* **7**, 975-982.
- GILL DE, CHAO L, PERKINS SL & WOLF JB (1995) Genetic mosaicism in plants and clonal animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* **26**, 423-444.
- GLAZE NC (1987) Cultural and Mechanical Manipulation of *Cyperus* Spp. *Weed Technology* **1**, 82-83.
- GUILLERM H (1987) Le souchet comestible, un problème désormais présent en France. Lycée agricole "Charlemagne", Carcassonne, France.
- HOLM LG, PLUCKNETT DL, PANCHO JV & HERBERGER JP (1977) Chapter 16. *Cyperus esculentus* L. In: *The World's Worst Weeds. Distribution and Biology*. 125-133. Univ. Press Hawaiï, Honolulu.

- HOLT JD (1994) Genetic Variation in Life History Traits in Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus*) from California. *Weed Science* **42**, 378-384.
- HORAK MJ & HOLT JS (1986) Isozyme Variability and Breeding Systems in Populations of Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus*). *Weed Science* **34**, 538-543.
- JUSTICE OL & WHITEHEAD MD (1946) Seed production, viability and dormancy in the nutgrasses *Cyperus rotundus* and *C. esculentus*. *Journal of Agricultural Research* **73**, 303-318.
- KEIPER FJ & McCONCHIE R (2000) An analysis of genetic variation in natural populations of *Sticherus flabellatus* [R. Br. (St John)] using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Molecular Ecology* **9**, 571-581.
- KJØLNER S, SASTAD M, TABERLET P & BROCHMANN C (2004) Amplified fragment length polymorphism versus random amplified polymorphic DNA markers: clonal diversity in *Saxifraga cernua*. *Molecular Ecology* **13**, 81-86.
- KUMAR S, TAMURA K, JAKOBSEN IB & NEI M (2001) MEGA2: Molecular Evolutionary Genetics Analysis software, Arizona State University, Tempe, Arizona, USA.
- LAPHAM J & DRENNAN DSH (1990) The Fate of Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus*) Seed and Seedlings in Soil. *Weed Science* **38**, 125-128.
- LEVIN DA & KERSTER HW (1971) Neighborhood structure in plants under diverse reproductive methods. *American Naturalist* **105**, 345-354.
- LYNCH M & MILLIGAN BG (1994) Analysis of population genetic structure with RAPD markers. *Molecular Ecology* **3**, 91-99.
- MABBERLEY DJ (1997) The Plant-Book: a portable dictionary of the vascular plants. 2nd edn, 858p. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- MULLIGAN GA & JUNKINS BE (1976) The Biology of Canadian Weed. 17. *Cyperus esculentus*. *Canadian Journal of Plant Science* **56**, 339-350.
- OKOLI CAN, SHILLING DG, SMITH RL & BEWICK TA (1997) Genetic Diversity in Purple Nutsedge (*Cyperus rotundus* L.) and Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus* L.). *Biological Control* **8**, 111-118.
- PLUESS AR & STÖCKLIN J (2004) Population genetic diversity of the clonal plant *Geum reptans* (*Rosaceae*) in the Swiss Alps. *American Journal of Botany* **91**, 2013-2021.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2005). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

- RACCUIA SA, MAINOLFI A, MANDOLINO G & MELILLI MG (2004) Genetic diversity in *Cynara cardunculus* revealed by AFLP markers: comparison between cultivars and wild types from Sicily. *Plant Breeding* **123**, 280-284.
- SILANDER JA Jr (1985) Microevolution in Clonal Plants. In: *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*, Chap. 4 (eds JBC Jackson, LW Buss & RE Cook), 107-152. Yale University Press, New Haven and London, UK.
- STERLING TM, THOMPSON DC & ABBOTT LB (2004) Implications of invasive plant variation for weed management. *Weed Technology* **18**, 1319-1324.
- STOLLER EW & SWEET RD (1987) Biology and Life Cycle of Purple and Yellow Nutsedge (*Cyperus rotundus* and *C. esculentus*). *Weed Technology* **1**, 66-73.
- SUYAMA Y, OBAYASHI K & HAYASHI I (2000) Clonal structure in a dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) population inferred from amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprints. *Molecular Ecology* **9**, 901-906.
- TAYYAR RI, NGUYEN JHT & HOLT JS (2003) Genetic and morphological analysis of two novel nutsedge biotypes from California. *Weed Science* **51**, 731-739.
- THULLEN RJ & KEELEY PE (1979) Seed production and germination in *Cyperus esculentus* and *C. rotundus*. *Weed Science* **27**, 502-505.
- TUMBLESON WE & KOMMEDAHL T (1961) Reproductive potential of *Cyperus esculentus* by tubers. *Weeds* **9**, 646-653.
- VEKEMANS X (2002) AFLP-SURV version 1.0. Distributed by the author. Laboratoire de Génétique et Ecologie Végétale, Université Libre de Bruxelles, Belgique.
- VOS P, HOGERS R, BLEEKER M, REIJANS M, VAN DE LEE T, HORNES M *et al.* (1995) AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research* **23**, 4407-4414.
- WIDEN B, CRONBERG N & WIDEN M (1994). Genotypic Diversity, Molecular Markers and Spatial Distribution of Genets in Clonal Plants, a Literature Survey. *Folia Geobot. Phytotax., Praha* **29**, 245-263.
- WINFIELD MO, ARNOLD GM, COOPER F, LE RAY M, WHITE J, KARP A & EDWARDS KJ (1998) A study of genetic diversity in *Populus nigra* subsp. *betulifolia* in the Upper Severn area of the UK using AFLP markers. *Molecular Ecology* **7**, 3-10.

3.2. Réalisation et analyses des microsatellites chloroplastiques

Une ambiguïté concernant la capacité de discrimination des deux espèces par la technique AFLP est apparue avec l'échantillonnage 2004. De plus, des individus échantillonnés dans deux sites excentrés (Médoc) ont montré une différenciation nette par rapport à l'ensemble des autres échantillons de Haute Lande. Il a donc été décidé d'utiliser des microsatellites chloroplastiques pour tenter de répondre à cette ambiguïté et d'approfondir les résultats obtenus avec les marqueurs AFLP.

3.2.1. Principes et propriétés des microsatellites chloroplastiques

Les séquences microsatellites ou SSR sont constituées de répétitions en tandem de motifs nucléotidiques. Outre leur distribution sur l'ensemble du génome, l'intérêt des microsatellites réside dans leur polymorphisme extrêmement élevé, qui concerne le nombre des unités de répétition (et donc leur longueur). Un motif microsatellite donné n'est pas spécifique d'un locus ; en revanche, les séquences bordantes le sont. Une paire d'amorces oligonucléotidiques spécifiques de ces régions bordantes permet donc, grâce à la PCR, d'amplifier ce seul locus et de disposer ainsi d'un marqueur microsatellite. L'utilisation d'amorces marquées permet de révéler le polymorphisme de longueur sur gel d'électrophorèse (Karp *et al.*, 1996 ; Santoni *et al.* 2000).

Les microsatellites sont parmi les marqueurs les plus puissants pour révéler du polymorphisme et constituent d'excellents marqueurs génétiques spécifiques de locus, codominants et hautement polymorphes en raison de leur taux de mutation élevé (Echt *et al.*, 1998).

Les variants microsatellites sont supposés être générés pas à pas par addition ou délétion d'une seule unité répétée. Dans ce modèle (SMM pour Stepwise Mutation Model, Valdes *et al.*, 1993), les variants se distinguant par de petites différences de longueur sont plus proches que les allèles présentant de plus grandes différences de longueur (Anzidei *et al.*, 1999). C'est pourquoi on dit que le processus de mutation a une « mémoire » (Jarne & Lagoda, 1996), et que des relations linéaires entre les distances génétiques, basées sur les différences de taille, et le temps de divergence peuvent être établies (Goldstein *et al.*, 1995, cité dans Anzidei *et al.*, 1999).

L'utilisation des microsatellites comme marqueurs moléculaires repose sur trois étapes essentielles : isolement et caractérisation des microsatellites, conception d'amorces spécifiques et recherche de polymorphisme de taille entre individus. Le développement des marqueurs microsatellites, c'est-à-dire la définition des amorces bordantes spécifiques, est un travail assez lourd. Le développement de tels marqueurs n'ayant jamais été réalisé dans le genre *Cyperus* à ma connaissance, nous avons donc testé sept paires d'amorces reconnues pour être largement conservées chez les angiospermes (Weising & Gardner, 1999). Quatre d'entre elles ont présenté suffisamment de

polymorphisme pour servir de marqueurs microsatellites (« ccmp 2, 5, 6 et 10 » selon la dénomination de Weising & Gardner, 1999).

Le génome des organites (chloroplastes et mitochondries) est typiquement non recombinant, transmis par un seul parent et haploïde (Provan *et al.*, 2001). Le génome chloroplastique a donc l'avantage de ne pas recombiner en raison de sa transmission uniparentale (le plus souvent maternelle chez les Angiospermes, paternelle chez les Conifères), d'où l'enregistrement des nouvelles mutations, alors que le génome nucléaire, diploïde, recombine les contributions génétiques des deux parents à chaque génération. L'évolution des séquences de ce génome reste donc progressive et continue, même dans le cas d'introgession ou de croisements entre taxons déjà différenciés (Echt *et al.*, 1998 ; Basu *et al.*, 2004 ; Sukhotu *et al.*, 2004). Outre les analyses de paternité et les études destinées à évaluer la contribution relative des graines et du pollen dans la structure génétique des populations naturelles (Deguilloux *et al.*, 2004), les microsatellites chloroplastiques sont appréciés pour les études de structure géographique et de différenciation génétique des populations végétales (Powell *et al.*, 1995 ; Provan *et al.*, 1997). Cependant, comme pour les microsatellites nucléaires, un niveau élevé d'homoplasie¹ est attendu (Estoup *et al.*, 2002), pouvant conduire à des estimations erronées de différenciations de populations (Jarne & Lagoda, 1996).

Comme le génome chloroplastique ne recombine pas et n'existe pas à l'état hétérozygote, et pour faciliter la discussion, nous utiliserons les termes de « locus » pour désigner un site cpSSR (défini par les paires d'amorces PCR) et d' « allèles » pour désigner les variants de longueur à l'un de ces sites.

3.2.2. Matériels et Méthodes

▪ Echantillonnage

L'objectif de cette analyse est principalement de lever les incertitudes révélées par les données AFLP. Il s'agit en particulier de vérifier la distinction moléculaire des espèces et de confirmer ou d'infirmer les fortes similitudes génétiques existant entre les échantillons d'origines parfois éloignées.

L'échantillonnage réalisé en 2005 concerne donc plusieurs échelles spatiales et deux nouvelles espèces. Un sous-ensemble des sites visités en 2004 a été à nouveau échantillonné en 2005, les sites étant choisis dispersés dans les différentes zones de manière à représenter le mieux possible la diversité révélée par les AFLP. L'exploitation du Médoc (zone 1), dont les individus de 2004 présentait une variabilité génétique vis à vis des autres échantillons de Haute Lande, a été de nouveau et davantage échantillonnée (diversité à l'échelle de l'exploitation). D'autres individus, originaires de

¹ Homoplasie : identité des allèles en taille mais pas nécessairement par descendance en raison des mutations convergentes.

nouvelles populations françaises et plus lointaines (Seychelles) ont également été introduites. Enfin, des individus appartenant aux espèces *C. longus* et *C. rotundus*, originaires de Haute Lande et d'ailleurs ont également été analysés.

Les 25 sites (2 individus pour chacun) échantillonnés se répartissent comme suit :

- 5 sont répartis sur l'ensemble des CETA et correspondent à des sites déjà échantillonnés en 2004 (zones 2, 3 et 4) ;
- 2 sont dans la région d'Angers (l'un est situé sur les bords de la Loire, l'autre est dans un champ cultivé en maïs, respectivement noté Loire et Loire M dans les résultats);
- 1 échantillon provient des Seychelles (Seych.);
- 2 autres échantillons proviennent du Maine et Loir (M&L) ;
- 6 échantillons proviennent de la même exploitation médocaine (LG[Ⓜ]).
- 5 échantillons de *Cyperus eragrostis* provenant de Haute Lande (dont 4 ont été échantillonnés sur les mêmes sites qu'en 2004) ;
- 2 échantillons de *Cyperus longus* (Haute Lande) ;
- 2 échantillons de *Cyperus rotundus* (l'un provient de la région de Béziers, l'autre de l'unique clone trouvé en Haute Lande en 2005 dans un champ de bulbes de lys en provenance de la Hollande).

Soit au total 50 individus dont 32 *C. esculentus*, 10 *C. eragrostis*, 4 *C. longus* et 4 *C. rotundus*.

▪ Protocoles

Le protocole d'extraction de l'ADN utilisé est le même que celui de 2004 (Annexe 4). Le protocole suivi pour les microsatellites est présenté en Annexe 5.

Seuls les individus pour lesquels les quatre marqueurs microsatellites ont généré des bandes pouvant être lues sans ambiguïté ont été conservés, soit 46 individus.

3.2.3. Résultats

La stratégie d'échantillonnage choisie (nombre d'individus échantillonnés par site, nombre limité de sites visités dans les différentes zones géographiques et effort d'échantillonnage variable selon ces zones) et la mise en évidence d'hétéroplasmie (*cf.* plus loin) ne permettent pas de réaliser des analyses statistiques ou de calculer des estimations pertinentes de la diversité génétique à partir des données microsatellites. Cependant, des résultats intéressants peuvent être soulignés.

L'analyse de 46 individus par les quatre microsatellites a permis la distinction de 20 haplotypes différents soit un pouvoir de discrimination de l'analyse (défini par H/N, le nombre d'haplotypes divisé par la taille de l'échantillon) de 0.43 (**Tableau III.1**). Le polymorphisme détecté est cependant très variable selon les loci. « ccmp 6 » et « ccmp 10 » ne révèlent chacun que deux

allèles différents tandis que « ccmp 2 » et « ccmp 5 » en révèlent respectivement 5 et 6. Au total, 120 haplotypes sont donc théoriquement possibles (en supposant l'homoplasie). Certains variants sont spécifiques d'une espèce (par exemple l'allèle 1 de « ccmp 5 » et l'allèle 6 de « ccmp 2 » ne sont présents que chez *C. eragrostis*) mais aucun microsatellite pris seul n'est diagnostique d'une espèce (dans ce cas, on trouverait un allèle unique chez cette espèce, différents de ceux obtenus chez les autres espèces). En revanche, les quatre marqueurs combinés permettent la distinction de 20 haplotypes différenciés selon l'espèce : 7 sont propres à l'espèce *C. eragrostis*, 7 autres à *C. esculentus*, 2 à *C. longus* et 4 à *C. rotundus* (Tableau III.2). Aucun haplotype n'est ainsi présent dans plusieurs espèces.

Les marqueurs microsatellites « ccmp 5 » et « ccmp 10 » présentent la particularité de révéler chez certains individus deux allèles différents (Tableau III.1). Ce phénomène, appelé hétéroplasmie, n'est pas spécifique puisque les quatre espèces présentent au moins un individu portant deux allèles différents au même locus (haplotypes ER2, ER3, ES4, ES6, L1, L2, R2 et R4). L'haplotype ER3 présente même une hétéroplasmie pour les deux loci « ccmp 5 » et « ccmp 10 ».

3.2.4. Discussion

▪ Diversité spécifique

En 2004, les données AFLP n'ont permis de distinguer qu'une partie seulement des individus appartenant à l'espèce *C. eragrostis* par rapport à ceux de l'espèce *C. esculentus*. En 2005, l'échantillonnage a donc été réalisé dans les deux groupes de *C. eragrostis*. Les données des microsatellites chloroplastiques confirment la distinction entre les deux espèces. Les haplotypes ER sont tous différents des haplotypes ES. Mais les différences entre les haplotypes des deux espèces ne sont pas toutes de même intensité : ER1 et ES1 par exemple ne diffèrent que pour le locus 5. Or, ce sont ces haplotypes qui correspondent aux profils AFLP les plus proches entre les deux espèces. A l'inverse, les individus bien distingués par les profils AFLP sont également ceux qui présentent des haplotypes différant par au moins deux loci. Les deux autres espèces (*C. longus* et *C. rotundus*) présentent également des haplotypes distinguables entre elles et avec les deux premières espèces. Remarquons toutefois que c'est surtout le locus 5, le plus variable, qui permet de distinguer les quatre espèces. Les trois autres loci présentent des allèles que l'on retrouve chez l'ensemble des espèces. En outre, certains haplotypes ne diffèrent que d'un allèle : L1 et ES4 par exemple sont très proches et ne varient que d'un nucléotide entre les allèles 4 et 5 du locus « ccmp 5 ». Ainsi, bien que différenciées par les marqueurs microsatellites, les quatre espèces du genre *Cyperus* apparaissent très proches sur le plan moléculaire.

La diversité génétique intraspécifique semble également contrastée. En particulier, *C. eragrostis* et *C. rotundus* montrent une variabilité plus forte que les deux autres espèces. 7 haplotypes différents sont détectés parmi 10 échantillons de *C. eragrostis*, 4 haplotypes pour 4 individus de *C.*

rotundus, mais 7 haplotypes différents pour 28 *C. esculentus* et 2 pour 4 *C. longus*. Ces résultats sont cependant à nuancer dans la mesure où le nombre d'individus échantillonnés entre les espèces et l'effort d'échantillonnage lui-même (9 individus de *C. esculentus* proviennent de la même exploitation) diffèrent grandement.

- Diversité spatiale

Seuls les individus originaires des Seychelles diffèrent des *C. esculentus* de Haute Lande analysés. Là encore, la différence se limite à un nucléotide entre les allèles 4 et 5 du locus « ccmp 5 ». Tous les individus originaires de régions françaises autre que la Haute Lande présentent le même haplotype ES1, qui est également l'haplotype majoritaire localement. Ces résultats confirment ceux issus de l'analyse AFLP. Il semble donc bien exister une forte homogénéité génétique à l'échelle nationale de l'espèce *C. esculentus*, au moins avec les marqueurs AFLP et microsatellites utilisés pour ces analyses. De plus, à l'échelle de la Haute Lande, la présence d'un haplotype majoritaire unique (ES1) dans les différentes zones géographiques échantillonnées suggère soit un faible nombre d'introductions différentes, soit des introductions multiples de matériels très semblables.

Des niveaux plus élevés de diversité spécifique et spatiale pourraient être détectés en utilisant davantage de marqueurs microsatellites, en particulier des motifs plus longs et potentiellement plus variables. Mais l'obtention de séquences complètes de l'ADN chloroplastique, si non pour l'espèce, au moins pour le genre *Cyperus*, serait alors indispensable.

- Hétéroplasmie

L'homoplasmie, définie comme l'homogénéité de l'ADN des organites d'un individu, est souvent observée et donc généralement supposée. A l'inverse, la présence de plus d'un type d'ADN dans les organites d'une cellule donnée, appelée hétéroplasmie, ou dans un individu (appelée chimérisme lorsque la ségrégation entre les deux types cellulaires est complète) est rare (Chat *et al.*, 2002). L'homoplasmie est généralement expliquée par la ségrégation végétative et la transmission uniparentale lors des reproductions végétative et sexuée respectivement (Birky, 1995). Pourtant, l'hétéroplasmie plastidique a été observée chez un grand nombre de végétaux appartenant à différents taxons (Moon *et al.*, 1987 ; Lee *et al.*, 1988 ; Johnson & Palmer, 1989). Nombre de cas connus aujourd'hui chez les plantes cultivées sont dus à des mutations spontanées du génome plastidique. Mais l'hétéroplasmie peut également provenir d'une transmission biparentale lorsque chaque parent transmet ses organites au zygote ou d'une transmission uniparentale lorsque la ségrégation chez le parent est incomplète et à l'origine de gamètes hétéroplasmiques (Chat *et al.*, 2002).

Ici, la simple lecture des gels ne permet pas de conclure quant à l'origine possible de l'hétéroplasmie dans le genre *Cyperus*. Cependant, l'hétéroplasmie apparemment plus rare chez *C. esculentus*, dont la reproduction est largement dominée par la multiplication végétative, par rapport

aux trois autres espèces de l'étude, permet de faire l'hypothèse d'une transmission biparentale lors de la reproduction sexuée. Les résultats observés chez les individus échantillonnés dans la même exploitation médocaine (zone 1, **Tableau III.1**) sont concordants : l'haplotype ES4, qui combine les haplotypes ES3 et ES1, résulterait ainsi d'une reproduction sexuée entre des individus de l'un et l'autre des deux autres haplotypes. L'haplotype ES6 en revanche, observé chez un unique individu des Landes Girondines (zone 2), présente des allèles originaux par rapport aux autres *C. esculentus* (allèles 10 et 14 au locus 5 et allèle 14 au locus 2). La rareté de ces allèles, liée à un échantillonnage insuffisant, ou une origine différente des individus, peuvent expliquer ces résultats. Sachant que le second individu échantillonné dans la même exploitation présente l'haplotype ES1 le plus répandu, l'hypothèse de deux origines différentes, l'une locale, l'autre étrangère, est possible.

En revanche, aucune conclusion ne peut être tirée de ces résultats concernant le mode de reproduction de *C. esculentus*. Etant donné que l'homoplasmie, comme l'hétéroplasmie, peuvent aussi bien résulter de la reproduction sexuée que de la multiplication végétative, seuls les résultats AFLP permettent de supposer la prédominance de la reproduction asexuée chez *C. esculentus* en Haute Lande.

L'hétéroplasmie, et en particulier ses conséquences pour les adventices, n'est pas neutre. Frey *et al.* (1999) ont ainsi montré chez la mauvaise herbe *Senecio vulgaris* un fort polymorphisme de l'ADN chloroplastique, attribué à l'hétéroplasmie, pouvant être variable entre les différentes feuilles d'un même individu. Les auteurs relient ce polymorphisme génétique aux divers niveaux de résistance de l'adventice à l'herbicide triazine, et élargissent son rôle important à l'évolution d'autres traits à transmission cytoplasmique chez *C. vulgaris* et vraisemblablement chez d'autres espèces d'adventices. Il ne s'agit pas ici de conclure que l'apparente résistance de *Cyperus esculentus* à divers herbicides résulte de l'hétéroplasmie mise en évidence au cours de cette étude, d'autant plus que les autres espèces congénériques, sensibles à la plupart des herbicides, montrent également de l'hétéroplasmie. En revanche, cette diversité du génome chloroplastique, qu'elle soit à transmission uni- ou biparentale, permet peut-être d'augmenter la diversité totale de l'espèce (création de nouveaux haplotypes, transmission épigénétique) dans les régions où la reproduction est exclusivement végétative, avec tous les avantages liés à la variabilité, notamment en terme d'adaptation.

3.3. Bilan sur la diversité génétique de *C. esculentus* en Haute Lande

Les méthodes AFLP et microsatellites utilisées au cours de ce travail sont censées détecter et quantifier des variations génétiques présentes dans deux génomes cibles différents (nucléaire et chloroplastique) du même système biologique où les mécanismes gouvernant la variation génétique sont indépendants l'un de l'autre (Basu *et al.*, 2004). Ces deux méthodes moléculaires sont donc complémentaires, soit en précisant davantage les résultats obtenus, soit en apportant des données et des hypothèses différentes et supplémentaires. Quels que soient les marqueurs utilisés, les objectifs de la recherche génétique sur les adventices peuvent être approximativement classés en trois domaines de recherche : (i) les schémas de diversité génétique des adventices invasives, (ii) l'identité taxonomique, et (iii) la détermination de(s) l'origine(s) des espèces introduites (O'Hanlon *et al.*, 2000).

Ces trois domaines, auxquels on peut rajouter le mode de reproduction, ont fait l'objet des études génétiques menées ici.

Une idée répandue veut que les adventices présentant des niveaux élevés de diversité génétique montrent un potentiel considérable d'adaptation, et sont donc capables de réduire l'efficacité des stratégies de gestion. La détermination de l'amplitude de la variation des espèces adventices est donc souvent considérée comme une priorité. Ainsi, contrairement aux études réalisées sur de grandes échelles spatiales, la diversité génétique globale de *C. esculentus* apparaît relativement faible en Haute Lande, aussi bien avec les marqueurs AFLP que microsatellites. Cette faible variabilité génétique, outre l'échelle spatiale, peut s'expliquer notamment par le caractère « mauvaise herbe » de *C. esculentus*, l'homogénéité de l'environnement agricole (pressions de sélection généralement constantes et régulières) sélectionnant le génotype le mieux adapté, sans favoriser la diversité génétique. L'absence de *C. esculentus* hors parcelle cultivée semble confirmer cette interprétation.

Le système de reproduction, souvent déduit de la structure génétique des populations, est un indicateur important du succès du contrôle biologique, car la recombinaison, associée à la reproduction sexuée, permet le développement de génotypes généralement plus difficiles à contrôler. A l'échelle de la Haute Lande, la faible diversité génétique de *C. esculentus* et la structure spatiale des parcelles, telles des îlots séparés par des barrières naturelles de pins, laissent supposer la large prédominance de la multiplication végétative. La reproduction sexuée ne peut cependant être totalement exclue dans la mesure où les données AFLP n'indiquent pas une similarité stricte de tous les individus, mais son occurrence reste nécessairement limitée. De même, à l'échelle de l'exploitation ou de l'îlot de parcelles, l'éventualité de la reproduction sexuée ne peut être totalement écartée (*cf.* un cas possible avec les résultats microsatellites), mais reste peu vraisemblable.

L'utilisation des marqueurs microsatellites, contrairement aux marqueurs AFLP, a permis de discriminer les différentes espèces congénériques testées. Elles ressortent cependant très proches génétiquement les unes des autres, alors qu'elles divergent largement en terme d'écologie, de mode de reproduction et de morphologie.

Malgré la faible diversité génétique globale révélée par les marqueurs AFLP et microsatellites, la distinction d'un nombre non négligeable de clones distincts, génétiquement proches mais différenciables, permet de supposer des phénomènes d'introductions multiples de matériels génétiquement proches. Les enquêtes réalisées auprès des agriculteurs et la connaissance des cultures et des itinéraires techniques pratiqués localement permettent de faire des hypothèses. Les premières infestations, apparues dans le CETA des Landes Bordelaises, se sont développées lors des cultures de bulbes de fleurs (lys, tulipes et glaïeuls) originaires des Pays-Bas. Il est donc très probable que les clones distincts présents en Haute Lande proviennent de clones hollandais, eux-mêmes génétiquement proches. Le niveau de diversité trop faible pour résulter de la reproduction sexuée s'explique certainement par des mutations somatiques survenus avant leur introduction en Haute Lande, et éventuellement avant leur arrivée aux Pays-Bas. En effet, l'introduction de l'espèce aux Pays-Bas est bien documentée et résulte également de la contamination de bulbes de glaïeuls originaires des USA. L'introduction en Haute Lande de *C. esculentus* provient donc de ces échanges agricoles internationaux.

La dispersion de l'espèce dans les nombreuses parcelles n'ayant jamais été cultivées en bulbes suppose un mode de dissémination différent une fois les introductions originelles réalisées. En particulier, l'intervention de machines agricoles communes dans de nombreuses parcelles cultivées en légumes (machines de récolte des carottes et des haricots verts), et peut-être la consommation des tubercules par les sangliers, expliquent sa propagation à l'ensemble du triangle sableux et la structuration spatiale mise en évidence par les AFLP, les infestations restant plus nombreuses et plus denses dans les zones de cultures intensives de légumes.

L'ensemble des résultats issus des analyses génétiques permettent de formuler des recommandations dans le cadre du développement de stratégies de gestion de *C. esculentus*. La faible variabilité génétique de l'adventice suppose une homogénéité de réponse de l'espèce vis-à-vis des herbicides et des éventuels bio-herbicides. Une multiplicité des stratégies de gestion n'est donc pas nécessaire à l'échelle de la Haute Lande, ni même vraisemblablement à l'échelle nationale. En revanche, la détermination des stades de croissance sensibles et des conditions environnementales favorables à l'espèce apparaissent comme des domaines de recherche déterminants. La destruction systématique des fleurs, étant donné la propagation essentiellement végétative de l'espèce, ne semble pas indispensable. Par contre, la prophylaxie est essentielle et le nettoyage des machines agricoles entre les parcelles et entre les exploitations doit être irréprochable.

Développement de *Cyperus esculentus* en Haute Lande

4. Développement de *Cyperus esculentus* en Haute Lande

Actuellement, le contexte climatique et environnemental favorable de la Haute Lande, le développement des surfaces consacrées à l'exploitation intensive de cultures basses et peu compétitives comme le bulbe de fleur ou la carotte et l'efficacité relative des herbicides ne permettent pas de maîtriser durablement *C. esculentus*, véritable fléau en culture légumière. L'identification des caractéristiques biologiques de la mauvaise herbe, du milieu et de certaines composantes du système agricole va cependant nous aider à composer un contexte agro-écologique peu favorable à sa croissance et à développer une lutte intégrée.

Des expérimentations ponctuelles et complémentaires, réalisées en serre, au laboratoire ou à l'extérieur, nous ont permis de quantifier l'impact de plusieurs facteurs (profondeur d'enfouissement, passage hivernal, période de formation), de manière indépendante ou combinée, sur le potentiel germinatif, notamment printanier, des tubercules, principal organe de dispersion et de multiplication de l'espèce (1^{ère} partie de ce chapitre).

Nous avons également caractérisé qualitativement et quantitativement, pendant deux ans, sur des parcelles d'agriculteurs, les effets de deux facteurs directement dépendants du système agricole, sur la dynamique et la croissance des populations de *C. esculentus* (2^{de} partie de ce chapitre) :

- l'impact du facteur « date d'émergence » de l'adventice, au moyen de plantations temporellement échelonnées de tubercules en terrain nu,
- l'impact du facteur « couvert végétal », au moyen d'une culture de maïs couvrante, comparativement au développement de la mauvaise herbe en terrain nu.

La multiplication d'une espèce clonale, ainsi que sa dissémination, peuvent également résulter de la reproduction sexuée. La part relative de la multiplication végétative et de la reproduction sexuée dans la multiplication et la dispersion d'une espèce est variable et dépend non seulement de l'espèce mais également du contexte environnemental. Le débat sur l'importance de la sexualité chez *C. esculentus* n'est pas clos. La 3^{ème} partie de ce chapitre présente donc les résultats des manipulations réalisées afin de préciser la possibilité d'une reproduction sexuée à l'échelle de la Haute Lande.

4.1. Germination des tubercules

Les tubercules sont généralement considérés comme les seuls organes de persistance de *C. esculentus* dans les parcelles cultivées (Stoller, 1981). En milieu tempéré, ils survivent aux conditions hivernales et réinstallent l'espèce le printemps suivant. La plupart des tubercules germent le premier printemps suivant leur formation mais certains peuvent rester dormants. Des auteurs observent des pertes de viabilité rapide avec une réduction de 62% à 86% la première année (Bell *et al.*, 1962 ; Stoller & Wax, 1973), tandis que des viabilités de 1 à 8% ont été rapportées après 4 ans ou plus par d'autres (Thullen & Keeley, 1981).

La profondeur d'enfouissement dans le sol et l'âge des tubercules ainsi que les conditions environnementales affectent le potentiel germinatif des tubercules, en modifiant notamment leur longévité. De nombreuses études ont montré que la longévité des tubercules augmente avec la profondeur d'enfouissement (Bell *et al.*, 1962 ; Stoller, 1981) et la taille des tubercules (Thullen & Keeley, 1975), tandis que l'augmentation de l'humidité du sol résulte en une diminution de leur longévité (Thullen & Keeley, 1981). Le potentiel germinatif des tubercules a une fonction importante dans la dynamique des populations de *C. esculentus* puisqu'il détermine indirectement le niveau des populations résiduelles de tubercules, et donc la résilience des populations de l'espèce. Par exemple, un pouvoir germinatif fort la première année associé à une faible dormance des tubercules non germés peut limiter la banque de tubercules viables dans le sol, la production annuelle de nouveaux tubercules mise à part. Au contraire, une dormance élevée des tubercules la (les) première(s) année(s) peut résulter en une banque de tubercules dans le sol conséquente et durable.

Ainsi, le potentiel germinatif des tubercules doit être pris en compte de même que le potentiel de production de nouveaux tubercules pour développer un programme de gestion de *C. esculentus*.

Nous cherchons donc, par la réalisation de plusieurs expérimentations, à répondre aux questions suivantes :

- Quelle est l'influence quantitative et qualitative des basses températures sur la capacité de germination des tubercules ?
- Quelle est l'influence quantitative et qualitative de la profondeur d'enfouissement sur le taux de germination des tubercules ? Autrement dit, des tubercules enfouis à 20 cm ou plus sont-ils capables de germer ?
- Quelle est l'influence des ces deux facteurs combinés (profondeur + passage hivernal) ?
- La période de formation des tubercules dans l'année entraîne-t-elle une capacité germinative différente des tubercules ?
- Dans les populations naturelles au printemps, quelles sont les proportions de tubercules qui germent, qui restent en dormance ou qui sont morts durant l'hiver ?

- Enfin, quelles conséquences peut-on tirer de ces résultats dans le contexte du développement de stratégies de gestion de *C. esculentus* ?

4.1.1. Matériels et méthodes

- Expérimentation 1 : Influence de l'âge sur la capacité germinative des tubercules

Tous les tubercules utilisés pour cette expérimentation proviennent d'un unique individu issu de la plantation d'un seul tubercule au début de l'année 2004. Les prélèvements ont tous été réalisés en décembre 2004. Ainsi, tous les tubercules utilisés ici ont été formés en 2004.

Nous avons utilisé trois critères pour estimer la période de formation d'un tubercule. La taille et la couleur sont des bons indicateurs de leur maturité : nouvellement formés, les tubercules sont petits et blancs. Ils grossissent et foncent (passage du blanc au beige puis au marron et au noir) au fur et à mesure de leur maturation (*cf.* chapitre II, paragraphe 2.2.2). Leur position sur des ramets plus ou moins centraux ou périphériques par rapport au ramet initial constitue aussi un bon indicateur de la période de leur formation, en partant du principe d'un développement centrifuge des pousses de l'individu. Le croisement de ces trois critères (taille, couleur, position) nous a permis de définir trois périodes de formation :

une formation précoce : fin mai – début juillet

une formation intermédiaire : début juillet – fin août

une formation tardive : septembre – début novembre.

200 tubercules de chacune de ces périodes ont été récoltés puis conservés à température ambiante et à l'obscurité. Les tests de germination ont été réalisés en mars et avril 2005 sur 100 tubercules de chacune des périodes de formation (1^{ère} série). Aucune germination n'a alors été observée. Afin de stimuler la germination par le froid, les 100 tubercules restants de chaque catégorie ont été placés à 4°C puis la germination a été à nouveau testée début 2006 (2^{ème} série).

Pour les tests de germination, les tubercules sont réhydratés 24 h puis disposés dans une pièce chauffée (nuit 22°C, jour 25°C) sur du papier absorbant maintenu humide pendant toute la durée du test. Les comptages sont quotidiens et l'expérimentation est considérée comme terminée lorsque aucune nouvelle germination n'est observée pendant 14 jours consécutifs (en moyenne : 4 semaines de notations).

- Expérimentation 2 : Influence des basses températures

Début décembre 2004, dans une tache d'infestation naturelle (âge inconnu), 400 tubercules ont été prélevés aléatoirement et mélangés. 200 tubercules ont été conservés à l'obscurité et à température ambiante (18°C en moyenne) et 200 autres ont été conservés à l'obscurité à 4°C.

Les tests de germination ont eu lieu en mars et avril 2005, dans les mêmes conditions que décrites ci-dessus.

▪ Expérimentation 3 : Influence de la profondeur d'enfouissement dans le sol

200 tubercules ont été récoltés en novembre 2004 dans une tache d'infestation naturelle. Ils ont été conservés à l'abri de la lumière à la température extérieure. Le 7 janvier 2005, 50 tubercules ont été plantés dans un mélange sable-terreau (50/50%) à chacune des 4 profondeurs suivantes : 1 cm, 10 cm, 20 cm et 40 cm. Les récipients ont été maintenus sous serre en conditions environnementales contrôlées (jour 22°C pendant 16h / nuit 18°C pendant 8h). L'humidité du substrat a été maintenue par un arrosage régulier (3 fois / semaine).

Les comptages, bi-hebdomadaires, ont été réalisés jusqu'au 4 mars 2004. Le 15 mars 2004, tous les tubercules ont été déterrés afin de préciser le nombre exact de tubercules germés (l'apparition de nouvelles pousses feuillées pouvant résulter de la multiplication végétative par rhizomes).

▪ Expérimentation 4 : Influence croisée de la profondeur d'enfouissement et du passage hivernal

300 tubercules ont été récoltés en novembre 2005 dans une tache d'infestation naturelle. Ils ont été replantés le jour même dans 3 bacs à respectivement 2, 10 et 20 cm de profondeur (100 tubercules dans chaque bac) dans un mélange sable – terreau (50/50%). Les bacs ont été enterrés à l'extérieur où ils ont passé l'hiver. Début juillet 2006, les tubercules ont été déterrés. La viabilité des tubercules non germés, donc dormants ou morts, a été vérifiée à l'aide du test au tetrazolium (**Encadré 1**).

▪ Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques (comparaison de proportions grâce au test du χ^2 de Pearson) ont été réalisées à l'aide du logiciel R (version 2.2.1, R Development Core Team, 2005).

4.1.2. Résultats

▪ Expérimentation 1 : Influence de l'âge sur la capacité germinative des tubercules

Les résultats sont présentés dans le **Tableau IV.1.a**. On observe un taux de germination croissant des tubercules à formation précoce vers les tubercules à formation tardive ($\chi^2 = 77$, $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$) mais la différence entre les tubercules formés précocement en mai – juin et ceux formés en juillet – août n'est pas significative ($\chi^2 = 1,8$, $p = 0,18$). Les tubercules formés plus tardivement en saison ont significativement germé plus que les tubercules formés plus tôt ($\chi^2 = 77$, $p = 3,8 \cdot 10^{-16}$).

▪ Expérimentation 2 : Influence des basses températures

Les résultats sont présentés dans le **Tableau IV.1.b**. Aucune germination n'a eu lieu lorsque les tubercules sont conservés à 18°C et n'ont pas subi de basses températures. La différence entre les deux températures de stockage, significative, est bien marquée ($\chi^2 = 100$, $p < 2,2 \cdot 10^{-16}$).

▪ Expérimentation 3 : Influence de la profondeur d'enfouissement dans le sol

Les résultats sont présentés dans le **Tableau IV.2**. Curieusement, les deux extrêmes en terme de profondeur d'enfouissement correspondent aux deux taux de germination les plus élevés, non statistiquement différents ($\chi^2 = 0,64$, $p = 0,42$). Les deux profondeurs intermédiaires, à 10 et 20 cm, montrent des taux de germination non distinguables ($\chi^2 = 0,21$, $p = 0,64$) et plus faibles que pour les tubercules enfouis à 1 et 40 cm, mais seul le taux de 22% observé à 10 cm de profondeur est statistiquement inférieur au taux de 48% observé à 1 cm.

▪ Expérimentation 4 : Influence croisée de la profondeur d'enfouissement et du passage hivernal

Les résultats sont présentés sur la **Figure IV.1** et le **Tableau IV.3**. Au fur et à mesure que la profondeur des tubercules augmente, la proportion de tubercules qui germent diminue (significativité entre 10 et 20 cm) ainsi que la proportion de tubercules morts, mais en tendance uniquement. A l'inverse, la proportion de tubercules dormants augmente avec la profondeur (différence significative entre 10 et 20 cm). Quel que soit le type de tubercules considéré (germés, morts ou dormants), les différences ne sont pas significatives entre les tubercules à 2 et 10 cm de profondeur. Quant aux tubercules morts, aucune différence n'est statistiquement significative entre les trois profondeurs. Enfin, le nombre de tubercules qui germent est toujours supérieur aux nombres de tubercules dormants ou morts sauf à 20 cm où les nombres de tubercules germés et dormants sont les mêmes. En résumé, plus la profondeur d'enfouissement lors du passage hivernal est grande, plus la proportion de tubercules qui germent au printemps suivant et la proportion de tubercules morts au cours de l'hiver tendent à diminuer, tandis que celle des tubercules dormants tend à augmenter.

4.1.3. Discussion

L'ensemble de ces expérimentations permet de caractériser l'état des tubercules à la fin de la saison de croissance, à partir de leur niveau de maturité et de dormance, ainsi que leur capacité de germination immédiate et à la sortie de l'hiver, en fonction de leur profondeur d'enfouissement.

Aucun tubercule formé au cours d'une saison de croissance n'apparaît capable de germer avant le passage de l'hiver (Expérimentation 1, 1^{ère} série). Deux hypothèses permettent d'expliquer ce résultat : soit le temps de maturation des tubercules nouvellement formés est insuffisant et les tubercules ne sont pas physiologiquement prêts pour germer, soit l'entrée en dormance est réalisée peu de temps après la formation des tubercules et les conditions environnementales jusqu'en décembre 2004 (date des prélèvements) n'ont pas permis sa levée. Une combinaison des deux hypothèses est également envisageable. Cependant, les quatre mois passés entre les prélèvements et la 1^{ère} série de tests de germination et les résultats obtenus lors de la seconde expérimentation laissent supposer que la

seconde hypothèse est la bonne. Les températures basses, simulant le passage de l'hiver, apparaissent indispensables à la levée de dormance des tubercules et donc à leur germination ultérieure.

Ce résultat est concordant avec les données bibliographiques : en 1967, Taylorson a montré que la dormance des tubercules est forte à la fin de l'été et à l'automne, faible au printemps après le passage de l'hiver, et l'auteur relie cette dormance aux proportions relatives des carbohydrates disponibles dans les tubercules, elles aussi fluctuantes selon la saison (niveau minimum en été). Les niveaux de certains composés phénoliques comme l'eugénol et l'acide salicylique et plus vraisemblablement l'acide abscissique agiraient également sur l'entrée et la sortie de dormance des tubercules (Jangaard *et al.*, 1971).

Cependant, l'action du froid sur la levée de dormance pose question sur la dormance éventuelle des tubercules dans les pays tropicaux d'où l'espèce est originaire. Il est très probable que la dormance n'a pas lieu dans les régions où les températures restent élevées. Wilén *et al.* (1996) ont montré qu'à température égale, c'est le taux d'humidité qui augmente le taux et la vitesse de germination des tubercules. Plus que la température, c'est vraisemblablement l'humidité, et donc le régime des précipitations, qui agit sur les taux de germination dans les pays au climat chaud.

Quelle que soit la profondeur d'enfouissement des tubercules, tous sont capables de lever (Expérimentation 3). Pourtant, les taux de germination restent globalement faibles avec un maximum de 58%, bien inférieur au 68% observé dans la 2^{de} expérimentation ou au 72% dans la 4^{ème}. Il est possible que ce nombre de germination relativement faible résulte d'une levée de dormance par le froid insuffisante : récoltés fin novembre 2004, les tubercules ont été replantés dès début janvier 2005. Bien que conservés à température extérieure pendant ce laps de temps, la levée de dormance n'est peut-être restée que partielle. Pour cette raison, les résultats obtenus doivent être considérés avec précaution. En effet, les taux de germination les plus faibles sont observés pour les profondeurs intermédiaires à 10 et 20 cm, ce qui est en opposition avec les résultats obtenus par Stoller & Wax (1973). Ces auteurs ont comparé la germination de tubercules enterrés à 2, 5, 10, 20 et 30 cm de profondeur et ont observé un nombre maximal de germinations à 10 et 20 cm tandis que seuls 2% des tubercules enfouis à 2 cm de profondeur ont germé. Les protocoles suivis sont cependant différents. Stoller & Wax ont suivi pendant deux ans des populations de tubercules au champ dans l'Illinois (USA) de sorte qu'ils ont quantifié les effets combinés de la profondeur d'enfouissement et du passage hivernal. Les tubercules à 2 et 5 cm étaient davantage sensibles à la mortalité hivernale, en raison des températures du sol inférieures en surface pendant la saison froide. Les 10 premiers centimètres du sol constituent en effet la zone de la plus forte perte de viabilité (Cloutier, 1986). Le protocole que nous avons suivi dans cette 3^{ème} expérimentation n'évalue au contraire que l'influence de la profondeur d'enfouissement des tubercules sur leur taux de germination. Bien que nous ne parvenions pas à expliquer les différences de germination observées, le résultat important dans le cadre d'une lutte

contre *C. esculentus* reste la capacité de germer des tubercules de cette espèce quelle que soit leur profondeur.

L'influence combinée de la profondeur d'enfouissement et des températures hivernales est testée dans la 4^{ème} expérimentation. Les résultats montrent bien l'effet protecteur vis à vis du froid de la profondeur sur les tubercules puisque la mortalité tend à diminuer lorsque la profondeur augmente. Celle-ci accroît également la proportion de tubercules dormants en diminuant celle des germinations. En favorisant la dormance, la profondeur d'enfouissement augmente donc la longévité des tubercules. Or la dormance des tubercules est un point important à prendre en compte puisqu'elle gêne considérablement la lutte contre *C. esculentus* (cf. Chapitre II, paragraphe 2.3.4). Les mécanismes d'action en restent mal connus mais un certain nombre de stimuli qui lèvent la dormance ont été identifiés, malgré des niveaux d'action très différents selon le matériel végétal, les dates de récolte et les méthodes de test utilisés : outre les fluctuations des températures, les procédés mécaniques (scarification, dessiccation) ou les hormones (Tumbleson & Kommendahl, 1962 ; Holm *et al.*, 1977 ; Stoller & Sweet, 1987), les températures hivernales et le lessivage des sols en climat tempéré sont des actions naturelles qui favorisent la germination des tubercules (Stoller & Sweet, 1987 ; Thullen & Keeley, 1975). En les exposant à un froid plus intense, le travail du sol qui permet de remonter en surface les tubercules aurait donc tendance à favoriser leur germination. La lutte, qu'elle soit mécanique ou chimique, est alors possible, tandis que la banque de tubercules vivants dans le sol est réduite. L'enfouissement des tubercules ne constitue donc pas un moyen de lutte puisqu'ils sont capables de germer même en profondeur après la levée de la dormance.

Par ailleurs, la 1^{ère} expérimentation montre des taux de germination supérieurs des tubercules formés plus tardivement en saison. Dans le cadre de la lutte contre l'espèce, il apparaît donc indispensable de limiter au maximum la formation des tubercules, y compris et surtout jusqu'à la fin de la période potentielle de leur formation. La lutte contre *C. esculentus* doit donc être maintenue même après les récoltes, car des repousses sont souvent observées après la récolte des cultures, en septembre et en octobre, période pendant laquelle l'espèce produit de nombreux tubercules. Une lutte automnale spécifiquement orientée contre *C. esculentus* pourrait donc *a priori* être bénéfique en limitant la production de nouveaux tubercules, au fort pouvoir germinatif le printemps suivant.

4.2. Développement végétatif de *Cyperus esculentus* en Haute Lande

4.2.1. Facteurs clés de la multiplication végétative

Le développement végétatif d'une espèce, qu'elle soit clonale ou non, peut être schématiquement décrit par trois types de paramètres : les paramètres démographiques, qui quantifient le nombre d'organes, de modules ou d'individus d'une population à différents instants t , les paramètres de croissance, qui quantifient la vitesse de changement de ces données démographiques entre deux instants t , et les paramètres qui décrivent la répartition, également variable dans le temps, des ressources entre les divers organes de l'individu.

- Démographie des pousses feuillées et des tubercules

Chez *C. esculentus*, les tubercules assurent la survie hivernale et réinstallent l'espèce au printemps suivant. Ils sont donc utilisés comme les unités de base permettant d'estimer le succès de tout programme de gestion et de contrôle de l'adventice (Cloutier, 1986). Comme ils sont viables plusieurs années et maintiennent les infestations en milieu agricole, la démographie des tubercules doit servir de pierre angulaire pour le développement de programme de contrôle de *C. esculentus*.

Cependant, le nombre de tubercules présent à un instant t n'est pas une information directement accessible pour l'agriculteur. L'excavation du système souterrain et le comptage des tubercules est un travail lourd, non facilement réalisable en routine. Au contraire, le nombre de pousses feuillées, qu'il soit exprimé en densité ou en pourcentage de couverture du sol, est une information directement accessible, bien que limitée à la saison de croissance lorsque les pousses sont présentes. Le développement d'un indicateur de gestion (Chapitre V) doit donc intégrer cette difficulté et relier la démographie des tubercules, facteur clé du développement de l'espèce, à celle des pousses feuillées, information accessible aux agriculteurs.

- Taux de croissance relative

Le taux de croissance relative reflète la compétitivité des espèces ou des individus concernés et l'influence des conditions environnementales sur leurs caractéristiques morphologiques et physiologiques. Les caractéristiques morphologiques des parties aériennes (taille, surface foliaire, distribution des feuilles, etc.) et souterraines (profondeur d'enracinement, répartition des racines dans le sol et présence éventuelle d'organes de stockage ou de multiplication) de la plante influencent l'interception de la lumière et l'absorption de l'eau et des nutriments. Les caractéristiques physiologiques se reflètent dans l'efficacité de l'utilisation de la lumière, de l'eau et des nutriments (Lövenstein *et al.*, 1995).

Originellement défini comme le gain de masse par unité de temps et par unité de masse déjà présente, plusieurs variantes du taux de croissance relative ont été proposées (Poorter, 1989a). Potter & Jones (1977) ont ainsi introduit le taux de croissance relative de la surface foliaire (RLGR) tandis que Ingestad (1982) utilise la productivité en azote comme facteur clé de la croissance végétale. Quelle que soit l'approche utilisée pour définir la vitesse de croissance, c'est l'utilisation d'un gain relatif (relatif à la masse, à la surface ou au nombre de l'organe mesuré) qui permet de comparer les individus entre eux, alors même que leur taille initiale ou les conditions de leur croissance ne permettait pas forcément leur comparaison. Pour étudier la croissance de *C. esculentus*, nous avons défini deux taux de croissance relative (**Encadré 2**). Le premier (RGRs pour Relative Growth Rate of the shoot) mesure la vitesse d'apparition des feuilles sur la première pousse feuillée de l'individu considéré, en prenant en compte la taille de l'individu. Il quantifie donc la croissance de la première pousse. Le second (RGRi pour Relative Growth Rate of the individual) mesure la vitesse d'apparition des pousses de l'individu. Il quantifie donc la croissance de l'individu entier, constitué d'un nombre donné de pousses.

- Répartition des biomasses et allocation des ressources

Chez les plantes clonales, l'étude de l'allocation des ressources et de son évolution au cours du temps concerne essentiellement l'allocation relative aux deux modes de reproduction, sexué et asexué. Cette allocation est estimée par la mesure des biomasses et de leur répartition entre les graines et les propagules végétatives (rhizomes, tubercules, bulbes...) produites. L'allocation des ressources à l'une des reproductions plutôt qu'à l'autre suppose l'existence de compromis entre les deux fonctions dont le sens et l'importance peuvent changer au cours du temps (*cf.* Chapitre II, Partie 1). Les études cherchent donc à caractériser la répartition des biomasses en fonction du milieu, des conditions environnementales, de l'âge ou de la taille des individus. Les résultats dépendent également des espèces étudiées.

C'est donc à partir de ces trois types de paramètres analysant la croissance de *C. esculentus* qu'ont été étudiées les conséquences d'un retard d'émergence d'une part et d'un couvert végétal d'autre part.

4.2.2. Influence de la date de levée sur le développement de C. esculentus en Haute Lande

En Haute Lande, les agriculteurs exploitent de nombreuses cultures différentes occasionnant des interventions en parcelles échelonnées dans le temps. Deux types d'intervention en particulier sont susceptibles de favoriser le développement de *C. esculentus*. Le travail du sol, en exposant à la lumière et à des températures plus élevées les tubercules auparavant enfouis, peut favoriser leur germination.

Les récoltes, en éliminant la compétition de la culture, permettent non seulement la germination des tubercules mais également le développement des pousses, freinées jusqu'à présent par l'obscurité du couvert de la culture. Début juin par exemple, les semis de maïs doux et de haricots verts (en monoculture) sont précédés d'un travail du sol. Fin juillet, la récolte des carottes, mais surtout celle du maïs doux sont à l'origine de nouvelles levées de l'adventice parfois spectaculaires. C'est également la période du travail du sol avant le semis des carottes destinées à passer l'hiver en terre.

L'environnement climatique change au cours de la saison. En particulier, les températures et la photopériode ne sont pas les mêmes en mai ou en juillet lors de l'émergence de *C. esculentus*. Or la photopériode affecte non seulement le développement de l'espèce mais aussi l'initiation des tubercules, car le raccourcissement de la photopériode stimule la tubérisation (Bendixen & Nandihalli, 1987 ; Holm *et al.* 1977 ; Stoller & Sweet, 1987), bien que des tubercules puissent être produits quelle que soit la photopériode (Jansen, 1971). La longueur du jour influe également sur l'initiation florale (Williams, 1982).

Comparativement à l'émergence printanière, « classique », du souchet (avril – mai), quelles sont alors les conséquences de ces émergences tardives sur le développement de *C. esculentus* ? Quels sont les effets de ce retard de levée sur la production finale de tubercules ? Sur la formation des fleurs ? L'espèce accélère-t-elle son développement pour compenser le retard pris au début du cycle ? Les allocations de ressources sont-elles modifiées en réponse à ce décalage temporel ?

Dans le cadre du développement d'un programme de gestion, étudier les conséquences d'un tel retard d'émergence sur le développement de *C. esculentus* permet de quantifier les risques liés à cette diversité de culture. Par exemple, quels sont les risques associés à une culture de maïs doux, dont la récolte précoce par rapport au maïs grain permet une nouvelle vague de croissance de l'adventice dès le mois d'août ?

- Matériels et méthodes

Site d'étude

L'expérimentation a été réalisée chez le même agriculteur les deux années sur une parcelle à sol sableux typique de la région (*cf.* Chapitre II, Partie 3).

Les précipitations annuelles étaient de 1036 mm et 464 mm en 2004 et 2005 respectivement. Les températures maximale et minimale, ainsi que l'évapotranspiration, ont été enregistrées quotidiennement par une station locale de Météo France et la somme des précipitations et de l'irrigation ont été mesurées à l'aide d'un pluviomètre (**Figure IV.2**). Malgré un arrosage bi-hebdomadaire, l'apport en eau s'est révélé inégal entre les deux années avec 2005 plus humide que 2004.

La zone d'étude était manuellement désherbée afin d'éviter toute compétition avec des plantes voisines. Situé à l'extrémité d'une parcelle cultivée en oignon en 2004, le site d'étude a été labouré au printemps 2004. Au contraire, la parcelle laissée en jachère n'a connu aucune intervention en 2005. Les précédents culturaux diffèrent donc entre les deux années.

Protocole

Tous les tubercules utilisés au cours de cette expérimentation proviennent d'un unique individu échantillonné à l'automne 2003.

15 tubercules ont été plantés après ré-humidification à chacune des trois dates différentes en 2004 : le 1^{er} mars (T1), le 19 mai (T2) et le 2 juillet (T3), mais aucun tubercule n'a germé en T2. Afin d'éviter le même problème de levée en 2005, les tubercules ont été préalablement mis à germer en conditions contrôlées (maintien de l'humidité et température de 24°C). Les tubercules germés ont été choisis de manière uniforme et plantés les 9 mai (T1), 7 juin (T2) et 25 juillet (T3) 2005, à des dates correspondant aux levées observées en 2004. Ainsi, les résultats des deux années peuvent être comparés. D'un point de vue agronomique, début juin (T2) est la période des semis de maïs doux et des haricots verts en monoculture (précédés d'un travail du sol) tandis que fin juillet (T3) correspond aux récoltes de carottes et de maïs doux. Les levées observées en avril-mai (T1) sont les levées printanières classiques.

Les tubercules repérés par un piquet ont été plantés à environ 5 cm de profondeur, en ligne, et espacés de 3 mètres.

Mesures

Deux fois par semaine, depuis la plantation jusqu'à la récolte, toutes les nouvelles pousses ont été individuellement marquées à l'aide de fils de différentes couleurs. Les dates d'émergence, le nombre de feuilles et le nombre des inflorescences ont été notés.

Les récoltes destructives ont eu lieu le 1^{er} et le 2 novembre 2004 et les 17, 18 et 21 novembre 2005, soit au moins trois semaines après l'apparition des dernières pousses feuillées et inflorescences.

Les tubercules, les rhizomes, les feuilles et les fleurs ont été séchés à l'étuve (80°C pendant 48 heures) puis pesés. Les tubercules ont été comptés. Les ratios

$$TWR = \frac{\text{masse sèche des tubercules}}{\text{masse sèche totale}}$$

$$LWR = \frac{\text{masse sèche des feuilles}}{\text{masse sèche totale}}$$

$$RWR = \frac{\text{masse sèche des rhizomes}}{\text{masse sèche totale}}$$

$$FWR = \frac{\text{masse sèche des inflorescences}}{\text{masse sèche totale}}$$

ont été calculés pour estimer les allocations de biomasse. Les taux de croissance relative RGRs et RGRi ont été calculés tels que définis dans l'**Encadré 2**.

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Development Core Team, 2005). Pour tester les effets « date de plantation » et « année », des analyses de variance (ANOVA) ont été réalisées sur le nombre de pousses et de tubercules, le nombre moyen de tubercules par pousse feuillée et sur les rapports massiques définis ci-dessus. Les valeurs ont été transformées si nécessaire afin d'obtenir l'homogénéité des variances (test de Bartlett) et la normalité des résidus (test de Shapiro-Wilk).

Des analyses de variance sur les régressions entre les différentes biomasses nous ont permis de tester l'effet des dates de plantation sur la répartition des allocations entre organes.

Les coefficients de détermination et les niveaux de significativité des régressions polynomiales utilisées pour lisser les RGRs et RGRi ont été calculés, et des ANOVA sur mesures répétées ont permis de tester les effets « année » et « dates de plantation » sur ces taux de croissance relative.

- Résultats

Production végétative

Le nombre de pousses feuillées diminue significativement lorsque la date de plantation est retardée (**Tableau IV.4**), mais l'importance de cette diminution entre T1 et T3 diffère fortement entre les deux années : le nombre de pousses feuillées est divisé par 45 en 2004 et par 6 en 2005.

Les résultats sur le nombre de tubercules produits montrent la même relation avec la date de plantation : le taux de renouvellement des tubercules passe de 469 à 51 entre T1 et T3 pour un unique tubercule initialement planté en 2005 et de 6086 à 83 en 2004. Cette large différence entre les deux dates de plantation est évidemment à relier à la forte disparité du nombre de pousses feuillées entre T1 et T3 (ANCOVA : effet du nombre de pousses feuillées sur le nombre de tubercules : $F = 96,7$, $p < 0,001$). Le retard d'émergence diminue également de manière significative le nombre de tubercules produits par chaque pousse feuillée (de 7,4 à 5 tubercules en moyenne sur les deux années pour T1 et T3 respectivement).

L'effet « date de plantation » est significatif pour les trois mesures ($p < 0,001$), alors que l'effet « année » est absent pour le nombre de tubercules par pousse et léger pour le nombre total de tubercules produits ($p < 0,05$). Ainsi, le nombre moyen de tubercules produits par chaque pousse feuillée est essentiellement une fonction de la longueur de la saison de croissance.

Production des fleurs

Cinq individus de la date T1 en 2004 et 9 T1 et 8 individus T2 en 2005 ont produit des inflorescences. En moyenne, 11% des pousses feuillées de ces dates portent des fleurs et la différence n'est pas significative entre les deux années et entre les deux dates (ANCOVA avec pour covariable la

taille du clone, $F = 1,63$, $p = 0,21$). De même, le cumul des températures entre les deux dates à l'apparition de la première fleur ne diffère pas ($F = 0,94$, $p = 0,35$). Quelle que soit la date de plantation, les pousses ont nécessité 880°Cj en moyenne pour former leur première inflorescence.

Production des matières sèches

Les deux années, les effets « date de plantation » sur les rapports de biomasse sont significatifs (**Tableau IV.4**). Le délai d'émergence augmente significativement LWR ($p < 0,001$) tandis qu'il diminue TWR ($p < 0,05$) et tend à réduire RWR (mais ns). Bien que les matières sèches aériennes (fleurs et feuilles) et souterraines (rhizomes et tubercules) (Ma et Ms respectivement) soient très variables d'une pousse feuillée à l'autre, les corrélations entre Ma et Ms sont fortes (résultats non montrés) ($R^2_{T1} = 0,94$; $R^2_{T2} = 0,93$ and $R^2_{T3} = 0,52$).

La **Figure IV.3** montre les biomasses sèches des feuilles, rhizomes, tubercules et fleurs en 2005. Les régressions de la biomasse des fleurs avec celle des feuilles (A) et celle des tubercules (B) sont polynomiales : quelle que soit la biomasse des tubercules ou des feuilles, celle des inflorescences ne dépasse jamais les 15 g. Au contraire, les régressions concernant les biomasses des rhizomes, des tubercules et des feuilles (D, E et F) sont de type puissance, indiquant l'absence de valeur seuil : les biomasses de ces organes sont fortement corrélées deux à deux. Pour une biomasse de feuilles donnée (D), les individus T1 produisent significativement plus de biomasse rhizomatique que les individus T2 et T3 ($F = 9,86$, $p < 0,001$). Ils tendent également à produire davantage de tubercules (F, mais ns).

Taux de croissance relative

Le taux de croissance relative de la première pousse feuillée (RGRs) est exprimé pour les deux années sur la **Figure IV.4**. Quel que soit le délai d'émergence et l'année, la forme de la courbe de croissance reste similaire : la croissance s'accélère jusqu'à 300°Cj environ puis le taux de croissance diminue de manière régulière jusqu'à des valeurs négatives. En 2004, le RGRs est élevé dès le début, indiquant ainsi une émergence plus rapide des pousses en début de croissance. Les analyses de variance sur mesures répétées indiquent l'absence des effets « date de plantation » ($p = 0,55$) et « année » ($p = 0,07$) sur RGRs.

La **Figure IV.5** montre le taux de croissance relative des individus (RGRi) pour les deux années et les trois dates de plantation. Seule la courbe des individus T1 en 2004 montre une forme et des valeurs différentes : le RGRi est élevé dès les premiers degré-jours et diminue vite mais régulièrement tout au long de la saison de croissance. Au contraire, toutes les autres courbes présentent le même profil en cloche avec un même maximum atteint vers 600°Cj , à l'exception de la courbe T3 2005 qui atteint le maximum plus rapidement dès 400°Cj . Les effets « année » ($p < 0,001$) et « date de plantation » ($p < 0,05$) résultent de la forme très différente de la courbe des individus T1 en 2004. Cette courbe mise à part, les taux de croissance des trois dates de plantation en 2005 ne

diffèrent pas significativement ($p = 0,81$) de même que les courbes des individus T3 en 2004 et 2005 ($p = 0,65$).

▪ Discussion

L'effet année n'est pas négligeable pour nombre des résultats présentés ci-dessus. En particulier, les différences du nombre de tubercules et de pousses feuillées entre 2004 et 2005, ainsi que de LWR et TWR, sont significatives (**Tableau IV.4**). De même, le RGRi des individus T1 en 2004 diffère significativement de celui des individus T1 de 2005. Comme l'apport en eau a été mieux contrôlé en 2005 (**Figure IV.2**), cette forte disparité entre les deux années ne résulte pas d'un déficit hydrique en 2005 mais vraisemblablement de la différence du précédent cultural. Alors que la parcelle a été travaillée en 2004, elle a été laissée en jachère sans entretien en 2005. Vraisemblablement également, les individus T1 en 2005 ont dû s'adapter à la transplantation d'une chambre chauffée et humidifiée aux conditions climatiques extérieures (températures nocturnes inférieures à 10°C). Le développement de ces pousses a probablement été ralenti les premiers jours suivant la plantation comparativement à celui des pousses qui ont naturellement germé en 2004. Des différences de maturité des tubercules sont également possibles bien qu'ils aient été choisis les plus homogènes possibles en taille.

Outre l'effet année, les forts écarts observés entre les individus plantés à la même date et la même année sont également marquants (**Tableau IV.4**). Comme tous les tubercules utilisés en 2004 et 2005 proviennent d'un unique individu échantillonné en fin de saison 2003, il est peu vraisemblable que ces différences phénotypiques aient une origine génétique. Des variations de température et de photopériode ne permettent pas non plus d'expliquer ces écarts puisque les individus sont espacés de 3 m les uns des autres. Seules une variation de l'irrigation (réalisée avec des sprinklers) et/ou une hétérogénéité du sol permettraient d'expliquer cette variabilité. Cependant, les zones les plus irriguées, à l'intersection des sprinklers, ne correspondent ni aux individus les plus développés, ni au moins développés. En revanche, une hétérogénéité spatiale du sol, même à l'échelle intra-parcellaire, ne peut être exclue. Ici aussi, une différence de maturité des tubercules ne peut non plus être exclue.

En dehors de l'effet année et de cette variabilité inter-individuelle, des effets liés à la date de plantation et donc au retard d'émergence apparaissent. Ainsi, le nombre de pousses feuillées produites diminuent significativement entre T1 et T3. Des études avaient précédemment montré de tels résultats (Jordan-Molero & Stoller, 1978 ; Cloutier, 1986 ; Thullen & Keeley, 1987) avec des réductions de 58 à 75% du nombre de pousses feuillées selon l'importance du raccourcissement de la période de croissance. Les mêmes études avaient également mis en évidence la même réduction du nombre de tubercules produits par pousse feuillée que celle que nous observons. En revanche, le délai d'émergence n'influe ni sur la vitesse d'apparition de la première pousse feuillée (RGRs), ni sur celle

de l'ensemble des pousses de l'individu (RGRi). La réduction du nombre total de pousses feuillées résultant du raccourcissement de la période de croissance n'est donc pas compensée par une accélération de la production de ces mêmes pousses feuillées.

L'initiation des tubercules est corrélée à l'induction florale dans la plupart des articles sur *C. esculentus* (Mulligan & Junkins, 1976; Holm *et al.* 1977 ; Jauzein, 1996). Or un développement minimal des individus est souvent nécessaire à la formation des organes sexués chez les espèces pérennes (Schmid *et al.*, 1995). L'initiation des tubercules est donc implicitement liée à un seuil minimal du développement aérien des pousses feuillées chez *C. esculentus*. *A priori*, deux facteurs interviennent donc sur l'initiation des tubercules : la taille des individus et la photopériode. En effet, au moment de l'initiation des tubercules, la photopériode est plus courte pour les individus T3 que pour les individus T1 et nombre d'études ont montré l'importance de la photopériode sur les schémas d'allocation des biomasses (Van *et al.*, 1978 ; van Dam *et al.*, 1996). Nos résultats ont montré que les individus T3 ne compensent pas le raccourcissement de la période de croissance par une accélération de leur développement. La taille des individus T3 reste donc largement inférieure à celle des individus T1 lors de la formation des tubercules.

Les individus T3 ont formé des tubercules mais pas d'inflorescences. Contrairement à l'induction florale, l'initiation des tubercules a donc eu lieu même si la taille minimale requise des individus n'a pas été forcément atteinte. Le passage d'une photopériode longue (T1) à une photopériode courte (T3) s'accompagne donc vraisemblablement chez *C. esculentus* d'un changement des schémas d'allocation afin de permettre la production des tubercules et donc d'assurer la survie des individus. Spencer *et al.* (1993) ont montré un tel changement de patrons d'allocation chez *Potamogeton pectinatus*. Les individus de cette espèce poussant en photopériode longue (16h) ne produisent pas de tubercules tant qu'une valeur seuil de masse sèche n'a pas été atteinte. En revanche, chez les plants qui poussent en photopériode courte (10h), les individus produisent des tubercules quelle que soit leur masse, mais la fréquence de cette production reste corrélée à la taille des individus. Schématiquement, on passe donc d'une loi du « tout ou rien » avec une taille seuil en photopériode longue à une fréquence de tubérisation corrélée à la taille des individus en photopériode courte. Au vue des résultats, on peut supposer le même type de relation chez *C. esculentus* avec des individus T3 qui produisent des tubercules malgré leur taille limitée. Nos données ne nous permettent pas de définir cette valeur seuil chez *C. esculentus*. Il faudrait pour ce faire imaginer une expérimentation avec des déterrements réguliers dans le temps pour déterminer la taille des individus à partir de laquelle la tubérisation est initiée.

Si les individus T3 ont produit des tubercules, en revanche, ils n'ont formé aucune inflorescence. Il est alors possible que le changement des schémas d'allocation entre photopériodes longue et courte ne s'applique pas à la formation des fleurs, qui nécessiterait toujours un

développement suffisant des individus. En fin de saison, en photopériode courte, si les individus les plus jeunes produisent des tubercules mais pas de fleurs, on peut donc supposer (1) une allocation des ressources préférentiellement vers les tubercules au détriment des fleurs (d'où l'absence de celles-ci) et/ou (2) un développement insuffisant des individus ne permettant pas la formation des fleurs.

D'autres études ont aussi montré l'importance de l'irrigation sur la production des tubercules (Schock *et al.*, 1998; Porter *et al.*, 1999). Cependant, davantage de pousses feuillées et de tubercules ont été produits en 2004, l'année la plus sèche (**Figure IV.2**). L'apport en eau n'apparaît donc pas comme un facteur limitant du développement de *C. esculentus* dans nos expérimentations.

Dans le contexte des différents itinéraires techniques réalisés en Haute Lande, les conséquences d'une émergence tardive de *C. esculentus*, suite à la récolte du maïs doux fin juillet par exemple, sont multiples. Les individus qui lèvent à cette période ne se développent pas plus vite que les germinations printanières classiques. En revanche, malgré le raccourcissement de la saison de croissance, ils sont capables de produire des tubercules, vraisemblablement grâce au changement de patrons d'allocation des ressources. De plus, ils produisent suffisamment de tubercules pour assurer la multiplication des individus d'une année sur l'autre (51 tubercules produits en 2005 pour un seul ayant germé en juillet). Les itinéraires techniques qui incluent des périodes sans culture en cours de saison de croissance classique (avril à fin octobre) ne sont donc *a priori* pas conseillés dans les parcelles infestées par *C. esculentus*.

En revanche, ces résultats montrent l'intérêt d'un retard d'émergence dans la lutte contre *C. esculentus*. Comparativement aux germinations T1, le nombre final de tubercules produit par les germinations plus tardives est significativement plus faible. Des techniques telles que le travail du sol répété dans le temps ou l'incorporation d'herbicides suffisamment efficaces pour retarder la levée de l'adventice auraient donc toute leur place dans un programme de lutte contre *C. esculentus*. Cependant, la production non négligeable des tubercules y compris par les germinations les plus tardives montre l'importance de combiner plusieurs techniques de lutte, et pendant plusieurs années.

4.2.3. Influence du couvert végétal sur le développement de C. esculentus en Haute Lande

La diversité des cultures exploitées en Haute Lande occasionne non seulement des interventions culturales échelonnées au cours de la saison mais résulte également en des couverts très variés. Mauvaise herbe et culture entrent alors en concurrence pour les ressources environnementales : eau, nutriments et lumière, lorsqu'elles sont en quantités limitées. L'apport régulier en eau, piloté en fonction de la demande culturale (relevés tensiométriques et pluviométriques des parcelles), résulte probablement en une compétition pour l'eau relativement faible, malgré une compétitivité élevée de *C. esculentus* pour cette ressource. La fertilisation, fractionnée, est réalisée dans un premier temps lors du

semis et est localisée sur le rang, favorisant ainsi la culture vis à vis des mauvaises herbes. Bien que présentes, les compétitions pour l'eau et les nutriments restent donc très certainement limitées par rapport à celle qui a lieu pour la lumière.

Le niveau de compétition pour la lumière entre la culture et *C. esculentus* dépend de la participation relative de chaque espèce dans l'interception de la radiation. Cette interception est fonction de la dimension et de l'orientation de la surface foliaire, déterminée par la vitesse de croissance des feuilles et la hauteur des plantes. Ainsi, plusieurs caractéristiques des mauvaises herbes peuvent influencer leur compétitivité pour la lumière : la surface foliaire, la croissance en hauteur mais également le taux de croissance relative. Par exemple, si les RGR des deux espèces en concurrence sont égaux et s'il n'y a pas de différence de taille, la part de radiation interceptée par chacune est équivalente. Au contraire, une différence des taux de croissance relative provoque un changement graduel dans l'interception de la radiation en faveur de l'espèce ayant le RGR le plus élevé (Lövenstein *et al.*, 1995). Dans le cas de *C. esculentus*, les observations sur le terrain montrent une croissance dynamique des individus et des populations dans les cultures basses (carottes, bulbes de fleurs) alors que l'adventice ne semble pas poser de problème dans les monocultures de maïs, culture à haute stature (jusqu'à 2m de haut en fin de cycle).

Dans ce contexte, quelles sont les conséquences d'une culture de maïs sur le développement de *C. esculentus* ? L'adventice compense-t-elle cette différence de taille par une croissance accélérée ? La production des ramets et des tubercules est-elle interrompue à l'ombre ou la mauvaise herbe est-elle capable de produire ses organes de réserve en attendant des conditions plus favorables ? L'introduction de la culture de maïs dans la succession des parcelles où les infestations sont conséquentes permet-elle de lutter efficacement contre *C. esculentus* ?

Ne pouvant pas, pour des raisons pratiques, utiliser des cultures de carottes, bulbes de fleurs ou haricots verts, nous avons opté pour l'étude de la dynamique de *C. esculentus* dans les deux conditions extrêmes locales en terme de couverture végétale : le terrain nu et la culture de maïs. Le traitement « terrain nu » s'apparente au début de l'installation d'une jachère, mais également aux inter-rangs relativement larges des cultures de carottes et de bulbes de fleurs qui ne sont jamais recouverts complètement par la culture. Le maïs reste localement la culture prédominante en terme de superficie. Elle constitue également une part obligatoire des successions puisque les monocultures de légumes sont impossibles pour des problèmes phytosanitaires (*Cf.* Chapitre II, Partie 3).

- Matériels et méthodes

Sites d'étude

L'expérimentation a été réalisée chez le même agriculteur les deux années mais dans deux parcelles différentes, au cœur de la Haute Lande, sur un sol sableux noir typique de la région.

Entre le 1^{er} mai et le 15 octobre, la pluviométrie cumulée était de 316 mm en 2004 et 154 mm en 2005. Les températures minimale et maximale ont été enregistrées quotidiennement par une station météorologique locale de Météo France, et la somme des précipitations et de l'irrigation ont été mesurées à l'aide de deux pluviomètres, l'un sous maïs et l'autre en terrain nu (**Tableau IV.5**). Le cumul de l'apport total en eau est présenté dans la **Figure IV.6**. La parcelle de 2004 étant en limite de champ cultivé, l'irrigation était assurée par deux sprinklers, tandis que la parcelle 2005 était incluse dans un champ cultivé en maïs et donc arrosée par un pivot semi-circulaire comme le reste du champ. L'irrigation était beaucoup plus régulière en 2005 qu'en 2004, année où des périodes de sécheresse marquée ont été détectées.

En 2004, la parcelle expérimentale a subi une prédation par des lapins entraînant la mort de plusieurs jeunes pousses de *C. esculentus*. Cette prédation, associée à une irrigation mal maîtrisée de la parcelle résulte en un nombre limité d'individus ayant réussi à se développer correctement. A ce titre, les résultats de 2004 doivent être considérés avec prudence. En revanche, aucun problème de prédation ou d'irrigation n'a été relevé en 2005.

Protocole expérimental

Les deux années, la parcelle était formée de 5 bandes de maïs et de 5 bandes sans maïs en alternance, chaque bande étant constituée de 4 rangs (de maïs ou non) de 80 cm chacun (largeur et configuration de la parcelle imposées par le semoir), soit au total 10 bandes de 3,20 m de large. Dans chaque bande, 9 tubercules espacés de 3 m ont été plantés, soit 45 tubercules en terrain nu et 45 tubercules sous maïs au total (**Figure IV.7**). Les semis de maïs ont été réalisés le 14 mai 2004 (densité 89 000 pieds/ha) et le 26 avril 2005 (densité 83 300 pieds/ha).

Tous les tubercules de *C. esculentus* utilisés lors des deux années d'expérimentation proviennent d'un unique individu échantillonné en fin de saison 2003.

En 2004, la première plantation des tubercules a eu lieu le 19 mai, à l'apparition des premières levées de maïs. L'absence de germination nous a contraints à replanter des tubercules le 2 juillet qui ont levé à partir du 14 juillet 2004, d'où un décalage important entre les levées respectives du maïs et de l'adventice.

En 2005, afin d'éviter ces problèmes de levée, les tubercules ont été mis à germer en conditions contrôlées (au laboratoire, à une température de 24°C et à humidité constante). Les tubercules germés ont été choisis de manière uniforme et replantés le 12 mai, à l'apparition des premières levées de maïs. Un binage malencontreux de la parcelle nous a cependant contraints à replanter des tubercules, eux aussi pré-germés, le 8 juin 2005. A cette date, le maïs est au stade 3 feuilles soit 10-12 cm de haut, ce qui est équivalent à la taille moyenne des germinations de tubercules replantées ($13 \pm 3,6$ cm).

Afin d'évaluer quantitativement les radiations transmises par le couvert végétal au cours du temps, il aurait été intéressant de mesurer les Radiations Photosynthétiquement Actives (PAR) au fur et à mesure de la croissance du maïs. Malheureusement, le matériel, indisponible, ne nous a pas permis de les réaliser. Néanmoins, une mesure ponctuelle de la luminosité avec un luxmètre le 19 septembre 2005 par une journée ensoleillée et sans nuage au maximum du développement du maïs indique une intensité lumineuse réduite de 70 % en moyenne sous maïs par rapport au plein soleil. De plus, des auteurs, qui ont testé l'intérêt de mesurer la PAR plutôt que d'estimer la couverture végétale (en pourcentage de couverture du sol) pour prédire les effets de la compétition interspécifique, n'ont trouvé aucune différence entre la capacité de prédiction des estimés visuels de la couverture végétale et une seule mesure de la PAR au point de développement maximum de la canopée ou des mesures répétées de la PAR pendant toute la saison de croissance (Ter-Mikaelian *et al.*, 1999). Enfin, toutes les études portant sur l'effet de l'ombrage sur le développement de *C. esculentus* ont estimé les intensités lumineuses de manière relative, par rapport au plein soleil. Ainsi, les résultats que nous avons obtenus peuvent être comparés à ceux des précédentes études.

Mesures

Deux fois par semaines, de la levée à la récolte de *C. esculentus*, les nouvelles pousses sont individuellement marquées. Les dates de levée de chacune d'entre elles sont notées ainsi que le nombre de feuilles et la taille de la plus longue feuilles des cinq premières pousses feuillées de chaque individu. Le nombre et la date d'émergence des inflorescences sont également relevés. Les récoltes ont eu lieu le 27 septembre 2004 et le 15 octobre 2005 à la demande de l'agriculteur qui souhaitait récolter le maïs. A ces dates, aucune nouvelle pousse n'était apparue depuis au moins 3 semaines. En revanche, la tubérisation était certainement en cours. La récolte concernait la moitié des individus ayant poussé en terrain nu et la moitié ayant poussé sous maïs (tirage au sort des individus récoltés). Les individus restés en terre en 2005 ont été précisément repérés avec un dGPS afin de quantifier les germinations au printemps 2006.

Après triage, les tubercules, rhizomes, feuilles et inflorescences ont été séchés à l'étuve (80°C pendant 48 h) puis pesés. Les tubercules ont été comptés. Les ratios

$$\text{TWR} = \frac{\text{masse sèche des tubercules}}{\text{masse sèche totale}}$$

$$\text{LWR} = \frac{\text{masse sèche des feuilles}}{\text{masse sèche totale}}$$

$$\text{RWR} = \frac{\text{masse sèche des rhizomes}}{\text{masse sèche totale}}$$

$$\text{FWR} = \frac{\text{masse sèche des inflorescences}}{\text{masse sèche totale}}$$

ont été calculés pour estimer les allocations de biomasse. Les taux de croissance relative RGRs et RGRi ont été calculés tels que définis dans l'**Encadré 2**.

Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (version 2.2.1, R Development Core Team, 2005).

Des analyses de variance ont été réalisées pour tester l'effet du couvert végétal sur le nombre de pousses feuillées, le nombre de tubercules produits et le nombre de tubercules par pousse feuillée ainsi que sur les régressions linéaires ou polynomiales des biomasses représentées les unes par rapport aux autres. Des analyses de variance sur mesures répétées ont permis de tester l'effet du couvert végétal sur le nombre et la longueur des feuilles ainsi que sur les valeurs des RGRs et RGRi. Des transformations ont été réalisées si nécessaire pour obtenir l'homogénéité des variances (test de Bartlett) et la normalité des résidus (test de Shapiro-Wilk).

L'effet année n'a pas été testé en raison des trop grandes différences de dates de levée entre maïs et adventice entre 2004 et 2005.

▪ Résultats

Démographie des pousses feuillées et des tubercules

En 2004, le taux de germination des tubercules plantés en terrain nu est significativement plus grand que celui des tubercules plantés sous maïs (55,6 % contre 28,9 %, $Df = 1$, $\chi^2 = 5,51$, $p = 0,019$). En revanche, le temps nécessaire à ces germinations (somme des températures entre la plantation et l'apparition de la première pousse feuillée) ne diffère pas statistiquement (296 ± 145 °Cj en terrain nu contre 385 ± 220 °Cj sous maïs ; $Df = 1$, $F = 2,24$, $p = 0.14$) en raison notamment des forts écartypes. Les nombres de tubercules, de pousses feuillées et de tubercules par pousse feuillée (**Tableau IV.6**) ne diffèrent pas entre les deux types de couverts en 2004, alors que les différences sont bien marquées en 2005 avec une décroissance significative des trois mesures sous maïs ($p < 0,001$). En particulier, un unique tubercule planté en début de saison 2005 aboutit à la production de 89,4 nouveaux tubercules en fin de saison en terrain nu mais seulement 3,5 sous maïs.

Vitesse de croissance

Les **Figures IV.8a** (2004) et **IV.8b** (2005) représentent la vitesse d'émission des feuilles, également appelée phytochrone, calculée d'après la moyenne du nombre de feuilles de la première pousse de chaque individu en terrain nu d'une part et sous maïs d'autre part. Pour les deux années, les feuilles sont émises beaucoup plus vite en terrain nu que sous maïs où le nombre de feuilles formées stagne à 3,7 et 4,1 feuilles en 2004 et 2005 respectivement. En terrain nu, la forme en cloche de la courbe indique un maximum atteint à la mi-septembre en 2004 (7,5 feuilles) et en deuxième quinzaine d'août en 2005 (11,8 feuilles). La décroissance du nombre de feuilles indique le début de la sénescence. Les **Figures IV.8c** (2004) et **IV.8d** (2005) représentent l'évolution au cours du temps de la longueur de la plus grande feuille de la première pousse feuillée de l'individu. Les individus

croissant à l'obscurité ont des feuilles significativement plus longues que les individus au soleil en 2005 mais la différence n'est pas significative en 2004.

Le taux de croissance relative de l'individu (RGRi) est représenté uniquement pour 2005 (**Figure IV.9**) car les tubercules plantés en 2004 n'ont formé, à deux exceptions près, qu'une unique pousse feuillée. La forme du polynôme en terrain nu montre une accélération de la formation des pousses jusqu'à 800°Cj environ puis un ralentissement de cette production. Sous maïs au contraire, le taux est relativement constant et proche de zéro, parfois même négatif en cours de saison, indiquant une production faible parfois nulle, mais régulière des nouvelles pousses. Cette différence marquée entre les deux courbes, significative ($p < 0,001$), résulte en des nombres de pousses feuillées produites très différents.

Les taux de croissance relative de la première pousse feuillée des individus (RGRs) sont représentés dans la **Figure IV.10**. Les courbes ne sont pas statistiquement différentes entre les deux couverts, quelle que soit l'année (Df = 1, F = 3,09, p = 0,10 en 2004 et Df = 1, F = 2,44, p = 0,14 en 2005). En 2004, la forme des courbes en cloche montre un taux maximum atteint vers 600°Cj suivi par une décélération de la production des feuilles. En 2005 par contre, le taux est élevé dès le début du développement de l'adventice puis diminue régulièrement jusqu'à observer des valeurs négatives, plus rapidement atteintes sous maïs qu'en terrain nu.

Production de matières sèches

Aucun effet du couvert végétal n'a été observé sur les ratios de biomasses LWR, TWR et RWR en 2005 (**Tableau IV.6**). En 2004, les individus poussant à la lumière forment relativement plus de feuilles et moins de rhizomes que les individus poussant à l'obscurité. Mais quelle que soit l'année, la biomasse relative des tubercules est la même entre les deux couverts. Les individus sous maïs n'allouent donc pas significativement plus d'énergie aux organes de survie qu'aux autres parties de la plante.

La **Figure IV.11** représente les biomasses sèches des différents organes en 2005. Aucun maximum n'est atteint en terrain nu. En revanche, la biomasse des tubercules sous maïs, comme celle des rhizomes, atteint un seuil maximal (0,4 g de tubercules et 0,1 g de rhizomes environ) pour 0,4 g de feuilles. Sous ou au-dessus de cette valeur optimale, les biomasses des tubercules et des rhizomes sont moins importantes. Les analyses de variance indiquent l'absence d'un quelconque effet du couvert végétal sur les régressions liant les biomasses deux à deux (ANOVA sur la régression feuilles/rhizomes p = 0,30 ; sur la régression feuilles/tubercules p = 0,52 ; sur la régression rhizomes/tubercules p = 0,88). On retrouve bien l'absence d'effet du couvert végétal sur les allocations entre organes.

Levées au printemps suivant

Toutes les levées observées le 11 mai 2006 étaient localisées sur les bandes en terrain nu l'année précédente. Les individus laissés sous maïs à la récolte en fin de saison 2005 n'ont donc donné lieu à aucune germination au printemps suivant.

Le nombre de levées observées en mai 2006, avant le début de la multiplication végétative, est linéairement corrélé au nombre de pousses feuillées présentes en fin de saison précédente ($p < 0.001$) (**Figure IV.12**).

▪ Discussion

Le développement conjoint de la culture de maïs et de *C. esculentus* résulte en une compétition non seulement pour la lumière mais également pour l'eau et les nutriments. L'apport régulier en eau ainsi que la fertilisation localisée sur le rang réalisée au début de l'expérimentation ont permis de limiter la compétition pour ces ressources. En outre, après l'étude des effets de diverses cultures (orge d'hiver, maïs ensilage, seigle d'hiver et chanvre) sur la croissance et la reproduction de *C. esculentus*, Lotz *et al.* (1991) ont vérifié en serres que la lumière est bien le principal facteur expliquant les réponses observées. Nous considérons donc que les effets de la culture de maïs sur l'adventice observés ici résultent essentiellement de l'ombrage engendré par la culture.

De nombreuses études ont évalué l'effet de l'intensité lumineuse sur le développement de *C. esculentus* et ont montré une influence de l'ombrage sur le nombre de pousses feuillées et de tubercules. Nous avons observé en 2005 une réduction de 89 % en moyenne du nombre de pousses feuillées pour une luminosité réduite de 70 % (**Tableau IV.5**) ce qui est supérieur aux diminutions rapportées par Keeley & Thullen (1978), Patterson (1982) et Santos *et al.* (1997b) qui observent des diminutions de 50, 70 et 67 % du nombre de pousses feuillées respectivement, mais sous serres, avec un ombrage artificiel. Or, la canopée des végétaux réduit non seulement la quantité de lumière mais modifie également la qualité de la lumière transmise, ce que ne fait pas un ombrage artificiel classique. Les feuilles vertes absorbent préférentiellement les radiations bleues et rouges, d'où une composition spectrale de la lumière sous canopée différente des radiations neutres, particulièrement riche en longueurs d'onde rouge lointain (FR) et pauvre en longueurs d'onde rouge (R) (modification du rapport R/FR) (Li *et al.*, 2001a). Ainsi, contrairement aux résultats obtenus en serres, les individus de *C. esculentus* utilisés ici répondent à une modification de la quantité et de la qualité de la lumière. Cette différence de protocole peut partiellement expliquer l'effet accru de l'ombrage observé comparativement aux résultats des études précédentes.

La production totale des tubercules est également réduite puisque nous avons compté 89 tubercules en moyenne pour les individus poussant à la lumière et 3,5 pour ceux sous maïs en 2005 (**Tableau IV.5**), ce qui est proche des 75,1 et 3,2 tubercules observés par Lotz *et al.* (1991) sur sol nu

et sous maïs respectivement. Bien que nous n'ayons testé que les deux intensités lumineuses extrêmes réalisables par des couverts culturaux en Haute Lande, des études ont montré que les nombres moyens de pousses feuillées et de tubercules produits par *C. esculentus* sont linéairement corrélés à l'intensité lumineuse (Jordan-Mollero & Stoller, 1978 ; Keeley & Thullen, 1978 ; Patterson, 1982 ; Santos *et al.*, 1997). Une corrélation similaire a déjà été observée chez d'autres espèces clonales (*Potentilla sp.* par exemple dans Stuefer & Huber, 1998).

L'énergie lumineuse réduite sous maïs résulte en un taux de croissance relative des individus (RGRi) plus faible que celui observé en pleine lumière (**Figure IV.9**). La multiplication végétative est donc ralentie à l'ombre et quasiment constante tout au long de la saison. Par ailleurs, les feuilles sont émises beaucoup plus vite à la lumière qu'à l'ombre (**Figure IV.8**), mais cette différence n'est plus lorsque l'on prend en compte la taille relative des individus : les RGRs ne sont pas statistiquement différents (**Figure IV.10**). Ainsi, la formation des pousses feuillées est ralentie à l'ombre (RGRi), mais lorsque l'une d'elle apparaît, la vitesse d'apparition des feuilles est alors semblable à celle des pousses feuillées formées en pleine lumière, bien que le nombre final de feuilles produites reste inférieur.

La morphologie foliaire de *C. esculentus* montre une forte plasticité en réponse à l'altération de l'environnement lumineux. Les feuilles produites par les individus sous maïs étaient non seulement plus longues mais également visiblement plus étroites, fragiles (minces) et verticalement orientées, symptômes généralement révélateurs de l'étiollement. La fonction écologique d'un tel allongement des feuilles peut se lire dans l'optimisation de la capture des radiations lumineuses réduites. Cependant, cet allongement ne s'accompagne pas d'une allocation accrue de l'énergie vers les feuilles (**Tableau IV.6**) puisque LWR n'est pas différent en 2005 et même inférieur en 2004 (les feuilles sont plus longues mais plus étroites, plus fines et moins nombreuses). Ces résultats s'opposent à ceux obtenus par Patterson (1982) et Santos *et al.* (1997) qui rapportent une augmentation des valeurs de LWR en situation de stress lumineux. Cependant, des observations de LWR constants à diverses intensités lumineuses ont déjà été rapportées (*cf.* la méta-analyse de Poorter & Nagel, 2000). Ces auteurs montrent notamment que l'effet de la lumière sur la fraction massique des feuilles est faible comparativement à son effet sur le taux de croissance relative de la plante.

La surface foliaire spécifique (SLA) et LWR sont donc réduits sous l'effet du stress lumineux occasionné par la culture de maïs. Or Poorter (1989a) a montré que le taux de croissance relative des espèces est positivement corrélé avec LWR et la SLA, d'où le faible RGRi obtenu sous maïs. Par ailleurs, des réponses différentielles de l'exploration du milieu (*i.e.* l'allocation aux organes souterrains) sont principalement dues à des variations du RGR (Aanderund *et al.*, 2003 ; Yin & Schapendonk, 2004 ; Osone & Tatenno, 2005). Un taux de croissance relative faible, comme celui observé pour les individus poussant sous maïs, résulte donc en une faible exploration du milieu, particulièrement souterraine.

L'ombrage naturel n'a pas modifié les biomasses relatives des divers organes et en particulier celle des tubercules. Bien que ceux-ci soient moins nombreux sous maïs, l'allocation relative à la propagation végétative n'est pas affectée par les conditions lumineuses et apparaît comme une fonction linéaire de la taille de l'individu, comme l'indique le rapport TWR constant entre maïs et terrain nu. Li *et al.* (2001a) avait déjà obtenu le même résultat lors d'une étude évaluant l'effet de la quantité et de la qualité de la lumière sur le développement de *C. esculentus*. En particulier, alors que la quantité et la qualité de la lumière avaient des effets significatifs sur la croissance, la reproduction sexuée et leurs traits associés, aucun effet n'avait été observé sur la reproduction végétative relative et le stockage (*i.e.* sur les ratios de biomasse des tubercules et la proportion de rhizomes formant des tubercules). Ainsi, les deux critères, qualité et quantité lumineuse, ont des effets différentiels sur la croissance et la morphologie de *C. esculentus*.

Les traits susceptibles de fortement se modifier en réponse à l'ombrage naturel sont variés et incluent notamment la longueur des entrenœuds et des stolons, l'extension des tiges, la longueur des pétioles (Huber & Stuefer, 1997), le patron de ramification, le LAR, la SLA et les taux de croissance (Li *et al.*, 2001a). Cependant, les traits qui répondent réellement à l'ombrage sont apparus très spécifiques de l'espèce, selon la forme et les caractéristiques d'histoire de vie (Lovett-Doust, 1987 ; Stuefer *et al.*, 1994 ; Dong, 1995 ; Dong & Pierdominici, 1995 ; Poorter & Van der Werf, 1998).

Dans le cadre du développement d'un programme de lutte contre *C. esculentus*, la réponse de certains traits de l'adventice à l'ombrage du maïs montre l'intérêt de l'introduction d'une culture couvrante dans la rotation. En particulier, nous avons montré que l'altération de l'environnement lumineux modifie significativement la production de nouvelles pousses feuillées et de tubercules, que la multiplication végétative est ralentie et surtout que le stress de l'ombrage n'est pas compensé par une allocation accrue des ressources aux organes souterrains et donc à la survie des individus.

Cependant, dans les infestations déjà établies où le stock de tubercules dans le sol est important, l'introduction d'une culture de maïs une année dans la rotation ne permet évidemment pas l'élimination de l'adventice. La durée de vie pluriannuelle des tubercules et surtout la formation de quelques tubercules par chaque individu même sous maïs (3,5 tubercules formés en moyenne par tubercule initialement planté en 2005) ne résulteraient qu'en un ralentissement du développement de *C. esculentus*. La lutte contre cette espèce nécessite donc une approche intégrée, faisant intervenir conjointement un panel d'interventions visant son élimination.

4.2.4. Bilan sur les effets d'un retard de levée et d'un couvert végétal sur le développement de *C. esculentus* en Haute Lande

Les conséquences d'un retard d'émergence et d'un couvert végétal sur le développement de *C. esculentus* sont très semblables sur un certain nombre de points :

- La taille des individus, estimée par le nombre de pousses feuillées, est significativement inférieure et le nombre de tubercules produits par chacune de ces pousses est réduit lorsque la levée est retardée ou sous un couvert, d'où une production totale de tubercules largement diminuée.
- Le taux de croissance relative de la première pousse feuillée n'est pas modifié par l'un ou l'autre des deux stress. Autrement dit, la vitesse d'émission des feuilles est identique entre tous les plants lorsque la taille de l'individu est prise en compte.
- La fraction massique des tubercules (TWR) est également constante. Ainsi, le stress n'est pas compensé par une allocation accrue vers ces organes de survie.

En revanche, des réponses différentes sont apparues sur l'allocation à la biomasse aérienne. Alors que LWR augmente lorsque l'émergence est retardée, elle a au contraire tendance à diminuer à l'ombre. De même, l'évolution du taux de croissance relative des individus est différente entre les deux types de stress : une émergence retardée ne modifie pas la croissance des individus alors que le couvert végétal la ralentit.

Au final, la modification de la photopériode lors de la levée des individus ne modifie pas le développement de *C. esculentus* en tant que tel : les vitesses de croissance des individus et des pousses ne sont pas modifiées. L'intérêt en terme de lutte réside donc dans la réduction de la production finale des pousses et des tubercules de l'adventice, qui résulte uniquement du raccourcissement de la saison de croissance. En revanche, le couvert végétal, en diminuant significativement le taux de croissance relative des individus, réduit la vitesse d'apparition des nouvelles pousses feuillées et finalement la multiplication végétative de l'espèce. L'ombrage modifie également la morphologie foliaire avec la formation de feuilles étiolées, longues et minces, orientées vers la lumière.

Dans le contexte du développement d'un programme de gestion de *C. esculentus* en Haute Lande, pour éradiquer ou au moins limiter l'adventice, la croissance végétative doit être restreinte, en particulier la production des tubercules puisqu'ils constituent le mode de propagation principale de l'espèce en milieu cultivé. Or, nous avons montré que le retard d'émergence ainsi que le couvert végétal d'une culture réduisent de manière significative la production de pousses feuillées et de tubercules.

Pratiquement, un retard d'émergence peut être réalisé par l'utilisation d'herbicides persistants, par un travail du sol répété, en modifiant les dates d'intervention en parcelles et notamment la date de

semis de la culture ou par une combinaison de ces pratiques (Cloutier, 1986). En terme de couverture végétale, le choix de la culture est primordial. Plusieurs auteurs ont étudié les capacités de compétition de plusieurs d'entre elles avec *C. esculentus*. En se basant sur les niveaux d'interception de la lumière, Keeley & Thullen (1978) ont conclu que la luzerne, l'orge, le maïs, la pomme de terre et le tournesol sont les compétiteurs les plus vigoureux pour la lumière. En particulier, le maïs, par sa croissance rapide sous températures élevées, et la pomme de terre et le tournesol, grâce à une date de plantation précoce et une extension rapide de leur canopée, peuvent fournir une couverture importante du sol avant l'installation complète de *C. esculentus*. Lotz *et al.* (1991) rapportent également que le chanvre est une culture particulièrement efficace pour réduire la reproduction et la croissance de *C. esculentus*. Dans cette culture, les auteurs indiquent la quasi-suppression, selon l'année, de la production de nouveaux tubercules. De plus, une culture qui réduirait l'intensité lumineuse transmise pendant une longue période de la saison de croissance de l'adventice réprimerait la production des tubercules plus fortement que la culture qui ne fournirait un ombrage que lors d'une courte période de temps (Lotz *et al.*, 1991).

Comme tous les individus testés lors des deux expérimentations ont cependant été capables de former de nouveaux tubercules, même en conditions stressantes, la combinaison de plusieurs pratiques de contrôle, aussi bien chimiques que mécaniques, apparaît indispensable. Jordan-Molero & Stoller (1978) ont ainsi rapporté que les effets combinés du raccourcissement de la période de croissance et de l'ombrage sur le développement de *C. esculentus* sont au moins additifs. En conséquence, l'incorporation dans la rotation de cultures hautement compétitives doit compléter l'action des autres pratiques de contrôle afin de diminuer de manière significative la densité des populations de l'adventice dans les parcelles infestées. Par exemple, des cultures implantées en mai et traitées avec des herbicides de pré-émergence ne peuvent pas toujours limiter de manière efficace la propagation de *C. esculentus* notamment si les herbicides n'ont pas une persistance suffisante pour tuer les pousses d'émergence plus tardive (Jordan-Molero & Stoller, 1978). Une combinaison des pratiques culturales - choix des cultures, utilisation d'herbicides, action mécanique, raisonnement des dates de semis, utilisation d'engrais vert - doit donc être considérée pour le développement de systèmes intégrés et efficaces de gestion de *C. esculentus*.

Enfin, la durée de vie des tubercules dans le sol, estimée selon les auteurs entre 3,5 (Mulligan & Junkins, 1976) et 6 ans (Rotteveel & Naber, 1993), implique un programme de lutte sur le long terme, nécessairement pluriannuel, pour réduire efficacement le stock de tubercules dans le sol.

4.3. Reproduction sexuée de *Cyperus esculentus* en Haute Lande

4.3.1. Données bibliographiques et apports de l'étude génétique

La floraison de *C. esculentus* ne fait aucun doute, y compris en Haute Lande puisque nous avons pu observer des fleurs lors des deux expérimentations présentées ci-dessus. Elle varie cependant beaucoup suivant les populations, et vraisemblablement suivant leur localisation géographique ou écologique (Jauzein, 1996). Ainsi, les individus se développant à l'obscurité d'une culture ne produisent pas de fleurs (cf. l'expérimentation ci-dessus et Cloutier, 1986). En outre, l'importance de la floraison dépend de la variété considérée : seuls 3,45% des pousses de la var. *sativus* observées par Lorougnon en 1969 étaient en fleurs alors qu'elles étaient 69,4% pour la var. *leptostachyus*. Stoller & Sweet (1987) confirment le caractère erratique de la floraison pour cette espèce en observant des taux de floraison variant de 0 à 50% dans des populations distantes de quelques kilomètres.

Mais une floraison ne garantit pas la production d'akènes fertiles. Par exemple, des comptages de production de semences effectués aux USA montrent que la majorité des akènes sont vides ou exempts d'embryon. L'auto-incompatibilité, lorsqu'elle est associée à une faible diversité génétique locale, explique ce fort taux de stérilité. Il arrive en effet souvent que des akènes soient produits mais ils se révèlent le plus souvent inaptes à germer (Lorougnon, 1969). Cependant, de fortes productions de graines ont également été observées en diverses localités. Au NE des Etats-Unis, Justice & Whitehead (1946) ont observé des plants produisant 1500 graines viables par inflorescence. Lapham & Drennan (1990) rapportent, quant à eux, des infestations au Zimbabwe et au Massachusetts qui ont produit respectivement 100 et 605 millions de graines par hectare. Selon Jauzein (1996), même avec les semences les mieux conformées, les tests ne permettent pas plus de 20% de germination, et au total, seuls 4% des akènes produits seraient aptes à germer.

La situation apparaît ainsi fortement contrastée et les productions de fleurs et de graines semblent nettement inféodées à la situation géographique. Etant donné le caractère auto-incompatible de l'espèce (Brown & Marshall, 1981), la formation d'akènes fertiles dépend aussi de la structure génétique locale. L'étude réalisée en Haute Lande au moyen des marqueurs AFLP et microsatellites chloroplastiques (**Chapitre III**) a montré la faible diversité génétique globale des populations. Cependant, des individus échantillonnés dans une même parcelle et analysés avec les AFLP ont montré la présence de plusieurs génotypes à l'échelle de la parcelle cultivée. Si deux au moins de ces génotypes fleurissent dans les conditions appropriées, la formation d'akènes fertiles est potentiellement possible. Il apparaît donc indispensable d'estimer la production de graines et d'évaluer leur capacité de germination afin de déterminer l'importance de la reproduction sexuée dans la

dissémination de l'adventice et donc l'intérêt qui doit y être accordé dans le cadre de la lutte contre l'espèce.

4.3.2. Matériels et méthodes

- Estimation de la production de graines

Cinq et trois sites répartis sur la Haute Lande ont été échantillonnés en 2004 et 2005 respectivement. Sur chacun des sites, 10 inflorescences ont été récoltées. Nous avons compté les pédoncules sur chacune d'entre elles puis le nombre moyen d'épillets sur 5 pédoncules par inflorescence pris au hasard. Le nombre moyen de graines par épillet nous a alors permis d'estimer la production moyenne d'akènes de l'inflorescence.

- Tests de germination

Les graines récoltées ont été conservées à température ambiante et à l'abri de la lumière. Etant donné la diversité des protocoles de germination des graines de *C. esculentus* trouvés dans la littérature (Thullen & Keeley, 1979, alternance de 38/32°C et 11h de jour ; Lapham & Drennan, 1990, alternance de 28/16°C avec 12h de jour ; Cloutier, 1986, alternance de 24/18°C avec 14h de jour), la première étape a consisté à définir les conditions du milieu optimales à leur germination. Les tests effectués dans quatre chambres de germination réglées à différentes températures et photopériodes ont révélé des taux de germination supérieurs avec une alternance de 30/27°C et 12h de jour.

Nous avons donc testé les capacités germinatives des graines dans ces conditions environnementales en février 2006. Le nombre de graines mises à germer était fonction de la quantité que nous avons auparavant récoltée. L'humidification quotidienne du papier de germination a permis de maintenir constant le niveau d'humidité. Les comptages, bi-hebdomadaires, ont duré un mois.

Afin de vérifier la capacité des graines à germer dans les conditions climatiques locales, toutes les graines non utilisées lors du test précédent ont été plantées dans du terreau à 3 mm de profondeur le 13 juillet 2006. Les pots, enterrés à l'extérieur, au soleil, ont été arrosés tous les deux jours.

4.3.3. Résultats

Le **Tableau IV.7** présente le nombre moyen d'akènes par inflorescence et les taux de germination obtenus lors des tests en conditions contrôlées et à l'extérieur.

Nous observons une forte variabilité du nombre de graines d'un site à l'autre (3,5 à 1304, soit une moyenne de 265 ± 496) mais les valeurs restent globalement faibles et assez proches des comptages réalisés par Thullen & Keeley (1979) en Californie qui rapportent une production allant de 208 à 1136 akènes par inflorescence. L'analyse de variance à un facteur indique que le nombre de

génotypes observés dans les parcelles concernées n'a pas d'effet sur le nombre de graines récoltées ($F = 0.65$, $p = 0.45$) ni sur le taux de germination des graines en conditions contrôlées ($F = 0.16$, $p = 0.71$). Les taux de germination observés en chambres apparaissent également très variables (22 ± 25 % en moyenne avec une amplitude allant de 0 à 69 %) et ne sont pas corrélés au nombre de graines produites par les inflorescences ($R^2 = 0.02$, $p = 0.72$).

Les conditions locales permettent la germination des graines puisque les taux de germination obtenus à l'extérieur ne sont pas nuls (2.4 ± 3.6 % en moyenne, allant de 0 à 7.6 %) et linéairement corrélés aux taux de germination observés en chambres ($R^2 = 0.99$, $p \leq 0.01$).

4.3.4. Discussion

Le nombre de graines diffère énormément d'un site à l'autre et cette variabilité ne semble pas corrélée à la diversité génétique. Tous les sites d'échantillonnage correspondent à des parcelles ou bordures de parcelles cultivées, caractérisées par une infestation importante en *C. esculentus*. Toutes sont l'objet de lutte et de traitements spécifiques à l'exception du site n° 1. Ce part-feu, cultivé en oignons selon les critères de l'agriculture biologique en 2004, subit une infestation croissante qui n'est pas traitée chimiquement. Il est intéressant de remarquer que c'est dans cette parcelle que le nombre moyen de graines par inflorescence est le plus élevé. Les akènes y sont néanmoins stériles.

Les taux de germination sont également très variables. Or, plusieurs auteurs attirent l'attention sur l'importance d'une humidité suffisante, plus que celle de la température ou de la photopériode pour la germination des graines (Thullen & Keeley, 1979 ; Lapham & Drennan, 1990). Les conditions optimales en chambres de germination ayant été réunies, les variations observées peuvent avoir plusieurs autres origines et en particulier les conditions de maturation de la graine et son génotype. En effet, des différences de germination observées entre populations sont parfois expliquées sur une base génétique, ou corrélées aux précipitations moyennes de l'habitat (Philippi, 1993), l'altitude ou les températures hivernales (Baskin & Baskin, 1973 ; Dorne, 1981 ; Meyer *et al.*, 1995). Les taux de germination présentés ici révèlent d'importantes variations entre les populations qui ne semblent pas corrélées à la diversité génétique estimée par l'analyse AFLP. Comme les graines ont été collectées dans une zone géographique relativement homogène, il est raisonnable de supposer que les variations entre populations ne sont pas l'expression de différents écotypes. Il est vraisemblable que l'impact de l'environnement de la plante mère influence beaucoup les variations de niveaux de dormance (Fenner, 1991). Les facteurs tels que les précipitations (Philippi, 1993) et la température (Peters, 1982) lors de la maturation de la graine, ou le statut nutritionnel de la plante mère (Fawcett & Slife, 1978) sont connus pour modifier le niveau de dormance. Les caractéristiques de germination diffèrent également selon la masse des graines (Milberg *et al.*, 1996) et la taille de la plante mère (Philippi, 1993), eux-mêmes fonction, au moins en partie, des facteurs précédemment cités. Même si des individus poussant

côte à côte sont soumis aux mêmes facteurs environnementaux, de petites différences dans le stade de développement peuvent résulter en des conditions d'humidité ou de températures différentes lors de la maturation des graines. De plus, l'accès à l'eau et aux nutriments peut varier même à petite échelle spatiale notamment en raison de la compétition, pouvant causer des différences de dormance entre des graines provenant d'un même individu (Anderson & Milberg, 1998). La diversité de situations des parcelles échantillonnées en Haute Lande (culture, itinéraire technique, fréquence et dose de l'irrigation) aboutit nécessairement à une variabilité des caractéristiques environnementales lors de la maturation des graines, en particulier l'apport en eau (irrigation + précipitation), qui peuvent expliquer les différences de germination observées.

Toutefois, l'origine génétique de cette diversité ne peut être complètement exclue. L'étude présentée au Chapitre III visait prioritairement à évaluer la diversité génétique à l'échelle de la Haute Lande. La diversité génétique à l'échelle de la parcelle, estimée à partir de 3 échantillons seulement, a donc pu être sous évaluée (par exemple pour les sites n° 3, 4b et 5b). Cependant, une diversité génétique parcellaire vérifiée ne permet pas systématiquement la production de graines fertiles (site n° 1 et 6). D'autre part, en Haute Lande, le caractère anémogame de la pollinisation limite le succès de la fécondation dans des populations distantes et bien séparées par des étendues forestières.

Finalement, *C. esculentus* est bien capable de produire des graines viables en Haute Lande même si la plupart des auteurs s'accordent à dire qu'elles jouent un rôle insignifiant pour la propagation de l'espèce dans la plupart des zones cultivées, en particulier dans les régions tempérées, en raison de l'absence de vigueur des germinations issues de graines (Hauser, 1961 ; Justice & Whitehead, 1946 ; Mulligan & Junkins, 1976 ; Stoller & Sweet, 1987 ; Thullen & Keeley, 1979). Il est également possible que cette absence de vigueur en milieu tempéré résulte en fait, à l'image du liseron en climat tempéré (Bernal Valquez, 1988), de l'incapacité des germinations à passer la mauvaise saison.

Quoi qu'il en soit, il est peu vraisemblable que la germination des graines participe à l'accroissement de densité d'une infestation déjà établie. En revanche, les taux de germination obtenus lors des tests ne permettent pas d'exclure totalement le rôle des graines dans la dissémination de l'espèce. Des tests de sensibilité aux herbicides des germinations issues de graines permettraient de préciser leur importance locale. Cependant, l'absence de floraison sur les individus à émergence tardive (partie 2.2 de ce chapitre) et sur ceux poussant à l'obscurité d'un couvert végétal (partie 2.3) montre l'efficacité de ces facteurs pour éviter la reproduction sexuée. Ces résultats ne sont pas négligeables dans le cadre de la lutte contre l'adventice dans la mesure où le rôle des graines dans la dispersion de l'espèce ne peut être définitivement exclu.

Vers des solutions pour limiter et contrôler l'extension
géographique de *Cyperus esculentus*
en Haute Lande

5. Vers des solutions pour contrôler et limiter l'expansion géographique de *Cyperus esculentus* en Haute Lande

C. esculentus est une adventice pérenne se propageant essentiellement par ses tubercules dans les parcelles infestées. La plupart des méthodes de contrôle des mauvaises herbes, parmi lesquelles le choix de cultures compétitives, sont efficaces à court terme pour prévenir la réduction des rendements, et/ou pour réduire les niveaux d'infestation de *C. esculentus* dans les parcelles. Malgré l'efficacité relative de ces mesures de contrôle, les infestations continuent à s'accroître en nombre et en taille.

Un contrôle réussi de *C. esculentus* sur le long terme a rarement pu être réalisé pour deux raisons principales : l'absence de mesure(s) assurant un contrôle de l'adventice tout au long de la saison et le défaut de compréhension des mécanismes qui régulent les populations. Plutôt qu'espérer allonger la période de contrôle par l'identification hypothétique d'une nouvelle pratique ou molécule chimique, le succès d'un programme de gestion de *C. esculentus* nécessite avant tout une connaissance fine du cycle de vie de la mauvaise herbe et de la dynamique de ses populations. L'effort de recherche de cette thèse s'est donc orienté vers le développement de la connaissance de la dynamique des populations, en particulier des tubercules, dans les conditions agricoles locales. Cependant, les connaissances acquises par ce travail doivent être mises à profit pour développer des outils de gestion efficaces utilisables par les agriculteurs. A cette fin, l'étude des relations au cours du temps entre les organes aériens, directement accessibles, et les organes souterrains, cachés mais responsables des infestations, nous permet de proposer aux agriculteurs de la Haute Lande un indicateur temporel du déclenchement des interventions. En plus de la définition des périodes d'intervention, la réalisation d'une gestion durable de *C. esculentus* nécessite la combinaison des diverses techniques de lutte disponibles. Ainsi, outre le raisonnement du choix des cultures, la mise en place de programmes de traitements herbicides a toute sa place dans le développement d'un projet de lutte contre la mauvaise herbe. L'emploi des produits phytosanitaires constitue par ailleurs l'une des techniques permettant de retarder l'émergence de *C. esculentus* et l'on a vu l'intérêt d'un tel retard dans le chapitre IV. Enfin, à partir d'un modèle simple du cycle de développement végétatif de *C. esculentus* et en intégrant l'ensemble des données acquises précédemment, nous discutons certains scénarios possibles d'itinéraires techniques afin de proposer des alternatives aux systèmes culturaux tels qu'ils sont pratiqués aujourd'hui en Haute Lande.

5.1. Proposition d'un indicateur de gestion

Comme les tubercules sont les principaux organes de survie et de multiplication de *C. esculentus*, tout programme de gestion de l'adventice nécessite la connaissance fine de leur initiation puis de leur développement au cours du temps. En particulier, la lutte ne peut être efficace que si la tubérisation est réduite en quantité (nombre de tubercules formés) et dans le temps (retard de l'initiation de la tubérisation). La finalité agricole de ce travail implique une utilisation pratique de ces connaissances. Or les tubercules étant enfouis dans le sol et donc non directement accessibles par l'agriculteur, il est important de relier leur formation au développement visible des organes aériens, afin de disposer d'un indicateur déclencheur de l'action de lutte. Plusieurs auteurs indiquent ainsi que la tubérisation débute pendant ou après la floraison (*e.g.* Jauzein, 1996). Mais l'étude de la reproduction sexuée (*cf.* **chapitre IV, partie 3**) et les observations sur le terrain ont montré l'inégale présence des inflorescences selon les parcelles et également selon l'année. Certaines infestations qui n'ont pas fleuri ont formé des tubercules en quantité, et d'autres avaient déjà initié la tubérisation avant l'apparition des premières fleurs. La floraison ne constitue donc pas un indicateur fiable de la tubérisation. Les pousses feuillées en revanche, par leur densité ou par leur nombre de feuilles, pourraient fournir une indication de l'état souterrain de l'adventice à un moment donné.

5.1.1. Matériels et méthodes

▪ Protocole

Afin d'étudier les relations entre organes, il est impératif de conserver les liens anatomiques qui peuvent exister entre eux (rhizomes entre tubercules et pousses feuillées et entre différentes pousses feuillées), notamment pour attribuer chaque tubercule à la pousse feuillée qui l'a formé. C'est pourquoi le choix s'est porté sur une expérimentation en pots, dont les dimensions manipulables permettent la conservation des individus entiers lors des déterrements, ce que n'aurait pas permis une expérimentation au champ. Bien sûr, une telle méthode entraîne nécessairement un biais des résultats, lié à une exploration réduite du milieu. L'arrosage régulier et l'apport d'engrais permettent de compenser en partie cet espace limitant.

50 tubercules préalablement mis à germer ont donc été plantés individuellement dans autant de bacs plastiques (dimensions intérieures : L 41 cm x l 31 cm x h 24 cm) remplis d'un mélange Sable des Landes – terreau (50%/50%). Les bacs ont été enterrés afin d'éviter le réchauffement du substrat par le rayonnement solaire direct sur les parois verticales.

Six déterrements ont été réalisés au fur et à mesure du développement des individus. La première date D1 (31 mai) correspond au déterrement des 6 premiers individus qui avaient formé plus de 20 pousses feuillées, D2 (15 juin) plus de 50, D3 (13 juillet) plus de 200, D4 (9 août) plus de 300 pousses feuillées. Aux dates D5 (18 septembre) et D6 (13 octobre), les bacs contenaient en moyenne

400 pousses feuillées et seuls 4 contenants ont été déterrés à chacune des deux dates en raison de la charge de travail.

Mesures

Le suivi des 50 individus est bi-hebdomadaire depuis leur plantation le 28 avril 2005 jusqu'à leur déterrement. A chaque visite, le nombre des nouvelles pousses feuillées a été compté dans chaque bac. Aux déterrements, le nombre de pousses feuillées, le nombre de feuilles de chaque pousse, le nombre de tubercules par pousse feuillée, le nombre de tubercules et de pousses feuillées à la floraison et les nombres d'inflorescence ont été comptés. Les tubercules récoltés ont été mis à germer en conditions appropriées (sur papier absorbant maintenu humide, à 24°C) de manière à déterminer leur potentiel de germination.

5.1.2. Résultats

▪ Production végétative

Le nombre moyen de pousses feuillées produites est représenté en fonction du cumul des températures sur la **Figure V.1**. Il s'agit de la moyenne sur l'ensemble des bacs restant en terre à la date de la mesure. Comme ce sont les individus les plus développés qui sont prélevés à chaque déterrement, la moyenne des individus restants diminue légèrement, d'où le léger décrochement observé sur la figure. Par ailleurs, la plus forte pente observée après l'apport d'engrais résulte probablement d'une réponse des individus à la fertilisation.

La **Figure V.2** montre le nombre moyen de pousses feuillées des 6 (ou 4) bacs lors des déterrements, *i.e.* des individus les plus développés en fonction du cumul des températures. La courbe de type polynôme du 2^d degré ($R^2 = 0,99$) semble atteindre un palier au-delà de 1200°Cj à environ 400 pousses feuillées. Il s'agit vraisemblablement de la capacité limite d'un bac (superficie 1271 cm²), correspondant à 3150 pousses feuillées.m⁻². Les écartypes correspondent aux différences observées entre les 6 (ou 4) bacs.

La moyenne du nombre de feuilles produites par les diverses pousses d'un bac est représentée sur la **Figure V.3**. D'une date de déterrement à l'autre, le nombre de feuilles portées par chaque pousse n'est pas différent avec 6 feuilles en moyenne. Le nombre moyen de feuilles est ainsi indépendant du nombre de pousses feuillées, et donc de la température, en raison de la concomitance de pousses à des stades différents (d'où les forts écartypes puisque le nombre minimal et maximal de feuilles étaient 1 et 20 respectivement).

Une relation forte ($R^2 = 0,89$) de type exponentiel existe entre le nombre moyen de rhizomes formés et le nombre de pousses feuillées (**Figure V.4**). Le nombre de rhizomes utilisé ici regroupe les rhizomes qui relient les pousses feuillées entre elles, les rhizomes qui forment des tubercules à leur extrémité et les rhizomes dont le devenir n'est par visuellement définissable (qui formeront soit un

tubercule, soit une pousse feuillée). Au cours du temps, le nombre de pousses feuillées, et donc le nombre de rhizomes qui les relie, croît, puis le nombre de tubercules et donc le nombre de rhizomes qui les forment, augmente fortement, d'où au final la production exponentielle de rhizomes.

Le nombre moyen de tubercules produits par pousse feuillée (**Figure V.5**) a également une évolution exponentielle ($R^2 = 0,82$) avec une forte production en fin de saison. Le renouvellement de la population de pousses feuillées est assuré à partir de la production d'au moins 1,2 tubercules par pousse (en supposant une mortalité hivernale de 20% en moyenne), production nécessitant au moins 1200°Cj. En conséquence, à partir de ce stade, davantage de germinations lèveront au printemps t+1 qu'il n'y a de pousses feuillées produites en fin de saison t. De plus, comme aucun palier n'était atteint, la tubérisation était encore en cours lors du dernier déterrement.

- Potentiel de germination des tubercules

Jusqu'à la mi-juillet, soit plus de 700°Cj après la plantation, aucun tubercule nouvellement formé n'est apte à germer (**Tableau V.1**) alors que 20% des tubercules formés après le 13 juillet et avant le 9 août ont germé après leur séparation d'avec le pied parent. On observe en revanche une diminution de la proportion des tubercules capables de germer à partir de septembre (1200°Cj environ).

- Nombre de feuilles lors de la tubérisation

La **Figure V.6** représente la distribution du nombre de feuilles des pousses qui portent des tubercules (a) et qui ne portent pas des tubercules (b) à chaque date de déterrement. L'analyse de variance (logiciel R) montre un effet date de déterrement, *i.e.* un effet cumul de températures, dans les deux cas ($F = 197$, $p \leq 0,001$ et $F = 54$, $p < 0,001$ pour (a) et (b) respectivement). La comparaison multiple des moyennes de la première distribution (test de TukeyHSD) indique que le nombre moyen de feuilles lors des 4 premières dates de déterrement est statistiquement identique. En revanche, le nombre moyen de feuilles le 18 septembre est statistiquement inférieur à celui du 9 août ($p < 0,001$). Dans la seconde distribution (nombre de feuilles des individus dépourvus de tubercules), la moyenne du nombre de feuilles diminue statistiquement d'une date à l'autre excepté entre le 9 août et le 18 septembre où les moyennes sont identiques ($p = 0,98$). Une analyse de variance réalisée à chaque date, avec pour facteur la formation ou non de tubercules, indique une différence significative entre les nombres moyens de feuilles des pousses avec et sans tubercules, quelle que soit la date considérée ($p < 0,001$ pour les six dates).

Remarquons également que jusqu'au 15 juin (350°Cj environ), la grande majorité des pousses qui produisent déjà des tubercules ont au moins 9 feuilles (bien que quelques-unes n'en aient que 7), alors que dès le 13 juillet, même les plus petits individus (3 feuilles) produisent déjà des tubercules. Enfin, quelle que soit la température accumulée, les pousses feuillées de plus de 14 feuilles produisent quasiment toujours des tubercules (**Figure V.6b**).

▪ Floraison

La floraison n'a eu lieu que dans deux bacs (et pour deux pousses feuillées uniquement à chaque fois), ne permettant donc pas une analyse statistique. Mais dans les deux cas, la floraison a été tardive (début septembre), bien après le début de la tubérisation.

5.1.3. Discussion

La connaissance de l'état de la partie souterraine de *C. esculentus* en fonction de critères liés à la partie aérienne du même individu devrait permettre de raisonner les dates d'intervention dans le cadre d'une gestion adaptée de l'adventice. En dehors de la floraison, les critères visuels envisageables sont le nombre de pousses feuillées de l'individu, la densité des pousses feuillées et le nombre moyen de feuilles des différentes pousses. Dans une infestation, d'autant plus si elle est dense, il est impossible d'attribuer sans excavation telle pousse feuillée à tel individu. D'autre part, la densité augmente avec l'âge de l'infestation mais n'indique rien sur le développement souterrain des individus au cours de la saison. Le nombre moyen de feuilles des différentes pousses reste donc le seul critère apparemment utilisable.

Le nombre de pousses feuillées (**Figure V.1** et **V.2**) et le nombre de tubercules par pousse feuillée (**Figure V.5**) augmentent avec le cumul des températures. Or le nombre moyen de feuilles de toutes les pousses feuillées est constant et indépendant du nombre de pousses feuillées et donc de la température (**Figure V.3**). Indirectement, nous pouvons en déduire que le nombre de tubercules produits est donc indépendant du nombre moyen de feuilles de l'ensemble des pousses feuillées présentes à un instant donné. Cependant, même si la moyenne générale du nombre de feuilles est constante au cours du temps, les pousses qui produisent (ou ne produisent pas) des tubercules ne sont pas quelconques. Si l'on se restreint aux pousses feuillées qui forment des tubercules, le nombre moyen de feuilles est cette fois-ci fonction du cumul des températures. Jusqu'à 1200°Cj environ, la moyenne du nombre de feuilles reste stable. Elle diminue ensuite, lorsque la densité maximale a été atteinte (**Figure V.6**). Il est donc probable que l'énergie accumulée avant 1200°Cj serve à la multiplication végétative des pousses feuillées grâce à la multiplication des rhizomes (**Figure V.4**). Seules les pousses feuillées suffisamment développées (*i.e.* avec plus de 10 feuilles en moyenne) forment alors des tubercules. Une fois la densité maximale atteinte, l'énergie photosynthétique qui ne sert plus à la multiplication des pousses est réorientée vers la production des organes de survie pour toutes les pousses feuillées, y compris les moins feuillues. C'est d'ailleurs à partir de 1200 °Cj environ que davantage de germinations lèveront au printemps t+1 qu'il n'y a de pousses feuillées produites en fin de saison t (**Figure V.5**).

Les tests de germination des tubercules nouvellement formés montrent une incapacité de ces derniers à germer au moins jusqu'à la mi-juillet (**Tableau V.1**). En revanche, 20% des tubercules en

formation début août ont germé après leur séparation d'avec la pousse mère. Ainsi, une rupture, qu'elle soit volontaire ou non, du rhizome reliant le tubercule à l'individu qui le porte après plus de 700°Cj accumulés peut entraîner la germination du tubercule l'année où il a été formé. On peut supposer en effet qu'entre 700 et 1000°Cj environ (de mi-juillet à début août), la proportion de tubercules capables de germer augmente régulièrement jusqu'à atteindre 20% environ, dans la mesure où les conditions environnementales sont favorables (notamment irrigation). A l'inverse, on observe une décroissance du pourcentage de tubercules aptes à germer entre août et septembre (1200°Cj environ). Cette diminution peut résulter de deux phénomènes, l'un physiologique, l'autre purement mathématique. Les tubercules formés jusqu'au mois d'août (< 1000°Cj), dont 20% environ sont alors aptes à germer, peuvent entrer en dormance sous l'effet de la température et/ou de la photopériode décroissante, bien que les mécanismes d'entrée en dormance des tubercules restent mal connus (cf. Chapitre II, partie 2). C'est également au-delà de 1000°Cj que la production de nouveaux tubercules s'intensifie (**Figure V.5**). La proportion des tubercules dernièrement formés, et donc physiologiquement immatures, augmente fortement avec le temps, d'où la proportion décroissante des tubercules matures. Cependant, le phénomène de dormance reste discutable pour une espèce végétale d'origine tropicale, la dormance étant d'abord une adaptation des espèces des régions tempérées au passage de la mauvaise saison. Dans son aire d'origine, l'entrée en dormance est donc *a priori* une caractéristique coûteuse et l'on peut légitimement se poser la question de l'intérêt de la dormance quand les amplitudes saisonnières des températures et de la photopériode sont assez faibles. L'hypothèse selon laquelle, en région tempérée, les tubercules formés une année ne germent pas avant le printemps suivant non pas en raison d'une entrée en dormance mais plutôt d'une immaturité liée au déficit de degrés-jours accumulés est donc envisageable et non tranchée.

1200°Cj apparaît comme une somme de températures notable : la densité maximale des pousses feuillées y est atteinte, le nombre de tubercules produits y augmente fortement et le nombre de feuilles des pousses qui produisent des tubercules diminue significativement de 11 à moins de 8 en moyenne. Les deux critères couplés 1200°Cj - 8 feuilles en moyenne semblent donc, au premier abord, des indicateurs intéressants dans le cadre du développement d'un programme de lutte contre *C. esculentus*. Cependant, les résultats montrent que dès la 3^{ème} date de déterrement, soit à environ 700°Cj après la levée, même des pousses relativement petites (dès 3 feuilles) produisent déjà des tubercules. Même si ces pousses ne constituent pas la majorité de celles qui produisent des tubercules, il n'est déjà plus possible de les distinguer des pousses qui ne portent pas de tubercules. Très tôt donc, le nombre de feuilles ne permet plus de discriminer complètement les pousses feuillées productrices de tubercules de celles qui ne le sont pas. Le premier objectif restant la lutte contre la formation de ces organes de réserve, il est impératif d'intervenir avant la formation de ces derniers. En conséquence, jusqu'à 350°Cj environ (15 juin), le nombre de feuilles reste un indicateur fiable de la production des tubercules : tant que les pousses feuillées ont moins de 7-8 feuilles en moyenne, elles ne produisent

pas de tubercules. Au-delà de 350°Cj, la distinction n'est plus suffisamment fiable pour utiliser le nombre de feuilles comme indicateur. De plus, dès cette température, plus de 11 nouveaux tubercules en moyenne ont été formés par tubercule initialement planté, soit largement suffisamment pour multiplier plusieurs fois la population au printemps suivant.

L'ensemble de ces informations nous permet donc de définir des outils de gestion (température et nombre de feuilles) dont l'utilisation par les agriculteurs devrait permettre de raisonner les dates d'intervention.

En effet, pour empêcher la production de tubercules, il est indispensable d'intervenir très tôt en saison, c'est à dire dès que le nombre moyen de feuilles est égal ou supérieur à 7 feuilles et tant que le cumul des températures est inférieur à 350°Cj. Tant que ces conditions ne sont pas atteintes, les pousses feuillées ne forment pas encore de tubercules dans les conditions de la Haute Lande. En revanche, dès que ce cumul de températures est dépassé, l'intervention devient nécessaire et ce, quel que soit le nombre moyen de feuilles portées par les pousses présentes. Pour développer un programme de lutte efficace contre *C. esculentus* et étant donné la forte capacité multiplicatrice d'un unique tubercule, il est en effet indispensable de positionner l'intervention avant même la formation d'un seul de ces organes, soit à 350°Cj (dans la mesure où le nombre de feuilles des individus est toujours inférieur à 7 feuilles), et non pas quand la moyenne du nombre de feuilles des individus qui forment des tubercules diminue significativement, à 1200°Cj.

Dans le cas où les 350°Cj sont atteints mais que le nombre moyen de feuilles reste inférieur à 7, aucun tubercule n'est encore formé. L'intervention à 350°Cj peut donc apparaître prématurée dans la mesure où les tubercules tout juste initiés à cette date ne sont pas capables de germer. Cependant, il est indispensable de prévoir un laps de temps « d'assurance » puisque le type d'intervention choisie, notamment la lutte chimique, peut nécessiter plusieurs jours pour agir. Ainsi, l'herbicide a le temps d'agir avant que le tubercule en formation ait atteint une maturité suffisante pour constituer un nouvel inoculum dans le sol capable de germer ultérieurement.

5.2. La lutte chimique contre *C. esculentus* en Haute Lande

5.2.1. Choix et fonctionnement des herbicides

Le choix du produit phytosanitaire à utiliser dépend des objectifs à atteindre. Le plus souvent, l'agriculteur souhaite détruire la partie aérienne des adventices afin de limiter la compétition entre la mauvaise herbe et la culture. Pour ce faire, il peut utiliser un herbicide à absorption foliaire, très bien adapté aux adventices annuelles qui constituent la majorité des espèces à contrôler dans une parcelle. Cependant, dans le cas d'une espèce adventice pérenne, le choix se porte préférentiellement sur les produits chimiques capables d'atteindre et de détruire les organes souterrains de multiplication et/ou de stockage. Deux types d'herbicides sont alors disponibles : les produits à absorption racinaire, dont la persistance doit être suffisante pour assurer une action à suffisamment long terme, et les produits systémiques, dont l'absorption est généralement foliaire mais qui sont capables de migrer dans tout l'individu, transportés par la sève élaborée. La lutte contre les adventices pérennes nécessite prioritairement l'emploi d'herbicides systémiques, en général plus efficaces. Mais les résultats ne sont pas toujours concluants, c'est le cas par exemple du liseron des haies impossible à éradiquer pour le moment (Montegut, non daté). De plus, souvent, les herbicides systémiques les plus actifs ne sont pas sélectifs de la culture et doivent donc être appliqués hors période de culture.

Outre leur capacité à migrer et à détruire les parties souterraines, les herbicides diffèrent également selon leur mode d'action : certains affectent directement la photosynthèse, d'autres inhibent la synthèse des acides aminés, des lipides ou des caroténoïdes, les pigments protecteurs des chlorophylles, d'autres encore perturbent la régulation de l'auxine (ACTA 2006). Le chloroplaste constitue le site cible prévalent des herbicides, puisqu'il est le siège de nombreuses synthèses (photosynthèse bien sûr, mais aussi synthèse des lipides, des acides aminés et des pigments). Au total, 19 cibles sont identifiées dans la cellule végétale, généralement des enzymes (Gauvrit, 2005).

Ainsi, de nombreux produits aux modes d'action différents sont disponibles pour la destruction des parties foliaires des mauvaises herbes. En revanche, le choix est limité dès qu'il s'agit d'atteindre et de détruire la partie souterraine des espèces adventices pérennes.

Idéalement, étant donné la morphologie et le développement végétatif de *C. esculentus*, l'élimination chimique de l'espèce passe nécessairement par la destruction des tubercules souterrains. Les produits envisageables appartiennent principalement aux familles triazinones (*hexazinone*¹, (Velpar S), qui bloque le photosystème II lors de la photosynthèse), amino-phosphonates (*glyphosate*, (Round'Up) qui inhibe la synthèse des acides aminés aromatiques et *glufosinate-ammonium*, (Basta) qui inhibe la synthèse de la glutamine synthase) pour les herbicides systémiques et à la famille des

¹ Les noms soulignés et en *italique* sont ceux des familles chimiques et des substances actives respectivement. Les produits commerciaux, lorsqu'ils sont précisés, sont entre parenthèses.

chloracétamides (*s-métolachlore* (Dual-Gold sur maïs et Mercantor sur haricot vert) qui inhibe la synthèse des lipides et des gibbérellines) pour les herbicides sélectifs à absorption racinaires. Ces produits, ainsi que la plupart des familles inhibant l'enzyme acétolactate synthase (ALS) qui conduit à la synthèse des acides aminés ramifiés, ont déjà été testés par ailleurs.

5.2.2. *Données bibliographiques*

En France, les premières expérimentations testant l'efficacité de molécules chimiques pour la lutte contre *C. esculentus* ont été réalisées sur maïs grain par l'AGPM¹ en 1982 dans les Landes puis de 1984 à 1987 dans le Loir et Cher. Les essais ont permis de mettre en évidence l'intérêt du *butylate* et du *métolachlore* en présemis incorporé alors que le *glyphosate* (Round-Up) en postlevée (adventice à 60 cm) s'est révélé décevant à long terme (relevée importante de la mauvaise herbe peu après la destruction des pousses aériennes, mais la date d'application n'est pas précisée) (Careil, 1987). Parallèlement, les tests de nouvelles molécules sur sol nu ont révélé l'intérêt de l'*hexazinone* (Velpar S) mais dont l'efficacité à plus long terme devait être vérifiée. Des essais sur asperges, fraisiers et pomme de terre ont mis en avant la phytotoxicité (sélectivité insuffisante) des substances actives les plus efficaces amenant l'auteur des essais à conclure à une éradication indispensable préalable à la plantation de la culture. Pour ce faire, des essais de désinfection de sol ont été réalisés et se sont avérés intéressants. Il est clair cependant que la désinfection du sol, compte tenu de son coût, n'est envisageable que pour implanter des cultures à haute valeur ajoutée (Careil, 1987).

A l'échelle mondiale, les essais visant la destruction de *C. esculentus* ont débuté dès la fin des années 1960. Les résultats sont variés et parfois contradictoires, selon que les expérimentations ont été réalisées au champ ou sous serres. Dans l'ensemble, les substances actives qui sont apparues intéressantes sont les mêmes que celles révélées par les essais réalisés en France. L'*alachlore* (Wax *et al.*, 1972 ; Parochetti, 1974 ; Keeley *et al.*, 1983) et plus récemment le *métolachlore* (Pereira *et al.*, 1987 ; Keeling *et al.*, 1990) en incorporé avant semis sont les plus souvent cités. Les substances actives qui inhibent l'acétolactate synthase (ALS) comme l'*halosulfuron* et le *chlorimuron* (Ackley *et al.*, 1996) apparaissent également efficaces contre *C. esculentus*.

Outre la substance active en elle-même, l'efficacité de la lutte chimique contre *C. esculentus* dépend de plusieurs critères. En particulier, le mode d'application du produit est un facteur prépondérant de l'efficacité du traitement. Par exemple, l'*alachlore* incorporé avant semis a une efficacité bien meilleure qu'une application en plein, même en prélevée (Wax *et al.*, 1972). Le dosage a également son importance, surtout face à une espèce adventice à forte capacité de multiplication. Les traitements intensifs sont donc le plus souvent préférés à des traitements modérés (Hauser *et al.*, 1974 ;

¹ AGPM : Association Générale des Producteurs de Maïs.

Keeley *et al.*, 1987). La rotation des cultures est aussi un moyen de lutte indispensable qui agit en synergie avec le programme de traitements (Hauser *et al.*, 1974 ; Keeley *et al.*, 1983 ; Glaze *et al.*, 1984 ; Manley *et al.*, 2002). Enfin, la variété de *C. esculentus* elle-même a son importance dans la réponse à l'herbicide. Costa & Appleby (1976) observent ainsi une réponse différentielle à l'*atrazine* des variétés *esculentus* et *leptostachyus*. Aucune étude, à l'exception de cette dernière, précise la variété étudiée. C'est pourquoi, pour leur utilisation en Haute Lande, nous devons rester prudents quant aux efficacités relatives des diverses substances actives rapportées dans la bibliographie.

Dans l'ensemble, les traitements sélectifs *a priori* les plus efficaces sont ceux qui préconisent une incorporation dans le sol avant semis. La bibliographie ne précise pas si la diminution des populations de tubercules lors des traitements efficaces résulte d'une mortalité des tubercules déjà en place et/ou d'une inhibition de la formation de nouveaux tubercules, mais il est certain que l'incorporation des herbicides permet de mettre au contact direct les substances actives avec les tubercules et les jeunes germinations à la cuticule peu épaisse. Au contraire, la destruction du feuillage par des traitements de post-levée n'assure pas la diminution de la population de tubercules, véritables inoculum, et permet tout au plus un contrôle visuel très provisoire des populations.

Le GRCETA SFA effectue des tests de type « screening » depuis plusieurs années afin de tester les molécules traditionnellement utilisées lors du désherbage des diverses cultures et en particulier du maïs grain. Les essais servent également à tester les nouvelles molécules non encore homologuées ou des produits homologués sur d'autres cultures non ou très peu pratiquées en Haute Lande, comme les céréales à paille, et qui sont considérées comme ayant un effet sur *C. esculentus*. En effet, si les essais s'avéraient concluants pour ces substances actives, des dérogations pourraient éventuellement être demandées auprès des chambres d'agriculture afin d'en autoriser l'utilisation dans les parcelles les plus infestées, hors période de culture (puisque non sélectifs).

Traditionnellement, le GRCETA SFA réalise deux types d'essai contre *C. esculentus* : (1) les essais sur sol nu qui permettent de tester l'efficacité d'un large éventail de substances actives sans se préoccuper de la sélectivité vis à vis des cultures des spécialités commerciales utilisées, et (2) des essais en cultures, généralement sur maïs, qui testent les produits les plus prometteurs en « conditions réelles » et permettent de vérifier la sélectivité des herbicides. Les essais réalisés depuis 2004 ont ainsi permis de tester 17 spécialités commerciales qui agissent selon 4 grands modes d'action (inhibition de la photosynthèse, de la synthèse des acides aminés, des lipides et des caroténoïdes) (**Annexe 6**).

Les résultats de ces essais ont montré une efficacité intéressante des associations *sulcotrione-hexazinone* (Mikado-Velpar) et *sulcotrione-cycloxydime* (Mikado-Stratos) ainsi que des substances actives *Diméthénanide-P* (Isard) et *s-métolachlore-mézotrione* (Camix). Cependant, l'*hexazinone* n'est pas sélective : son utilisation est donc réduite au désherbage des zones non cultivées ou hors période de culture (typiquement après les récoltes précoces). De plus, elle sera interdite au 31 décembre 2007

au plus tard (ACTA, 2006) et le panel des cultures pour lesquelles elle est homologuée reste limité en Haute Lande (plantes aromatiques éventuellement). Dans tous les cas, ces traitements de prélevée doivent être relayés par un traitement foliaire, généralement l'association *sulcotrione-bentazone* (Mikado-Basamaïs). En revanche, l'association autorisée sur céréales et annoncée comme ayant un effet sur les *Cyperaceae*, *mésosulfuron-iodosulfuron* (Archipel et Atlantis), est apparue inefficace.

La modalité travail du sol a également été incluse dans l'un de ces essais en 2004 et les résultats indiquent une efficacité identique à celle des programmes de traitement chimique les plus intéressants.

La bibliographie ciblée sur la lutte chimique contre *C. esculentus* indique généralement une meilleure efficacité des herbicides sélectifs d'absorption racinaire lorsqu'ils sont incorporés dans le sol en présemis. Avec le GRCETA SFA, nous avons donc testé l'efficacité relative des deux modes d'application dans les sols sableux de la Haute Lande.

5.2.3. Essai comparatif de deux modes d'application des herbicides : avec et sans incorporation

▪ Protocole

Outre la comparaison de l'efficacité relative des mêmes produits appliqués avec et sans incorporation, cet essai a également permis de vérifier la sélectivité vis à vis du maïs des spécialités commerciales lorsqu'elles sont incorporées. Les quatre produits testés appartiennent tous à la famille des acétamides. Ils sont donc à absorption racinaire et sélectifs du maïs.

L'essai, réalisé en 2004, est disposé en 3 blocs aléatoires complets avec bandes croisées (criss-cross) (**Figure V.7**). Deux facteurs sont donc considérés : le traitement chimique (4 produits différents sur 5 parcelles de 3,20 m x 12 m, **Tableau V.2**) et le mode d'application (incorporation ou non). Ces produits sont traditionnellement utilisés par les agriculteurs de la Haute Lande lors du désherbage maïs en prélevée. A l'origine, la *Diméthéthanide-P* (Isard) devait être utilisée uniquement dans le traitement n°3 mais elle a remplacé la spécialité commerciale prévue pour le traitement n°5 non livrée lors de la mise en place de l'essai.

Les produits ont été appliqués en plein le 14 avril 2004, soit la veille du semis de maïs, et l'agriculteur les a incorporés dans la moitié des parcelles avec une déchaumeuse à dents. Le traitement foliaire *sulcotrione-bentazone* (Mikado-Basamaïs) a été appliqué le 19 mai 2004 (postlevée précoce du maïs et du souchet).

Deux notations, les 18 mai (Traitement 1 + 35 jours) et 23 août (Traitement 2 + 95 jours), ont permis d'évaluer les efficacités relatives des divers traitements.

▪ Analyses statistiques

Une analyse de variance à trois critères de classification a permis de tester les effets « traitement », « modalité d'application » et « bloc ». Les moyennes des notations des traitements ont ensuite été comparées à l'aide du test de Newman et Keuls au seuil 5%. Les analyses ont été réalisées par le GRCETA SFA à l'aide de la fonctionnalité « analyses d'essais en agriculture » du logiciel StatBox-Pro version 6.5 (www.grimmersoft.com).

▪ Résultats et discussion

Les notations sont présentées sur la **Figure V.8**. Les différences observées entre les traitements et l'effet de l'incorporation sont non significatifs (**Tableau V.3**). Des tendances peuvent cependant être soulignées. En particulier, les molécules *s-métolachlore* (Dual Gold) et *diméthénamide* (Frontière), qui ont la solubilité la plus faible, semblent bien valoriser l'incorporation puisque le gain d'efficacité est d'environ 3 points à la première notation par rapport au traitement foliaire. En moyenne, l'efficacité de la *Diméthénamide-P* (Isard) n'est pas modifiée entre les deux modes d'application. 95 jours après le traitement foliaire, les notes similaires et élevées attribuées à l'ensemble des parcelles indiquent un traitement foliaire efficace.

La non significativité de la différence d'efficacité entre les deux modes d'application (incorporation ou non en présemis) résulte en grande partie de l'hétérogénéité initiale de la parcelle. En effet, l'incorporation est réalisée sur sol nu, avant la levée des adventices. Le positionnement de l'essai nécessite donc la connaissance de l'emplacement exact des taches de *C. esculentus*. Malgré les précisions apportées par l'agriculteur, certaines parcelles se sont avérées être à la limite des taches réelles de l'adventice lors de la levée de celle-ci.

De plus, la première notation, réalisée 35 jours après l'incorporation, apparaît relativement tardive. Une moyenne de 15 jours après une incorporation est une date de notation plus habituelle. En effet, plus d'un mois après le traitement, plusieurs situations sont envisageables. Si l'herbicide agit uniquement sur les germinations et n'affecte pas le tubercule lui-même, et comme les tubercules peuvent avoir jusqu'à 7 bourgeons viables, le tubercule a pu développer de nouvelles germinations qui, à condition que l'herbicide ne soit plus présent, ont permis la formation de pousses feuillées. Dans ce cas, l'impact réel de l'incorporation est déjà gommé à la notation. En revanche, il est également possible que l'herbicide qui détruit les germinations parvienne à pénétrer le tubercule actif et donc à le détruire. Bien que le fonctionnement exact de ces herbicides sur les tubercules soit inconnu, leur inactivité sur les graines des annuelles proprement dites (ils détruisent uniquement les jeunes germinations sans détruire la graine) permet de supposer la première proposition plus probable.

Par ailleurs, étant donné l'objectif principal de la destruction des tubercules, il aurait été intéressant d'en réaliser un comptage avant (par échantillonnage pour ne pas détruire l'essai) et après traitement afin de ne pas se limiter à l'effet défoliant et visuel des herbicides testés, et estimer ainsi leur effet véritable.

Les avantages et inconvénients de l'incorporation restent également discutables, particulièrement dans un sol riche en matières organiques comme celui de la Haute Lande. En effet, la matière organique tend à adsorber les molécules incorporées, les rendant partiellement indisponibles et donc inefficaces, alors que le but premier de l'incorporation est de placer à proximité des organes cibles un produit mieux solubilisé et actif. L'incorporation permet aussi de le mettre directement en contact avec les jeunes germinations de tubercules, favorisant la pénétration des substances actives dans les tissus non encore protégés par une cuticule épaisse.

Néanmoins, l'incorporation tend bien à améliorer l'efficacité des produits testés malgré la non significativité des résultats, ce que confirment pour la Haute Lande les données bibliographiques (Wax *et al.*, 1972). En particulier, le gain d'efficacité est surtout accru pour les produits initialement peu solubles. L'incorporation dans le sol améliore donc leur dissolution.

5.2.4. Bilan sur les essais de lutte chimique en Haute Lande

Les résultats précédents, associés à ceux obtenus par le GRCETA dans d'autres essais, permettent un choix de plusieurs produits. Il est cependant nécessaire de reconduire les essais afin d'en confirmer les résultats. En effet, les conditions climatiques lors de l'application des produits peuvent en modifier l'appréciation. Le Dual Gold par exemple, assez efficace contre *C. esculentus*, est très sensible aux conditions d'humidité lors de l'application et des quelques jours qui la suivent en raison de sa très faible solubilité. Une pluie ou un arrosage après le traitement améliore ainsi fortement son efficacité. La date d'application, à relier au stade de développement de l'adventice, est également primordiale. Par exemple, les résultats obtenus avec le Round'Up sont contradictoires selon la date d'application. Une application tardive s'est révélée inefficace en 2004 alors que les résultats obtenus sont assez satisfaisants en 2005, lorsque les traitements ont été réalisés plus tôt en saison.

Il est intéressant de remarquer que les produits les plus efficaces en traitement de prélevée (Dual Gold, Isard et Camix notamment) appartiennent à la famille des acétamides *s.l.* et agissent donc en inhibant 1) la synthèse des lipides, en particulier des acides gras précurseurs des cires et de la subérine et 2) les enzymes conduisant à la production des gibbérellines (*cf.* Annexe 6). De plus, le *s-métolachlore* est homologué en maïs (Dual Gold) et en haricot vert (Mercantor). L'utilisation de l'un de ces produits, appliqué en incorporé, devra cependant être relayée par un traitement foliaire, généralement l'association Mikado–Basamaïs qui combine l'action des tricétones (inhibition de la synthèse des caroténoïdes) et des benzothiazones (blocage de la protéine D1 du photosystème II intervenant lors de la photosynthèse).

Par ailleurs, la modalité travail du sol s'est révélée également intéressante dans un essai réalisé en 2004. Les applications de cette technique, notamment dans le cas d'intercultures longues (haricots verts en monoculture, semis précoce de maïs doux par exemple), ne sont pas négligeables. En effet, toutes les techniques de travail du sol, en particulier les façons superficielles, ont pour effet immédiat de détruire la flore adventice de surface lorsque celle-ci est en végétation active. De plus, le travail du sol peut être bénéfique pour stimuler la germination des tubercules de *C. esculentus*. La perturbation du sol à l'automne tend également à remonter les tubercules en surface où la dessiccation et les températures froides dominant en hiver, augmentant sensiblement la mortalité des tubercules (Cloutier, 1986 ; et Chapitre IV, Partie 1 de ce document). Le travail du sol constitue donc une composante intéressante d'un programme de contrôle de l'adventice. Hauser (1962) et Glaze (1987) ont montré que la prolifération de l'espèce est corrélée à la réduction du travail mécanique et Buhler (1995) que l'abandon du labour est un facteur de changement de la flore adventice et d'une réduction de l'efficacité des pratiques de contrôle.

De nouveaux essais restent nécessaires pour préciser la périodicité des interventions et surtout les stades phénologiques de *C. esculentus* à privilégier. Néanmoins, les résultats obtenus ici, ainsi que les remarques de certains agriculteurs sur l'utilité de cette pratique, indiquent un intérêt non négligeable du travail du sol pour lutter contre l'adventice.

Enfin, étant donné l'absence d'herbicides capables de détruire les tubercules en place, les traitements, qu'ils soient chimiques ou mécaniques, doivent avoir lieu avant la production des tubercules, soit en début de cycle, à la levée des premières pousses de manière à retarder au maximum le développement de l'espèce et bénéficier ainsi du raccourcissement de la saison de croissance (*cf.* Chapitre IV), soit au moment où les réserves de l'individu sont les plus faibles, juste avant le début de la tubérisation (*cf.* Chapitre V, partie 2). Le traitement de couverture (ou rattrapage), foliaire, doit donc avoir lieu assez tôt en saison (idéalement première quinzaine de juillet) de manière à retarder au maximum l'allocation des ressources aux organes de réserve. En cas de récolte précoce (maïs doux fin juillet par exemple), un travail du sol pourra également être réalisé en post-récolte de manière à interrompre l'accumulation des réserves dans les tubercules.

C. esculentus est donc une adventice pérenne dont les tubercules restent difficiles à détruire chimiquement, aussi bien avec des herbicides systémiques que des herbicides à absorption racinaire. De plus, les systèmes culturaux de Haute Lande tels qu'ils sont actuellement pratiqués se caractérisent par une importante proportion dans les successions de cultures légumières pour lesquelles il n'existe pas d'herbicides sélectifs efficaces contre la mauvaise herbe. Les herbicides non sélectifs, appliqués lors des intercultures, constituent donc *a priori* la seule solution envisageable pour lutter contre *C. esculentus*. Malheureusement, l'irrégularité dans la fréquence et dans le temps des intercultures, liée à

la diversité des cultures pratiquées, ne permettent pas de traiter aux stades phénologiques les plus importants de l'adventice pour lutter contre la production des tubercules. Certaines années, aucun désherbage contre *C. esculentus* n'est donc possible et l'espèce peut croître sans aucune entrave si aucune autre méthode de lutte n'est envisagée. En conséquence, pour conserver une lutte chimique contre l'adventice, il est indispensable de modifier les systèmes de culture en favorisant les espèces pour lesquelles il existe des herbicides sélectifs et efficaces (maïs et haricots verts) et en ménageant des fenêtres de traitements (systémiques et non sélectifs) sans cultures correspondant aux stades de développement de la mauvaise herbe antérieurs à la tubérisation.

5.3. Modélisation du cycle de développement végétatif de *Cyperus esculentus* et utilisation du modèle à des fins agricoles en Haute Lande

5.3.1. Développement du modèle

Les processus en jeu dans l'évolution démographique d'une population végétale peuvent être exposés au moyen d'une équation algébrique simple qui décrit les changements quantitatifs d'une population entre deux instants t et $t+1$:

$$N_{t+1} = N_t + F - M + I - E \quad (1)$$

où N est le nombre d'individus

F est le nombre de nouveaux individus produits entre t et $t+1$ (fécondité)

M est le nombre d'individus morts entre t et $t+1$ (mortalité)

I est le nombre d'individus qui immigrent vers la zone étudiée (considéré comme négligeable pour *C. esculentus*)

E est le nombre d'individus qui émigrent de la zone étudiée (considéré comme négligeable pour *C. esculentus*)

Les infestations de *C. esculentus* réapparaissent à chaque printemps par la germination de ses tubercules. Ce sont donc ces derniers qui assurent la multiplication des pousses feuillées d'une année sur l'autre et que l'on va prendre comme composant principal du développement de l'espèce. Du printemps de l'année t au printemps de l'année $t+1$, des tubercules germent (tandis que d'autres restent dormants) et produisent de nouvelles pousses feuillées qui se multiplient végétativement puis forment des graines (floraison) et de nouveaux tubercules (tubérisation). La mortalité des tubercules est essentiellement hivernale. Chaque étape du cycle de développement végétatif de *C. esculentus* peut être schématiquement représentée (**Figure V.9**), et l'équation (1) devient :

$$N_{t+1} = (1 - \Delta) (\underbrace{\gamma}_{M} \underbrace{\alpha}_{F} \underbrace{p}_{\text{dormance}} + 1 - p) N_t \quad (2)$$

où N est le nombre de tubercules vivants

Δ est le taux de mortalité hivernale

p est la proportion des tubercules qui germent (par opposition à la proportion $(1-p)$ des tubercules qui restent en dormance)

α est le nombre moyen de pousses feuillées formées par tubercule germé (après multiplication végétative par rhizomes)

γ est le nombre moyen de tubercules formés par pousse feuillée (après tubérisation)

C. esculentus produit des graines viables et aptes à germer (cf. Chapitre IV, partie 3) dont le rôle ne peut être totalement négligé dans la dissémination de l'espèce. En revanche, leur importance démographique dans les infestations déjà installées reste insignifiante. C'est pourquoi la partie sexuée du cycle de développement n'est pas incluse ici.

Les paramètres du modèle

Δ , α , γ et p sont des paramètres dont la valeur est dépendante de plusieurs facteurs (**Tableau V.4**). L'influence de certains d'entre eux a été étudiée (profondeur d'enfouissement, compétition culturale...) mais les facteurs pouvant modifier les valeurs prises par les différents paramètres sont nombreux (notamment en raison de la diversité des pratiques culturales possibles). De plus, chaque facteur édaphique, climatique, cultural... a des effets contrastés sur l'abondance et la dynamique de *C. esculentus*. A l'échelle de la parcelle, l'infestation réagit à l'interaction d'un ensemble de facteurs interdépendants dans un contexte agro-écologique (Ratiarson, 2004). D'autre part, les valeurs des paramètres proposés ont été estimées d'après des expérimentations réalisées pendant un ou deux ans. Seule la répétition de ces expérimentations permettrait de préciser davantage et de réduire l'amplitude des valeurs prises par ces paramètres.

En conséquence, les valeurs des paramètres données ici ne peuvent servir que d'indications. Elles ne prétendent pas prévoir de manière précise et exacte l'évolution démographique des infestations. En revanche, leur utilisation dans le modèle permet d'estimer les conséquences, positives ou non, de diverses pratiques envisageables en Haute Lande. Par exemple, l'utilisation de ces paramètres permet d'estimer les effets d'un travail du sol qui remonterait vers la surface du sol les tubercules à l'automne sur la proportion de tubercules germant au printemps suivant (influence sur les taux de mortalité, de dormance et de germination), ou les effets d'une réduction donnée du nombre de pousses feuillées (par un traitement herbicide par exemple) sur le nombre de tubercules produit en fin de saison.

Le récapitulatif des résultats démographiques obtenus lors des diverses expérimentations analysées dans le chapitre précédent est présenté dans le **Tableau V.5**.

Ces valeurs sont indicatives tant que le nombre de tubercules considérés au départ (N_t) est inférieur à la capacité limite, définie comme le nombre maximal de tubercules présents dans un volume de sol donné (exprimée cependant en nombre de tubercules par m^2). En effet, selon les principes généraux de la dynamique des populations, les populations croissent rapidement aux faibles densités jusqu'à la capacité limite du site considéré, au-delà de laquelle la démographie est généralement constante (régulation par la compétition en raison de la quantité finie des ressources).

Cette capacité est donc dépendante du milieu considéré. Ainsi, Lapham & Drennan (1987) rapportent une capacité limite de 10400 tub.m⁻² au Zimbabwe.

En Haute Lande, n'ayant pas été calculée au champ, la capacité limite peut uniquement être estimée à partir de l'étude des relations entre les différents organes effectuée en bac (*cf.* partie 1 de ce chapitre). Avec un nombre maximal de pousses feuillées d'environ 3150 par m² et un nombre maximal de tubercules par pousse feuillée de 6,4 tubercules par pousse (émergence en mai en terrain nu, évaluation du nombre de tubercules produits en fin de saison à forte densité), on obtient environ 20100 tubercules par m². Mais cette estimation semble trop éloignée de ce qui a pu être observée en parcelle et il apparaît peu vraisemblable que la capacité limite en Haute Lande soit supérieure à celle rapportée par Lapham & Drennan (1987) au Zimbabwe. Il semble donc raisonnable de conserver la valeur mesurée en milieu naturel par ces auteurs, soit 10400 tubercules par m².

Remarques sur la précision des paramètres

La validation statistique du modèle nécessite l'utilisation de données qui n'ont pas été collectées, notamment en raison de l'aspect intensif du travail au champ que ce projet représenterait. Il faudrait en particulier préciser les valeurs des différents paramètres en conditions très variées. Ainsi, des couverts végétaux différents ont des effets contrastés sur le nombre de tubercules produits (Keeley *et al.*, 1978 et 1979 ; Keeley, 1987 ; Lotz *et al.*, 1991 ; Johnson and Mullinix, 1997), de même que des traitements herbicides différents (Wax *et al.*, 1972 ; Parochetti, 1974 ; Keeley *et al.*, 1983 ; Pereira *et al.*, 1987 ; Keeling *et al.*, 1990). La densité de semis de la culture (Ghafar & Watson, 1983b), la date de semis (Ghafar & Watson, 1983a) ou les différents outils de travail du sol (Ratiarson, 2004) aboutissent également à des efficacités contrastées. Les interactions entre les différentes pratiques doivent également être prises en compte, de même que les variations annuelles...

La validation d'un modèle est un processus continu. Les paramètres devront donc être affinés au fur et à mesure de la disponibilité de nouvelles données propres aux conditions culturales de la Haute Lande.

5.3.2. Utilisation du modèle à des fins agricoles

L'utilisation de ce modèle nous permet de simuler dans un premier temps les deux situations extrêmes d'un continuum entre lesquelles nous pourrions placer l'ensemble des itinéraires techniques actuellement réalisés en Haute Lande : 1) une infestation de *C. esculentus* sans aucune restriction de croissance (situation très proche de celle que nous pourrions rencontrer si nous supposons une succession exclusivement de cultures basses) et 2) une monoculture de maïs grain avec deux traitements foliaires traditionnels utilisant l'association classique *sulcotrione-cycloxydime* début juin puis la *sulcotrione* seule début août. Ces herbicides, qui agissent au niveau des méristèmes, détruisent plus ou moins la partie aérienne de l'adventice. Des essais du GRCETA réalisés en 2004 en terrain nu

utilisant ces molécules chimiques permettent d'estimer à environ 35% la destruction des pousses aériennes en place lors de chaque traitement.

- En parcelle non cultivée, non travaillée et non traitée, sans concurrence par d'autres adventices (simulation 1)

La croissance, non restreinte dans le temps, de l'adventice est simulée avec une population initiale printanière d'un tubercule pour 10m^2 ($N_t = 1$ à p1, le printemps 1). On suppose ici que les tubercules sont à 10 cm de profondeur en moyenne. Les valeurs des paramètres utilisées correspondent aux résultats obtenus lors de l'étude du développement de *C. esculentus* sur sol nu avec levée printanière classique (cf. Chapitre IV, partie 4.2.2, et **Tableau V.5**). La mortalité hivernale est donc de 20%, 69% des tubercules germent au printemps (11% restent donc dormants) et produisent en moyenne 68 pousses feuillées qui formeront chacune 6,4 tubercules.

L'équation (2) devient : $N_{t+1} = (1 - 0,20)(6,4*68*0,69 + 1 - 0,69) N_t = 240 N_t$
et la capacité limite est atteinte l'année 3 (t+2) (**Figure V.10**).

- En monoculture de maïs grain avec deux traitements chimiques classiques (simulation 2)

La situation initiale reste la même avec $N_t = 1$ la première année et des tubercules situés en moyenne à 10 cm de profondeur. La mortalité hivernale reste à 20% en moyenne et la germination (concomitante à celle du maïs donc non influencée par elle) à 69%. En l'absence de traitements chimiques, le nombre total de pousses feuillées produites par tubercule est de 1,5 sous maïs. Si l'on suppose une réduction de 35% du nombre de pousses feuillées à chacun des deux traitements, le nombre final de pousses produites est approximativement de 0,65 par tubercule. Chacune des pousses ayant résisté au traitement produit en moyenne 2,6 tubercules.

L'équation (2) devient donc : $N_{t+1} = (1 - 0,20)(2,6*0,65*0,69 + 1 - 0,69) N_t = 1,18 N_t$
et la capacité limite est atteinte l'année 57 (t+56) (**Figure V.10**).

Les résultats de ces simulations illustrent l'intérêt d'une culture compétitive pour le développement d'un programme de lutte contre *C. esculentus*, puisqu'il faut 30 fois plus de temps pour atteindre la capacité limite (de t+2 à t+56 entre les deux simulations). Au vu de ces résultats, on comprend aisément pourquoi les agriculteurs ayant conservé une monoculture de maïs n'ont jamais observé d'infestations importantes de la mauvaise herbe dans leur parcelle (Certaines parcelles exclusivement cultivées en maïs présentent cependant des pieds de *C. esculentus*, mais ceux-ci sont

dans les rangs les plus externes de la parcelle ou au pied des tours de pivot, là où les conditions lumineuses sont bien plus avantageuses pour l'espèce que celles rencontrées en milieu de parcelle).

Cependant, la culture de maïs seule, même aidée par la lutte chimique, ne permet pas l'éradication de l'adventice puisqu'elle parvient à se renouveler et même à se multiplier ($N_{t+1}/N_t > 1$). De plus, la situation initiale de la simulation suppose l'introduction d'un unique tubercule dans la parcelle. En revanche, si des cultures antérieures autres que du maïs avaient eu lieu auparavant et avaient introduit puis permis la multiplication de l'espèce dans la parcelle (cas de la majorité des parcelles où l'espèce est présente), la simulation montre bien qu'un retour à une monoculture de maïs, associée à des traitements chimiques dont l'efficacité est insuffisante, ne permet pas l'éradication de l'espèce mais tout juste un ralentissement de l'accroissement des infestations. Si l'on part par exemple d'une situation où 5000 tubercules sont présents par m^2 (tout à fait envisageable après quelques années de cultures basses puisque 6000 tubercules ont été produits en 2004 en terrain nu avec fertilisation du sol, Chapitre IV, partie 4.2.2), il suffit alors de 5 ans de monoculture de maïs (itinéraire classique) pour atteindre la capacité limite (mais une seule saison de croissance en terrain nu).

Par ailleurs, supposons que l'on souhaite réaliser le contrôle des infestations de *C. esculentus* exclusivement à l'aide d'une lutte chimique, sans couvert végétal, et uniquement de manière à stabiliser les populations de tubercules (*i.e.* $N_{t+1}/N_t = 1$). En conservant un taux de germination de 69%, un taux de mortalité de 20% et la production de 5,6 tubercules par pousse feuillée produite, l'objectif de stabilité des populations ne peut être atteint qu'avec une production de 0,24 pousse feuillée en moyenne par tubercule initialement présent. Soit, comparativement au nombre de pousses feuillées produites en moyenne en terrain nu, la nécessité de contrôler chimiquement et efficacement plus de 98% des pousses feuillées produites. Aucun herbicide, quelle que soit sa famille chimique, ne permet aujourd'hui un tel niveau de contrôle des adventices. Ce calcul simple illustre bien l'impossibilité de réduire, et même de stabiliser la démographie des tubercules en culture non couvrante sans faire intervenir les autres leviers d'action que sont les successions culturales (choix de cultures couvrantes), le travail du sol, le retard d'émergence... Ainsi, que ce soit pour l'une ou l'autre de ces pratiques, aucun programme de lutte n'intégrant que l'une d'entre elles n'a permis l'éradication de l'espèce. Néanmoins, les effets de ces diverses méthodes sont au moins additifs (*cf.* **chapitre II**). On peut donc supposer que la combinaison de plusieurs de ces pratiques doit permettre de diminuer les infestations de *C. esculentus*. Plusieurs travaux ont ainsi montré l'efficacité de programmes de lutte intégrant plusieurs pratiques complémentaires (le plus souvent cultures compétitives et traitements herbicides) (*e.g.* Keeley *et al.*, 1979 ; Stoller *et al.*, 1979), mais aucun n'a jamais permis l'éradication à terme de l'infestation.

Cependant, en intégrant l'ensemble des données acquises au cours de ce travail, il nous est maintenant possible de proposer des pratiques visant à diminuer nettement les populations de tubercules déjà présentes en parcelle.

▪ Proposition d'un itinéraire technique visant à empêcher la tubérisation

Dans les parcelles déjà infestées, il est indispensable de réduire fortement, et si possible d'empêcher, la tubérisation dès la première année. Or une monoculture de maïs ne permet pas la réduction effective des populations souterraines de tubercules (il faudrait $N_{t+1}/N_t < 1$). Afin d'atteindre cet objectif, une première année de jachère au cours de laquelle plusieurs interventions seront menées doit donc être envisagée. Bien que la première germination consomme en moyenne 50% des réserves du tubercule, les suivantes n'en consomment que 10% (cf. Chapitre II). De plus, le tubercule peut porter jusqu'à 7 bourgeons viables. La destruction des germinations successives ne permettra donc pas, dans l'année, l'épuisement des tubercules déjà présents dans le sol. Les interventions envisagées ont donc pour seul objectif d'empêcher la formation de nouveaux tubercules.

- Début avril, prévoir un traitement de prélevée à action racinaire à incorporer dans le sol avec un herbicide le plus persistant possible. Ce traitement devrait ainsi permettre de retarder la levée effective de *C. esculentus* d'un mois environ en détruisant les premières germinations des tubercules, contraignant ces derniers à une seconde germination.
- Etant donné les résultats obtenus précédemment dans ce chapitre, prévoir un second traitement dès que le cumul de température dépasse 350°Cj après les premières levées, probablement autour de la mi-juin. A ce stade, la tubérisation est tout juste initiée. Les tubercules en formation constituent donc des puits de ressources importants pour la plante. Cette particularité peut être avantageusement mise à profit en utilisant un herbicide systémique à application foliaire, typiquement du *glyphosate*. L'action de l'herbicide devrait être effective dans les deux semaines suivant l'application, soit fin juin environ et résulter en la destruction de la partie aérienne de l'adventice et des tubercules en formation. En revanche, les tubercules initialement présents, à l'origine des germinations, constituent des sources et non des puits. Il est donc peu probable que ce second traitement les affecte et, toujours capables de germer, ils seront vraisemblablement à l'origine d'une nouvelle levée. Il est cependant difficile d'estimer la date de cette levée étant donné les conditions a priori peu favorables pour une nouvelle germination : l'absence d'irrigation devrait en effet fortement la ralentir. Cependant, la surveillance de la parcelle doit rester vigilante. Une levée même début août peut aboutir à la formation de nouveaux tubercules (situation T3 de l'expérimentation « influence de la date de levée »).
- Là encore, un traitement à base de *glyphosate* doit être envisagé si de nouvelles germinations avaient lieu. Le repère des 350°Cj doit aussi être utilisé afin d'empêcher toute tubérisation.

Les dates calendaires sont données à titre indicatif et peuvent naturellement varier d'une année à l'autre selon les conditions climatiques (température et précipitations). Ce sont donc les cumuls de température (350°Cj) à partir de la levée de la mauvaise herbe qui doivent servir de référence. En outre, un programme de lutte tel que celui proposé nécessite une surveillance accrue des parcelles concernées. Son efficacité dépend étroitement des dates d'intervention qu'il est indispensable de caler aux stades de développement de l'adventice. Cette année de jachère, si elle est bien menée, doit donc permettre d'empêcher complètement la production de nouveaux tubercules. L'absence d'irrigation constitue bien sûr une aide dans la lutte contre la multiplication de l'espèce. En effet, en suivant le développement de *C. esculentus* pendant deux années au Zimbabwe, Lapham (1985) a montré que le nombre de tubercules produits augmente lors de la saison humide et diminue en période sèche. De plus, l'espèce est sensible à la fertilisation et répond fortement à la disponibilité en azote. L'absence de fertilisation pendant l'année de jachère s'associe donc à une moindre disponibilité en eau. Finalement, dans le cas où une année de jachère, caractérisée par peu de précipitations, permet un assèchement important du sol (le sable de la Haute Lande s'assèche vite en l'absence d'irrigation), il est donc probable que les réductions obtenues seraient bien plus importantes. Les estimations effectuées dans ces simulations sont donc des estimations hautes, pessimistes du point de vue de l'agriculteur, et il est probable que l'impact réel de la jachère sur la production de tubercules soit plus important.

Il reste cependant difficile d'estimer la mortalité des tubercules déjà présents dans le sol. Par rapport à la fin de saison précédent la mise en jachère de la parcelle, 20% en moyenne des tubercules sont morts en hiver et 10% sont restés dormants et n'ont donc pas été affectés par les divers traitements réalisés. Ces derniers constituent ainsi un inoculum potentiel pour les années suivantes. Toutefois, il est probable que la viabilité de ces tubercules diminue avec le nombre d'années restées en dormance, et donc que le taux de germination de ces tubercules les années suivantes soit inférieur au taux de germination effectif calculé pour le printemps suivant la formation du tubercule. Au final, l'année de jachère, en empêchant totalement la production de nouveaux tubercules, permettrait donc de réduire d'au moins 90% la population initiale de tubercules dans le sol.

Les années suivant la jachère, une culture de maïs grain est la plus indiquée. Elle permettra de poursuivre les efforts entrepris et, associée à un traitement chimique adapté, de continuer à réduire les populations de tubercules présents dans le sol. Deux traitements doivent donc être réalisés, dont les dates d'intervention sont également déterminantes :

- comme l'année précédente, prévoir un traitement de présemis à incorporer dans le sol le jour du semis de maïs. Observer régulièrement la parcelle de manière à repérer les premières levées.
- Prévoir un second traitement, systémique, 350°Cj après ces levées, en dirigé sur l'inter rang (à l'aide de caches) de manière à protéger le maïs, sensible au *glyphosate*.

Sous maïs, sans traitement et sans retard de levée, les tubercules forment en moyenne 1,5 pousses feuillées (**Tableau V.5**). L'incorporation, avec des notes de 6/10 en moyenne (Chapitre V, partie 2), permet d'estimer à environ 60% la destruction des germinations lors du premier traitement. Il reste donc 40% des germinations qui sont capables de lever. Ces levées constitueront le signal initial pour le calcul des 350°Cj avant l'application du second traitement, systémique. L'efficacité du *glyphosate* a été estimée à 7,5/10 dans un essai réalisé par le GRCETA en 2005. Au final, ces deux traitements successifs permettent donc de retarder plus ou moins (selon leurs efficacités respectives) la levée effective de *C. esculentus* de plusieurs mois (**Tableau V.6**). Cette situation permet donc de combiner les effets d'un couvert végétal et du retard d'émergence. En supposant les deux effets au moins additifs (Chapitre IV) et en partant des valeurs obtenues sous maïs, nous pouvons faire les estimations présentées dans le **Tableau V.7**.

L'équation (2) est donc à adapter trois fois pour répondre aux quatre situations possibles après les deux traitements successifs (se ramenant à 3 retards différents).

Pour 10% des individus, aucun des deux traitements a été efficace et la levée a eu lieu au printemps : $N_{t+1} = (1 - 0,20)(2,6*1,5*0,69 + 1 - 0,69) N_t = 2,4 N_t$

Pour 15% des individus, seul le premier traitement a été efficace et le retard est donc de type T2 : $N_{t+1} = (1 - 0,20)(1,8*1,0*0,69 + 1 - 0,69) N_t = 1,2 N_t$

Pour 75% des individus, le second traitement a été efficace et le retard d'émergence est donc de type T3 : $N_{t+1} = (1 - 0,20)(1,8*0,2*0,69 + 1 - 0,69) N_t = 0,4 N_t$

Au total, $N_{t+1} = 10\%*2,4 + 15\%*1,2 + 75\%*0,4 = 0,7 N_t$

La production de tubercules n'est donc pas nulle mais la population présente dans le sol est réduite de 30% environ.

Si nous représentons les estimations réalisées pour une année de jachère suivie par plusieurs années de monoculture de maïs, avec lutte chimique telle que définie précédemment, et en partant d'une infestation initiale à la capacité limite (20100 tubercules/m²), il faut 9 ans pour repasser sous la barre des 100 tubercules/m² et 22 pour repasser sous 1 tubercule/m² (**Figure V.11a**).

Supposons maintenant une succession incluant une année de jachère puis deux années de monoculture de maïs, avec les conditions de lutte décrites précédemment, suivies d'une année de culture de carottes. Une telle culture basse ne correspond pas réellement à un développement de *C. esculentus* en terrain nu, puisque la culture entre en compétition avec l'adventice pour la lumière,

légèrement, mais aussi pour l'eau et les nutriments. Cependant, la courte stature de la culture de carottes, et la présence d'inter rangs larges, ne lui permettent vraisemblablement qu'une compétition fortement réduite par rapport à celle du maïs. Si nous estimons cette compétition à 30% au maximum du niveau de celle du maïs, et en supposant une relation linéaire entre le niveau de compétition et la réponse de *C. esculentus* (Keeley & Thullen, 1978), nous pouvons alors évaluer la production de pousses feuillées à 10,2 par tubercule puis la production de tubercules à 4,7 par pousse feuillée, dans la mesure où aucun traitement chimique n'est efficace contre cette adventice en culture de carottes.

$$\text{L'équation (2) devient } N_{t+1} = (1 - 0,20)(10,2*4,7*0,69 + 1 - 0,69) N_t = 26,7 N_t$$

Et la simulation (**Figure V.11b**) montre un retour immédiat à la capacité limite.

Ainsi, dans une parcelle où *C. esculentus* est déjà présent, une seule année de culture basse, en particulier celles pour lesquelles aucun traitement efficace n'existe, suffit à une explosion démographique des populations de tubercules de l'adventice. Cela ne signifie pas pour autant que les cultures basses sont impossibles, mais les techniques actuellement disponibles et efficaces pour lutter contre l'espèce ne permettent pas de maintenir, ces années-là, le nombre des tubercules dans le sol à une valeur plus ou moins constante par rapport à celui des années précédentes. Le choix de réaliser une culture basse dans une parcelle infestée par *C. esculentus* relève de la volonté seule de l'agriculteur, mais celui-ci peut maintenant faire ce choix en toute connaissance de cause. Si l'objectif est la réduction des populations de l'adventice, une année de culture basse peut suffire à remettre en cause les efforts et les résultats obtenus jusque là. Néanmoins, afin de permettre une activité agricole économiquement viable en Haute Lande, un nouveau type de succession pourrait être envisagé, compromis entre le revenu financier apporté par les cultures basses, et la nécessité de lutter contre l'accroissement des infestations. Une année de jachère, si elle est menée efficacement et telle que nous l'avons décrite, permet une réduction nette et importante du nombre de tubercules présents. Il est donc possible d'imaginer l'introduction systématique d'une année de jachère après toute culture basse, en particulier carotte et bulbes de fleurs. Par exemple, la succession carottes, jachère puis deux années de maïs (dont éventuellement une année en maïs doux) reste une solution envisageable pour permettre la culture de ce type de production agricole en Haute Lande.

Par ailleurs, afin d'affiner ces estimations et intégrer davantage de pratiques dans la simulation, il apparaît indispensable d'évaluer quantitativement l'impact d'une restriction en eau (année de jachère) ainsi que les effets du travail du sol (pratique culturale non prise en compte dans les simulations proposées) sur la germination et la longévité des tubercules.

Discussion générale et conclusion

6. Discussion générale et conclusions

Espèce abondamment décrite dans la littérature, le développement précis de *Cyperus esculentus* n'en restait pas moins nébuleux et variable selon les auteurs, les lieux d'observation ou le matériel végétal étudié. Ce travail a donc permis d'analyser, pour la région Haute Lande, outre le développement général de l'espèce, sa phénologie, la démographie de ses populations et sa diversité génétique.

C. esculentus est une espèce pérenne adventice qui se développe uniquement par multiplication végétative dans les cultures de la Haute Lande. Ses capacités multiplicatrices à court et à long terme sont énormes grâce à la production d'un important réseau souterrain de rhizomes à l'origine de nouvelles pousses feuillées d'une part et des tubercules assurant la pérennité pluriannuelle d'autre part. Ainsi, un unique tubercule peut produire plusieurs milliers de tubercules en une saison de croissance. L'espèce a trouvé dans les cultures de Haute Lande les conditions idéales à cet abondant développement avec un sol sableux et des températures clémentes mais surtout avec l'importante disponibilité lumineuse dans les cultures « basses » et l'irrigation systématique des parcelles.

C. esculentus est génétiquement peu diversifiée, conséquence d'une introduction à partir d'une seule origine, mais le grand nombre de génotypes différents (même s'ils ne diffèrent que légèrement) témoigne d'évènements introductifs répétés. De plus, l'espèce est structurée spatialement, par petites régions, révélant vraisemblablement une expansion largement favorisée par les activités humaines. D'un point de vue pratique, la faible diversité mise en évidence par l'analyse des marqueurs AFLP permet de supposer une réponse homogène des différentes populations aux techniques de lutte testées et/ou envisagées.

C. esculentus s'est également révélée très sensible aux cultures couvrantes, compétitrices vis à vis de la lumière, et à un retard de levée qui réduit la longueur de la période de croissance. Bien que l'influence de ces deux facteurs sur la croissance de la mauvaise herbe diffère, les conséquences démographiques sont comparables : la production finale de tubercules est fortement réduite comparativement à une levée printanière classique en milieu ouvert. Cependant, en raison notamment des modifications de patrons d'allocation des ressources lorsque la levée est retardée, la tubérisation n'est jamais complètement éliminée et reste généralement suffisante pour assurer le maintien sinon l'expansion de l'infestation.

L'utilisation plus classique et plus répandue des herbicides, pour certains incorporés dans le sol, ne permet pas non plus, malgré la systémie de certains d'entre eux, l'élimination des tubercules et donc l'éradication des populations.

L'utilisation de ces acquis scientifiques doit donc permettre de développer des propositions adaptées au contexte agricole de la Haute Lande visant à lutter contre la forte expansion actuelle de l'espèce.

Face à l'impossibilité de détruire les tubercules présents, la seule solution au problème de l'intensification des infestations en Haute Lande est donc d'enrayer leur formation. Il s'agit ainsi de réduire préventivement le potentiel de tubérisation de la plante dans la culture. L'efficacité de chaque technique envisageable pour le désherbage ou la prophylaxie n'est pas suffisante seule. La modification des systèmes de culture doit donc résulter d'une combinaison de plusieurs techniques « à effet partiel ». De plus, ces combinaisons de techniques doivent nécessairement être raisonnées à l'échelle pluriannuelle pour tenir compte des effets à long terme liés à la persistance du stock de tubercules déjà présents dans le sol.

La diversité des adaptations techniques envisageables nécessite d'analyser les interactions entre techniques et biologie de l'espèce. Au regard de la complexité des interactions possibles et des échelles de temps concernées, toutes les interactions ne peuvent être étudiées facilement au plan expérimental. La modélisation des effets cumulatifs des pratiques agricoles sur l'évolution des infestations est alors nécessaire afin d'élaborer un outil d'analyse qui permet de comparer les performances relatives prévisibles des systèmes de culture (Munier-Jolain *et al.*, 2005). Les données démographiques et phénologiques rassemblées au cours de ce travail ont donc permis d'élaborer un modèle visant à prévoir l'impact résultant de plusieurs techniques envisageables en Haute Lande sur la production des tubercules. Cependant, les processus impliqués dans l'évolution de la flore adventice sous l'effet des pratiques agricoles sont nombreux, complexes et parfois mal connus (Munier-Jolain *et al.*, 2005). Par exemple, les facteurs responsables de l'entrée en dormance des tubercules de *C. esculentus* restent inconnus (Jangaard *et al.*, 1971). C'est pourquoi la précision de prédiction exigée de tout modèle est limitée. Il est donc nécessaire de vérifier et d'affiner les valeurs des paramètres proposées au cours des prochaines campagnes agricoles, en particulier le taux de renouvellement des tubercules, par exemple par le suivi démographique de quelques quadrats en début et en fin de saison dans des cultures différentes.

Outre la technique en elle-même, le choix des dates d'intervention a également des conséquences directes sur les résultats obtenus. Empêcher la tubérisation, ou au moins retarder l'initiation de la production des tubercules afin d'en limiter le nombre, nécessite une intervention suffisamment tôt en saison, avant le début de la tubérisation. Ce travail a permis de mettre en évidence la valeur seuil de 350°Cj, calculée depuis les premières levées de l'adventice, à partir de laquelle la distinction entre les pousses qui forment des tubercules de celles qui n'en font pas devient impossible. En deçà de cette valeur, seules les pousses de plus de 7 feuilles ont initié la tubérisation ; au-delà, toutes les pousses feuillées sont susceptibles de former des tubercules. Ces deux critères – cumul des

températures et nombre de feuilles – doivent donc servir d’outils de gestion aux agriculteurs pour déclencher les interventions.

Théoriquement, plusieurs techniques de lutte aux modes et aux principes d’action différents permettent d’enrayer le développement et donc la tubérisation de l’adventice :

- Retarder la levée de *C. esculentus*.

Typiquement, ce sont les techniques de lutte contre les mauvaises herbes les plus « classiques » qui permettent de retarder la levée effective de l’adventice, notamment l’utilisation des herbicides les plus efficaces, appliqués en incorporé. Un traitement foliaire reste indispensable pour limiter le développement des pousses feuillées qui ont levé malgré tout. Le désherbage mécanique, répété dans le temps, idéalement à chaque nouvelle levée, peut et doit également être utilisé. La combinaison des deux techniques, avec par exemple un traitement chimique dirigé sur le rang et le désherbage mécanique dans l’inter-rang, doit permettre d’associer les intérêts relatifs des deux techniques. Cependant, le choix des outils de travail du sol n’est pas neutre. Ratiarson (2004) a montré que le rotavator stimule davantage la reprise végétative de *C. rotundus* en coupant le réseau souterrain rhizomatique comparativement à la herse rotative. Des essais avec *C. esculentus* pourraient donc être avantageusement réalisés afin de déterminer les effets relatifs des différents outils du sol sur la reprise végétative et sur leur capacité éventuelle à disperser les tubercules dans la parcelle.

- Ralentir le développement de *C. esculentus*.

C. esculentus est une plante de type C_4 et d’origine tropicale qui nécessite pour croître et se multiplier un apport lumineux abondant et durable. Aussi, à moyen terme, les successions qui n’intègrent que des cultures basses résultent en un accroissement des infestations et finalement l’abandon possible de certaines parcelles. Toute augmentation de l’aptitude concurrentielle des cultures permet donc non seulement de réduire leur sensibilité et de limiter les pertes de rendement dues à la présence de *C. esculentus* mais aussi de limiter la croissance et la production de tubercules de celle-ci, et donc le potentiel d’infestation dans les cultures suivantes. Plusieurs facteurs permettent d’accroître la compétitivité d’une culture vis à vis de *C. esculentus*, et en premier lieu, le choix d’une culture couvrante. Ce travail a ainsi montré qu’une culture de maïs grain, en ralentissant fortement la croissance de l’adventice et la multiplication des pousses feuillées et par l’étiolement des feuilles, permet de diviser par plus de 25 le nombre de tubercules produits comparativement à des individus croissant en pleine lumière. Il est donc impératif de privilégier les cultures dites « hautes » dans les parcelles où la mauvaise herbe est présente.

Le maïs est la culture haute traditionnelle en Haute Lande mais son importance tend à diminuer dans les successions en raison d’un gain économique bien inférieur à celui des cultures

spécialisées. Pourtant, de nouveaux débouchés commerciaux pourraient bientôt apparaître, notamment sa transformation en biocarburant.

La luzerne est une autre culture couvrante qui pourrait être envisagée. Du point de vue théorique, le marché croissant de l'alimentation à destination des animaux d'élevage pourrait constituer un débouché économique intéressant. De plus, l'énergie nécessaire à la déshydratation de la luzerne est déjà présente sous la forme de rafles de maïs... Il reste bien sûr à vérifier la faisabilité technique de cette proposition, en particulier l'adaptation de sa croissance à un sol sableux. De même, le chanvre est une culture qui s'est révélée bonne compétitrice de *C. esculentus* selon Lotz *et al.* (1991). Les débouchés en restent assez confidentiels en France, mais ces propositions constituent des pistes qu'il serait intéressant d'explorer plus avant.

Outre la culture en elle-même, l'aptitude à la concurrence variétale peut également constituer un critère de choix. Par exemple, comme le maïs est surtout sensible à la concurrence des mauvaises herbes dans les premiers stades de son développement (jusqu'à 8-10 feuilles), la vigueur des plantes dans les phases précoces du cycle est un critère de compétitivité non négligeable. Augmenter la densité du semis est également un critère de lutte efficace contre *C. esculentus* (Ghafar & Watson, 1983b).

Diversifier les successions permettraient aussi de diversifier les dates de semis. Dans les parcelles infestées, il faut éviter autant que possible les périodes sans cultures pendant la saison de croissance de *C. esculentus* (donc entre fin mars, date des premières levées, et fin octobre, début novembre, lorsque la mise en réserve dans les tubercules est quasiment achevée). Le semis d'un engrais vert après une récolte précoce (par exemple maïs doux) pourrait donc constituer une réponse intéressante à l'absence de concurrence pour l'adventice.

- Empêcher le développement de *C. esculentus*.

Théoriquement, comme la présence et l'expansion de *C. esculentus* sont fortement dépendantes de la disponibilité en eau, stopper l'irrigation plusieurs années dans les parcelles les plus infestées permettraient d'éviter le développement de nouvelles pousses feuillées et donc la production de nouveaux tubercules. Cependant, les populations devraient être surveillées régulièrement, en particulier les années pluvieuses, afin d'empêcher par les techniques chimiques ou mécaniques la tubérisation qui, si elle avait lieu, remettrait en cause tous les gains obtenus les années précédentes. En pratique, des jachères longues pourraient permettre cet arrêt d'irrigation, tout en procurant également une compétition par les autres adventices. Mais une telle pratique amène à s'interroger sur la variabilité de la tolérance de l'espèce vis à vis de l'eau. Pourrait-elle devenir davantage tolérante à l'absence d'eau ? Quelle est sa capacité d'évolution vis à vis de ce critère environnemental ? *C. esculentus* s'est révélée très plastique à la température en supportant des températures hivernales de -17°C (Bendixen & Nandihalli, 1987). Une telle plasticité phénotypique pourrait-elle s'observer à plus ou moins long terme pour la disponibilité en eau ? Rien n'est moins sûr, mais si cela devait arriver,

une telle tolérance à l'absence d'eau, associée au réchauffement climatique attendu, pourraient résulter en une nouvelle expansion de l'espèce, en particulier vers le nord qu'elle semble coloniser déjà de plus en plus.

- Réduire la proportion des tubercules aptes à germer.

La technique du faux-semis consiste à affiner la structure du sol en surface plusieurs semaines avant la date de semis prévue, afin de favoriser la germination et la levée de plantules qui sont ensuite détruites juste avant le semis de la culture. Cette technique permet ainsi de diminuer le potentiel d'infestation de la culture. Pour être efficace, le faux-semis doit être calé sur la période de levée préférentielle de *C. esculentus*, c'est-à-dire au printemps, typiquement avant le semis du maïs. Ensuite, la destruction des plantules levées constitue évidemment une étape cruciale. Elle pourra être soit chimique, l'utilisation d'herbicides non sélectifs étant possible à condition qu'ils aient une persistance courte, soit mécanique. Cette dernière technique présente l'intérêt d'affecter à la fois les plantules levées et les plantules germées non encore levées (Munier-Jolain *et al.*, 2005).

Le labour est une autre technique généralement utilisée pour enfouir les semences des mauvaises herbes récemment produites et tombées à la surface du sol à une profondeur à laquelle aucune germination de graine ne peut donner lieu à la levée d'une plantule. Mais dans le cas de *C. esculentus*, son intérêt apparaît plus discutable. En effet, les tubercules ne sont pas produits à la surface mais à 10-15 cm de profondeur en moyenne avec une variabilité forte (de 0 à plus de 30 cm de profondeur). Le labour profond permet généralement de travailler à un peu plus de 30 cm, voire 40 cm dans les sols sableux de la Haute Lande. Il ne permettrait donc qu'un brassage des tubercules présents en enfouissant ceux présents dans les horizons les plus superficiels du sol, diminuant ainsi leur taux de germination au printemps suivant mais en allongeant leur durée de vie, et en remontant les tubercules les plus profonds vers la surface, les plaçant ainsi en position de germer et de contribuer à l'infestation dans la culture suivante. Son intérêt dans le cadre de la lutte contre *C. esculentus* apparaît donc *a priori* limité.

Toutes les techniques développées pour lutter contre les mauvaises herbes ne conviennent donc pas forcément pour gérer efficacement les populations envahissantes de *C. esculentus*. Par exemple, la réalisation d'un mulch, ou paillis plastique, qui consiste à recouvrir le sol d'un film de manière, entre autres, à intercepter la lumière nécessaire à la germination des adventices, s'est révélé inefficace car *C. esculentus* parvient à percer le film protecteur (Chase *et al.*, 1998). En revanche, compte tenu de la sensibilité de l'espèce à l'absence de lumière et à la compétition, les cultures intercalaires sont des pistes qu'il serait intéressant d'explorer, en choisissant préférentiellement des espèces à croissance rapide et couvrante.

Par ailleurs, les essais entamés sur l'efficacité des diverses familles d'herbicides méritent d'être affinés. De plus en plus d'études récentes observent des résultats intéressants, notamment du

glyphosate mais aussi des sulfonylurées, sur *C. esculentus* (Ackley *et al.*, 1996). Le problème actuel majeur de la lutte chimique en Haute Lande reste l'inadéquation entre les herbicides efficaces et les cultures réalisées. Les seuls produits développés pour lutter contre cette adventice sont sélectifs des cultures qui représentent un marché mondial important (maïs, riz, blé, orge). Les herbicides sélectifs des cultures pratiquées en Haute Lande (carottes, bulbes de fleurs, plantes aromatiques...) sont inexistant, en raison du marché insuffisant que ces cultures représentent pour les firmes phytosanitaires. Aussi, seules les cultures de maïs et dans une moindre mesure d'haricots verts, pour lesquelles un ou plusieurs produits efficaces existent, peuvent être traitées. Le désherbage chimique visant *C. esculentus* est donc impossible les années où la parcelle infestée est cultivée en légumes ou en bulbes. Les herbicides non sélectifs, appliqués en interculture, constituent finalement la seule issue possible. Malheureusement, la diversité des cultures actuelles de Haute Lande engendre une interculture erratique, parfois même absente (double culture de carottes avec la seconde culture passant l'hiver au champ par exemple), et surtout ne correspondant pas aux stades phénologiques de *C. esculentus* les plus importants pour lutter contre la production de tubercules. Les systèmes de culture actuellement pratiqués en Haute Lande, qui incluent dans leur succession une proportion majoritaire de cultures légumières et florales, ne permettent donc pas une lutte chimique efficace contre *C. esculentus*. Seule la remise en cause de ces systèmes cultureux permettra, à terme, une lutte efficace contre la mauvaise herbe.

L'arrivée puis la dispersion de *C. esculentus* en Haute Lande résulte certainement des échanges de matériels végétal et agricole entre agriculteurs, qu'ils soient locaux ou étrangers. Encore aujourd'hui, de tels échanges sont possibles et nécessitent donc pour être interrompus une prophylaxie stricte vis à vis de tout matériel qui pénètre dans une ferme. Idéalement, tout matériel végétal devrait être vérifié à l'arrivée et avant toute plantation au champ. Par exemple, le fond des sacs de bulbes de fleurs devrait être échantillonné afin de vérifier l'absence de tubercules. De même, les machines agricoles, et notamment de plantation de bulbes et de récoltes, devraient être soigneusement nettoyées entre chaque parcelle. Se pose ici néanmoins le problème de vérifier la propreté de la machine. Comment vérifier, et même comment nettoyer l'intérieur des systèmes de tapis roulants, de convoyeurs, les tamis, *etc.* ? A quel moment réaliser ces contrôles et par qui ? Pour que son activité soit rentable, l'entrepreneur propriétaire des machines doit récolter nombre de parcelles en peu de temps. Il apparaît peu concevable de démonter complètement une machine pour la nettoyer entre chaque ferme, encore moins entre chaque parcelle. Il serait donc judicieux de réserver une partie des machines aux parcelles infestées et les autres aux parcelles indemnes de *C. esculentus*, en interdisant l'entrée de toute machine provenant d'une parcelle contaminée dans une autre parcelle indemne de la mauvaise herbe. De plus, quelques règles simples devraient être systématiques : faire tourner à vide plusieurs minutes les machines avant qu'elles n'entrent sur une nouvelle parcelle. Cette action permettrait en outre une vérification du contenu de la machine : si des tubercules sont visibles à terre,

la contamination du matériel ne fait aucun doute. Si la réalisation de deux lots de machines, l'un pour les parcelles infestées et l'autre pour les parcelles indemnes est vraiment impossible, l'ordre d'entrée sur les parcelles devient important : quel que soit le type d'intervention à réaliser, les parcelles infestées doivent être traitées en dernier.

Il serait également intéressant de demander la classification de *C. esculentus* comme mauvaise herbe à surveiller auprès du Service de la Protection des Végétaux (SPV). La reconnaissance officielle de ce statut permettrait par exemple d'appuyer la décision d'un agriculteur de refuser un lot de semences visiblement contaminé et constituerait un argument important pour imposer des mesures prophylactiques aux entrepreneurs.

Pour être efficace, la lutte prophylactique nécessite évidemment la connaissance par les agriculteurs des risques liés à la présence de *C. esculentus*. Ce travail a donc aussi permis de communiquer auprès des exploitants de Haute Lande, en particulier sous la forme de présentations et de réunions. Ils ont ainsi appris à reconnaître l'adventice et à réagir rapidement lorsqu'elle s'implante en parcelle, au moins en demandant conseil auprès du GRCETA SFA. La rédaction d'un article de vulgarisation (Annexe 1), dont la publication dans un journal agricole professionnel est prévue en novembre 2006, a permis d'élargir le public visé à un niveau national.

Outre les facteurs naturels d'ordre écologique, le développement de l'adventice est soumis aux effets combinés des différentes pratiques du système de culture. La combinaison des pratiques culturales, chimiques et mécaniques se basant sur les faiblesses biologiques de *C. esculentus* et tenant compte du contexte agro-économique de la Haute Lande empêche l'augmentation significative du stock de tubercules dans le sol. Le choix de cultures couvrantes et compétitrices constitue néanmoins la pierre angulaire de tout programme de lutte contre la mauvaise herbe. Certes, la rentabilité à l'hectare des cultures basses, en particulier des bulbes de fleurs et des carottes, est nettement supérieure à celle du maïs. Mais dans les parcelles fortement infestées, c'est l'abandon à moyen terme de la parcelle de fleurs ou de légumes qui doit être mis en balance avec la culture de maïs ou de luzerne. *C. esculentus* s'est installée en Haute Lande et son éradication apparaît peu probable dans les années à venir. Le risque de voir s'étendre les taches déjà présentes constitue donc un critère indispensable à prendre en compte dans les choix techniques et culturels qui sont et seront dorénavant réalisés.

Cette démarche non exhaustive implique l'idée de contrôle et non d'éradication : en l'absence de moyens efficaces pour détruire définitivement les tubercules, il s'agit d'apprendre à gérer les populations de *C. esculentus* par l'adaptation des systèmes culturels landais. Cependant, cette démarche est la seule qui réponde à la fois à des critères agronomiques et écologiques satisfaisants.

Elle offre en plus des perspectives d'amélioration de la production pour les agriculteurs que les trop fortes infestations de *C. esculentus* avaient contraints à l'abandon de certaines cultures, voire de certaines parcelles. Par ailleurs, la rentabilité des systèmes de culture dépend également du coût des intrants. En fonction des produits commerciaux utilisés, des doses d'utilisation et du nombre de traitements, les coûts des itinéraires herbicides peuvent fortement varier. L'application de spécialités inefficaces, mal employées et à des périodes trop tardives peut ainsi se révéler coûteuse à moyen terme, non seulement en raison du coût net des produits mais aussi compte tenu du fort développement de *C. esculentus* qui ne manquera pas d'avoir lieu.

En s'appuyant sur le principe d'alternance et d'adaptation raisonnées des pratiques culturales contre un organisme suffisamment connu, l'agriculteur de la Haute Lande peut ainsi mettre en place une lutte intégrée efficace contre *C. esculentus*, comme nous l'avons étudiée et développée au cours de ce travail.

C. esculentus est donc une espèce envahissante selon la définition donnée par Richardson *et al.* (2000). Elle a d'abord été introduite de manière anthropique mais non intentionnelle à partir d'une région géographiquement éloignée. Puis les populations introduites ont survécu et les individus se sont reproduits régulièrement. A ce niveau, la probabilité d'une extinction stochastique est faible étant donné la taille relativement importante des populations, considérées alors comme naturalisées. Depuis, les populations introduites ont réussi à se disperser dans la région d'introduction : elles sont devenues invasives (Richardson *et al.*, 2000). Mais cette définition, comme beaucoup d'études qui ont tenté de définir les traits d'histoire de vie qui permettent d'expliquer le caractère envahissant d'une espèce, s'adresse essentiellement aux espèces à reproduction mixte ou exclusivement sexuée en milieu naturel (Williamson & Fitter, 1996 ; Rejmánek & Richardson, 1996). En milieu cultivé, donc fortement anthropisé, la majorité des espèces envahissantes sont des annuelles, produisant de nombreuses graines dispersées de manière abiotique, capables d'auto pollinisation, à floraison rapide, et fortement tolérantes à l'hétérogénéité environnementale (Baker, 1965 ; Daelher, 1998). Or, *C. esculentus* est une espèce clonale, ne se reproduisant pas sexuellement dans le milieu qu'elle a envahi et de faible diversité génétique. Sa capacité d'invasion n'était donc pas évidente de prime abord et l'étude des traits qui lui ont permis cette rapide expansion géographique, dont sa formidable capacité à la multiplication végétative, pourraient contribuer à la compréhension du phénomène invasif en général et à l'amélioration des prédictions qui y sont liées en particulier. L'identification des attributs des envahisseurs potentiels et donc la prédiction des futures espèces envahissantes restent en effet un domaine de recherche actif mais difficile (Mack *et al.*, 2000 ; Rejmánek, 2000 ; Kolar & Lodge, 2001). Cependant, de plus en plus d'études suggèrent que le succès invasif d'une espèce dépende finalement peu de ses traits d'histoire de vie (Lloret *et al.*, 2004), y compris de sa diversité génétique (Poulin *et al.*, 2005), mais davantage d'une large distribution géographique originelle de l'espèce

(Goodwin *et al.*, 1999). Il est également certain que le caractère invasif de *C. esculentus* en Haute Lande, et plus généralement en France et en Europe, résulte d'une adéquation parfaite entre les besoins de l'espèce, lumière et eau, et les caractéristiques des milieux agricoles dans lesquels elle a été introduite. Quoiqu'il en soit, la dernière étape après l'invasion des milieux agricoles reste l'invasion du milieu naturel et donc la naturalisation de l'espèce dans la flore locale. *C. esculentus* est déjà présente en milieu naturel, le long des berges des rivières comme la Loire ou la Garonne, mais son expansion reste corrélée à la disponibilité du milieu en eau. Cette barrière qui résiste à la plasticité phénotypique de l'espèce constitue le dernier rempart à une invasion possible de tout milieu ouvert, naturel ou non.

Bibliographie

Bibliographie

- Aanderud Z.T., Bledsoe C.S. and Richards J.H. 2003. Contribution of relative growth rate to root foraging by annual and perennial grasses from California oak woodlands. *Oecologia*, 136:424-430.
- Abad P., Pascual B., Maroto J.V., Lopez-Galarza S., Vicente M.J. and Alagarda J. 1998. RAPD analysis of cultivated and wild yellow nutsedge (*Cyperus esculentus* L.). *Weed Science*, 46:318-321.
- Abrahamson W.G. 1975. Reproductive strategy in dewberries. *Ecology*, 56:721-726.
- Abrahamson W.G. and Caswell H. 1982. On the comparative allocation of biomass, energy and nutrients in plants. *Ecology*, 63:982-991.
- Ackley J.A., Wilson H.P. and Hines T.E. 1996. Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus*) Control POST With Acetolactate Synthase-Inhibiting Herbicides. *Weed Technology*, 10:576-580.
- ACTA 2006. Classification des herbicides par mode d'action. In : *Index phytosanitaire*, 42ème édition, pp. 342-352.
- Ågren J. and Willson M.F. 1994. Costs of seed production in the perennial herbs *Geranium maculatum* and *G. sylvaticum*: an experimental field study. *Oikos*, 70:35-42.
- AGRESTE Aquitaine. 2005. *Annuaire de la statistique agricole*. Direction régionale de l'agriculture et de la forêt. Edition 2005 n°7 - Résultats 2003/2004.
- Amsellem L., Noyer J.L., Le Bourgeois T. and Hossaert-McKey M. 2000. Comparison of genetic diversity of the invasive weed *Rubus alceifolius* Poir. (*Rosaceae*) in its native range and in areas of introduction, using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Molecular Ecology*, 9:443-455.
- Andersson L. and Milberg P. 1998. Variation in seed dormancy among mother plants, populations and years of seed collection. *Seed Sc. Res.*, 8:29-38.
- Aniotsbéhère J.-C. and Dussaussois G. 2003. Les xénophytes et invasives en Gironde (2ème partie). *Bull. Soc. Linn. Bordeaux*, 31:127-150.
- Anzidei M., Madaghiele A., Sperisen C., Ziegenhagen B. and Vendramin G.G. 1999. Chloroplast microsatellites for analysis of the geographic distribution of diversity in conifer species. In : *Which DNA marker for which purpose?* Gillet E.M. Chap. 9. <http://webdoc.sub.gwdg.de/ebook/1999/whichmarker/index.htm>
- Armstrong R.A. 1984. On the quantitative theory of reproductive effort in clonal plants: refinements of theory, with evidence from goldenrods and mayapples. *Oecologia*, 63:679-686.
- Ashmun J.W., Brown R.L. and Pitelka L.F. 1985. Biomass allocation in *Aster acuminatus*: variation within and among populations over 5 years. *Can. J. Bot.*, 63:410-417.
- Baines P. and Pratley J. 2004. *Herbicide resistance development in dirty dora (Cyperus difformis) and starfruit (Damasorium minus)*. Australian Government - Rural Industries Research and Development Corporation.
- Baker H.G. 1965. Characteristics and modes or origin of weeds. In : *The Genetics of Colonizing Species*. Eds : Baker H.G. & Stebbins G.L., Academic Press, New York, NY.
- Banks P.A. 1983. Yellow nutsedge (*Cyperus esculentus*) control, regrowth and tuber production as affected by herbicides. *Weed Sci.*, 31:419-422.
- Barsoum N. 2002. Relative contributions of sexual and asexual regeneration strategies in *Populus nigra* and *Salix alba* during the first years of establishment on a braided gravel bed river. *Evol. Ecol.*, 15:255-279.
- Baskin J.M. and Baskin C.C. 1973. Plant population differences in dormancy and germination characteristics of seeds: heredity or environment ? *Am.Midland Nat.*, 90:493-498.
- Basu A., Ghosh M., Meyer R., Powell W., Basak S.L. and Sen S.K. 2004. Analysis of genetic diversity in cultivated jute determined by means of SSR markers and AFLP profiling. *Crop Science*, 44:678-685.
- Bazzaz F.A., Chiariello N.R., Coley P.D. and Pitelka L.F. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *Bioscience*, 37:58-61.

- Bell A.D. and Tomlinson P.B. 1980. Adaptive architecture in rhizomatous plants. *Bot. J. Linn. Soc.*, 80:125-160.
- Bell R.S., Lachman W.H., Rahn E.M. and Sweet R.D. 1962. Life history studies as related to weed control in the Northeast. I. Nutgrass. *Rhode Island Agric. Exp. Stn. Bull.*, n° 364.
- Bendixon L.E. 1970a. Altering growth form to precondition yellow nutsedge for control. *Weed Science*, 18:599-603.
- Bendixon L.E. 1970b. Validity of evaluating transformation of primary rhizomes in yellow nutsedge. *Weed Science*, 18:408-409.
- Bendixen L.E. 1973. Anatomy and Sprouting of Yellow Nutsedge Tubers. *Weed Science*, 21:501-503.
- Bendixen L.E. and Nandihalli U.B. 1987. Worldwide Distribution of Purple and Yellow Nutsedge (*Cyperus rotundus* and *C. esculentus*). *Weed Technology*, 1:61-65.
- Bernal Valquez J.A. 1988. *Impact de différents types de perturbation sur le comportement phénologique et génétique de populations de Convolvulus arvensis L. Application aux effets des techniques culturales de la vigne*. Ph.D Thesis Univ. des Sciences et Techniques du Languedoc, France.
- Bernard J.-L. 1996. Présence reconnue des *Cyperus* dans les cultures en France. *Phytoma*, 484:31.
- Beste C.E., Franck J.R., Bruckart W.L., Johnson D.R. and Potts W.E. 1992. Yellow nutsedge (*Cyperus esculentus*) control in tomato with *Puccinia canaliculata* and pebulate. *Weed Tech.*, 6:980-984.
- Birky C.W. 1995. Uniparental inheritance of mitochondrial and chloroplast genes: mechanisms and evolution. *PNAS*, 92:11331-11338.
- Borg S.J. ter, de Nijs L.J. and van Oene H. 1988. Intraspecific variation of *Cyperus esculentus* L. in the Netherlands; a preliminary report. *VIIIème colloque international sur la biologie, l'écologie et la systématique des mauvaises herbes*, pp. 181-186.
- Borg S.J. ter and Schippers P. 1992. Distribution of varieties of *Cyperus esculentus* (yellow nutsedge) and their possible migration in Europe. *IIème colloque international sur la Biologie des mauvaises Herbes*, 1:417-425.
- Borg S.J. ter, Schippers P., van Groenendael J.M. and Rotteveel T.J.W. 1998. *Cyperus esculentus* (yellow nutsedge) in N.W. Europe: invasions on a local, regional and global scale. In : *Plant Invasions: Ecological Mechanisms and Human Responses*. Eds : Starfinger U., Edwards K., Kowarik I. and Williamson M., Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 261-273.
- Boullard B. 1988. *Dictionnaire de botanique*. Edition Ellipses.
- Brown A.H.D and Marshall D.R. 1981. Evolutionary changes accompanying colonization in plants. In: *Evolution Today*. Eds: Scudder G.E.C. and Reveal J.L. pp. 351-363.
- Brzosko E., Wroblewska A. and Ratkiewicz M. 2002. Spatial genetic structure and clonal diversity of island populations of lady's slipper (*Cypripedium calceolus*) from the Biebrza National Park (northeast Poland). *Mol. Ecol.*, 11:2499-2509.
- Bulher D.D. 1995. Influence of tillage systems on weed population dynamics and management in corn and soybean production in the Central USA. *Crop Science*, 35:1247-1257.
- Callaway M.B., Phatak S.C. and Wells H.D. 1985. Effect and rust-herbicide combinations on yellow nutsedge. *Proc. South. Weed Sci. Soc.*, 38:131.
- Careil P. 1987. *La lutte contre le souchet à tubercules, point de passage obligé pour le développement de la production légumière en Sologne ?* Mémoire de Fin de Préparation au Métier. Chambre d'Agriculture de Loir-et-Cher.
- Charpentier A. 2002. Consequences of clonal growth for plant mating. *Evol. Ecol.*, 15:521-530.
- Chase C.A., Sinclair T.R., Shilling D.G., Gilreath J.P. and Locascio S.J. 1998. Light effects on rhizome morphogenesis in nutsedges (*Cyperus spp.*): implications for control by soil solarization. *Weed Science*, 46:575-580.
- Chase C.A., Sinclair T.R. and Locascio S.J. 1999. Effects of soil temperature and tuber depth on *Cyperus spp.* Control. *Weed Science*, 47:467-472.
- Chase R.L. and Appleby A.P. 1979a. Effect of intervals between application and tillage on glyphosate control of *Cyperus rotundus* L. *Weed Research*, 19:207-211.
- Chase R.L. and Appleby A.P. 1979b. Effects of humidity and moisture stress on glyphosate control of *Cyperus rotundus* L. *Weed Research*, 19:241-246.

- Chat J., Decroocq S., Decroocq V. and Petit R.J. 2002. A case of chloroplast heteroplasmy in Kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) that is not transmitted during sexual reproduction. *J. Heredity*, 93:293-300.
- Cheplick G.P. 1997. Response to severe competitive stress in a clonal plant: differences between genotypes. *Oikos*, 79:581-591.
- Chesson P. and Peterson A.G. 2002. The quantitative assessment of the benefits of physiological integration in clonal plants. *Evol. Ecol. Res.*, 4:1153-1176.
- Chossat J.-C. 1992. Assainissement, drainage et irrigation en maïsiculture dans les Landes de Gascogne. *Colloque du Parc Naturel Régional des Landes de Gascogne : "La Leyre et son bassin versant"*.
- Cloutier D. 1986. *Population dynamics of yellow nutsedge (Cyperus esculentus L.)*. Ph. D. Thesis, Univ. McGill, Canada. 161p.
- Cook R.E. 1985. Growth and Development in Clonal Plant Populations. In : *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Eds : Jackson J.B.C., Buss L.W. and Cook R.E., Yale University Press, New Haven and London. Chapter 8, pp 259-296.
- Costa J. and Appleby A.P. 1976. Response of two Yellow Varieties to Three Herbicides. *Weed Science*, 24:54-58.
- Daehler C.C. 1998. The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants: ecological insights and comparison to agricultural weeds. *Biol. Conserv.*, 84:167-180.
- Defelice M.S. 2002. Yellow Nutsedge *Cyperus esculentus* L.-- Snack Food of the Gods. *Weed Technology*, 16:901-907.
- Deguilloux M.-F., Pemonge M.-H. and Petit R.J. 2004. Use of chloroplast microsatellites to differentiate oak populations. *Ann. For. Sci.*, 61:825-830.
- Dodet M. 2003. *Caractérisations morphologiques et physiologiques des stratégies d'attente et étude de leur signification adaptative et écologique chez une espèce pionnière de forêt tropicale humide : Tachigali melinonii (Caesalpinaceae)*. rapport de DEA, Agro Montpellier, Univ. Des Sciences et Techniques du Languedoc, CIRAD Montpellier.
- Dodet M. soumis. Genetic variation of the invasive *Cyperus esculentus* L. (*Cyperaceae*) at the local-scale inferred from AFLP fingerprints. *Weed Research*.
- Dong M. 1995. Morphological responses to local light conditions in clonal herbs from contrasting habitats, and their modification due to physiological integration. *Oecologia*, 101:282-288.
- Dong M. and Pierdominici M.G. 1995. Morphology and growth of stolons and rhizomes in three clonal grasses, as affected by different light supply. *Plant Ecol.*, 16:25-32.
- Dorne A.J. 1981. Variation in seed germination inhibition of *Chenopodium bonus-henricus* in relation to altitude of plant growth. *Can. J. Bot.*, 59:1893-1901.
- Douhovnikoff V. and Dodd R.S. 2003. Intra-clonal variation and a similarity threshold for identification of clones: application to *Salix exigua* using AFLP molecular markers. *Theor Appl Genet*, 106:1307-1315.
- Doyle J.J. and Doyle J.L. 1990. Isolation of DNA from fresh tissue. *Focus*, 12:13-15.
- Echt C.S., DeVerno L.L., Anzidei M. and Vendramin G.G. 1998. Chloroplast microsatellites reveal population genetic diversity in red pine, *Pinus resinosa* Ait. *Mol. Ecol.*, 7:307-316.
- Eckert C.G. 2002. The loss of sex in clonal plants. *Evol. Ecol.*, 15:501-520.
- Eckert C.G. and Barrett S.C.H. 1995. Style morph ratios in tristylous *Decodon verticillatus* (Lythraceae): selection versus historical contingency. *Ecology*, 76:1051-1066.
- Eckert C.G., Massonnet B. and Thomas J.J. 2000. Variation in sexual and clonal reproduction among introduced populations of flowering rush, *Butomus umbellatus* (*Butomaceae*). *Can. J. Bot.*, 78:437-446.
- Elle E. 1996. Reproductive trade-offs in genetically distinct clones of *Vaccinium macrocarpon*, the American cranberry. *Oecologia*, 107:61-70.
- Ellstrand N.C. and Roose M.J. 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *Am. J. Bot.*, 74:123-131.
- Elmore C.L. 1991. Use of solarization for weed control. *FAO Plant Production and Protection Paper*, 109:129-138.
- Elton C.S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen & Co., London.
- Enjalbert H. 1960. *Les Pays Aquitains. Le modelé et les sols*. Bière, Bordeaux.

- Eriksson O. 1989. Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos*, 55:231-238.
- Escaravage N., Questiau S., Pornon A., Doche B. and Taberlet P. 1998. Clonal diversity in a *Rhododendron ferrugineum* L. (*Ericaceae*) population inferred from AFLP markers. *Molecular Ecology*, 7:975-982.
- Estoup A., Jarne P. and Cornuet J.M. 2002. Homoplasmy and mutation model at microsatellite loci and their consequences for population genetics analysis. *Mol. Ecol.*, 11:1591-1604.
- Eyherabide J.J., Leaden M.I. and Alonso S. 2001. Yellow and purple nutsedges survey in the southeastern Buenos Aires Province, Argentina. *Pesq. agropec. bras., Brasilia*, 36:205-209.
- Fawcett R.S. and Slife F.W. 1978. Effects of field applications of nitrite on weed seed germination and dormancy. *Weed Science*, 26:594-596.
- Fenner M. 1991. The effects of the parent environment on seed germinability. *Seed Sc. Res.*, 1:75-84.
- Fischer M. and van Kleunen M. 2002. On the evolution of clonal plant life histories. *Evol. Ecol.*, 15:565-582.
- Frey J.E., Müller-Schärer H., Frey B. and Frei D. 1999. Complex relation between triazine-susceptible phenotype and genotype in the weed *Senecio vulgaris* may be caused by chloroplast DNA polymorphism. *Theor. Appl. Genet.*, 99:578-586.
- Galloy G. 1971. *Orientations régionales de production d'Aquitaine*. Centre Régional de la Propriété Forestière d'Aquitaine.
- Garcia-Jimenez J., Busto J., Vicent A., Sales R. and Armengol J. 1998. A tuber rot of *Cyperus esculentus* caused by *Rosellina necatrix*. *Plant Disease*, 82:1281 (Abstract).
- Garg D.K., Bendixen L.E. and Anderson S.R. 1967. Rhizome differentiation in yellow nutsedge. *Weeds*, 15:124-128.
- Gauvrit C. 2005. Chapitre 3 : Mode d'action des herbicides. In : *Enjeux phytosanitaires pour l'agriculture et l'environnement*. Editions Tec & Doc Lavoisier, pp 73-92.
- GEREA (Groupe d'étude et de recherche en écologie appliquée). 1985. *Intérêt écologique et fragilité des zones humides des Landes de Gascogne*. Ministère de l'environnement, Ministère de l'agriculture, Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts, Conseil Régional d'Aquitaine.
- GEREA (Groupe d'étude et de recherche en écologie appliquée). 1990. *Impacts du défrichement sur l'environnement dans le massif forestier des Landes de Gascogne*. Secrétariat d'Etat à l'Environnement, Ministère de l'Agriculture et de la Forêt, pp 57-62.
- Ghafar Z. and Watson A.K. 1983a. Effect of corn (*Zea mays*) seeding date on the growth of yellow nutsedge. *Weed Science*, 31:572-575.
- Ghafar Z. and Watson A.K. 1983b. Effect of corn (*Zea mays*) population on the growth of yellow nutsedge (*Cyperus esculentus*). *Weed Science*, 31:588-592.
- Gilreath J.P. and Santos B.M. 2005. Efficacy of 1,3-Dichloropropene Plus Chloropicrin in combination with herbicides on purple nutsedge (*Cyperus rotundus*) control in tomato. *Weed Technology*, 19:137-140.
- Glaze N.C. 1987. Cultural and Mechanical Manipulation of *Cyperus Spp*. *Weed Technology*, 1:82-83.
- Goldstein D.B., Linares A.R., Cavalli-Sforza L.L. and Feldman M.W. 1995. An evaluation of genetic distances for use with microsatellite loci. *Genetics*, 139:463-471.
- Good R. 1964. *The geography of the flowering plants*. New York: John Wiley and Sons.
- Goodwin B.J., McAllister A.J. and Fahrig L. 1999. Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conserv. Biol.*, 13:422-426.
- GRCETA (Groupement de Recherche sur les Cultures et Techniques Agricoles). 1999. *Audit agro-environnemental pour la Haute Lande*. Rapport de synthèse.
- GRCETA. 2001. *Projet : Contrôle du souchet en Haute Lande*.
- Guillerm H. 1987. *Le souchet comestible, un problème désormais présent en France*. Lycée agricole "Charlemagne", Carcassonne et AGPM.
- Hallé F., Oldemann R.A.A. and Tomlinson P.B. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer Verlag. Berlin, 144 p.
- Harper J. L. 1985. Modules, Branches, and the Capture of Resources. In : *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Eds : Jackson J.B.C., Buss L.W. and Cook R.E., Yale University Press, New Haven and London, Chapter 1, pp 1-33.
- Harper J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.

- Harper J.L. 1978. The demography of plants with clonal growth. In : *Structure and functioning of plant populations*. Eds : Freyden A.H.J. and Woldendorp J.W., North-Holland, Amsterdam, The Netherlands, pp 27-48.
- Harper J.L. and White J. 1974. The demography of plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 5:419-463.
- Hauser E.W. 1961. Establishment of Nutsedge From Space-Planted Tubers. *Weeds*, 10:209-212.
- Hauser E.W. 1962. Development of Purple Nutsedge Under Field Conditions. *Weeds*, 10:315-321.
- Hauser E.W. 1968. Yellow nutsedge problems, research trends and outlook. *Proc. Northeast. Weed Control Conf.*, 22:37-48.
- Hauser E.W., Dowler C.C., Jellum M.D. and Cecil S.R. 1974. Effects of herbicide-crop rotation on nutsedge, annual weeds and crops. *Weed Science*, 22:172-176.
- Henry J.-P. and Gouyon P.-H. 1999. *Précis de génétique des populations*. Dunod, Paris.
- Herben T., Hara T., Hadiconva V., Krahulec F., Pechackova S., Skalova H. and Suzuki J.-I. 2001. Neighborhood effects and genetic structure in a clonal grass: the role of the spatial structure of the environment. *Plant Sp. Biol.*, 16:1-11.
- Heywood V.H. 1996 pour l'édition française. Cyperales. In : *Les plantes à fleurs - 306 familles de la flore mondiale*. Nathan, pp 292-293.
- Hicks G.C. 1929. Cytological studies in *Cyperus*, *Eleocharis*, *Dulichium* and *Eriophorum*. *Bot. Gaz.*, 88:132-149.
- Hill E.R., Lachman W.H. and Maynard D.N. 1963. Reproductive potential of yellow nutsedge by seed. *Weeds*, 11:160-161.
- Hoffmann W.A. and Poorter H. 2002. Avoiding Bias in Calculations of Relative Growth Rate. *An. Bot.*, 80:37-42.
- Holm L.G., Plucknett D.L., Pancho J.V. and Herberger J.P. 1977. *Cyperus esculentus* L. In : *The World's Worst Weeds. Distribution and Biology*. Univ. Press Hawaiï, Honolulu. Chapter 16, pp 125-133.
- Holm L.G., Plucknett D.L., Pancho J.V. and Herberger J.P. 1991. *Cyperus esculentus* L. In : *The World's Worst Weeds. Distribution and Biology*. Krieger Publishing, 609 p.
- Holt J.D. 1994. Genetic Variation in Life History Traits in Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus*) from California. *Weed Science*, 42:378-384.
- Horak M.J. and Holt J.S. 1986. Isozyme Variability and Breeding Systems in Populations of Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus*). *Weed Science*, 34:538-543.
- Huber H. and Stuefer J.F. 1997. Shade induced changes in the branching pattern of a stoloniferous herb: functional response or allometric effect? *Oecologia*, 110:478-486.
- Hulst R.G.M. van der, Mes T.H.M., den Nijs J.C.M. and Bachmann K. 2000. Amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers reveal that population structure of triploid dandelions (*Taraxacum officinale*) exhibits both clonality and recombination. *Molecular Ecology*, 9:1-8.
- Hutchinson C.M., McGiffen M.E., Sims J.J. and Becker J.O. 2004. Fumigant combinations for *Cyperus esculentus* L. control. *Pest Manag. Sci.*
- Ingestad T. 1982. Relative addition rate and external concentration; driving variables used in plant nutrition research. *Plant Cell Environ.*, 5:443-453.
- Ivey C.T. and Richards J.H. 2001. Genotypic diversity and clonal structure of Everglades sawgrass, *Cladium jamaicense* (Cyperaceae). *Int. J. Plant Sci.*, 126:1327-1335.
- Jackson J.B.C., Buss L.W. and Cook R.E. 1985. *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press, New Haven and London, 530 p.
- Jackson L.L. and Dewald C.L. 1994. Predicting the evolutionary consequences of greater reproductive effort in *Tripsacum dactyloides*, a perennial grass. *Ecology*, 75:627-641.
- Jangaard N.O., Sckerl M.M. and Schieferstein R.H. 1971. The role of phenolics and abscisic acid in nutsedge tuber dormancy. *Weed Science*, 19:17-20.
- Jansen L.L. 1971. Morphology and Photoperiodic Responses of Yellow Nutsedge. *Weed Science*, 19:210-219.
- Jarne P. and Lagoda J.-L. 1996. Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends Ecol. Evol.*, 11:424-429.
- Jauzein P. 1996. Les souchets tubéreux : "comestible" ou "rond", il faut apprendre à les connaître. *Phytoma*, 484:27-31.

- Jelinski D.E. and Cheliak W.M. 1992. Genetic diversity and spatial subdivision of *Populus tremuloides* (Salicaceae) in a heterogenous landscape. *Am. J. Bot.*, 79:728-736.
- Johnson L.B. and Palmer J.D. 1989. Heteroplasmy of chloroplast DNA in *Medicago*. *Plant Mol. Biol.*, 12:3-11.
- Johnson W.C.III and Mullinix B.G.Jr. 1997. Population dynamics of yellow nutsedge (*Cyperus esculentus*) in cropping systems in the southeastern coastal plain. *Weed Science*, 45:166-171.
- Jolivet C. 2000. *Le carbone organique des sols des Landes de Gascogne. Variabilité spatiale et effets des pratiques sylvicoles et agricoles*. Ph. D. Thesis, Université de Bourgogne – INRA, 313 p.
- Jong G. de. 1995. Phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment. *Am. Nat.*, 145:493-512.
- Jordan-Molero J.E. and Stoller E.W. 1978. Seasonal Development of Yellow and Purple Nutsedges (*Cyperus rotundus* and *C. esculentus*) in Illinois. *Weed Science*, 26:614-618.
- Judd, Campbell, Kellog and Stevens. 2002. *Relations phylogéniques entre les angiospermes. Botanique Systématique - Une perspective phylogénétique*. De Boeck Université, 1ère édition, pp 210-216.
- Jurik T.W. 1985. Differential costs of sexual and vegetative reproduction in wild strawberry populations. *Oecologia*, 66:394-403.
- Justice O.L. and Whitehead M.D. 1946. Seed production, viability and dormancy in the nutgrasses *Cyperus rotundus* and *C. esculentus*. *J. Agric. Res.*, 73:303-318.
- Kadir J. and Charudattan R. 2000. *Dactylaria Higginsii*, a Fungal Bioherbicide Agent for Purple Nutsedge (*Cyperus rotundus*). *Biological Control*, 17:113-124.
- Karp A., Seberg O. and Buiatti M. 1996. Molecular techniques in the assessment of botanical diversity. *Ann. Bot.*, 78:143-149.
- Keeley P.E. 1987. Interference and Interaction of Purple and Yellow Nutsedges (*Cyperus rotundus* and *C. esculentus*) with Crops. *Weed Technology*, 1:74-81.
- Keeley P.E. and Thullen R.J. 1975. Influences of yellow nutsedge competition on furrow-irrigated cotton. *Weed Science*, 23:171-175.
- Keeley P.E. and Thullen R.J. 1978. Light requirements of yellow nutsedge (*Cyperus esculentus*) and light interception by crops. *Weed Science*, 26:10-16.
- Keeley P.E., Carter C.H. and Thullen R.J. 1987. Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus*) Control with Herbicides. *Weed Technology*, 1:133-139.
- Keeley P.E., Thullen R.J. and Miller J.H. 1970. Biological control studies on yellow nutsedge with *Bactra verutana* Zeller. *Weed Science*, 18:393-395.
- Keeley P.E., Thullen R.J., Miller J.H. and Carter C.H. 1979. Comparison of four cropping systems for yellow nutsedge (*Cyperus esculentus*) control. *Weed Science*, 27:463-467.
- Keeley P.E., Thullen R.J., Miller J.H. and Carter C.H. 1983. Comparaison of six cropping systems for yellow nutsedge (*Cyperus esculentus*) control. *Weed Science*, 31:63-67.
- Keeling J.W., Bender D.A. and Abernathy J.R. 1990. Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus*) Management in Transplanted Onions (*Allium cepa*). *Weed Technology*, 4:68-70.
- Keiper F.J. and McConchie R. 2000. An analysis of genetic variation in natural populations of *Sticherus flabellatus* [R. Br. (St John)] using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Molecular Ecology*, 9:571-581.
- Kelley J.R. and Fredrickson L.H. 1991. Chufa biology and management. In: *Waterfowl management handbuk*. Univ. of Missouri-Missoula, USA.
- Kjølner S., Sastad M., Taberlet P. and Brochmann C. 2004. Amplified fragment length polymorphism versus random amplified polymorphic DNA markers: clonal diversity in *Saxifraga cernua*. *Molecular Ecology*, 13:81-86.
- Klekowski E.J.Jr. 1988. Progressive cross- and self-sterility associated with aging in fern clones and perhaps other plants. *Heredity*, 61:247-253.
- Klekowski E.J.Jr. 2003. Plant clonality, mutation, diplontic selection and mutational meltdown. *Biol. J. Lin. Soc.*, 79:61-67.
- Kleunen M. van, Fischer M. and Schmid B. 2002. Experimental life-history evolution: selection on the allocation to sexual reproduction and its plasticity in a clonal plant. *Evolution*, 56:2168-2177.
- Kolar C.S. and Lodge D.M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.*, 16:199-204.

- Konnai M., Ichizen N., Anzai T. and Takematsu T. 1990. Ecological studies on yellow nutsedge (*Cyperus esculentus*). *Weed Res., Jap.*, 35:175-179.
- Kreher S.A., Foré S.A. and Collins B.S. 2000. Genetic variation within and among patches of the clonal species, *Vaccinium stamineum* L. *Molecular Ecology*, 9:1247-1252.
- Kroon H. de, Huber H., Stuefer J.F. and van Groenendael J.M. 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166:73-82.
- Kuk Y.I., Kim K.H., Kwon O.D., Lee do J., Burgos N.R., Jung S. and Guh J.O. 2004. Cross-resistance pattern and alternative herbicides for *Cyperus difformis* resistant to sulfonylurea herbicides in Korea. *Pest Manag. Sci.*, 60:85-94.
- Kükenthal G. 1936. *Cyperaceae - Scirpoideae - Cyperae*. Das Pflanzenreich, *Regni vegetabilis conspectus* IV. 20 (Heft 101). Engler, Leipzig. pp. 116-121.
- Kumar S., Tamura K., Jakobsen I.B. and Nei M. 2001. *MEGA2: Molecular Evolutionary Genetics Analysis software*, Arizona State University, Tempe, Arizona, USA.
- Lapham J. 1985. Unrestricted growth, tuber formation and spread of *Cyperus esculentus* L. in Zimbabwe. *Weed Res.*, 25:323-329.
- Lapham J. and Drennan D.S.H. 1987. Intraspecific regulation of populations of the clonal herb, *Cyperus esculentus*. *J. Applied Ecology*, 24:1011-1024.
- Lapham J. and Drennan D.S.H. 1990. The Fate of Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus*) Seed and Seedlings in Soil. *Weed Science*. 38:125-128.
- Lee D.J., Blake T.K. and Smith S.E. 1988. Biparental inheritance of chloroplast DNA and the existence of heteroplasmic cells in alfalfa. *Theor. Appl. Genet.*, 76:545-549.
- Leon C.T., Shaw D.R., Bruce L.M. and Watson C. 2003. Effect of purple (*Cyperus rotundus*) and yellow nutsedge (*C. esculentus*) on growth and reflectance characteristics of cotton and soybean. *Weed Science*, 51:557-564.
- Levins R. 1963. Theory of fitness in a heterogeneous environment. II. Developmental flexibility and niche selection. *Am. Nat.*, 97:75-90.
- Li B., Shibuya T., Yogo Y. and Hara T. 2000. Effects of Temperature on Bud-Sprouting and Early Growth of *Cyperus esculentus* in the Dark. *J. Plant Res.*, 113:19-27.
- Li B., Shibuya T., Yogo Y., Hara T. and Matsuo K. 2001a. Effects of light quantity and quality on growth and reproduction of a clonal sedge, *Cyperus esculentus*. *Plant Sp. Biol.*, 16:69-81.
- Li B., Shibuya T., Yogo Y., Hara T. and Yokozawa M. 2001b. Interclonal differences, plasticity and trade-offs of life history traits of *Cyperus esculentus* in relation to water availability. *Plant Sp. Biol.*, 16:193-207.
- Li M., Wedin D.A. and Tieszen L.T. 1999. C3 and C4 photosynthesis in *Cyperus* (*Cyperaceae*) in temperate eastern North America. *Can. J. Bot.*, 77:209-218.
- Lloret F., Médail F., Brundu G. and Hulme P.E. 2004. Local and regional abundance of exotic plant species on Mediterranean islands: are species traits important? *Global Ecol. Biogeogr.*, 13:37-45.
- Lynch M. and Milligan B.G. 1994. Analysis of population genetic structure with RAPD markers. *Mol. Ecol.*, 3:91-99.
- Lorougnon G. 1969. Etude morphologique et biologique de deux variétés de *Cyperus esculentus* LINN. (Cypéracées). *Cah. ORSTOM, sér. Biol.* n° 10, pp. 35-63.
- Lotz L.A.P., Groeneveld R.M.W., Habekotté B. and Van Oene H. 1991. Reduction of growth and reproduction of *Cyperus esculentus* by specific crops. *Weed Research*, 31:153-160.
- Lövenstein H., Lantinga E.A., Rabbinge R. and van Keulen H. 1995. *Les principes de la théorie de l'écologie de la production*. Traduction d'un Cours du Département de la Théorie de l'Ecologie de la Production de l'Université de Wageningen (TPE-LUW). Traduction en Français par Coulibaly A., Jardot D. et Vaksman M. Rapport PSS N°13, Chapitre 5. <http://library.wur.nl/way/catalogue/documents/Sahel/RAP13/RAP13A.HTM>.
- Lovett-Doust L. 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *J. Ecol.*, 69:743-755.
- Lovett-Doust L. 1987. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). III. Responses to light and nutrient supply. *J. Ecol.*, 75:555-568.
- Mabberley D.J. 1997. *The Plant-Book: a portable dictionary of the vascular plants*. 2nd ed. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press, 858p.

- Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W.M., Evans H., Clout M. and Bazzaz F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecol. Applic.*, 10:689-710.
- Malausa J.-C. and Lapchin L. 2005. Chapitre 24 : Introduction d'insectes entomophages : quels risques pour l'environnement ? In : *Enjeux phytosanitaires pour l'agriculture et l'environnement*. Eds : Regnault-Roger C., Fabres G. and Philogène B. Jr. Edn : Tec & Doc Lavoisier, pp 533-548.
- Manley B.S., Wilson H.P. and Hines T.E. 2002. Management programs and crop rotations influence populations of annual grass weeds and yellow nutsedge. *Weed Science*, 50:112-119.
- Matthiesen R. 1976. *Plant development and tuber composition of six biotypes of yellow nutsedge*. Ph.D. Thesis, Cornell. Univ., Ithaca, NY, USA.
- Matthiesen R.L. and Stoller E.W. 1978. Tuber composition in yellow nutsedge (*Cyperus esculentus* L.) variants. *Weed Research*, 18:373-377.
- Meyer S.E., Kitchen S.G. and Carlson S.L. 1995. Seed germination timing patterns in intermountain *Penstemon* (*Scrophulariaceae*). *Am. J. Bot.*, 82:377-389.
- Milberg P., Andersson L., Elfversson C. and Regné S. 1996. Germination characteristics of seeds differing in mass. *Seed Sc. Res.*, 6:191-197.
- Moffett J.E. and McCloskey W.B. 1998. Effects of soil moisture and yellow nutsedge (*Cyperus esculentus*) density on cotton (*Gossypium hirsutum*). *Weed Science*, 46:231-237.
- Montegut J. (non daté). *Pérennes et Vivaces Nuisibles en Agriculture*, Edition Monsanto.
- Moon E., Kao T.H. and Wu R. 1987. Rice chloroplast DNA molecules are heterogenous as revealed by DNA sequences of a cluster of genes. *Nucleic Acids Research*, 15:611-630.
- Moosavi-Nia H. and Dore J. 1979. Factors affecting glyphosate activity in *Imperata cylindrica* (L.) Beau. and *Cyperus rotundus* L. I: effect of soil moisture. *Weed Research*, 19:137-143.
- Motis T.N., Locascio S.J., Gilgreath J.P. and Stall W.M. 2003. Season-Long Interference of yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus*) with Polyethylene-Mulched Bell pepper (*Capsicum annuum*). *Weed Technology*, 17:543-549.
- Muir A.M. 1995. The cost of reproduction of the clonal herb *Asarum canadense* (wild ginger). *Can. J. Bot.*, 73:1683-1686.
- Mulligan G.A. and Junkins B.E. 1976. The Biology of Canadian Weed. 17. *Cyperus esculentus*. *Can. J. Plant Sc.*, 56:339-350.
- Munier-Jolain N., Chauvel B. and Gasquez J. 2005. Chapitre 18 : Stratégies de protection intégrée contre les adventices des cultures : le retour de l'agronomie. In : *Enjeux phytosanitaires pour l'agriculture et l'environnement*. Eds : Regnault-Roger C., Fabres G. and Philogène B. Jr. Edn: Tec & Doc Lavoisier, pp 411-430.
- Navas M.-L. 1989. *Dynamique des populations et malherbologie : cas de l'invasion des vignes en non culture par une pérenne à croissance clonale, Rubia peregrina*. Ph.D. Thesis, Ecole Nat. Sup. Agro. Montpellier, 126p.
- Navas M.-L. 1991. Using plant population biology in weed research: a strategy to improve weed management. *Weed Research*, 31:171-179.
- Negbi M. 1992. A sweetmeat plant, a perfume plant and their weed relatives: a chapter in the history of *Cyperus esculentus* L. and *C. rotundus* L. *Econ. Bot.*, 46:64-71.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations. *Am. Nat.*, 106:283-292.
- Neveu A. 1993. *Les nouveaux territoires de l'agriculture française*. Uni-Editions, pp 98-103.
- O'Hanlon P.C., Peakall R. and Briese D.T. 2000. A review of new PCR-based genetic markers and their utility to weed ecology. *Weed Research*, 40:239-254.
- Okoli C.A.N., Shilling D.G., Smith R.L. and Bewick T.A. 1997. Genetic Diversity in Purple Nutsedge (*Cyperus rotundus* L.) and Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus* L.). *Biological Control*, 8:111-118.
- Osone Y. and Tateno M. 2005. Applicability and limitations of optimal biomass allocation models: a test of two species from fertile and infertile habitats. *Ann. Bot.*, 95:1211-1220.
- Pappert R.A., Hamrick J.L. and Donovan L.A. 2000. Genetic variation in *Pueraria lobata* (*Fabaceae*), an introduced, clonal, invasive plant of the southeastern United States. *Am. J. Bot.*, 87:1240-1245.
- Papy L. 1973. Le "désert landais". *Revue géo. Des Pyrénées et du Sud-Ouest*, n°23, Tome 44:129-149.
- Parochetti. 1974. Yellow nutsedge, giant green foxtail and fall panicum control in corn. *Weed Science*, 22:80-82.

- Patterson D.T. 1982. Shading responses of purple and yellow nutsedge (*Cyperus rotundus* and *C. esculentus*). *Weed Science*, 30:25-30.
- Patterson M.G., Buchanan G.A., Street J.E. and Crowley R.H. 1980. Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus*) Competition with Cotton (*Gossypium hirsutum*). *Weed Science*, 28:327-329.
- Pereira W., Crabtree G. and William R.D. 1987. Herbicide Action on Purple and Yellow Nutsedge (*Cyperus rotundus* and *C. esculentus*). *Weed Technology*, 1:92-98.
- Peters N.C.B. 1982. The dormancy of wild oat seed (*Avena fatua* L.) from plants grown under various temperature and soil moisture conditions. *Weed Res.*, 22:205-212.
- Phatak S.C., Callaway M.B. and Vavrina C.S. 1987. Biological Control and Its Integration in Weed Management Systems for Purple and Yellow Nutsedge (*Cyperus rotundus* and *C. esculentus*). *Weed Technology*, 1:84-91.
- Philbrick C.T. and Les D.H. 1996. Evolution of aquatic angiosperm reproductive systems. *BioScience*, 46:813-826.
- Philippi T. 1993. Bet-hedging germination of desert annuals: variation among populations and maternal effects in *Lepidium lasiocarpum*. *Am. Nat.*, 142:488-507.
- Pigliucci M., Pollard H. and Cruzan M.B. 2003. Comparative studies of evolutionary responses to light environments in *Arabidopsis*. *Am. Nat.*, 161:68-82.
- Pitelka L.F. and Ashmun J.W. 1985. Physiology and Integration of Ramets in Clonal Plants. In : *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Eds : Jackson J.B.C., Buss L.W. and Cook R.E. Yale University Press, New Haven and London. Chapter 11, pp 399-435.
- Poorter H. 1989a. Interspecific variation in Relative Growth Rate: On ecological causes and physiological consequences. In : *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. Eds : Lambers H. et al. SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands, pp. 45-68.
- Poorter H. 1989b. Plant growth analysis: towards a synthesis of the classical and the functional approach. *Physiol. Plant.*, 75:237-244.
- Poorter H. and Lewis C. 1986. Testing differences in relative growth rate: A method avoiding curve fitting and pairing. *Physiol. Plant.*, 67:223-226.
- Poorter H. and Garnier E. 1996. Plant growth analysis: an evaluation of experimental design and computational methods. *J. Exp. Bot.*, 47:1343-1351.
- Poorter H. and Van der Werf A. 1998. Is inherent variation in RGR determined by LAR at low irradiance and by NAR at high irradiance ? A review of herbaceous species. In : *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences*. Eds : Lambers H., Poorter H. and Van Vuuren M.M.I. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands pp. 309-336.
- Poorter H. and Nagel O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Aust. J. Plant Physiol.*, 27:595-607.
- Porter G.A., Opena G.B., Bradbury W.B., McBurnie J.C. & Sisson J.A. 1999. Soil management and supplemental irrigation effects on potato: I. soil properties, tuber yield, and quality. *Agronomy Journal*, 91:416-425.
- Potter J.R. and Jones J.W. 1977. Leaf area partitioning as an important factor in growth. *Plant Physiol.*, 59:10-14.
- Poulin J., Weller S.G. and Sakai A.K. 2005. Genetic diversity does not affect the invasiveness of fountain grass (*Pennisetum setaceum*) in Arizona, California and Hawaiï. *Diversity and Distributions*, 11:241-247.
- Poulson T.L. and White W.B. 1969. The cave environment. *Science*, 165:971-981.
- Powell W., Morgante M., Andre C., McNicol J.W., Machray G.C., Doyle J.J., Tingey S.V. and Rafalski J.A. 1995. Hypervariable microsatellites markers provide a general source of polymorphic DNA markers for the chloroplast genome. *Curr. Biol.*, 5:1023-1029.
- Provan J., Corbett G., McNicol J.W. and Powell W. 1997. Chloroplast variability in wild and cultivated rice (*Oryza spp.*) revealed by polymorphic chloroplast single sequence repeats. *Genome*, 40:104-110.
- Provan J., Soranzo N., Wilson N.J., Goldstein D.B. and Powell W. 1999. A low mutation rate for chloroplast microsatellites. *Genetics*, 153:943-947.

- Provan J., Powell W. and Hollingsworth P.M. 2001. Chloroplast microsatellites: new tools for studies in plant ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.*, 16:142-147.
- R Development Core Team. 2005. R: A language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>.
- Raccuia S.A., Mainolfi A., Mandolino G. and Melilli M.G. 2004. Genetic diversity in *Cynara cardunculus* revealed by AFLP markers: comparison between cultivars and wild types from Sicily. *Plant Breeding*, 123:280-284.
- Ramirez S.A. and Bendixen L.E. 1982. Multifaceted effects of yellow nutsedge on crops. *Proceedings, North Central Weed Control Conference*, pp 48-49.
- Ratiarson O. 2004. *Stratégie de lutte intégrée contre Cyperus rotundus L. en Nouvelle-Calédonie : effets des reprises de labour, des successions de cultures et de l'herbicide Halosulfuron-methyl*. Ph.D. Thesis, Univ. Sciences Agronomiques Gembloux, Belgique.
- Reekie E.G. 1991. Cost of seed versus rhizome production in *Agropyron repens*. *Can. J. Bot.*, 69:2678-2683.
- Rejmánek M. 2000. Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecol.*, 25:497-506.
- Rejmánek M. and Richardson D.M. 1996. What attributes make some plant species more invasive ? *Ecology*, 77:1655-1661.
- Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D. and West C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6:93-107.
- Rotteveel A.J.W. and Naber H. 1993. Decline of yellow nutsedge (*Cyperus esculentus*) when tuber formation is prevented. *Brighton Crop Protection Conference – Weeds*, Brighton, UK. 1:311-316.
- Ruiz-Santaella J.P., Bakkalui Y., Osuna M.D. and de Prado R. 2004. Evaluation of resistance in *Cyperus difformis* populations to ALS inhibiting herbicides. *Commun. Agric. Appl. Biol. Sci.*, 69:91-96.
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., Lodge D.M., Molofsky J., With K.A., Baughman S., Cabin R.J., Cohen J.E., Ellstrand N.C., McCauley D.E., O'Neil P., Parker I.M., Thompson J.N. and Weller S.G. 2001. The Population Biology of Invasive Species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 32:305-332.
- Santoni S., Faivre-Rampant P., Prado E. and Prat D. 2000. Marqueurs moléculaires pour l'analyse des ressources génétiques et l'amélioration des plantes. *Cah. études rech. francophones/Agricultures*, 9:311-327.
- Santos B.M., Bewick T.A. and Shilling D.G. 1997a. Competitive interactions of tomato (*Lycopersicon esculentum*) and nutsedges (*Cyperus spp.*). *Weed Science*, 45:229-233.
- Santos B.M., Morales-Payan J.P., Stall W.M., Bewick T.A. and Shilling D.G. 1997b. Effects of shading on the growth of nutsedges (*Cyperus spp.*). *Weed Science*, 45:670-673.
- Scarcelli N. 2005. *Structure et dynamique de la diversité d'une plante cultivée à multiplication végétative : le cas des ignames au Bénin (Dioscorea sp.)*. Ph.D. Thesis, Université Montpellier II, France, 180 p.
- Schaal B.A. and Levin D.A. 1976. The demographic genetics of *Liatris cylindracea* Michx. (Compositae). *Am. Nat.*, 110:191-206.
- Schippers P.S., Ter Bog S.J., van Groenendael J.M. and Habekotte B. 1993. What makes *Cyperus esculentus* (yellow nutsedge) an invasive species? - A spatial model approach. *Brighton Crop Protection Conference – Weeds*.
- Schippers P.S., Ter Bog S.J. and Bos J.J. 1995. A revision of the infraspecific taxonomy of *Cyperus esculentus* (yellow nutsedge) with an experimentally evaluated character set. *Syst. Bot.*, 20:461-481.
- Schmid B. 1990. Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants. *Evol. Trends Plants*, 4:25-34.
- Schmid B., Bazzaz F.A. and Weiner J. 1995. Size dependency of sexual reproduction and of clonal growth in two perennial plants. *Can. J. Bot.*, 73:1831-1837.
- Schmitt R. and Sahli A. 1992. A sub-species of *Cyperus esculentus* L. newly appearing in Switzerland as a noxious weed. *Landwirtschaft Schweiz*, 5:273-278 (Abstract).

- Shock C.C., Feibert B.G. & Saunders L.D. 1998. Potato yield and quality response to deficit irrigation. *Hortscience*, 33:655-659.
- Silander J.A., Jr. 1985. Microevolution in Clonal Plants. In : *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Eds : Jackson J.B.C., Buss L.W. and Cook R.E., Yale University Press, New Haven and London. Chapter 4, pp 107-152.
- Slade A.J. and Hutchings M.J. 1987. An analysis of the costs and benefits of physiological integration between ramets in the clonal perennial herb *Glechoma hederacea*. *Oecologia*, 73:425-431.
- Sterling T.M., Thompson D.C. and Abbott L.B. 2004. Implications of invasive plant variation for weed management. *Weed Tech.*, 18:1319-1324.
- Stoller E.W. 1973. Effect of Minimum Soil Temperature on Differential Distribution of *Cyperus rotundus* and *C. esculentus* in the United States. *Weed Research*, 13:209-217.
- Stoller E.W. 1981. Yellow nutsedge: a menace in the Corn Belt. *U.S. Dep. Agric. Tech. Bull.*, n° 1642.
- Stoller E.W., Nema D.P. and Bhan V.M. 1972. Yellow Nutsedge Tuber Germination and Seedling Development. *Weed Science*, 20:93-97.
- Stoller E.W. and Wax L.M. 1973. Yellow Nutsedge Shoot Emergence and Tuber Longevity. *Weed Science*, 21:76-81.
- Stoller E.W. and Weber E.J. 1975. Differential cold tolerance, starch, sugar, protein, and lipid of yellow and purple nutsedge tubers. *Plant Physiol.*, 55:859-863.
- Stoller E.W., Wax L.M. and Slife F.W. 1979. Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus*) Competition and Control in Corn (*Zea mays*). *Weed Science*, 27:32-37.
- Stoller E.W. and Woolley J.T. 1983. The Effects of Light and Temperature on Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus*) Basal-Bulb Formation. *Weed Science*, 31:148-152.
- Stoller E.W. and Sweet R.D. 1987. Biology and Life Cycle of Purple and Yellow Nutsedge (*Cyperus rotundus* and *C. esculentus*). *Weed Technology*, 1:66-73.
- Stuefer J.F. 1998. Two types of division of labour in clonal plants: benefits, costs and constraints. *Persp. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 1:47-60.
- Stuefer J.F., During H.J. and de Kroon H. 1994. High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments. *J. Ecol.*, 82:511-518.
- Stuefer J.F. and Huber H. 1998. Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth, morphology and development in two stoloniferous *Potentilla* species. *Oecologia*, 117:1-8.
- Stuefer J.F., During H.J. and Schieving F. 1998. A model on optimal root-shoot allocation and water transport in clonal plants. *Ecol. Modelling*, 111:171-186.
- Stuefer J.F., Erschbamer B., Huber H. and Suzuki J.-I. 2002. The ecology and evolutionary biology of clonal plants: an introduction to the proceedings of Clone-2000. *Evol. Ecol.*, 15:223-230.
- Sukhotu T., Kamijima O. and Hosaka K. 2004. Nuclear and chloroplast DNA differentiation in Andean potatoes. *Genome*, 47:46-56.
- Sultan S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sc.*, 5:537-542.
- Sutherland W.J. and Stillman R.A. 1988. The foraging tactics of clonal plants. *Oikos*, 52:239-244.
- Suyama Y., Obayashi K. and Hayashi I. 2000. Clonal structure in a dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) population inferred from amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprints. *Molecular Ecology*, 9:901-906.
- Taylorson R.B. 1967. Seasonal variation in sprouting and available carbohydrate in yellow nutsedge tubers. *Weeds*, 15:22-24.
- Tayyar R.I., Nguyen J.H.T. and Holt J.S. 2003. Genetic and morphological analysis of two novel nutsedge biotypes from California. *Weed Science*, 51:731-739.
- Ter-Mikaelian M.T., Wagner R.G., Bell F.W. and Shropshire C. 1999. Comparison of photosynthetically active radiation and cover estimation for measuring the effects of interspecific competition on jack pine seedlings. *Can. J. For. Res.*, 29:883-889.
- Thomas P.E.L. 1969. Effects of Dessication and Temperature on Survival of *Cyperus esculentus* Tubers and *Cynodon dactylon* Rhizomes. *Weed Research*, 9:1-8.
- Thompson F.L. and Eckert C.G. 2004. Trade-offs between sexual and clonal reproduction in an aquatic plant: experimental manipulations vs. phenotypic correlations. *J. Evol. Ecol.*, 17:581-592.

- Thullen R.J. and Keeley P.E. 1975. Yellow Nutsedge Sprouting and Resprouting Potential. *Weed Science*, 23:333-337.
- Thullen R.J. and Keeley P.E. 1979. Seed Production and Germination in *Cyperus esculentus* and *C. rotundus*. *Weed Science*, 27:502-505.
- Thullen R.J. and Keeley P.E. 1981. Longevity of buried yellow nutsedge tubers. *Proc. West. Soc. Weed Sci.*, 34:81-86.
- Thullen R.J. and Keeley P.E. 1987. Influence of Date of Planting on the Growth of Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus*). *Weed Science*, 35:173-176.
- Tumbleson W.E. and Kommedahl T. 1961. Reproductive potential of *Cyperus esculentus* by tubers. *Weeds*, 9:646-653.
- Tumbleson W.E. and Kommedahl T. 1962. Factors affecting dormancy in tubers of *Cyperus esculentus*. *Bot. Gaz.*, 123:186-190.
- USDA, ARS. 1971. *Common weeds of the United States*. New York: Dover.
- Valdes A.M., Slatkin M. and Freiner N.B. 1993. Allele frequencies at microsatellite loci: the stepwise mutation model revisited. *Genetics*, 133:737-749.
- Van T.K., Haller W.T. & Garrard L.A. 1978. The effect of daylength and temperature on *Hydrilla* growth and tuber production. *Journal of Plant Management*, 16:57-59.
- Van Dam J., Kooman P.L. & Struik P.C. 1996. Effects of temperature and photoperiod on early growth and final number of tubers in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Potato Research*, 39:51-62.
- Vekemans X. 2002. AFLP-SURV version 1.0. Distributed by the author. Laboratoire de Génétique et Ecologie Végétale, Université Libre de Bruxelles, Belgique.
- Vekemans X., Beauwens T., Lemaire M. and Roldan-Ruiz I. 2002. Data from amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers show indication of size and of a relationship between degree of homoplasmy and fragment size. *Mol. Ecol.*, 11:139-151.
- Volz M.G. 1977. Infestations of yellow nutsedge in cropped soil: effects on soil nitrogen availability to the crop and on associated N transforming bacterial populations. *Agro-Eco-Systems*, 3:313-323.
- Vos P., Hogers R., Bleeker M., Reijmans M., van de Lee T., Hornes M., Frijters A., Pot J., Peleman J., Kuiper M. and Zabeau M. 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research*, 23:4407-4414.
- Waller D.M. and Steingraeber D.A. 1985. Branching and Modular Growth: Theoretical Models and Empirical Patterns. In : *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Eds : Jackson J.B.C., Buss L.W. and Cook R.E., Yale University Press, New Haven and London. Chapter 7, pp 225-257.
- Wax L.M., Stoller E.W., Slife F.W. and Andersen R.N. 1972. Yellow nutsedge control in soybeans. *Weed Science*, 20:194-201.
- Wehtje G.R., Walker R.H., Grey T.L. and Hancock H.G. 1997. Response of purple (*Cyperus rotundus*) and yellow nutsedges (*C. esculentus*) to selective placement of sulfentrazone. *Weed Science*, 45:382-387.
- Weiner J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Persp. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 6:207-215.
- Weinig C. 2000. Plasticity versus canalization: population differences in the timing of shade-avoidance responses. *Evolution*, 54:441-451.
- Weising K. and Gardner C. 1999. A set of conserved PCR primers for the analysis of single sequence repeat polymorphism in chloroplast genomes of dicotyledon angiosperms. *Genome*, 42:9-19.
- Westley L.C. 1993. The effect of inflorescence bud removal on tuber production in *Helianthus tuberosus* L. (*Asteraceae*). *Ecology*, 74:2136-2144.
- Widén B., Cronberg N. and Widén M. 1994. Genotypic Diversity, Molecular Markers and Spatial Distribution of Genets in Clonal Plants, a Literature Survey. *Folia Geobot. Phytotax., Praha*, 29:245-263.
- Wilcut J.W. 1998. Influence of pyrithiobac sodium on purple (*Cyperus rotundus*) and yellow nutsedge (*C. esculentus*). *Weed Science*, 46:111-115.
- Wilén C.A., Holt J.S. and McCloskey W.B. 1996. Effects of Soil Moisture on Observed and Predicted Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus* L.) Emergence. *Weed Science*, 44:890-896.

- William R.D. and Bendixen L.E. 1987. Year-Round Management of Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus*): An Extension Worker's Summary. *Weed Technology*, 1:99-100.
- Williams R.D. 1982. Growth and reproduction of *Cyperus esculentus* L. and *Cyperus rotundus* L. *Weed Research*, 22:149-154.
- Williamson M.H. and Fitter A. 1996. The characters of successful invaders. *Biol. Conserv.*, 78:163-170.
- Wills G.D., Hoagland R.E. and Paul R.N. 1980. Anatomy of Yellow Nutsedge (*Cyperus esculentus*). *Weed Science*, 28:432-437.
- Winkler E. and Fischer M. 2002. The role of vegetative spread and seed dispersal for optimal life histories of clonal plants: a simulation study. *Evol. Ecol.*, 15:281-301.
- Wright S. 1951. The genetic structure of populations. *Ann. Eugenics*, 15:323-354.
- Yin X. and Schapendonk A.H.C.M. 2004. Simulating the partitioning of biomass and nitrogen between roots and shoots in crop and grass plants. *NJAS*, 51-4:407-426.
- Yip C.P. 1978. *Yellow nutsedge (Cyperus esculentus L.) ecotypes, their characteristics and responses to environment and herbicides*. Ph. D. Thesis. Cornell. Univ., Ithaca, NY, USA.
- Yu F., Chen Y. and Dong M. 2002. Clonal integration enhances survival and performance of *Potentilla anserina*, suffering from partial sand burial on Ordos plateau, China. *Evol. Ecol.*, 15:303-318.

Tableau II.1 - Avantages évolutifs apparents des reproductions sexuée et asexuée et quelques traits d'histoire de vie. D'après Silander (1985) et Navas (1989).

| | Reproduction sexuée | Reproduction asexuée |
|--|---|--|
| caractéristiques génétiques | <ul style="list-style-type: none"> * Variation génétique (méioses) <ul style="list-style-type: none"> ▫ recombinaison ▫ allogamie ▫ migration ▫ non transmission des mutations somatiques | <ul style="list-style-type: none"> * Duplication d'un génotype par mitoses <ul style="list-style-type: none"> ▫ avantage mitotique ▫ propagation d'individus sexuellement stériles ▫ variabilité par mutations somatiques |
| Caractéristiques de la dispersion | <ul style="list-style-type: none"> * Sélection large de l'habitat (aléatoire ou dirigée si agents de dispersion) * Distance potentiellement longue * Faible probabilité d'installation | <ul style="list-style-type: none"> * Sélection locale de l'habitat (active, aléatoire ou uniforme) * Distance généralement courte * Forte probabilité d'installation |
| Caractéristiques de la croissance | <ul style="list-style-type: none"> * Production saisonnière * Dormance potentiellement longue * Phase juvénile longue * Croissance plus ou moins longue * Persistance locale et plus large | <ul style="list-style-type: none"> * Production continue possible * Développement généralement immédiat * Phase juvénile courte * Croissance rapide * Persistance locale obligatoire |
| Traits d'histoire de vie | <ul style="list-style-type: none"> * Echappe aux pathogènes et virus * Sénescence absente * Renouvellement des individus | <ul style="list-style-type: none"> * Transmission facile pathogènes et virus * Sénescence possible * Immortalité potentielle |
| Coût de la reproduction | <ul style="list-style-type: none"> * généralement élevée ? | <ul style="list-style-type: none"> * généralement faible ? |



Photo II.1 – Feuilles de *C. esculentus* (Dodet)



Photo II.2 – Inflorescence
(Dodet).

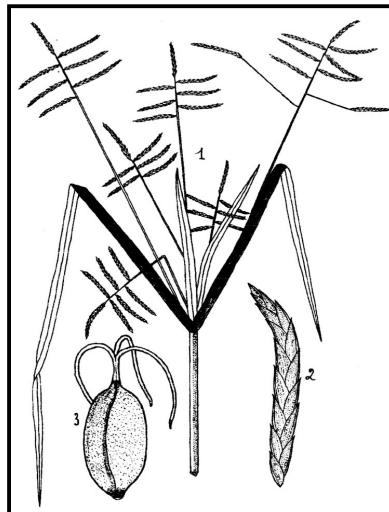


Figure II.1 – Inflorescence
(1) vue générale de l'extrémité
distale de la hampe florale, (2)
épillet (longueur 2,5 cm), (3)
akène (longueur 0,1 mm)
(Lorougnon, 1969).

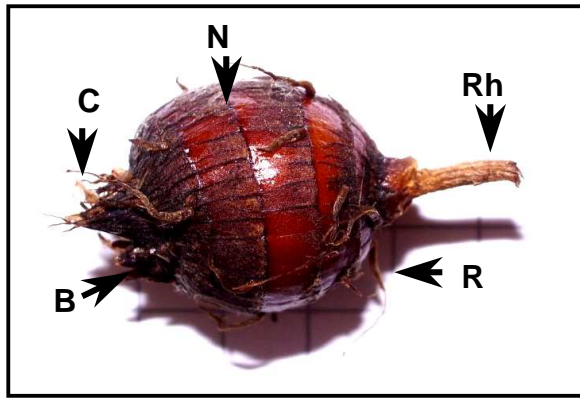


Photo II.3 – tubercule mature typique

(B) bourgeon non protégé dans le cône (C) protecteur des feuilles à l'apex, (N) nœuds, (R) racine, (Rh) vestige du rhizome (Dodet).



Photo II.4 – Bulbe basal (Dodet).

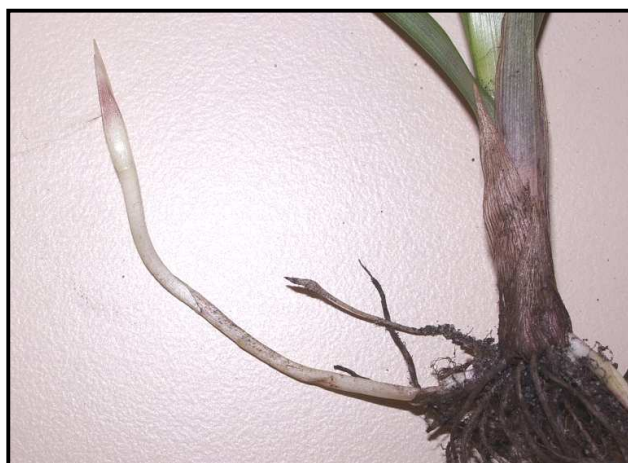


Photo II.5 – Jeune rhizome de *C. esculentus* (Dodet).

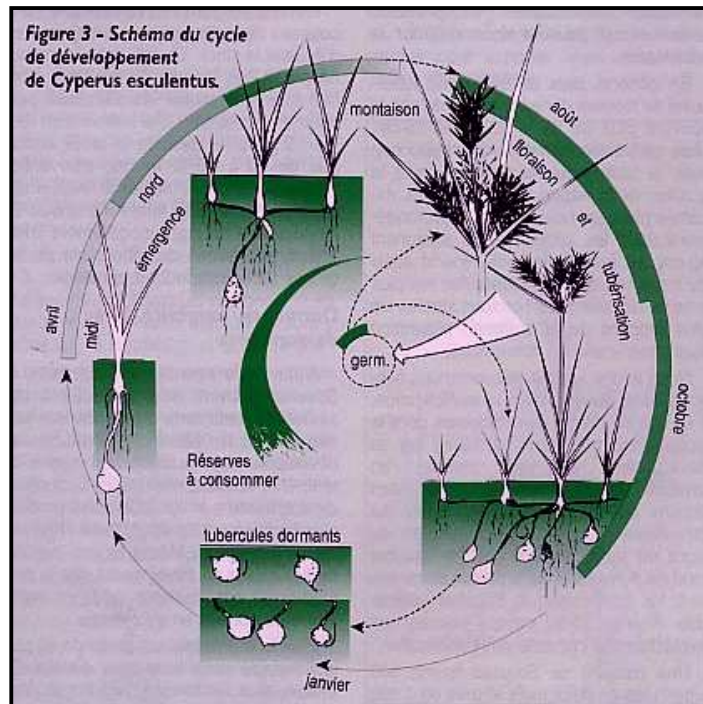


Figure II.2 – Cycle de développement de *C. esculentus* (Jauzein, 1996).

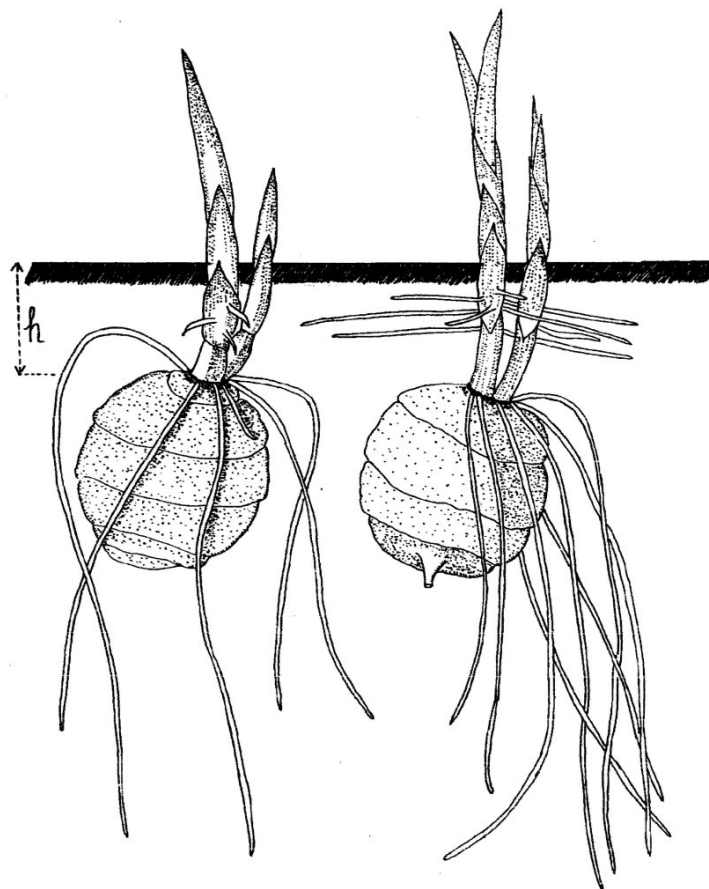


Figure II.3 – Germination du tubercule (Lorougnon, 1969).



**Photo II.6 – Formation des tubercules
(Dodet).**



Figure II.4 - Observation des souchets en 1995 en France (Bernard, 1996).

Un seul foyer en Haute Lande est alors signalé, au sud-ouest de Bordeaux. Les infestations méditerranéennes correspondent à l'espèce *C. rotundus*, tandis que *C. esculentus* pose problème en Sologne.



Photo II.7 – Infestation de *C. esculentus* en bordure de parcelle de maïs en Haute Lande en 2002 (GRCETA SFA).

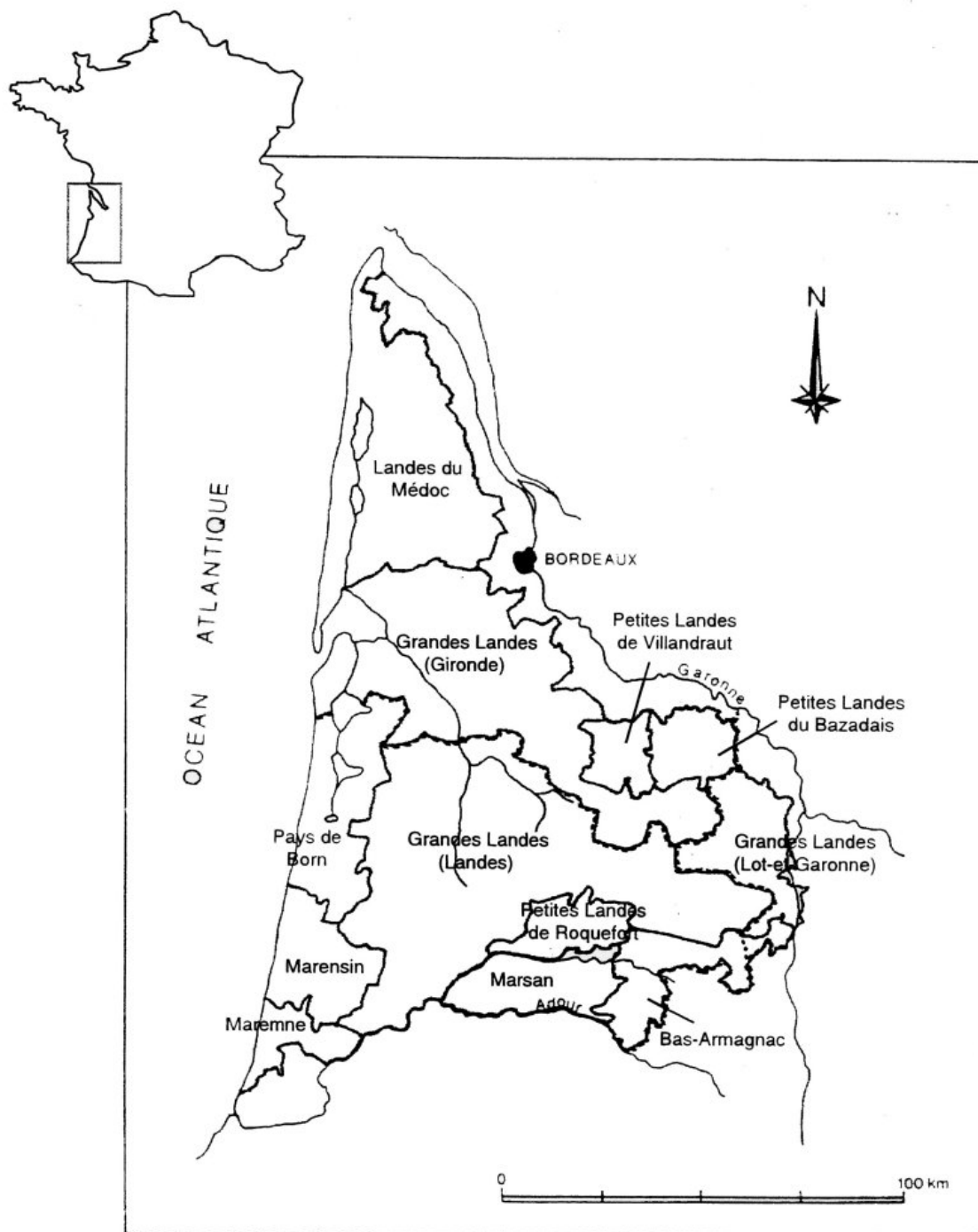


Figure II.5 – Situation géographique et petites régions agricoles des Landes de Gascogne.

Les limites départementales (Gironde, Landes et Lot-et-Garonne) sont indiquées par des traits pointillés (In Jolivet 2000).

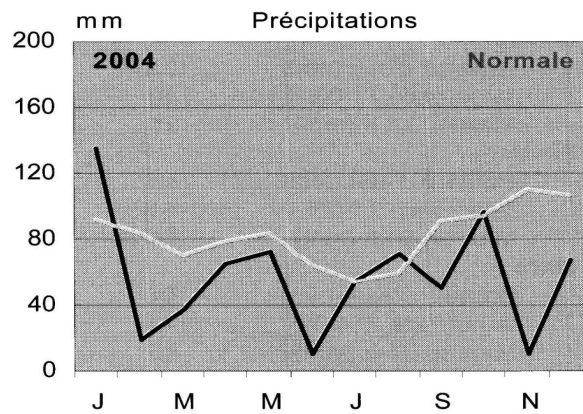
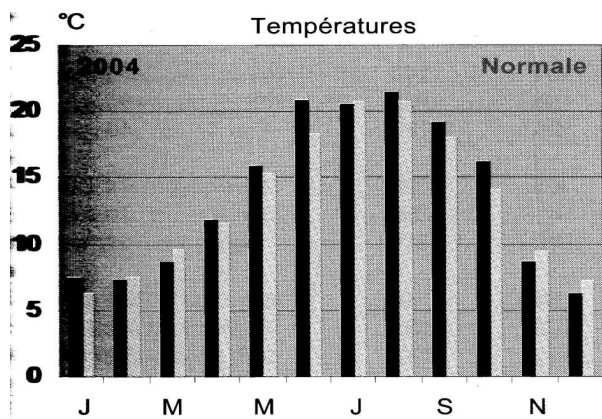


Figure II.6 – Pluviométries et températures mensuelles à la station météorologiques de Bordeaux – Comparaison 2004 et normale (moyenne 1971-2000) (Source METEO France, In Agreste 2005).

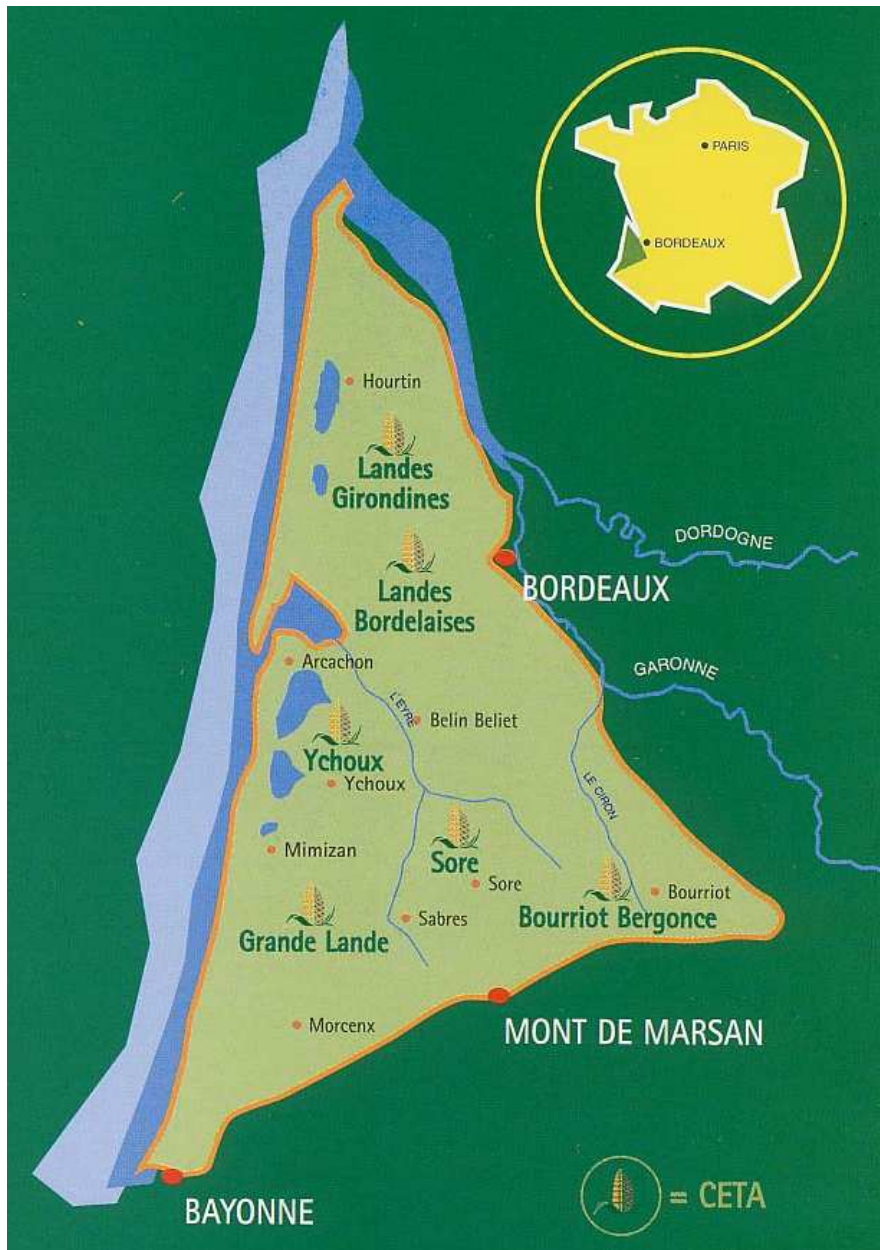


Figure II.7 – Zone d’influence du GRCETA SFA et les différents CETA qui le composent
 (source : GRCETA SFA)

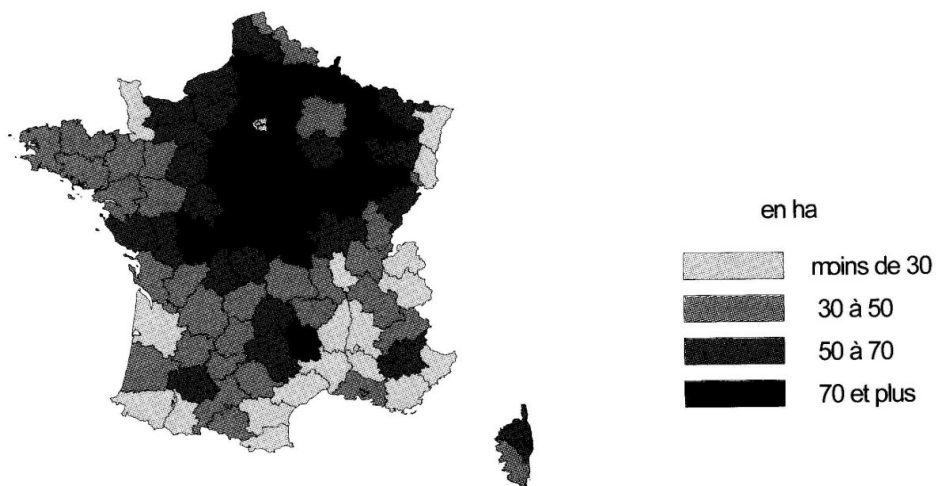


Figure II.8 – Superficie Agricole Utilisée (SAU) moyenne des exploitations par département
(Source Agreste – Enquête structure 2003).

Tableau II.2 – Superficie Agricole Utilisée (SAU) totale, nombre d’exploitations et SAU moyenne par exploitation sur la Haute Lande (Source GRCETA 1999).

| CLASSES DE SUPERFICIE | | LANDES | GIRONDE | TOTAL |
|-----------------------|------------------|-----------|-----------|------------------|
| plus de 100 ha | SAU totale | 35 544 ha | 21 374 ha | 53 158 ha |
| | Nb exploitations | 160 | 65 | 225 |
| | SAU moyenne | 222 ha | 271 ha | 236 ha |
| de 50 à 100 ha | SAU totale | 9 346 ha | 4 226 ha | 13 572 ha |
| | Nb exploitations | 131 | 57 | 188 |
| | SAU moyenne | 71 ha | 74 ha | 72 ha |
| Moins de 50 ha | SAU totale | 7 810 ha | 3 708 ha | 11 518 ha |
| | Nb exploitations | 435 | 171 | 606 |
| | SAU moyenne | 18 ha | 22 ha | 19 ha |
| TOTAL | SAU totale | 52 700 ha | 25 548 ha | 78 248 ha |
| | Nb exploitations | 726 | 293 | 1019 |
| | SAU moyenne | 73 ha | 87 ha | 77 ha |

Tableau II.3 – Répartition du territoire dans les départements de Gironde et des Landes, en milliers d’hectares (Source : Agreste – Statistique Agricole Annuelle 2003 et 2004).

| | Gironde | Landes | Aquitaine |
|--|-----------------|---------------|------------------|
| TERRES ARABLES | 86,2 | 201 | 941,6 |
| Dont céréales | 47 | 138,3 | 501,3 |
| Dont oléagineux | 2,8 | 0,7 | 57,2 |
| Dont pommes de terre et légumes frais | 8,9 | 18,9 | 42,3 |
| Dont fourrages annuels | 4 | 6 | 60,6 |
| Dont prairies artificielles et temporaires | 6,3 | 12,2 | 167 |
| Dont jachères | 15 | 23,5 | 96,5 |
| CULTURES PERMANENTES | 130,3 | 3,1 | 185,3 |
| Dont cultures fruitières | 1,6 | 0,8 | 27 |
| Dont vignes | 128 | 2,1 | 156,2 |
| STH (surfaces toujours en herbe) | 43 | 17,9 | 462 |
| SAU département | 263,2 | 223 | 1 591,90 |
| Territoire agricole non cultivé | 55,6 | 20,8 | 213,6 |
| Surfaces boisées | 499,6 | 627,4 | 1 851,30 |
| SURFACE TOTALE | 1 020,20 | 934,7 | 4 183,40 |

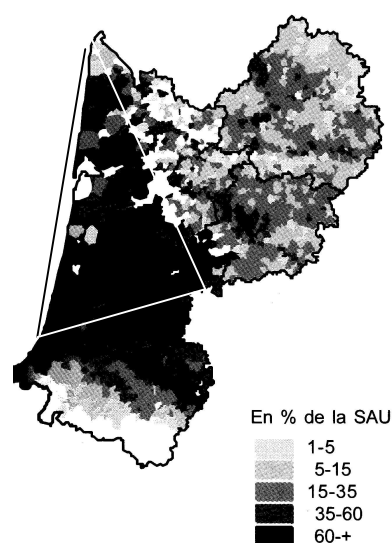
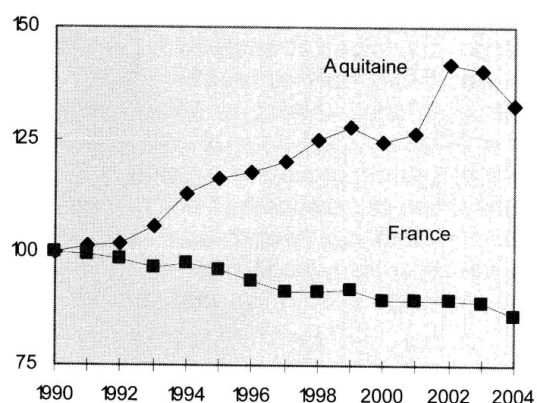


Figure II.9 – Part de l’assolement en maïs grain, semence et doux dans la SAU des exploitations. (Source : ONIC/SIDO – SCEES 2003, In Agreste 2005).

Tableau II.4 – Pourcentage de SAU en maïs par exploitation sur la Haute Lande en 1998 (Source GRCETA 1999).

| SAU totale de l’exploitation | LANDES | GIRONDE | TOTAL Haute Lande |
|-------------------------------------|---------------|----------------|--------------------------|
| > 100 ha | 78,30% | 78,00% | 78% |
| De 50 à 100 ha | 72,40% | 61,00% | 68% |
| < 50 ha | 59,40% | 47,00% | 53% |
| TOTAL | 74,30% | 63,70% | 72% |

Evolution des superficies développées en cultures légumières -Indice 100 EN 1990



Superficie développée en hectares

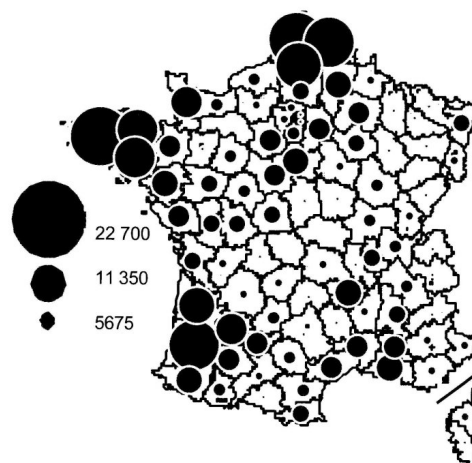


Figure II.10 – a) Evolution des superficies développées en cultures légumières – indice 100 en 1990 et b) Superficies développées en hectares en 2003 (Source Agreste – SAA, In Agreste 2005).

Tableau II.5 – Estimation des principales productions en Haute Lande en 2002 (Source : Agreste Aquitaine 2003, Unilet 2003).

| Production | Haute Lande | | | Aquitaine | | |
|-----------------------|-------------------------|------------------------------|-----------------------------|-------------------------|---------------------|------------------------|
| | Surface Développée (ha) | Rendement Estimé (tonnes/ha) | Production Estimée (tonnes) | Surface Développée (ha) | Production (tonnes) | Aquitaine / France (%) |
| Maïs grain | 58 000 | 9,6 | 556 800 | 355 700 | 3 425 480 | 21% |
| Maïs doux | 8 000 | 18 | 144 000 | 25 767 | 432 040 | 82% |
| Carottes | 5 800 | 45 | 261 000 | 6 070 | 272 270 | 39% |
| Haricot vert | 4 200 | 10 | 42 000 | 7 655 | 78 250 | 21% |
| Asperge | 1 000 | 3 | 3 000 | 1 910 | 5 650 | 25% |
| Pomme de Terre | 600 | 37 | 22 200 | 2 790 | 103 980 | 2% |

Tableau II.6 – Stades repères de développement du maïs et interventions culturales (d'après AGPM – Manuel de référence technique Maïs grain – Maïs fourrage)

| date | avril | mai | mai-début juin | juin | fin juin | début juillet | fin juillet | août | fin août | septembre | fin septembre | octobre |
|-------------------------------------|---|--|--|--|--|---|--|--|--|---|--|--|
| culture | semis/ levée | 2-3 feuilles | 4-5 feuilles/ sevrage | 8-10 feuilles Initiation de la panicule et de l'épi | 12-14 feuilles | panicule visible dans le cornet | floraison femelle | stade limite d'avortement des grains | apparition lentille vitreuse ou dépression au sommet du grain (selon variété) | 50% d'humidité dans le grain | 45% d'humidité dans le grain | 32% d'humidité dans le grain |
| °Cj | 80±20 °Cj selon date semis, climat, sol | | | 44 °Cj nécessaires en moyenne par nouvelle feuille émise | | 220 °Cj avant la floraison femelle | De 825 à 1050 °Cj selon la variété (précoce à tardive) | 250 °Cj après floraison femelle | | 600 à 675 °Cj après floraison femelle | 640 à 700 °Cj après floraison femelle. 18 à 22 °Cj par point d'humidité en moins | 850 à 950 °Cj après floraison femelle |
| stade développe- ment | 1ère feuille à la surface du sol | 1ère feuille à l'extrémité arrondie. La plantule vit sur les réserves de la semence | Alimentation de la plantule par les racines séminalles et coronaires nouvellement émises | Toutes les feuilles sont différenciées, la panicule et le futur épi sont initiés. La plante entre dans sa phase de croissance rapide | Les feuilles recouvrent l'inter- rang. Indice foliaire proche de 1 (1ha de feuilles par ha cultivé) | La panicule émerge du cornet des feuilles. Les soies commencent à s'allonger | Appariation dessoies hors de l'épi. Emission du pollen. Fécondation des ovules. Indice foliaire maximal | Multiplication des cellules de l'albumen (réservoir d'amidon). Taille maximale de la plante. Stockage de la matière sèche dans la tige | Accumulation matière sèche dans le grain. Evolution de la texture de l'amidon | Ralentissement croissance grain. Matière sèche plante entière à 32% environ | Grain à 75 à 80% de son poids maximal. La matière sèche de la tige et des feuilles soutient la croissance des grains. Décroissance rapide de l'indice foliaire | Maturité physiologique. Poids des grains maximal. Aspect desséché de la plante. |
| composantes de rendement | | | Mise en place du peuplement de plantes définitif | Définition du nombre de rangs d'ovules de l'épi principal | | Mise en place du nombre d'épis potentiels et du nombre d'ovules aptes à être fécondés | | | | | Rendement plante entière maximal | Composante "poids de 1000 grains" déterminée |
| | Différenciation et émergence des feuilles | | | Formation des ovules et fécondation | | | | Définition du nombre de grains | | | | |
| | Croissance des feuilles et des racines | | | Croissance des feuilles, des racines et de la tige | | | | Remplissage des grains | | | | |
| alimentation minérale | | Azote : apport fractionné Oligoéléments : apport en végétation si nécessaire (Zn, Mn) | | | | Apport d'azote si fertilisation | | | | | | |
| adventices | Désherbage pré-semis ou pré-levée | 1) Désherbage complémentaire, en plein sur graminées et dicotylédones annuelles désherbage mécanique (binage) et chimique 2) Premier traitement des vivaces | | | Eventuellement, 2ème traitement des vivaces en dirigé | | | | | | | |
| ravageurs | | Fonction avertissements de la Protection des Végétaux (surveillance pucerons, sésamies) | | | Surveillance pyrale | | | | | | | |
| alimentation en eau | | | | Début sensibilité stress hydrique | Déclenchement irrigation (selon mesures tensiomètres) | | Rythme de croisière : dose et fréquence adaptée au sol et au climat | | Fin irrigation selon date, stade et réserve du sol | | | |
| récolte | | | | | | | | | | | | Récolte grain après 35% d'humidité |

Tableau II.7 – Calendrier de culture de la carotte primeur (jeune carotte) et de la carotte de saison (grosse carotte) (d'après Cifil, 1992)

| | date | janvier | février | mars | avril | mai | juin | juillet | août | septembre | octobre | novembre | décembre |
|--------------------------|-----------------------|-----------------|---|---|---|---|---|--------------------------------------|----------------------------|-----------|---------|----------|----------|
| carotte primeur | travail du sol | préparation sol | | | | | | | | | | | |
| | culture | | semis | | | | | | | | | | |
| | adventices | | désherbage chimique | | désherbage de rattrapage en cas de besoin | | | | | | | | |
| | ravageurs | | protection phytosanitaire (cavity spot) | | protection phytosanitaire (cavity spot) | protection phytosanitaire (mouche de la carotte) | | | | | | | |
| | alimentation en eau | | | | | irrigation en fonction de la demande climatique | | | | | | | |
| | récolte | | | | | | récolte | | | | | | |
| carotte de saison | travail du sol | | | analyse de sol et désinfection en cas de besoin (nématodes) | préparation sol | | | binage | | | | | |
| | alimentation minérale | | | | fumure de fond | | | | engrais foliaire si besoin | | | | |
| | culture | | | | semis | | | | | | | | |
| | adventices | | | | désherbage chimique | | | désherbage chimique en cas de besoin | | | | | |
| | ravageurs | | | | | protection phytosanitaire (mouche et cavity spot) | | | | | | | |
| | alimentation en eau | | | | | | irrigation en fonction de la demande climatique et des besoins des plants | | | | | | |
| | récolte | | | | | | | récolte | | | | | |

Tableau II.8 – Exemples de rotations culturales pratiquées en Haute Lande (HV : haricot vert, M : maïs, C : carottes, PDT : pomme de terre, MD : maïs doux)

| Année | Rotation 1 | Rotation 2 | Rotation 3 | Rotation 4 | Rotation 5 |
|--------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| 2005 | M | HV x2 | C | C | Poireau |
| 2004 | M | M | M | MD | MD |
| 2003 | M | M | PDT | Poireau | C/orge |
| 2002 | M | Bulbes | M | C x2 | HV x2 |
| 2001 | M | C x2 | M | HV x2 | M |
| 2000 | M | MD | C | MD | M |

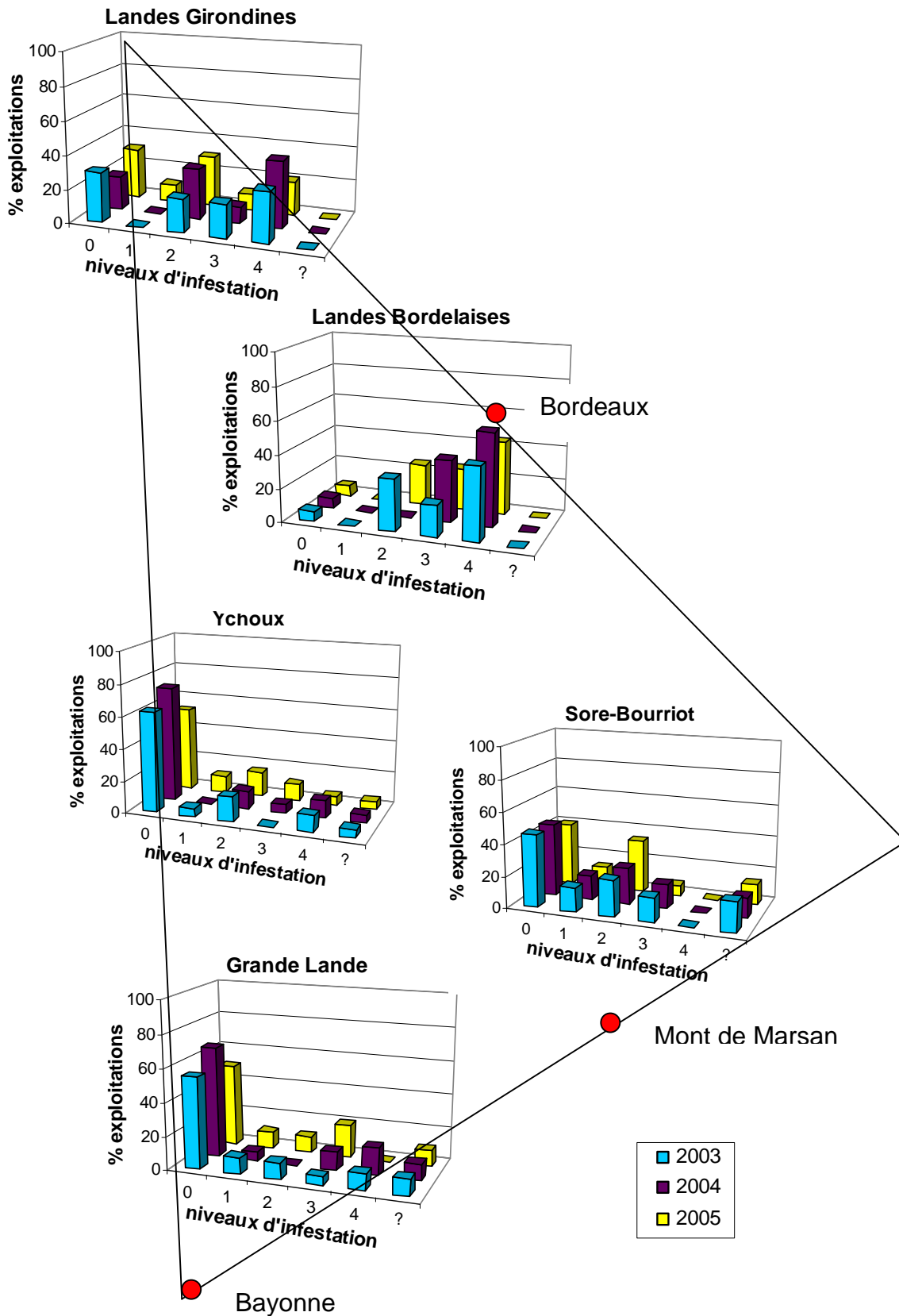


Figure II.11 – Evolution des infestations de *C. esculentus* par CETA entre 2003 et 2005.

0 : absence, 1 : présence en bordures de parcelles et/ou en fossés, 2 : taches ponctuelles dans une ou quelques parcelles, 3 : taches importantes dans une ou quelques parcelles, 4 : infestation généralisée à l'ensemble de l'exploitation, ? : exploitant ne sachant pas si *C. esculentus* est présent sur son exploitation.

Table 1. Polymorphism revealed for each primer pair.

| primer pair | number of bands | number of polymorphic bands | % of polymorphic bands |
|-------------|-----------------|-----------------------------|------------------------|
| E-AC/M-GCA | 31 | 23 | 74.2 |
| E-AC/M-CAA | 65 | 47 | 72.3 |
| E-AC/M-CAC | 39 | 21 | 53.8 |
| E-AC/M-CAG | 52 | 41 | 78.8 |
| E-AC/M-CAT | 66 | 48 | 72.7 |
| Total | 253 | 180 | 71.1 |

Table 2. Number of *C. eragrostis* and *C. esculentus* genets and range of marker differences among genets.

| site | zone | species | number of samples | number of genets | range of number of marker differences |
|------|-------|----------------------|-------------------|------------------|---------------------------------------|
| 43 | 1 | <i>C. eragrostis</i> | 3 | 1 | 0 |
| 44 | 1 | <i>C. eragrostis</i> | 3 | 2 | 0-1 |
| 4 | 2 | <i>C. eragrostis</i> | 3 | 1 | 0 |
| 37 | 3 | <i>C. eragrostis</i> | 3 | 1 | 0 |
| 16 | 4 | <i>C. eragrostis</i> | 3 | 1 | 0 |
| 29 | 4 | <i>C. eragrostis</i> | 3 | 1 | 0 |
| 56 | 4 | <i>C. eragrostis</i> | 3 | 1 | 0 |
| 45 | 1 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 2 | 0-2 |
| 46 | 1 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 1 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 2 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 5 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 8 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 12 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 13 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 14 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 2 | 0-4 |
| 15 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 2 | 0-4 |
| 17 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 3 | 1 |
| 21 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 22 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 2 | 0-6 |
| 23 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 25 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 2 | 0-13 |
| 26 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 2 | 0-3 |
| 28 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 31 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 32 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 33 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 2 | 0-8 |
| 35 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 38 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 39 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 40 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 41 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 2 | 0-2 |
| 42 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 2 | 0-2 |
| 47 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 2 | 0-2 |
| 48 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 49 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 2 | 0-2 |
| 50 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 51 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 52 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 2 | 0-3 |
| 53 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 3 | 3-13 |
| 59 | 2 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 7 | 3 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 3 | 10-19 |
| 18 | 3 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 3 | 1-7 |
| 19 | 3 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 20 | 3 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 24 | 3 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 2 | 0-1 |
| 27 | 3 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 36 | 3 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 58 | 3 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 3 | 4 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 2 | 0-2 |
| 6 | 4 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 9 | 4 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 10 | 4 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 2 | 0-1 |
| 11 | 4 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 2 | 0-1 |
| 30 | 4 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 34 | 4 | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 57 | Dord | <i>C. esculentus</i> | 3 | 2 | 0-3 |
| 60 | Loire | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 54 | Sol | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |
| 55 | Sol | <i>C. esculentus</i> | 3 | 1 | 0 |

Fig. 1. Sample localities. Clustering according to the importance and the oldness of the infestations. Circles for *C. esculentus* and squares for *C. eragrostis*.

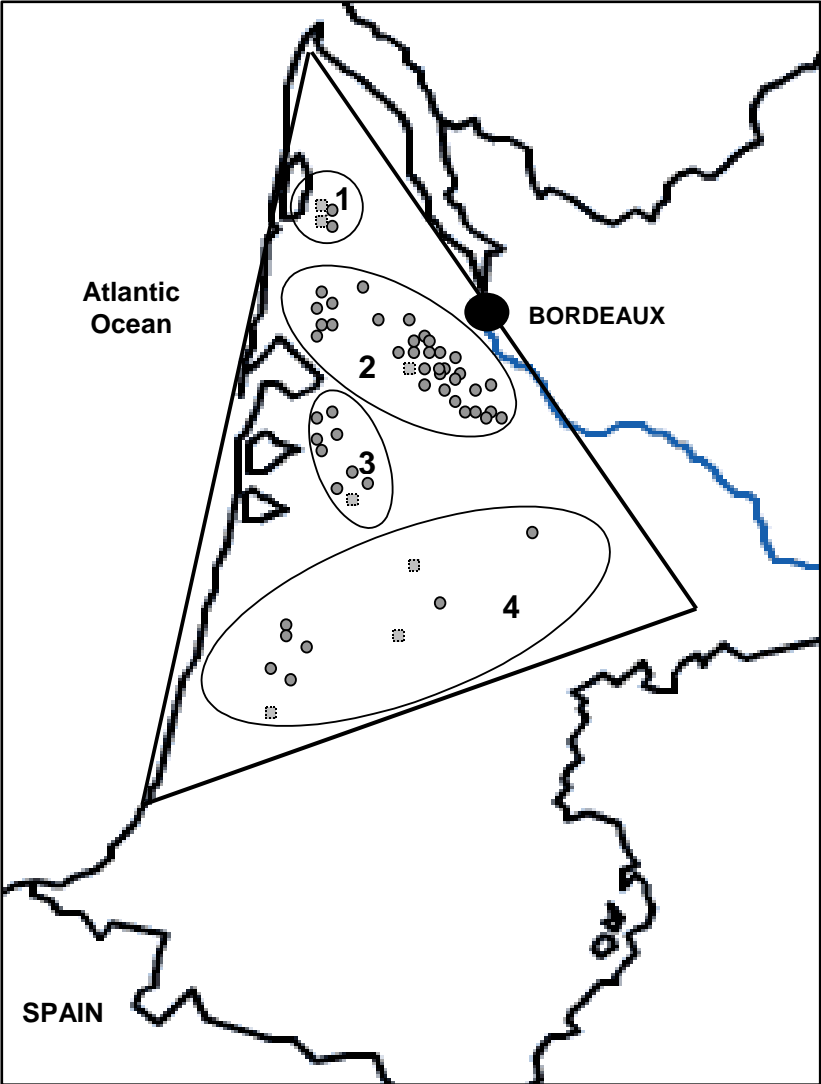


Fig. 2. UPGMA clustering based on Nei's genetic distance of amplified fragment length polymorphism (AFLP) profiles between the 180 individuals of *Cyperus esculentus* and *C. eragrostis*. *C. esculentus* individuals are specified by their sampling localities (number 1 to 4). Remarkable individuals are specified by their sampling numbers (no).

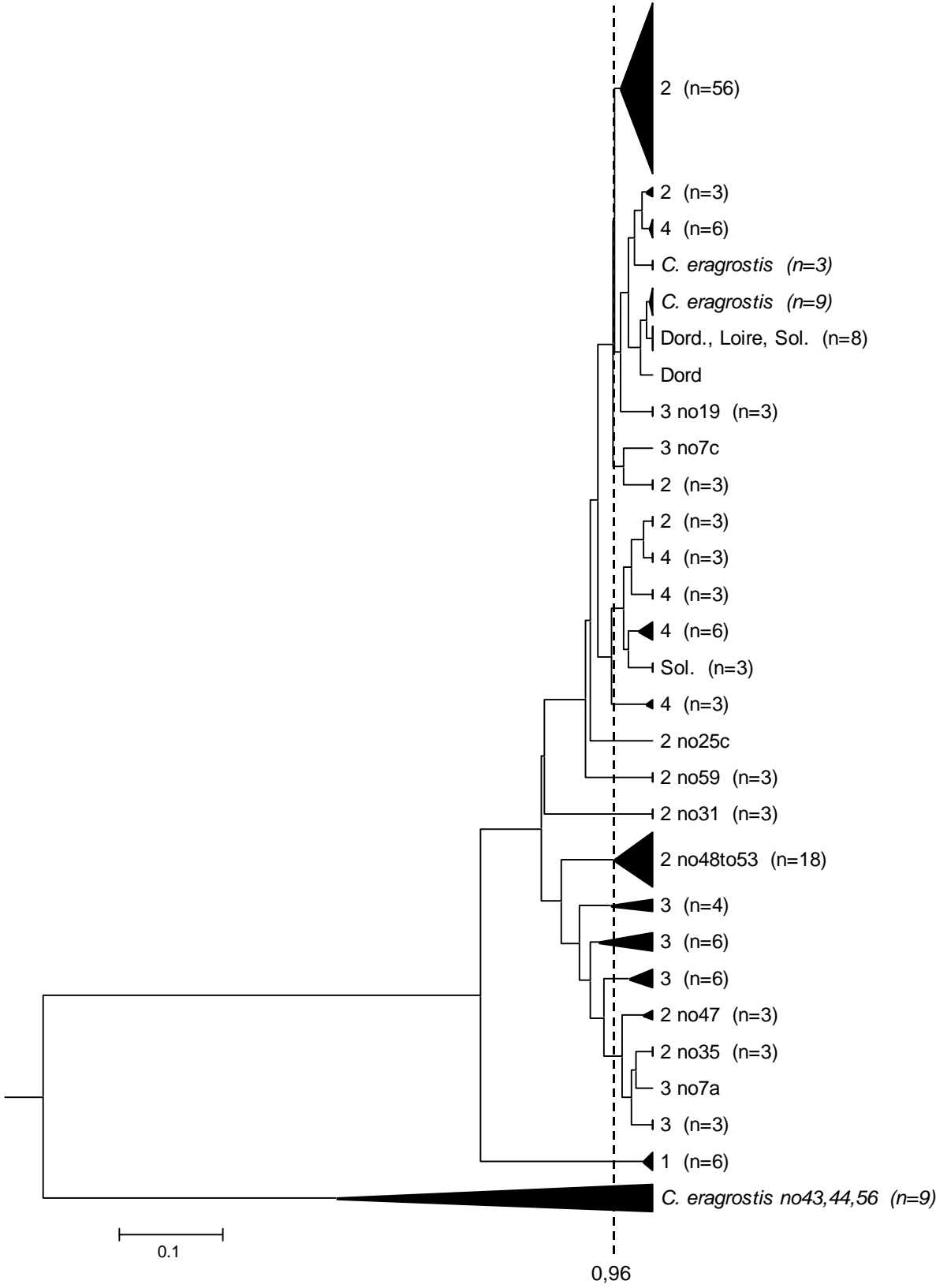


Fig. 3. Graphic representation of the factorial correspondence analysis (FCA) based on 180 AFLP markers for 180 samples from *Cyperus esculentus* and *C. eragrostis*. (a) The first two axis. (b) The first and the third axis.

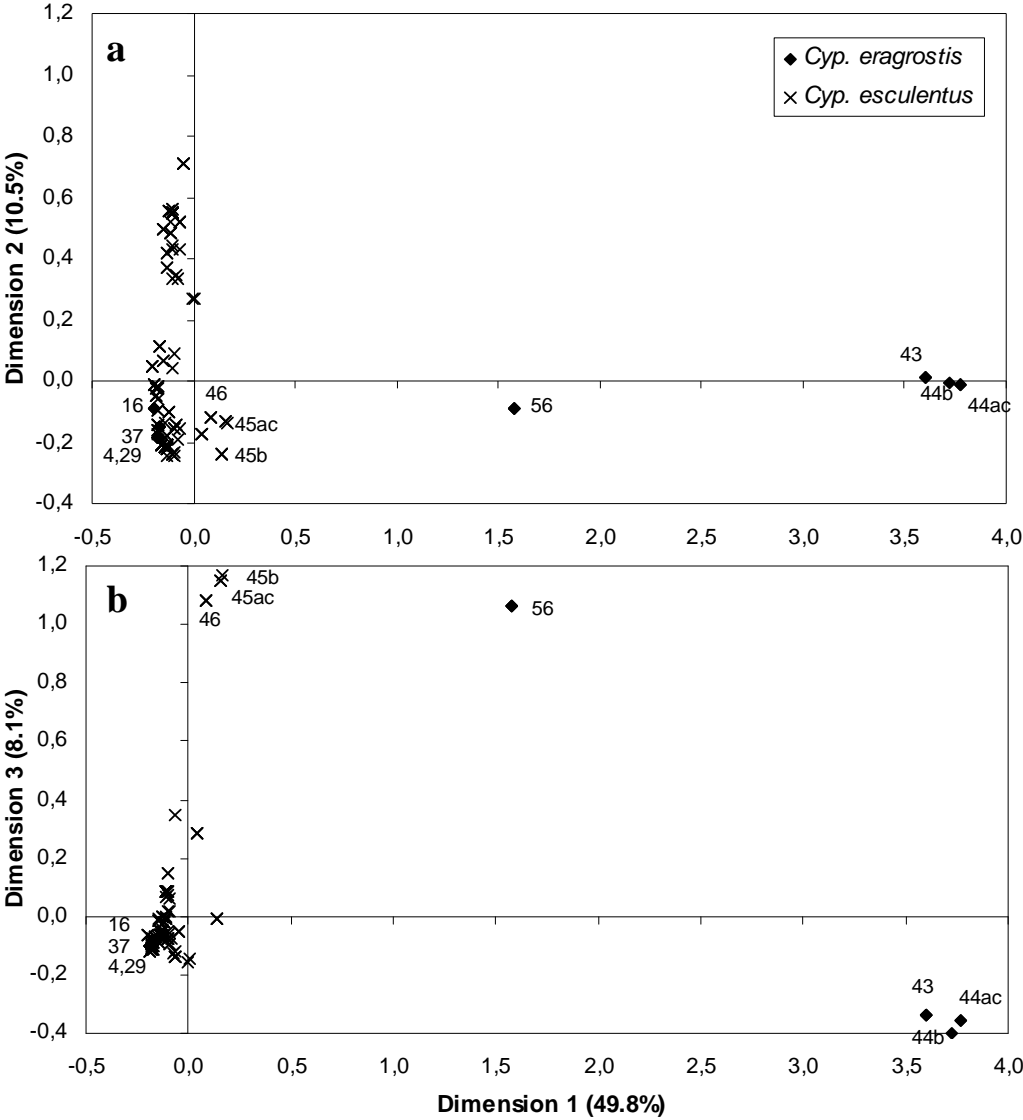


Fig. 4. Graphic representation of the factorial correspondence analysis (FCA) based on 114 AFLP markers for 162 samples from *C. esculentus*. (a) The first two axis. (b) The first and the third axis.

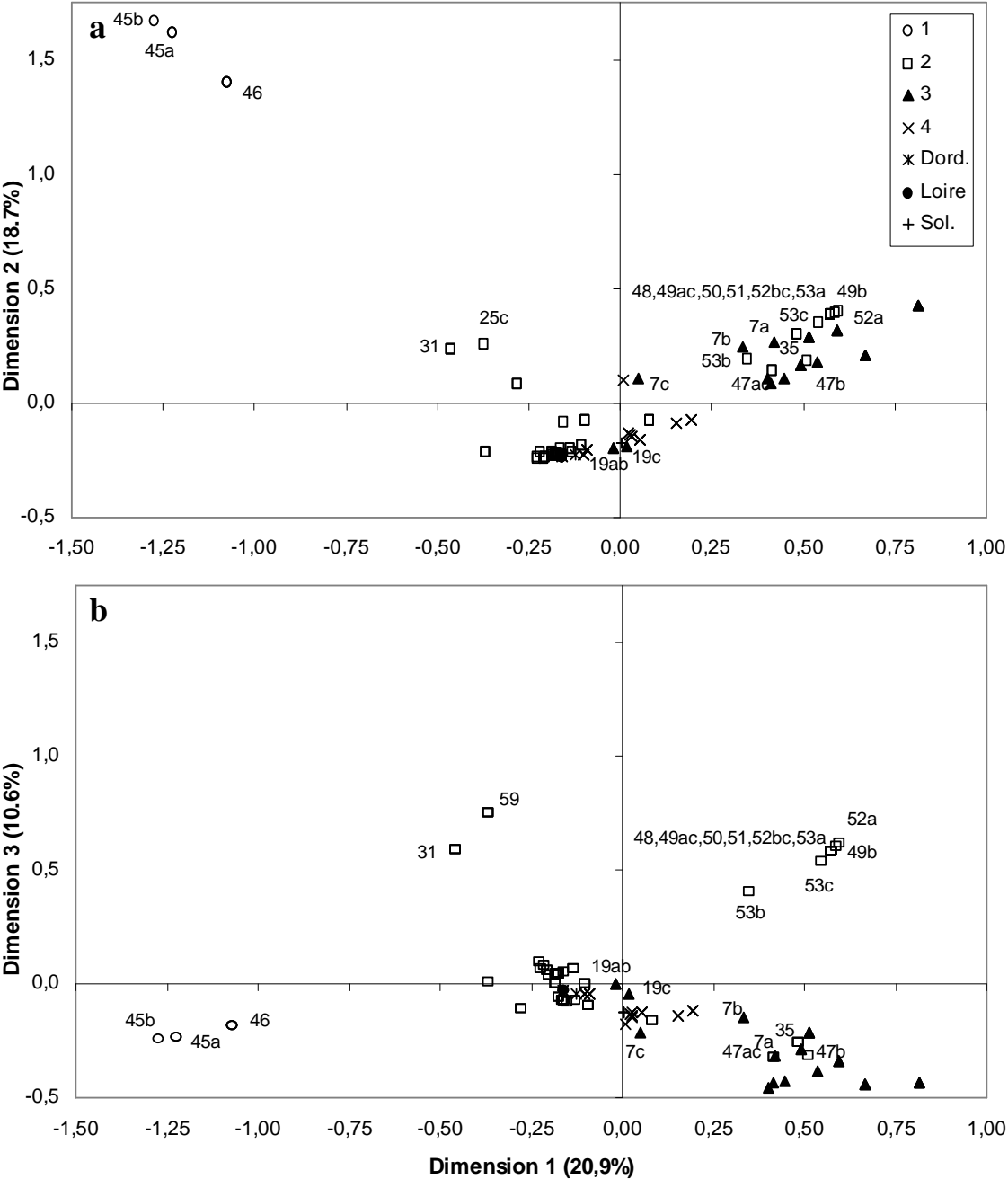


Tableau III.1 Origine, espèce, haplotype et hétéroplasmie éventuelle des 46 individus analysés.

| n° | origine | espèce | ccmp 5 | ccmp 10 | ccmp 6 | ccmp 2 | haplotype | code haplotype | hétéroplasmie |
|----|---------|-------------|--------|---------|--------|--------|---------------|----------------|---------------|
| 21 | z 2 | <i>erag</i> | 4/14 | 5 | 1 | 14 | 4/14-5-1-14 | ER2 | * |
| 33 | z 2 | <i>erag</i> | 1/14 | 1/5 | 1 | 14 | 1/14-1/5-1-14 | ER3 | ** |
| 1 | z 2 | <i>erag</i> | 1 | 5 | 1 | 6 | 1-5-1-6 | ER4 | |
| 26 | z 2 | <i>erag</i> | 1 | 1 | 1 | 7 | 1-1-1-7 | ER5 | |
| 5 | z 4 | <i>erag</i> | 1 | 5 | 1 | 7 | 1-5-1-7 | ER1 | |
| 9 | z 4 | <i>erag</i> | 1 | 5 | 1 | 7 | 1-5-1-7 | ER1 | |
| 32 | z 4 | <i>erag</i> | 1 | 5 | 1 | 7 | 1-5-1-7 | ER1 | |
| 43 | z 4 | <i>erag</i> | 1 | 5 | 1 | 7 | 1-5-1-7 | ER1 | |
| 7 | z 4 | <i>erag</i> | 10 | 5 | 1 | 7 | 10-5-1-7 | ER6 | |
| 23 | z 4 | <i>erag</i> | 10 | 5 | 1 | 1 | 10-5-1-1 | ER7 | |
| 13 | Loire | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 44 | Loire | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 45 | Loire M | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 51 | Loire M | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 47 | M&L | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 48 | M&L | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 50 | M&L | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 52 | M&L | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 12 | Seych | <i>esc</i> | 5 | 5 | 1 | 7 | 5-5-1-7 | ES7 | |
| 30 | Seych | <i>esc</i> | 5 | 5 | 1 | 7 | 5-5-1-7 | ES7 | |
| 15 | z 1 | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 17 | z 1 | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 25 | z 1 | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 28 | z 1 | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 34 | z 1 | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 35 | z 1 | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 16 | z 1 | <i>esc</i> | 4 | 1 | 1 | 7 | 4-1-1-7 | ES3 | |
| 40 | z 1 | <i>esc</i> | 4 | 1 | 1 | 7 | 4-1-1-7 | ES3 | |
| 42 | z 1 | <i>esc</i> | 4 | 1/5 | 1 | 7 | 4-1/5-1-7 | ES4 | * |
| 3 | z 2 | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 4 | z 2 | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 24 | z 2 | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 36 | z 2 | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 38 | z 2 | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 22 | z 2 | <i>esc</i> | 10/14 | 5 | 1 | 14 | 10/14-5-1-14 | ES6 | * |
| 27 | z 3 | <i>esc</i> | 4 | 5 | 1 | 7 | 4-5-1-7 | ES1 | |
| 11 | z 3 | <i>esc</i> | 4 | 1 | 7 | 13 | 4-1-7-13 | ES2 | |
| 8 | z 4 | <i>esc</i> | 4 | 1 | 1 | 1 | 4-1-1-1 | ES5 | |
| 2 | z 2 | <i>long</i> | 5 | 1/5 | 1 | 7 | 5-1/5-1-7 | L1 | * |
| 31 | z 2 | <i>long</i> | 14 | 1/5 | 1 | 14 | 14-1/5-1-14 | L2 | * |
| 6 | z 4 | <i>long</i> | 5 | 1/5 | 1 | 7 | 5-1/5-1-7 | L1 | * |
| 39 | z 4 | <i>long</i> | 5 | 1/5 | 1 | 7 | 5-1/5-1-7 | L1 | * |
| 14 | Béz | <i>rot</i> | 5 | 1 | 1 | 7 | 5-1-1-7 | R1 | |
| 41 | Béz | <i>rot</i> | 5 | 1/5 | 1 | ? | 5-1/5-1-? | R4 | * |
| 10 | z 2 | <i>rot</i> | 3 | 1/5 | 1 | 7 | 3-1/5-1-7 | R2 | * |
| 37 | z 2 | <i>rot</i> | 3 | 5 | 7 | 13 | 3-5-7-13 | R3 | |

Le nombre d'étoiles* dans la colonne hétéroplasmie correspond au nombre de loci qui montrent deux allèles différents. Les nombres pour chaque locus correspondent au niveau de lecture sur les gels. Ainsi, pour « ccmp 5 », les variants 4 et 5 diffèrent en taille d'un seul nucléotide. ? pour une bande mal lisible.

Tableau III.2 Tableau de contingence haplotypes / espèces

| espèces | haplotypes | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------|------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|----|----|----|----|----|
| | ER1 | ER2 | ER3 | ER4 | ER5 | ER6 | ER7 | ES1 | ES2 | ES3 | ES4 | ES5 | ES6 | ES7 | L1 | L2 | R1 | R2 | R3 | R4 |
| <i>esc</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 20 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>era</i> | 4 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>long</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>rot</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |

ENCADRE 1

Test au tetrazolium (TZ)

Principe

Le test au tetrazolium est un test biochimique permettant de différencier les graines vivantes des graines mortes en se basant sur l'activité des enzymes de la respiration. Les graines hydratées sont incubées dans une solution salée, diluée, de chlorure de 2,3,5-triphényltetrazolium, initialement incolore. Le chlorure de tetrazolium est réduit par les ions hydrogène libérés par les enzymes déshydrogénases des tissus vivants en un composé chimique, le formazan, insoluble dans l'eau et de couleur rouge. Les embryons présentant une respiration active se colorent en rouge et sont alors considérés comme « viables ». Les tissus morts restent incolores. Plus la couleur est foncée, plus la respiration de la graine est intense. Une couleur rose claire indique une viabilité réduite, comparativement aux graines teintées en rouge sombre.

Protocole

- Hydratation

Les graines sont hydratées par immersion dans l'eau ou pré humidifiées entre deux papier de germination humides pendant une nuit. Cette hydratation est indispensable pour activer les enzymes de la respiration.

- Coupe des graines

Elles sont ensuite coupées transversalement ou longitudinalement selon leur taille et leur forme à l'aide d'un scalpel pour exposer l'embryon à la solution.

- Coloration

Le sel de tetrazolium est mélangé à de l'eau pour former une solution (0,1% à 1% selon les graines). Les graines y sont plongées pendant 24 à 48h. Les ions hydrogène réduisent le TZ incolore en formazan rouge qui colore les tissus vivants tandis que les tissus morts restent incolores.

Application aux tubercules de *C. esculentus*

Bien qu'initialement développé et majoritairement utilisé pour les graines, le test TZ s'est révélé également efficace sur d'autres organes. Par exemple, Szabo (2003)¹ l'a utilisé avec succès pour détecter l'activité respiratoire dans des rhizomes de roseau (*Phragmites australis*).

Des essais réalisés sur des tubercules de *C. esculentus* ont montré l'efficacité de la méthode.

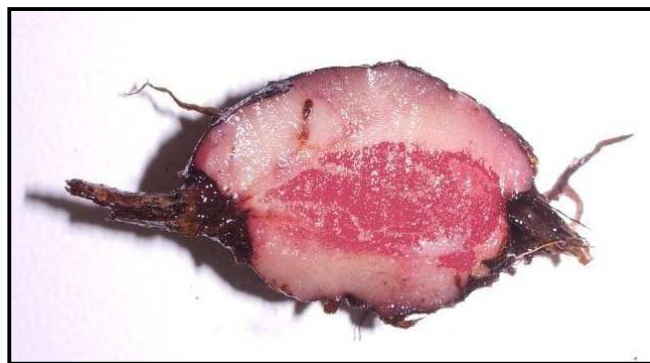


Photo III.1 - Coupe longitudinale d'un tubercule de *C. esculentus* colorée au tetrazolium (concentration 1%) après 12h d'hydratation et 24h d'incubation. L'embryon, coloré en rouge sombre, est vivant.

¹ Szabo, E., 2003. The Use of the Tetrazolium Reduction Test for the Detection of the Terminal Electron Transport System (ETS) Activity in Decomposing Reed (*Phragmites australis* Trin. ex Steud.) Rhizome. *International Journal of Limnology* 39:63-70.

Tableau IV.1 (a) Influence de la période de formation dans l'année (expérimentation 1) et (b) des basses températures (expérimentation 2) sur la capacité de germination des tubercules.

| | traitement | nombre de tubercules mis à germer | nombre de tubercules germés* |
|----------|-------------------------|--------------------------------------|---------------------------------|
| a | précoce | 100 | 29 a |
| | intermédiaire | 100 | 39 a |
| | tardive | 100 | 87 b |
| b | température ambiante | 200 | 0 a |
| | 4°C | 200 | 136 b |

* des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de 5% (test du χ^2 de Pearson).

Tableau IV.2 Influence de la profondeur d'enfouissement sur la capacité germinative des tubercules (expérimentation 3).

| profondeur (cm) | nombre de tubercules mis à germer | nombre de tubercules germés | % germination* |
|-----------------|-----------------------------------|-----------------------------|----------------|
| 1 | 50 | 24 | 48ab |
| 10 | 50 | 11 | 22c |
| 20 | 50 | 14 | 28ac |
| 40 | 50 | 29 | 58b |

* des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de 5% (test du χ^2 de Pearson).

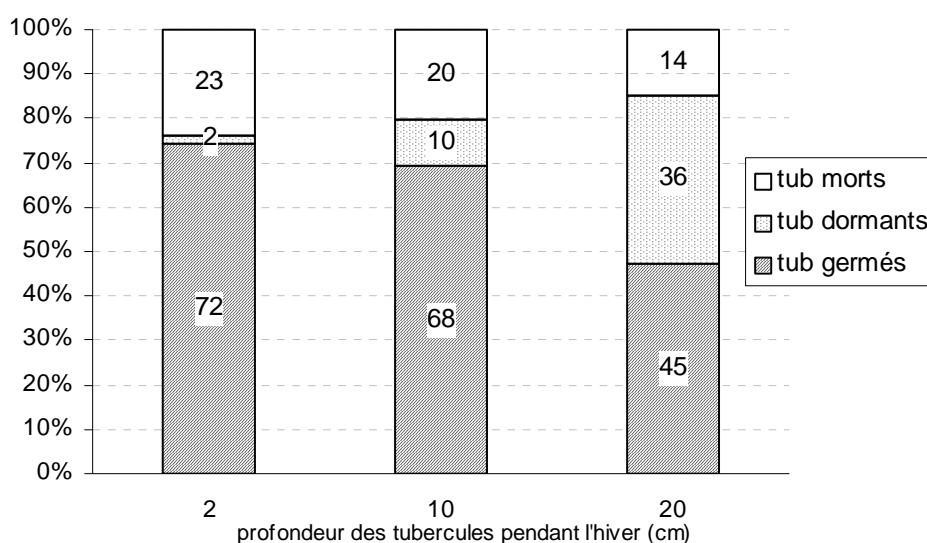


Figure IV.1 Proportion de tubercules germés, dormants et morts aux différentes profondeurs d'enfouissement (expérimentation 4). Les valeurs indiquées dans les diagrammes correspondent aux nombres (et non au pourcentage) de chaque type de tubercules.

Tableau IV.3 Proportion (%) de tubercules germés, dormants et morts aux différentes profondeurs d'enfouissement et résultats du test de comparaison des proportions (test χ^2 de Pearson).

| profondeur (cm) | tubercules germés | tubercules dormants | tubercules morts |
|-----------------|-------------------|---------------------|------------------|
| 2 | 74,2 (a,a) | 2,1 (a,b) | 23,7 (a,c) |
| 10 | 69,4 (a,a) | 10,2 (a,b) | 20,4 (a,b) |
| 20 | 47,4 (b,a) | 37,9 (b,a) | 14,7 (a,b) |

La première lettre entre parenthèses compare, pour un type de tubercule donné, les trois profondeurs. La seconde lettre compare, pour une profondeur donnée, les trois catégories de tubercules. Des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil de 5%.

ENCADRE 2

Le taux de croissance relative RGR (Relative Growth Rate)

L'analyse de la croissance végétale

L'une des plus ancienne méthode d'analyse de la croissance végétale est la mesure du RGR par l'approche classique, introduite au début du 20^{ème} siècle. Le RGR y est calculé par la formule :

$$\text{RGR} = \frac{1}{W} * \frac{dW}{dt} = \frac{\ln(Wt_2) - \ln(Wt_1)}{t_2 - t_1}$$

avec Wt_2 la masse de la plante à la date t_2 et Wt_1 la masse de la plante à la date t_1 .

Bien que simple à mettre en œuvre, cette approche est vite apparue non satisfaisante, notamment parce qu'elle gomme les fluctuations de RGR entre mesures ou récoltes successives (RGR global entre le début et la fin de l'expérimentation) et parce qu'il est difficile d'évaluer statistiquement les différences entre RGR (Poorter & Lewis, 1986). L'approche fonctionnelle, développée dans les années 1960, a été présentée comme la solution à ces problèmes. Dans cette approche, un polynôme de la forme :

$$Y = b_0 + b_1X + b_2X^2 + \dots + b_nX^n$$

est ajusté aux données. La variable dépendante Y est la masse ln-transformée de la plante et la variable indépendante X est la date de récolte. Le calcul différentiel de l'équation fournit le RGR. Bien que ne présentant plus les inconvénients de l'approche classique, l'approche fonctionnelle a montré des limites biologiques, liées au choix du degré du polynôme (Poorter & Lewis, 1986).

Poorter (1989b) a alors proposé une méthode alternative combinant les avantages des deux approches. Sa méthode est basée sur l'ajustement d'un polynôme aux valeurs de RGR calculées selon l'approche classique plutôt que calculées par la masse ln-transformée de l'approche fonctionnelle. Les avantages principaux de cette nouvelle méthode sont : (1) le degré du polynôme peut être augmenté (dans certaines limites) sans entraîner de fluctuations artificielles du RGR, (2) il y a peu d'interférences entre des valeurs de RGR à différentes périodes de l'expérimentation, (3) des mesures fréquentes sur de faibles effectifs sont possibles, allégeant le travail de terrain, (4) le RGR est décrit par une fonction continue permettant les comparaisons et les analyses statistiques. L'intérêt de cette méthode alternative a été confirmée depuis (Poorter & Garnier, 1996).

Adaptation de la méthode alternative à l'analyse de la croissance de *C. esculentus*

Le RGR est généralement utilisé pour analyser la croissance d'espèces annuelles et porte sur des données continues (masse, longueur, surface...). Or, les relevés que nous avons réalisé sur *C. esculentus* sont essentiellement de nature discontinue (nombre de feuilles, nombre de pousses feuillées, nombre de fleurs...). Nous avons donc défini deux nouveaux taux de croissance, inspirés de la méthode alternative de Poorter (1989b).

Le RGRs (pour Relative Growth Rate of the shoot) mesure la vitesse d'apparition des feuilles sur la première pousse feuillée de l'individu considéré. Pour chacun des tubercules initialement plantés, le nombre de feuilles de la première pousse qui est apparue a été suivi tout au long des expérimentations. Le RGRs tel que défini ici mesure donc la croissance de cette pousse au cours du temps. Le RGRi (pour Relative Growth Rate of the individual) mesure la vitesse d'apparition des

pousses de l'individu. Pour chacun des tubercules, le nombre total de pousses feuillées a été compté à chaque date de mesures. Le RGRi quantifie donc la croissance de l'individu au cours du temps. Ces RGR permettent ainsi de mettre en évidence les vagues de croissance de *C. esculentus* (accélération ou ralentissement de l'émergence des feuilles ou des pousses) en fonction du temps.

Méthodes de calcul utilisées :

- 1^{ère} étape : *calcul ponctuel des valeurs de RGR*

Pour chaque date et pour chaque individu, la mesure réalisée (nombre de feuilles pour RGRs et nombre de pousses pour RGRi) est ln-transformée. Ces valeurs sont ensuite moyennées sur l'ensemble des individus (moyenner des données d'abord ln-transformées plutôt que ln-transformer des mesures d'abord moyennées sur l'ensemble des individus permet d'éviter des biais de calcul du RGR d'après Hoffmann & Poorter, 2002). L'approche classique de mesure du RGR est ensuite utilisée mais l'autocorrélation est minimisée en « sautant » une date de mesure à chaque fois (Poorter, 1989b). Ainsi, les mesures aux dates 1 et 3 servent à calculer le RGR à la date 2, les mesures aux dates 2 et 4 pour le RGR à la date 3, etc. De plus, afin de prendre en compte la taille du clone dans le calcul de RGRs et pouvoir ainsi comparer les individus entre eux, l'ensemble est divisé par le nombre de pousses feuillées à la date considérée.

Au final, les formules utilisées sont donc :

$$\text{RGRs} = \frac{1}{S_j} * \frac{\overline{\ln(I_k)} - \overline{\ln(I_i)}}{t_k - t_i} \quad \text{et} \quad \text{RGRi} = \frac{\overline{\ln(S_k)} - \overline{\ln(S_i)}}{t_k - t_i}$$

avec I_i et I_k le nombre de feuilles aux dates t_i et t_k ,
 S_i , S_j et S_k le nombre de pousses feuillées aux dates t_i , t_j et t_k .

- 2^{ème} étape : *lissage des fluctuations par l'ajustement d'un polynôme*

L'évolution temporelle du RGR est ensuite représentée graphiquement en fonction du temps (en °Cj). Les fluctuations en sont alors lissées par l'ajustement d'un polynôme. Les règles retenues pour le choix du degré du polynôme sont les suivantes : on ajuste un premier polynôme d'ordre 2 dont le coefficient de corrélation r^2 est calculé. Puis on fait de même avec un polynôme d'ordre 3. Si le gain de r^2 est supérieur à 0.05, le polynôme d'ordre 3 est conservé. Idem pour l'ordre 4. L'utilisation d'un polynôme d'ordre supérieur à 4, bien qu'augmentant la proportion de variance du RGR expliquée, n'est que difficilement interprétable biologiquement et n'a donc pas été retenue. La significativité de la régression polynomiale et de chacun des termes du polynôme est ensuite calculée et seuls sont conservés les termes significatifs au seuil de 5%¹.

Analyses statistiques et comparaison des RGR

Des analyses de variance sur mesures répétées ont servi à tester l'effet des traitements (année, date de plantation, couvert végétal) sur l'évolution temporelle des valeurs de RGR. Le temps, exprimé en degré-jour, correspond à la variable répétée dans ces analyses. Dans R, une ANOVA sur mesures répétées correspond à un modèle mixte et utilise la fonction lme() de la bibliothèque nlme.

¹ Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (version 2.2.1, R Development Core Team, 2005).

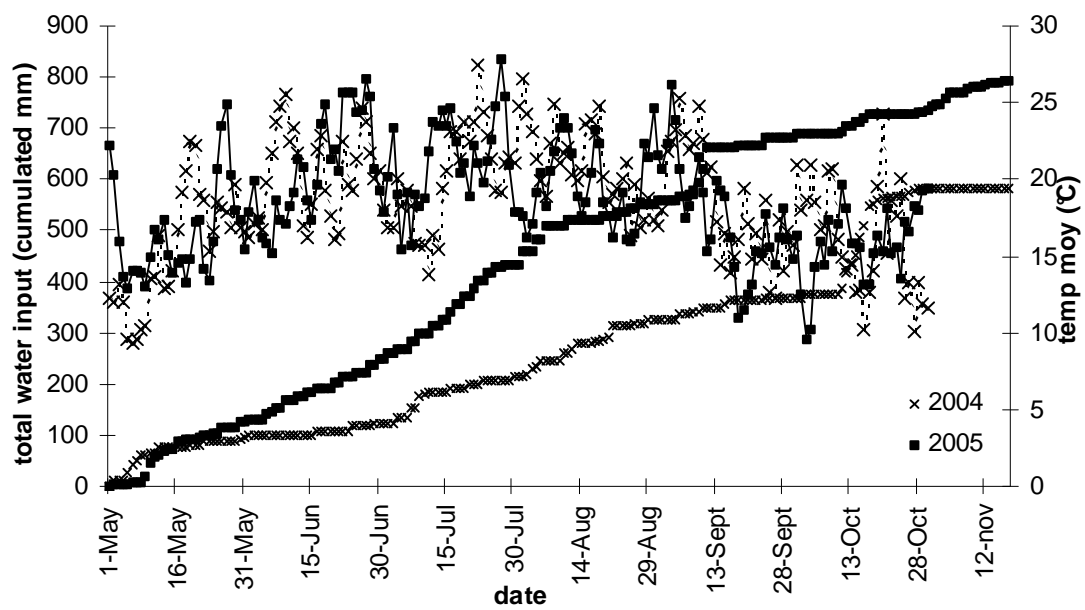


Figure IV.2 Conditions environnementales en 2004 et 2005. Cumul des apports en eau (précipitation + irrigation) et moyenne des températures.

Tableau IV.4 Nombre de tubercules, de pousses feuillées et de tubercules par pousse et rapports des biomasses pour les trois dates de plantation en 2004 et 2005.

| | planting date | 2004 Means \pm SE | 2005 | year | | planting date | |
|-----------------|---------------|------------------------|-----------------|------|-----|---------------|-----|
| | | | | F | p | F | p |
| shoot nb | T1 | 729 \pm 99 | 68 \pm 58 | 18.3 | *** | 28.0 | *** |
| | T2 | - | 44 \pm 34 | | | | |
| | T3 | 16 \pm 17 | 11 \pm 4 | | | | |
| tuber nb (1) | T1 | 6086 \pm 1247 | 469 \pm 503 | 5.3 | * | 143.7 | *** |
| | T2 | - | 164 \pm 91 | | | | |
| | T3 | 83 \pm 109 | 51 \pm 29 | | | | |
| tub/shoot | T1 | 8.4 \pm 1.6 | 6.4 \pm 2.4 | 1.7 | ns | 12.2 | *** |
| | T2 | - | 4.2 \pm 1.2 | | | | |
| | T3 | 5.1 \pm 1.5 | 4.7 \pm 1.4 | | | | |
| LWR | T1 | 0.22 \pm 0.13 | 0.29 \pm 0.30 | 10.4 | ** | 18.2 | *** |
| | T2 | - | 0.39 \pm 0.42 | | | | |
| | T3 | 0.36 \pm 0.05 | 0.45 \pm 0.38 | | | | |
| FWR | T1 | - | 0.06 \pm 0.03 | | | 1.1 | ns |
| | T2 | - | 0.09 \pm 0.06 | | | | |
| | T3 | - | - | | | | |
| TWR | T1 | 0.66 \pm 0.59 | 0.42 \pm 0.44 | 16.4 | *** | 3.5 | * |
| | T2 | - | 0.42 \pm 0.42 | | | | |
| | T3 | 0.45 \pm 0.13 | 0.39 \pm 0.51 | | | | |
| RWR | T1 | 0.12 \pm 0.29 | 0.24 \pm 0.25 | 3.0 | ns | 0.2 | ns |
| | T2 | - | 0.18 \pm 0.17 | | | | |
| | T3 | 0.19 \pm 0.11 | 0.15 \pm 0.12 | | | | |

ns non significatif, * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$ and *** $p \leq 0.001$

(1) nombre de pousses feuillées en covariable dans l'analyse statistique

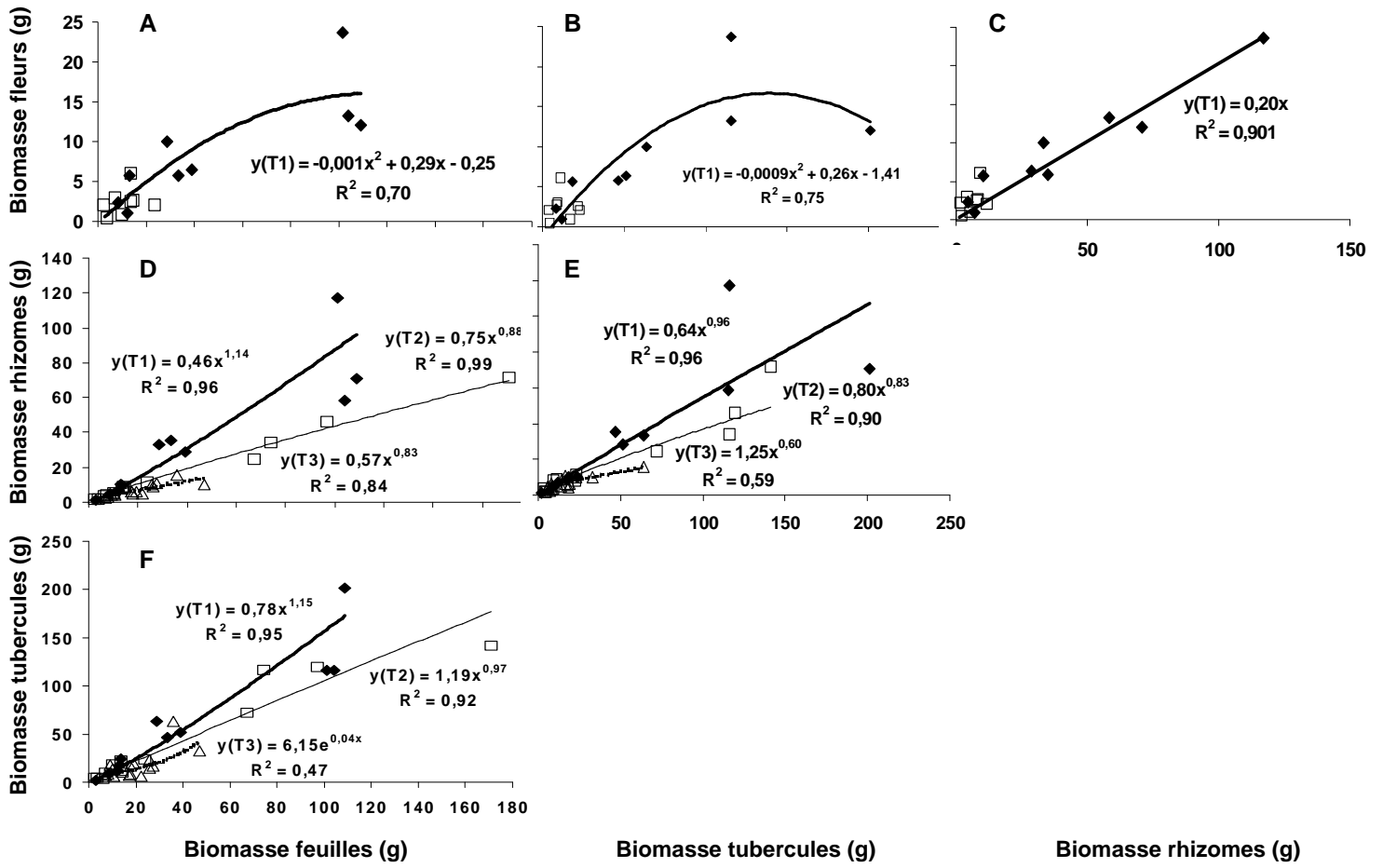


Figure IV.3 Biomasses des organes aériens et souterrains en 2005 pour les trois dates de plantation T1, T2 et T3.

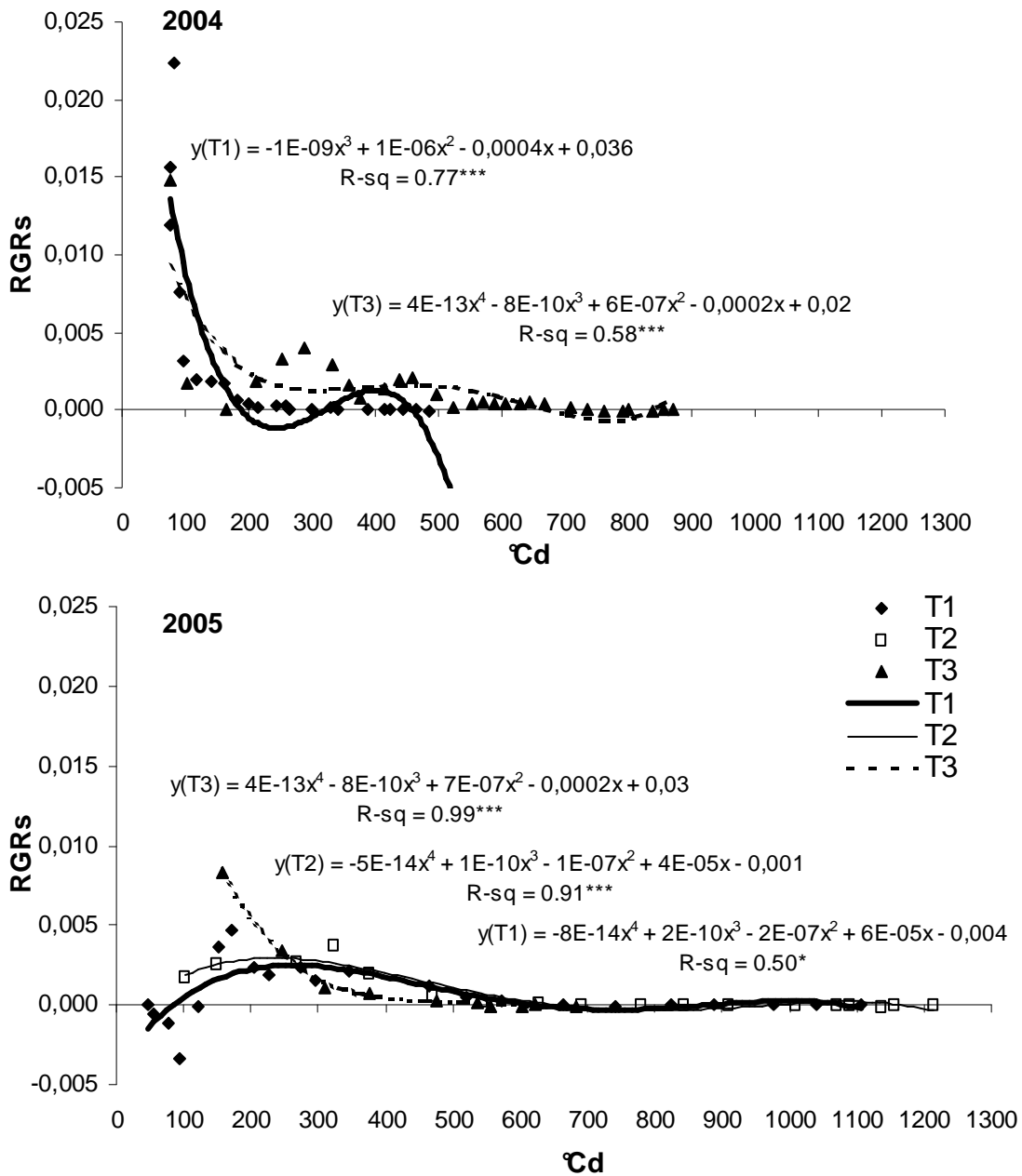


Figure IV.4 Taux de croissance relative de la première pousse feuillée en 2004 et 2005 et polynômes ajustés sur les trois dates de plantation avec coefficients de détermination (R^2) et niveaux de significativité de l'ajustement (ns non significatif, * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$ and *** $p \leq 0,001$).

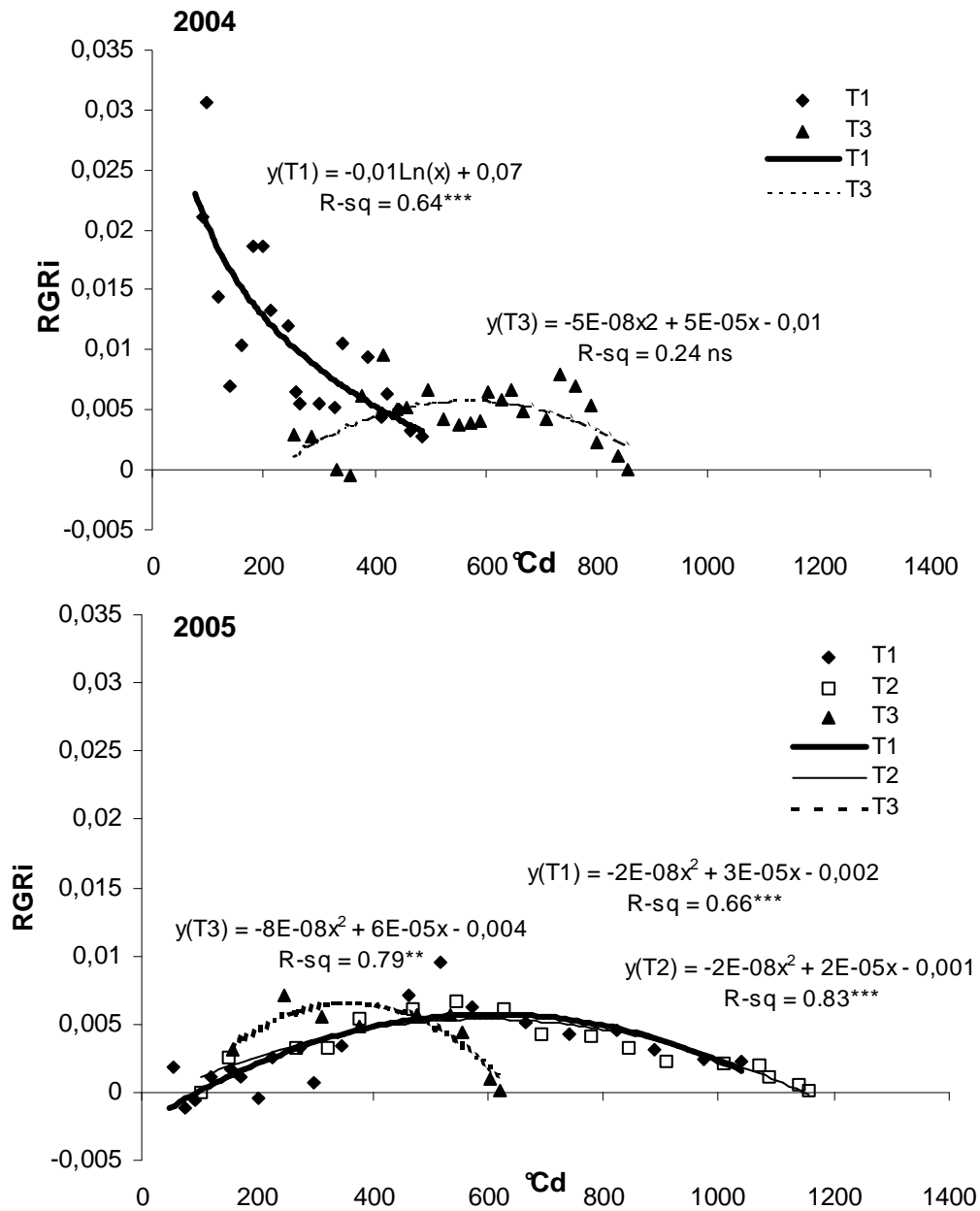


Figure IV.5 Taux de croissance relative de l'individu en 2004 et 2005 et polynômes ajustés sur les trois dates de plantation avec coefficients de détermination (R^2) et niveaux de significativité de l'ajustement (ns non significatif, * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$ and *** $p \leq 0,001$).

Tableau IV.5 Conditions environnementales sur les deux sites d'étude (2004 et 2005)

| Année | Période | Précipitation + Irrigation | Précipitation + Irrigation | Temperature (°C) moy. | |
|--------------------|--------------------------|----------------------------|----------------------------|-----------------------|------|
| | | (mm) TN | (mm) M | min. | max. |
| 2004 | 1er mai - 15 mai | 46 | 46 | 6,7 | 17,7 |
| | 16 mai - 31 mai | 8 | 8 | 11,6 | 26,0 |
| | 1er juin - 15 juin | 9 | 9 | 13,3 | 27,2 |
| | 16 juin - 30 juin | 15 | 11 | 12,9 | 27,4 |
| | 1er juillet - 15 juillet | 24 | 15 | 11,6 | 24,1 |
| | 16 juillet - 31 juillet | 42 | 27 | 15,4 | 29,2 |
| | 1er août - 15 août | 51 | 27 | 15,8 | 28,8 |
| | 16 août - 31 août | 30 | 16 | 14,3 | 25,1 |
| | 1er sept. - 15 sept. | 39 | 23 | 15,5 | 27,2 |
| | 16 sept. - 30 sept. | 9 | 5 | 8,9 | 22,2 |
| 1er oct. - 15 oct. | 88 | 58 | 12,4 | 21,8 | |
| 2005 | 1er mai - 15 mai | 25 | 25 | 10,0 | 21,9 |
| | 16 mai - 31 mai | 3 | 3 | 10,8 | 24,9 |
| | 1er juin - 15 juin | 91 | 89 | 10,3 | 26,6 |
| | 16 juin - 30 juin | 74 | 63 | 17,5 | 30,4 |
| | 1er juillet - 15 juillet | 136 | 48 | 13,9 | 28,1 |
| | 16 juillet - 31 juillet | 107 | 42 | 15,5 | 28,3 |
| | 1er août - 15 août | 93 | 42 | 12,0 | 28,4 |
| | 16 août - 31 août | 86 | 46 | 13,6 | 26,7 |
| | 1er sept. - 15 sept. | 83 | 45 | 14,1 | 25,9 |
| | 16 sept. - 30 sept. | 2 | 2 | 8,1 | 23,1 |
| 1er oct. - 15 oct. | 8 | 6 | 10,5 | 21,5 | |

TN pour terrain nu et M pour maïs

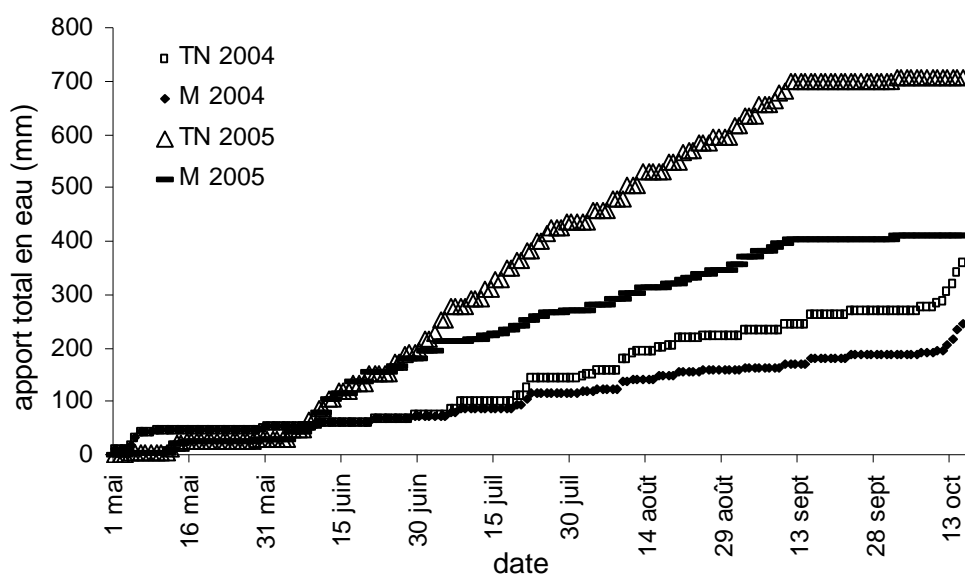


Figure IV.6 Apport total en eau (précipitation + irrigation) sous maïs (M) et en terrain nu (TN) en 2004 et en 2005

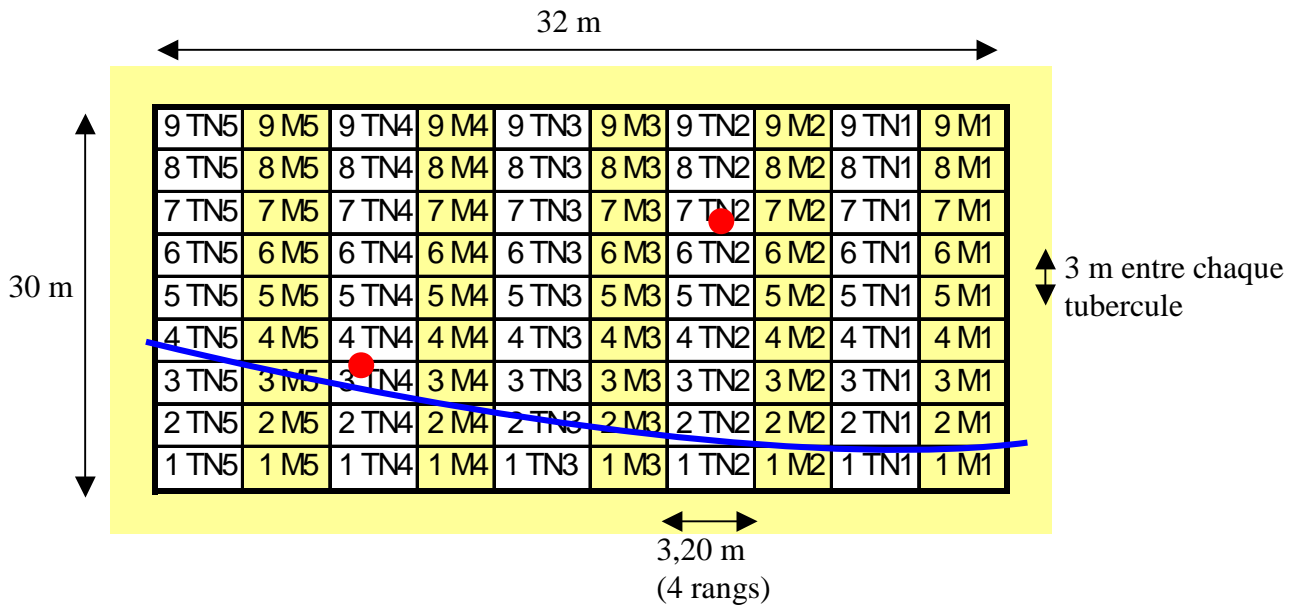


Figure IV.7 Schéma des parcelles expérimentales et notation des individus (M pour maïs et TN pour terrain nu).

Le maïs est figuré en jaune, les deux sprinklers de 2004 par des points rouges et le passage de la roue du pivot d'irrigation de 2005 par le trait bleu. Les parcelles 2004 et 2005 n'étaient pas situées dans les mêmes champs cultivés.

Tableau IV.6 Nombre de pousses feuillées, de tubercules et de tubercules par pousse et ratios de masse sèche des feuilles (LWR), des inflorescences (FWR), des tubercules (TWR) et des rhizomes (RWR) pour les deux couverts en 2004 et 2005.^a

| | couvert | 2004 | 2005 | effet du couvert 2004 | | | effet du couvert 2005 | | |
|-------------------|---------|-------------|--------------|-----------------------|------|----|-----------------------|-------|-----|
| | | moy ± ET | moy ± ET | Df | F | p | Df | F | p |
| nb pousses | M | 1.0 ± 0.0 | 1.5 ± 0.8 | 1 | 0.73 | ns | 1 | 67.7 | *** |
| | TN | 1.6 ± 1.7 | 13.9 ± 14.4 | | | | | | |
| nb tubercules (1) | M | 2.0 ± 1.1 | 3.5 ± 1.3 | 1 | 1.24 | ns | 1 | 150.3 | *** |
| | TN | 3.9 ± 4.6 | 89.4 ± 108.3 | | | | | | |
| nb tub/pousse | M | 2.0 ± 1.1 | 2.6 ± 1.3 | 1 | 0.22 | ns | 1 | 20.8 | *** |
| | TN | 2.3 ± 0.9 | 5.6 ± 2.1 | | | | | | |
| LWR | M | 0.17 ± 0.06 | 0.39 ± 0.16 | 1 | 10.4 | ** | 1 | 0.35 | ns |
| | TN | 0.41 ± 0.17 | 0.42 ± 0.09 | | | | | | |
| FWR | M | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | TN | - | 0.05 ± 0.04 | | | | | | |
| TWR | M | 0.33 ± 0.15 | 0.46 ± 0.14 | 1 | 1.02 | ns | 1 | 1.93 | ns |
| | TN | 0.26 ± 0.11 | 0.40 ± 0.11 | | | | | | |
| RWR | M | 0.50 ± 0.14 | 0.15 ± 0.05 | 1 | 6.82 | * | 1 | 1.14 | ns |
| | TN | 0.33 ± 0.11 | 0.16 ± 0.03 | | | | | | |

^a ns non significatif, * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$.

(1) nombre de pousses feuillées en covariable dans l'analyse statistique ; en 2004, le nombre de tubercules est log-transformé pour l'homogénéité des variances.

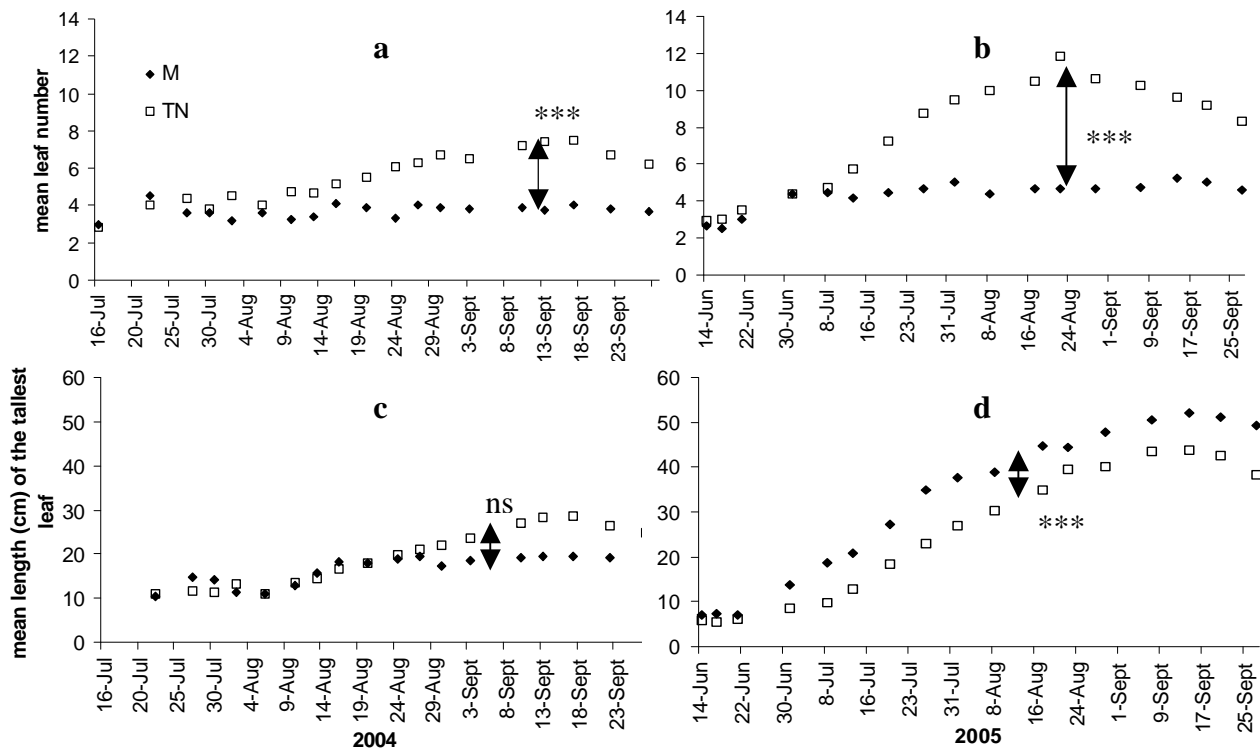


Figure IV.8 Emission (a, b) et croissance (c, d) des feuilles en 2004 (a, c) et 2005 (b, d) sous maïs et en terrain nu. La différence entre les deux couvertures végétales est ns, non significative, ou *, significative au seuil $p \leq 0,001$.**

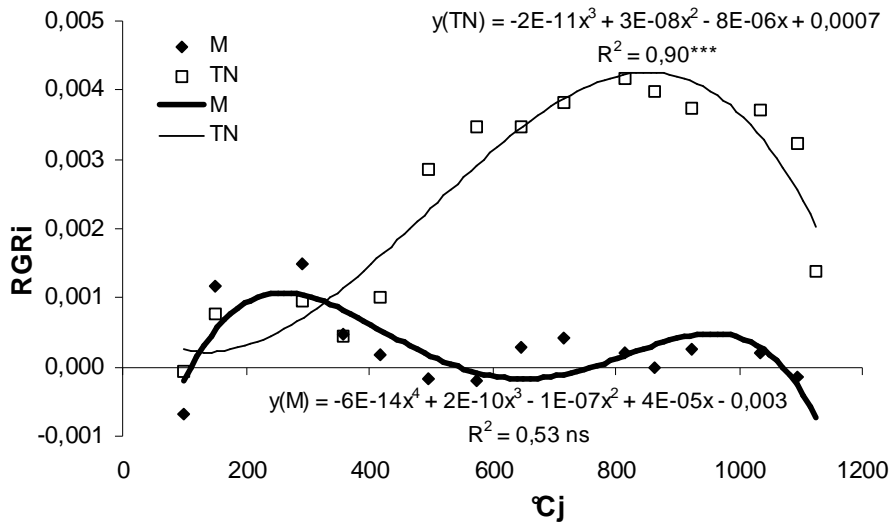


Figure IV.9 Taux de croissance relative de l'individu (RGRi basé sur le nombre de pousses feuillées, cf. Encadré 2) pour 2005. Le coefficient de détermination et le niveau de significativité de l'ajustement des polynômes sont indiqués (ns non significatif, * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$).

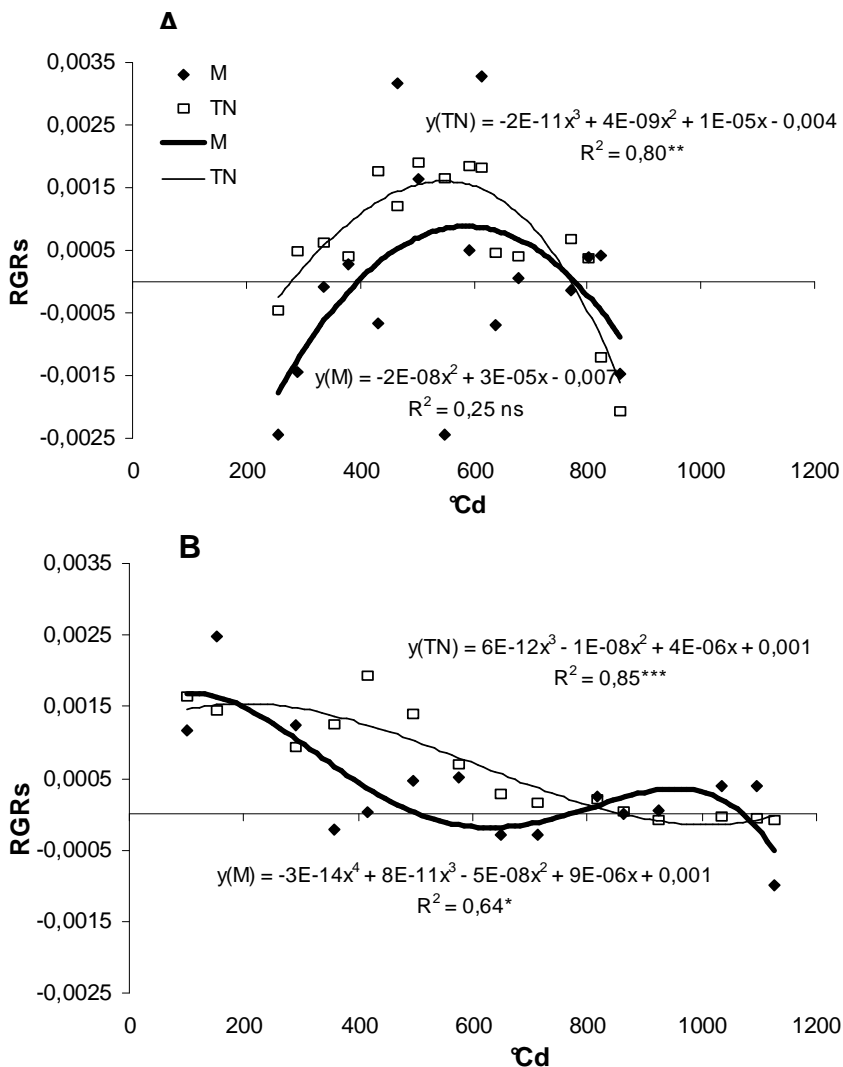


Figure IV.10 Taux de croissance relative de la première pousse feuillée (RGRs basé sur le nombre de feuilles, cf. Encadré 2) pour les données 2004 (A) et 2005 (B). Le coefficient de détermination et le niveau de significativité de l'ajustement des polynômes sont indiqués (ns non significatif, * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$).

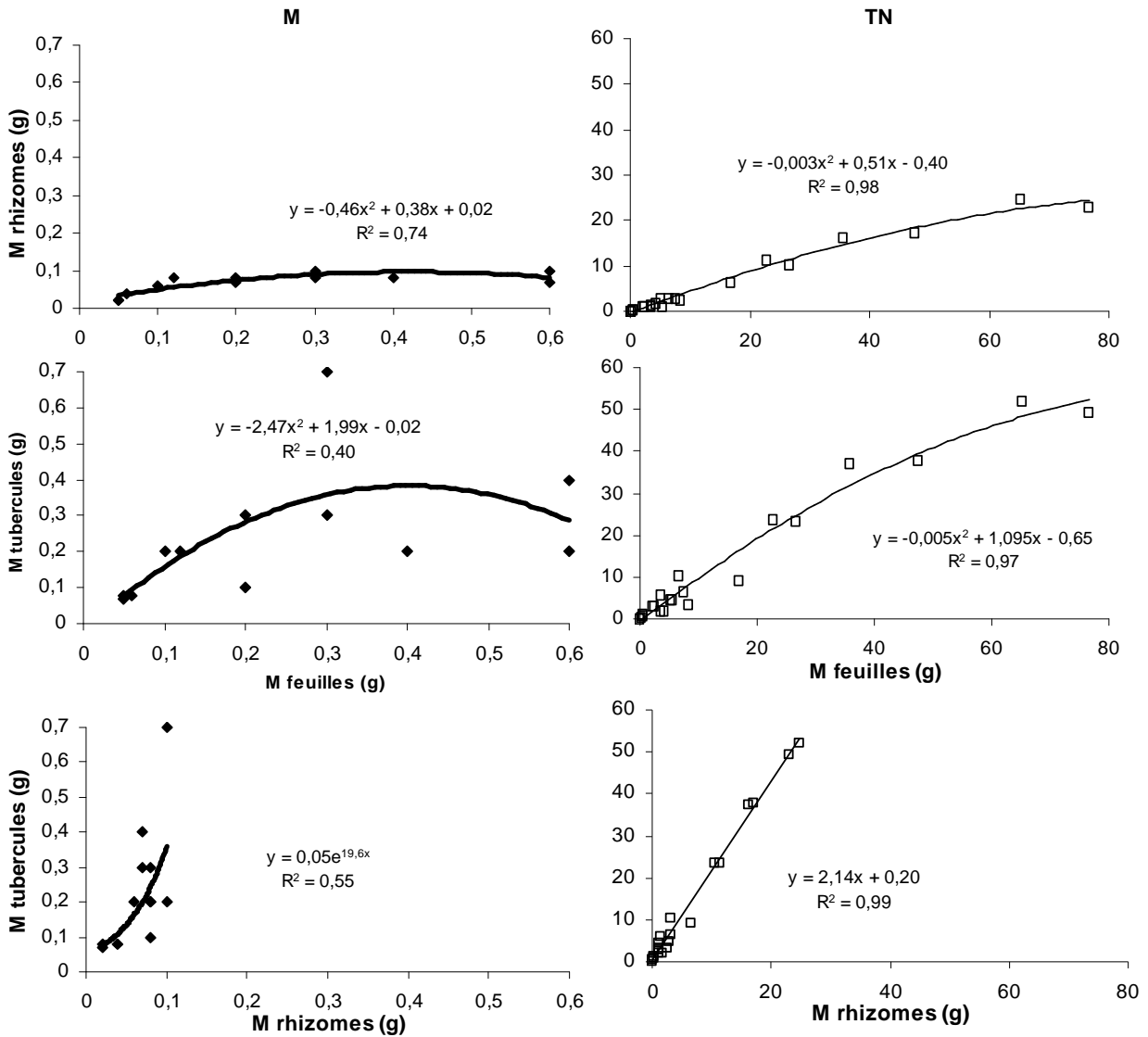


Figure IV.11 Biomasses des feuilles, rhizomes et tubercules 2005 sous maïs (M) et en terrain nu (TN).

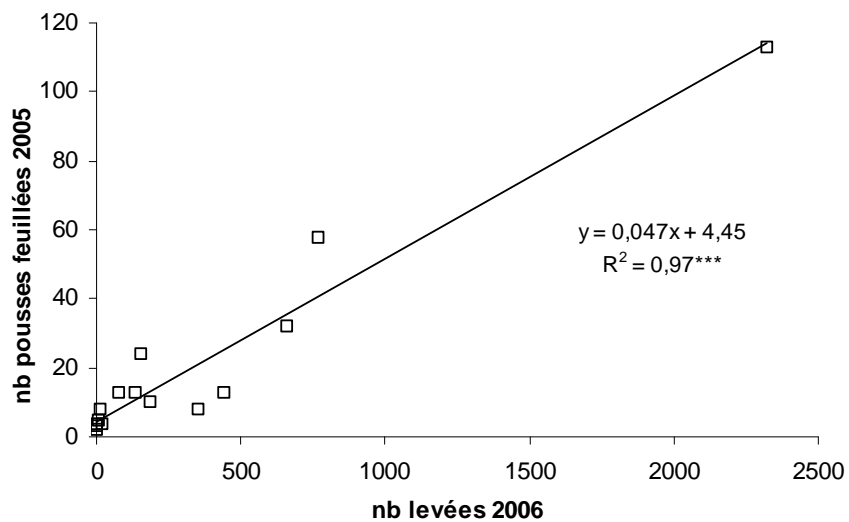


Figure IV.12 Nombre de levées au 11 mai 2006 en fonction du nombre de pousses feuillées à la fin de la saison de croissance 2005. La régression linéaire est significative au seuil $p \leq 0.001$.

Tableau IV.7 Nombre de graines par inflorescence et résultats des tests de germinations réalisés en conditions contrôlées (température : 30/27°C, photopériode 12h).

| n° échantillon | analyse génétique (1) | année | graines/inflo | Conditions contrôlées | | Conditions extérieures | |
|-------------------|--------------------------|-------|---------------|------------------------------|------------------|------------------------------|------------------|
| | | | | nb graines mises à germer | % germination | nb graines mises à germer | % germination |
| 1 | 3 | 2004 | 1304,1 | 100 | 1 | 299 | 0 |
| 2 | 1 | 2004 | 3,5 | 1 | [0] | - | - |
| 3 | 1 | 2004 | 28,1 | 66 | 0 | - | - |
| 4a | 2 | 2004 | 2,25 | 2 | [50] | - | - |
| 5a | 2 | 2004 | 5,6 | 100 | 22 | 113 | 1,8 |
| 5b | 1 | 2004 | 5,8 | 80 | 25 | - | - |
| 6 | 2 | 2005 | 74,1 | 100 | 1 | 45 | 0 |
| 7 | 2 | 2005 | 945,7 | 100 | 69 | 197 | 7,6 |
| 4b | 1 | 2005 | 11,7 | 31 | 39 | - | - |

(1) La colonne analyse génétique indique le nombre de génotypes différents obtenus avec l'analyse AFLP à partir de 3 échantillons.

Les prélèvements 4a et 4b ont été réalisés au même endroit mais à deux années différentes.

Les prélèvements 5a et 5b proviennent de la même exploitation mais de deux parcelles différentes.

Entre [], des taux de germination calculés à partir d'un ou deux individus, donc donner à titre indicatif uniquement.

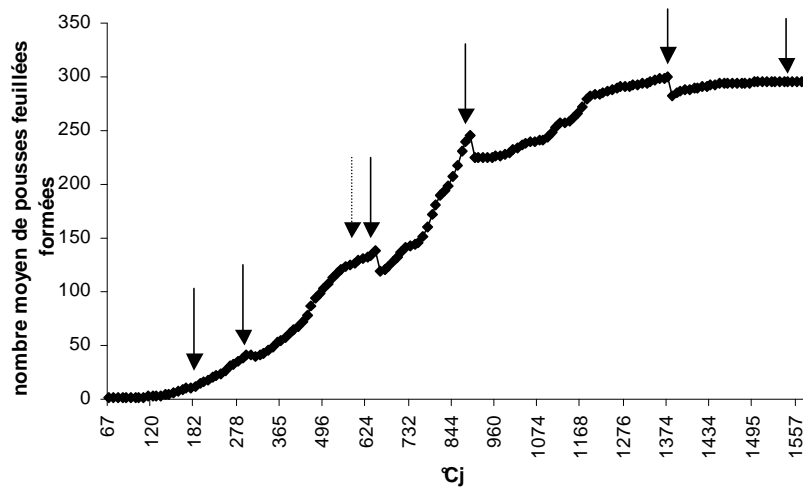


Figure V.1 Nombre moyen de pousses formées en fonction du cumul des températures.
 Les flèches pleines correspondent aux 6 déterrements et la flèche pointillé à l'apport d'engrais.

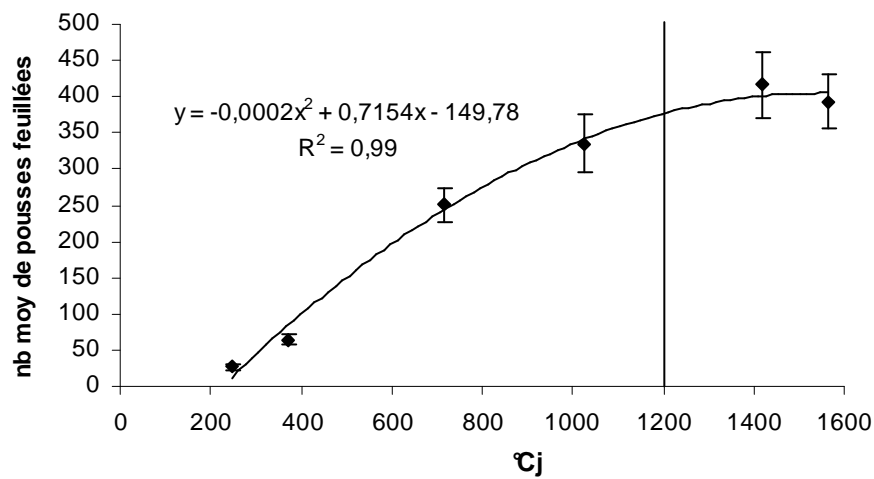


Figure V.2 Nombre moyen de pousses feuillées dans les bacs déterrés en fonction du cumul des températures.

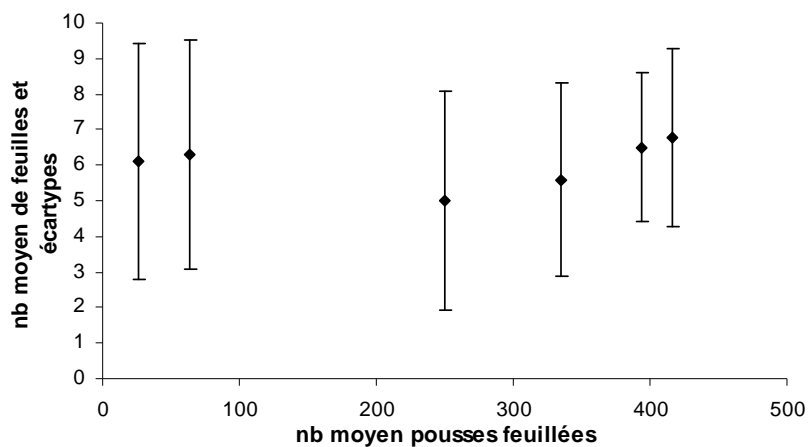


Figure V.3 Nombre moyen de feuilles portées par l'ensemble des pousses à chaque déterrement.

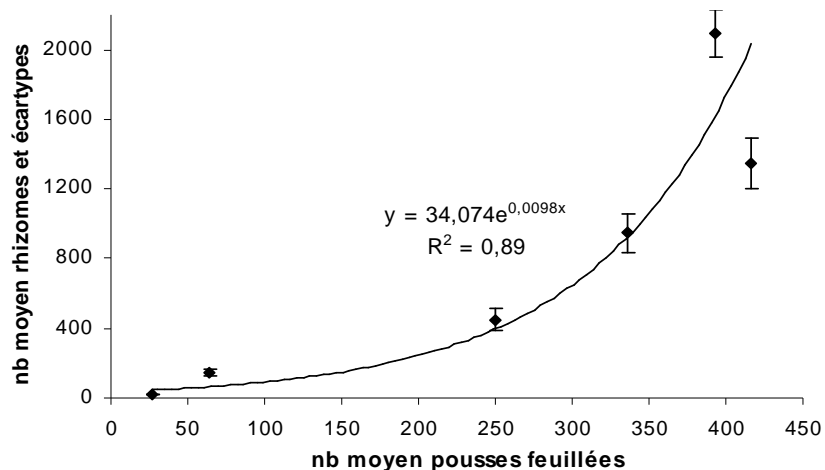


Figure V.4 Nombre moyen de rhizomes formés par chaque pousses feuillées à chaque déterrement.

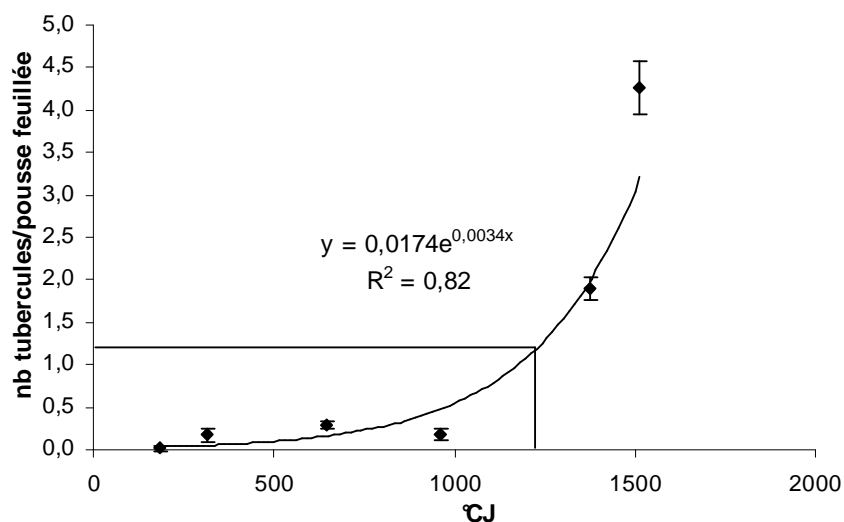


Figure V.5 Nombre moyen de tubercules produits par chaque pousse feuillée au cours du temps.

Tableau V.1 Taux de germination des tubercules récoltés lors des différents déterrements.

| dates | Cj | nb tubercules mis à germer | nb germination | % germination |
|-------|------------|----------------------------|----------------|---------------|
| D1 | 31/05/2005 | 246 | 0 | 0,0 |
| D2 | 15/06/2005 | 372 | 0 | 0,0 |
| D3 | 13/07/2005 | 715 | 2 | 0,5 |
| D4 | 09/08/2005 | 1025 | 71 | 20,1 |
| D5 | 18/09/2005 | 1417 | 65 | 16,3 |
| D6 | 13/10/2005 | 1563 | 32 | 8,0 |

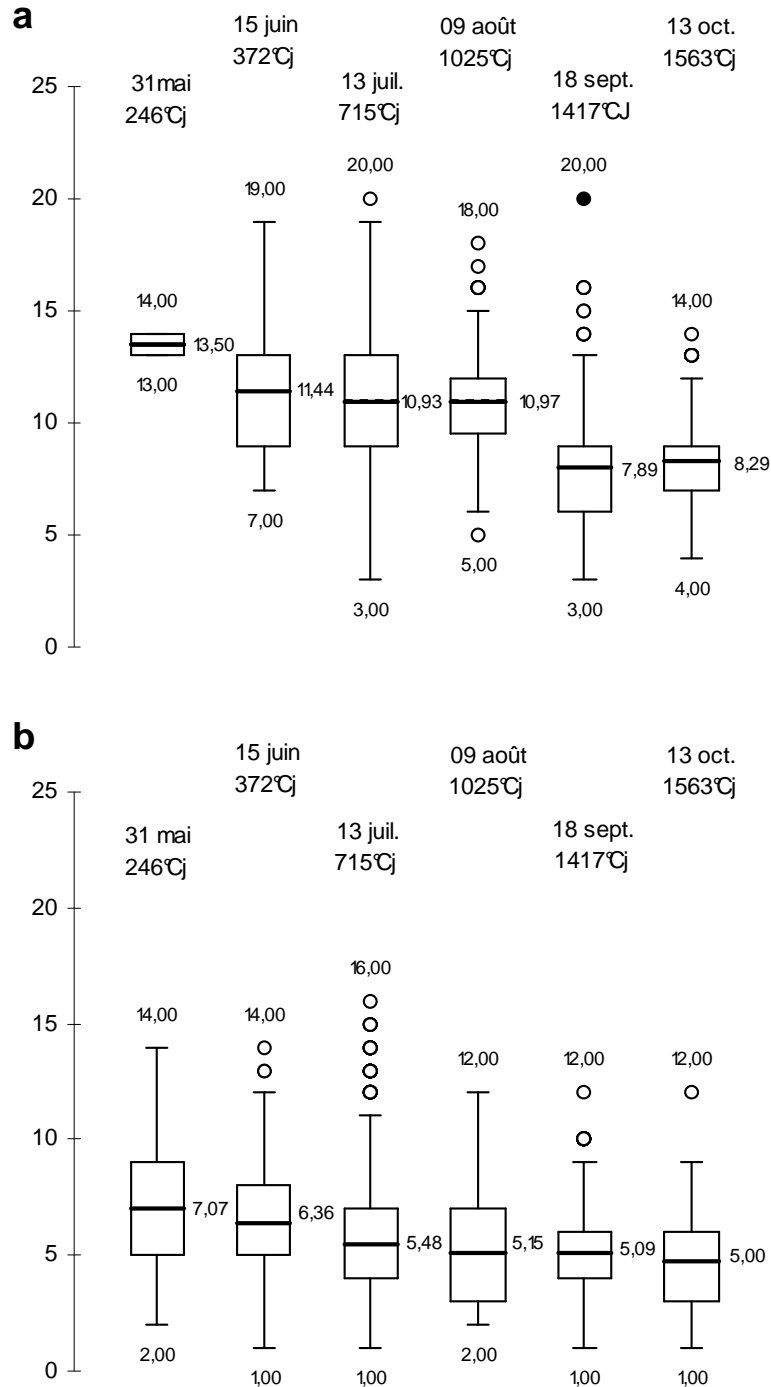


Figure V.6 Distribution du nombre de feuilles des pousses (a) portant des tubercules et (b) ne portant pas de tubercules. Les « box plots » indiquent la moyenne, le minimum et le maximum ainsi que les 1^{er} et 3^{ème} quartiles du nombre de feuilles.

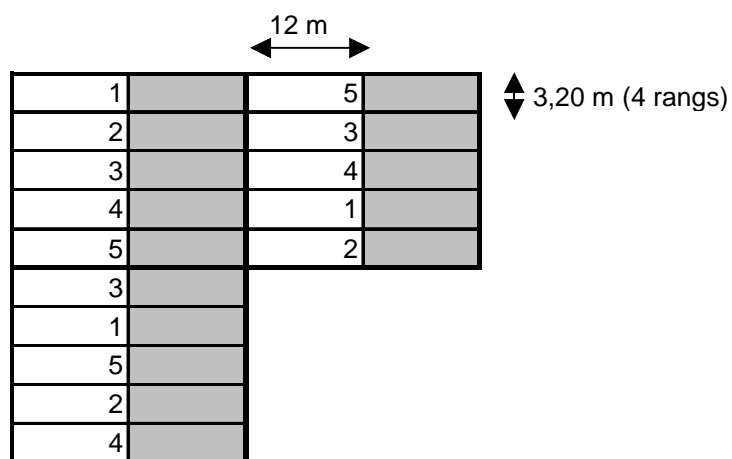


Figure V.7 Plan d'expérience de l'essai comparatif avec et sans incorporation en 2004 (en blanc les parcelles sans incorporation [traitement en plein] et en gris les parcelles avec incorporation).

Tableau V.2 Modalités de traitement des 5 parcelles en 2004 (essai comparatif avec et sans incorporation en maïs).

| Date | 14/04/2004 | | 19/05/2004 | |
|----------|------------|-------------|-------------------|-------------|
| Stade | sol nu | | 4 Feuilles | |
| parcelle | produit | dose (L/ha) | produit | dose (L/ha) |
| 1 | trophée | 5 | mikado + basamais | 1 + 1,5 |
| 2 | dual gold | 2 | mikado + basamais | 1 + 1,5 |
| 3 | isard | 2 | mikado + basamais | 1 + 1,5 |
| 4 | frontière | 1,6 | mikado + basamais | 1 + 1,5 |
| 5 | isard | 2 | mikado + basamais | 1 + 1,5 |

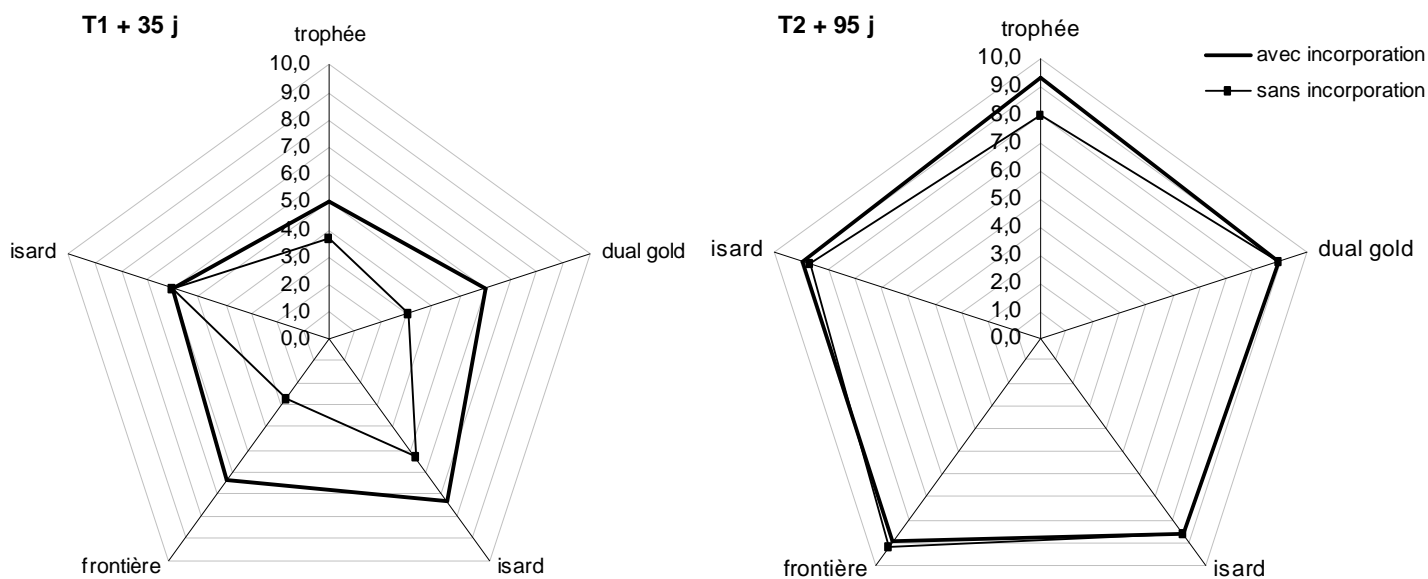


Figure V.8 Graphique des notations avec et sans incorporation, avant (18 mai 2004) et après (23 août 2004) le traitement foliaire. La note 0 correspond à l'absence d'effet et la note 10 à un effet maximal.

Tableau V.3 Résultats de l'analyse de variance à 3 critères de classification.

| | | 18-mai | 23-août |
|------------------|----------|---------|---------|
| incorporation | Df | 1 | 1 |
| | F | 25 | 25 |
| | p | 0,13 ns | 0,50 ns |
| | p (bloc) | 0,99 ns | 0,16 ns |
| traitement | Df | 4 | 1 |
| | F | 1,22 | 1 |
| | p | 0,43 ns | 0,50 ns |
| | p (bloc) | 0,99 ns | 0,07 ns |
| incorp. * trait. | Df | 4 | 4 |
| | F | 8,1 | 1 |
| | p | 0,04 * | 0,50 ns |

Df : degrés de liberté

ns : non significatif, * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$.

Le test de Newman & Keuls est non significatif pour les deux dates de notation au seuil 5%.

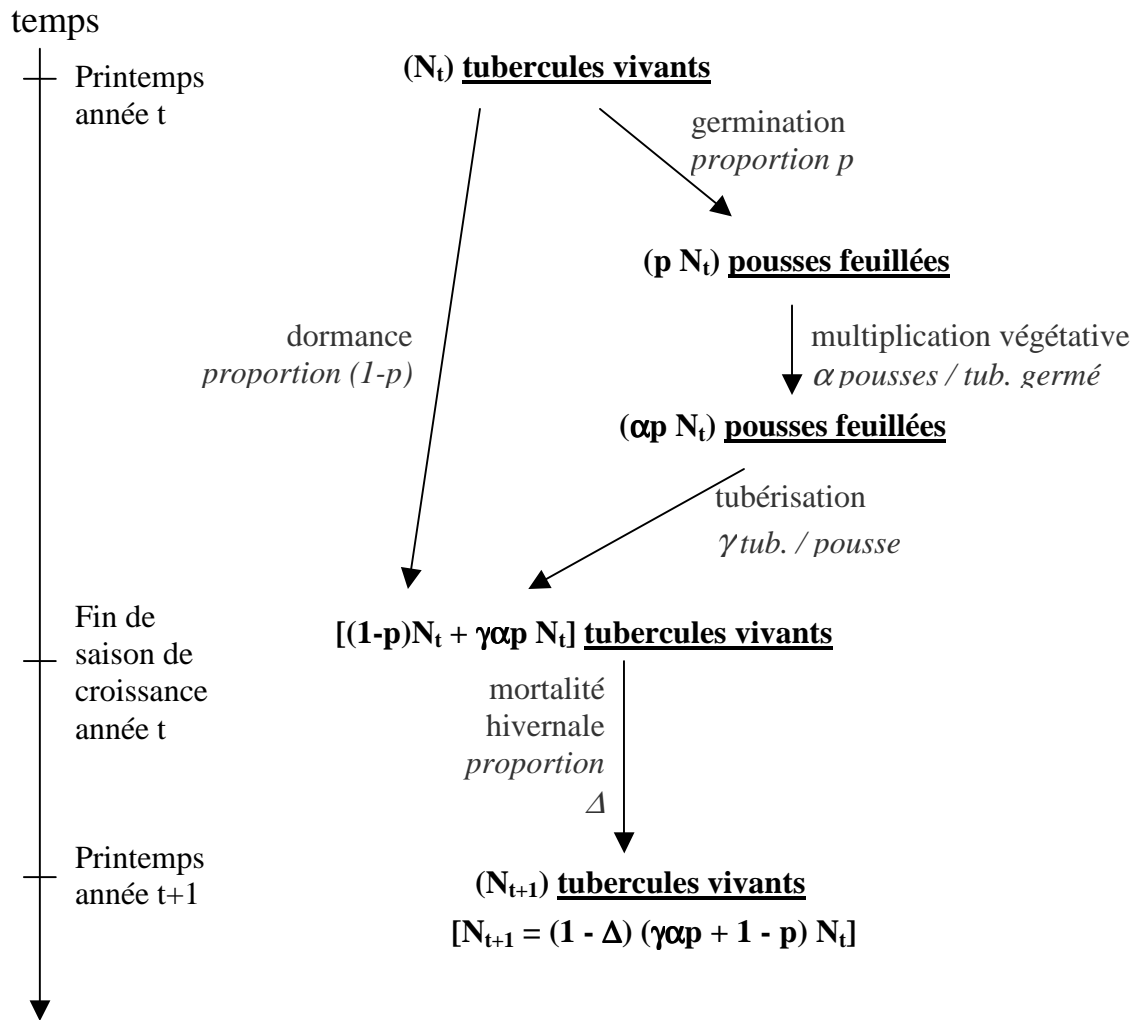


Figure V.9 Cycle du développement végétatif de *C. esculentus*.

Tableau V.4 Influence potentielle des divers facteurs étudiés ou non sur les paramètres du modèle de développement végétatif de *C. esculentus*.

| paramètres | facteurs étudiés | | | | | autres facteurs | |
|---|-----------------------------------|-------------------------------|------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|-----------------|--|
| | période de formation du tubercule | passage de la mauvaise saison | profondeur dans le sol | retard d'émergence (photopériode) | compétition culturale (ombrage) | | |
| taux de germination des tubercules au printemps | p | x | x | x | | x | température hivernale, humidité hivernale, génotype, pratiques culturales... |
| nombre de pousses par tubercule | α | | | | x | x | génotype, pratiques culturales... |
| nombre de tubercules par pousse | γ | x | | | x | x | génotype, pratiques culturales... |
| mortalité hivernale | Δ | x | x | x | | | température hivernale, humidité hivernale, génotype... |

Tableau V.5 Récapitulatif des résultats démographiques obtenus au cours de ce travail.

| paramètres | moyenne | profondeur d'enfouissement (cm) | période de formation du tubercule | température hivernale moyenne (°C) | couverture végétale (2005) | date d'émergence (2005) |
|--|----------|--|-----------------------------------|--|----------------------------|----------------------------|
| mortalité hivernale (%) | Δ | 24 20 15 | 2 10 20 | | | |
| % de germination des tubercules au printemps | p | 48 22 28 58 29 39 87 74 69 47 | 1 10 20 40 | mai-juin juillet-août sept.-oct. | 4 4 4 | |
| nombre de pousses par tubercule | α | 1,5 13,9 68 44 11 | | | M TN | mai juin fin juillet |
| nombre de tubercules par pousse | γ | 2,6 5,6 6,4 4,5 | | | M TN | mai juin/fin juillet |

temp. ext. pour température extérieure.

M pour maïs et TN pour terrain nu.

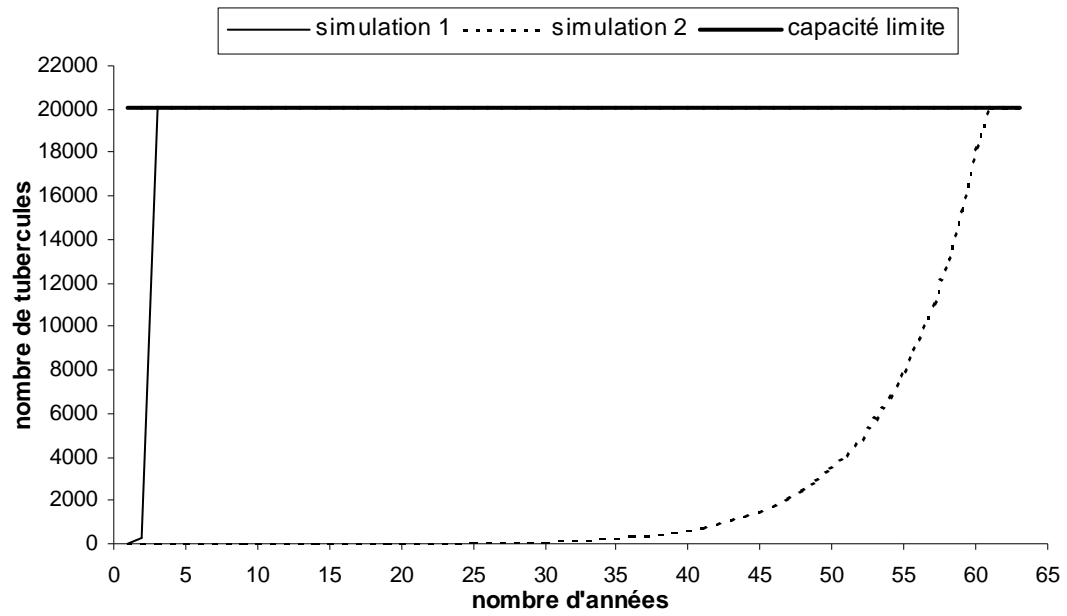


Figure V.10 Evolution du nombre de tubercules en fonction du temps pour les deux situations simulées.

Tableau V.6 Situations possibles après les deux traitements successifs.

| situation | traitement 1 | traitement 2 | retard de type | pourcentage |
|-----------|------------------|------------------|----------------|-------------|
| 1 | efficace 60% | efficace 75% | T3 | 45% |
| 2 | | non efficace 25% | T2 | 15% |
| 3 | non efficace 40% | efficace 75% | T3 | 30% |
| 4 | | non efficace 25% | T1 | 10% |

Tableau V.7 Estimation des paramètres alpha et gamma en supposant l'effet additif du couvert végétal (maïs) et du retard de levée (traitements herbicides).

| retard | réduction par rapport à T1 | | valeur estimée sous maïs | |
|--------|---------------------------------|-----------------------------------|---------------------------------|-----------------------------------|
| | nombre pousses par tub. (alpha) | nombre de tub. par pousse (gamma) | nombre pousses par tub. (alpha) | nombre de tub. par pousse (gamma) |
| T1 | x | x | 1,5 | 2,6 |
| T2 | 35% | 30% | 1 | 1,8 |
| T3 | 84% | | 0,2 | |

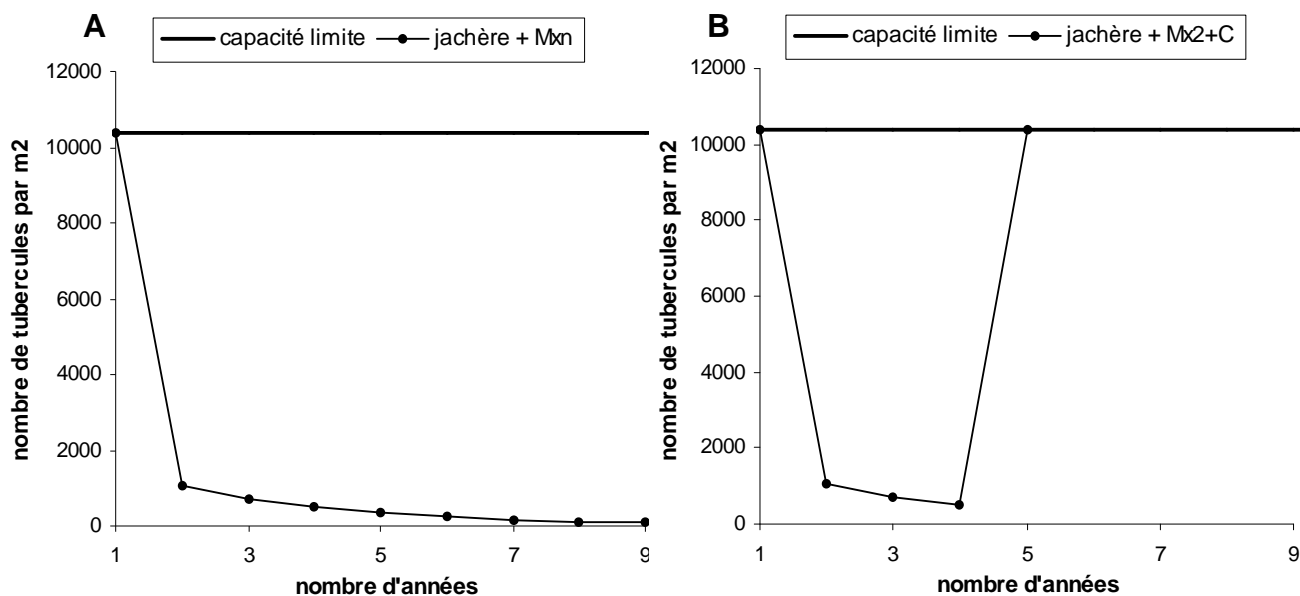


Figure V.11 Evolution du nombre de tubercules par m² en fonction du temps pour les itinéraires techniques envisagés. A) une année de jachère puis n années de maïs, B) une année de jachère, puis deux années de maïs et une année de carotte.

Annexes

Le souchet comestible

Intervenir le plus tôt possible

L'absence de références locales et surtout l'échec apparent des méthodes de lutte traditionnelle ont amené le GRCETA des sols forestiers d'Aquitaine à engager un travail approfondi sur le souchet comestible. La maîtrise de cette adventice nécessite des interventions le plus tôt possible et la complémentarité de différents procédés.

Depuis la fin des années 90, les agriculteurs du triangle sableux des Landes de Gascogne sont confrontés à la présence croissante d'une nouvelle adventice dans leurs parcelles : le souchet comestible (*Cyperus esculentus*).

Cette espèce de la famille du papyrus est très problématique sur les cultures basses du type carottes et bulbes de fleurs (lys, tulipe). En forte infestation, les producteurs se trouvent parfois dans l'impossibilité de récolter leur parcelle, le feuillage dense du souchet enrayant les machines. Sur maïs, cette espèce peut entraîner des pertes de rendement pouvant atteindre 20%.

L'absence de références locales et surtout l'échec apparent des méthodes de lutte traditionnelle ont amené le Groupement de Recherche sur les Cultures et Techniques Agricoles des Sols Forestiers d'Aquitaine à engager un travail approfondi sur cette adventice, en finançant une thèse réalisée par Marine Dodet (co-encadrée par l'INRA de Dijon).

Le souchet comestible est une plante pérenne, dont la partie aérienne est morphologiquement proche des Graminées (encadré 1). Il se développe et se multiplie essentiellement par rhizomes et tubercules à l'origine d'un important réseau souterrain difficile à maîtriser.

Le GRCETA a testé un large panel de produits phytosanitaires. Sur une culture de maïs, les meilleurs résultats sont obtenus avec les désherbants Camix (3,75 l/ha), Isard (2 l/ha) et Dual Gold (2 l/ha). Lorsqu'ils sont appliqués en plein en pré-levée, l'efficacité visuelle de ces produits atteint 6 sur 10 (10=efficacité optimum). Un traitement en plein en pré-semis suivi d'une incorporation superficielle dans le sol, améliore de deux points l'efficacité des produits (notes de 8 à 9). En tout état de cause, un rattrapage au stade 4 feuilles avec un mikado (1 l/ha) + basamaïs (1,5 l/ha) est indispensable. Sur carottes et bulbes, aucun traitement chimique ne donne satisfaction.

Une gestion annuelle

Le travail du sol, testé en terrain nu dès l'apparition de l'adventice, a également montré une efficacité intéressante (note de 7 sur 10 après le passage d'une herse rotative). Cependant, dans tous les cas, des relevées de souchet sont observées et il convient de renouveler l'opération à chaque nouvelle levée.

Face à l'efficacité imparfaite des produits de protection des végétaux, des méthodes alternatives ont fait l'objet des travaux de thèse, comme la mise en place d'un couvert végétal dense. Deux années d'expérimentation ont ainsi montré que l'installation d'une culture de maïs ralentit la croissance du souchet. Les individus qui poussent à l'ombre de la culture forment moins vite de nouvelles pousses feuillées et, surtout, produisent beaucoup moins de

tubercules. Si un tubercule planté en mai a permis la formation de 90 nouveaux tubercules à la fin de la saison de croissance, ceux plantés sous maïs n'en ont finalement produit que 3,5 en moyenne. L'émergence retardée du souchet, par des traitements chimiques ou un travail du sol, ne ralentit pas son développement. Cependant, le raccourcissement de la période de croissance limite ses capacités multiplicatives : deux mois de retard divisent par neuf le nombre de tubercules formés à la fin de l'année !

Aucune de ces méthodes n'éradique complètement l'adventice. En détruisant la partie aérienne, elles permettent toutefois de gérer le problème annuellement. La complémentarité de ces procédés doit être utilisée, spécialement dans les champs les plus touchés : l'intégration dans la rotation de cultures couvrantes, le travail du sol associé aux produits phytosanitaires préférentiellement incorporés pour retarder au maximum la levée du souchet. Les interventions sont à réaliser dès l'apparition de l'adventice pour augmenter le taux de réussite. Pour limiter les contaminations entre parcelles, un nettoyage rigoureux et systématique des machines doit être effectué.

Marine DODET

Savoir le reconnaître

Les *Cyperaceae* sont souvent confondues avec les graminées. On les distingue notamment par des tiges triangulaires et des feuilles disposées sur trois rangs.

La plantule de souchet comestible présente un limbe glabre 20 à 50 fois plus long que large lorsqu'il est déplié. Adulte, la plante atteint une hauteur variant de 20 à 70 cm. Les feuilles sont d'un vert clair, très allongées, larges de 4 à 8 mm, coupante sur les bords et pointues. L'inflorescence en ombelle est dépassée par 2 à 5 feuilles, les épillets sont roux-dorés et étalés en grappes. Les fleurs ont 3 étamines, un long style et 3 stigmates. Les fruits sont des akènes bruns à beiges triangulaires de 1 à 2 mm de long. Le souchet comestible se distingue de toutes les autres espèces de *Cyperus* par les écailles bien visibles de ses rhizomes et par ses tubercules terminaux.

Le cycle de développement

L'augmentation de la température du sol déclenche le développement à partir d'un tubercule d'une tige grêle verticale qui va former à la surface du sol, sous l'influence de la lumière et de la température, un bulbe basal. A partir de ce bulbe vont se former une pousse feuillée aérienne, puis des rhizomes horizontaux (à l'origine de nouvelles pousses feuillées, cycle pouvant être répété plusieurs fois) et enfin des rhizomes verticaux qui vont tubériser. Au maximum et en une saison, un tubercule peut ainsi conduire à la formation de 7000 nouveaux tubercules. Les tubercules sont de forme sphérique. De blancs à leur formation, ils deviennent marrons –noirs à maturité. Leur durée de vie moyenne semble être entre 2 et 4 ans mais elle augmente avec la taille et la profondeur d'enfouissement. Des tubercules ont été trouvés à 46 cm de profondeur mais 90 % environ sont dans les 15 premiers cms du sol.

Il semblerait qu'en milieu naturel tempéré, les tubercules constituent le seul moyen de perpétuation de l'espèce dans les infestations déjà établies (aucune germination de graines n'a en effet été observée). En outre, les tubercules sont les seuls organes capables de passer l'hiver.

Caractérisation des pédopaysages landais

La hauteur et la composition de la lande sont en relation avec beaucoup de facteurs qui interfèrent : le type de sol et la hauteur de la nappe phréatique, le mode d'entretien (pâturage, coupe, incendie,...), la présence de la pinède et son entretien (semis, labour, débroussaillage,...).

La couverture pédopaysagique de la Haute Lande est donc constituée d'une juxtaposition de terroirs présentant des caractéristiques relativement bien individualisées. Huit types de landes au total ont ainsi été identifiés en fonction notamment des variations de profondeur de la nappe phréatique et de l'action anthropique. Le passage d'un type à l'autre est progressif et plus ou moins réversible. Il est cependant d'usage de regrouper certains terroirs en unités représentatives de niveaux écophysologiques proches et de distinguer ainsi traditionnellement trois types de landes, en fonction du relief général et de l'intensité du drainage : la lande sèche, la lande mésophile et la lande humide.

La proximité de la nappe phréatique détermine le degré d'humidité du sol selon un gradient qu'une végétation spécifique permet de reconnaître localement. Ces trois principaux types de landes sont donc définis par des associations végétales caractéristiques, un type de sol dominant ou des associations de sols organisés en toposéquences (Galloy 1971 ; GERA 1985, 1990 ; Jolivet 2000) :

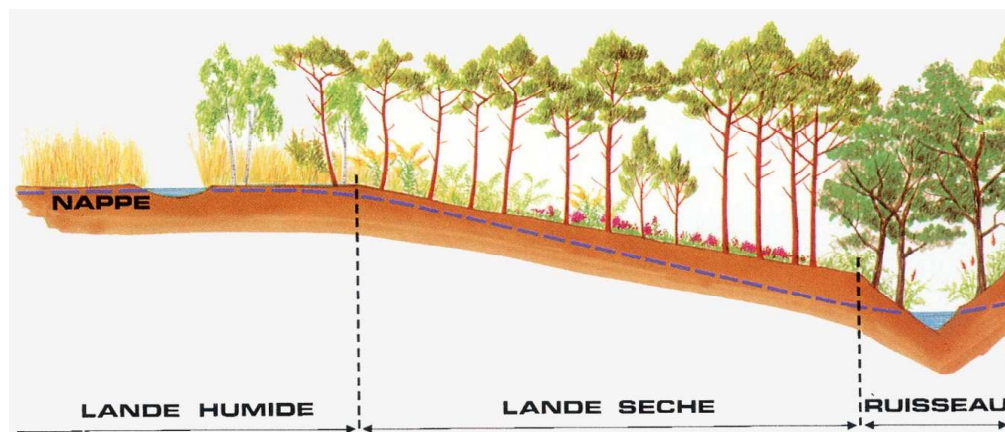


Figure A.1 Localisation des landes humides et des landes sèches par rapport au niveau de la nappe phréatique (In GERA 1985).

La lande humide

La majeure partie de la Haute Lande est occupée par de vastes étendues planes, mal drainées. Dans ces interfluves, le niveau de la nappe évolue lentement et affleure à la surface lors des périodes de forte pluviosité printanière et automnale. En l'absence de réseau hydraulique artificiel, il suffit d'un faible surcroît de précipitation pour que la lande soit totalement submergée (GERA 1985). Cette unité pédopaysagique est caractérisée par une végétation dominée par la Bruyère à quatre angles (*Erica tetralix*) ; la Molinie (*Molinia coerulea*) est également indicatrice d'humidité mais à un degré moindre. La présence d'un micro-relief (rides transversales) crée localement des conditions d'hydromorphie contrastées.

Ces conditions d'hydromorphie variables sont à l'origine d'une organisation des sols particulières (liées à la présence plus ou moins longue de la nappe phréatique au sein des profils) associées à des espèces végétales indicatrices du niveau d'hydromorphie : depuis les dépressions bien humides jusqu'aux buttes bien drainées :

- Bruyère à quatre angles

- Molinie et bruyère à quatre angles
- Molinie

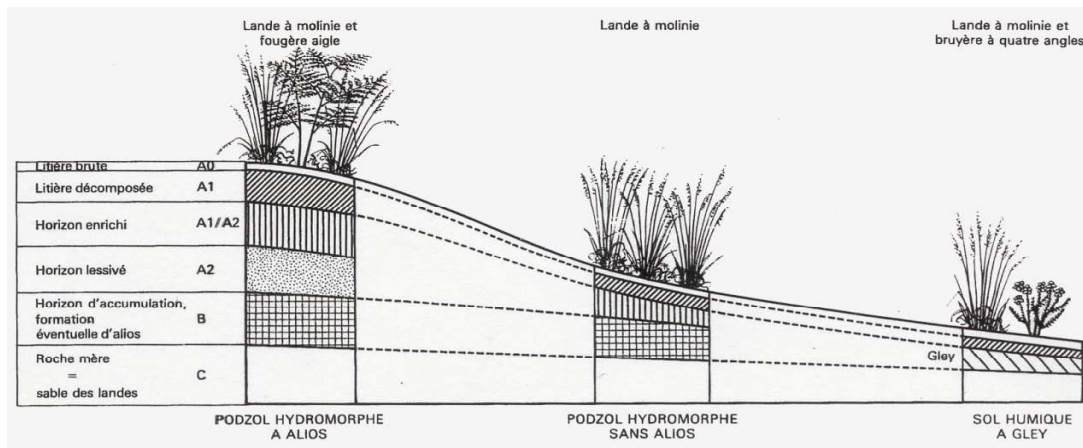
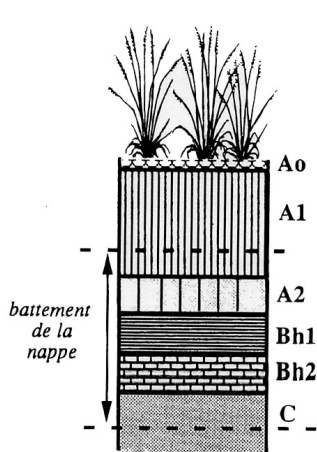


Figure A.2 Sols et végétations des landes humides (In GEREÀ 1985, 1990).



Type de sol : podzol hydromorphe sans aliôs

A1 – Bh : horizons humifères

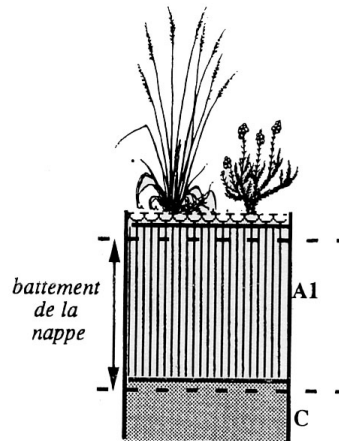
Disparition de A2 par la remontée du Bh à la base du A1

Bh peu ou pas induré

Incidence sur la mise en culture :

sol assez fertile

nécessite un assainissement poussé



Type de sol : sol humique à gley

Sol organique sur tout le profil

Pas d'horizon d'accumulation profond

Incidence sur la mise en culture :

sol avec une MO bien humifiée

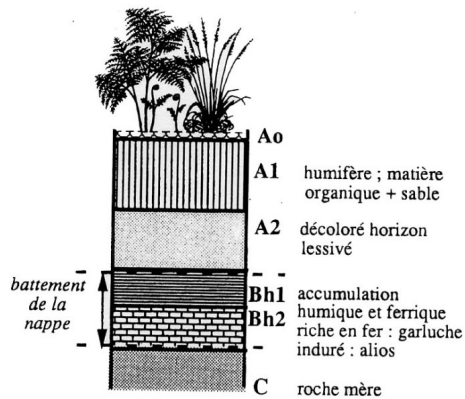
pas d'aliôs : pas de sous-solage

nappe proche nécessitant un assainissement poussé, risque de mouillères

La lande mésophile (ou intermédiaire)

La lande mésophile occupe les versants drainés des moyennes et basses vallées des cours d'eau où la pente de la nappe est comprise entre 2,5 et 6 %. La forte amplitude de battement de la nappe phréatique crée des alternances de périodes d'humectation et de dessiccation. La végétation caractéristique de la lande mésophile est dominée par la Fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) et l'Ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*).

- Molinie, fougère aigle et Ajonc d'Europe
- Fougère



Type de sol : podzol humo-ferrugineux à podzol humique

A1 et Bh épais donc sols humifères
A2 présent ou non

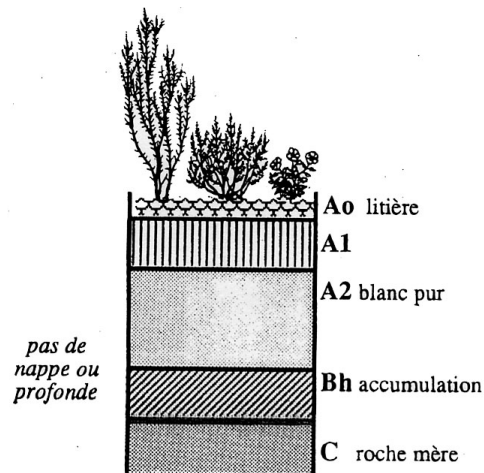
Incidence sur la mise en culture :

fertilité et réserve en eau liées à la MO
alios : obstacle mécanique à l'écoulement de l'eau et aux racines ; un sous-solage est nécessaire
nappe à faible profondeur, exploitable
assainissement nécessaire, notamment pour le démarrage

La lande sèche

Sur les bordures méridionales et occidentales du massif, ainsi qu'en bordure des ruisseaux, l'enfoncement rapide des axes de drainage vers leurs niveaux de base provoque un rabattement important de la nappe phréatique. On observe alors des étendues de lande sèche caractérisées par la Bruyère callune (*Calluna vulgaris*), la Bruyère cendrée (*Erica cinerea*) et l'Hélianthème faux-alysson (*Helianthemum alyssoides*).

- Fougère et hélianthème
- Lande mellifère (callune et bruyère cendrée)
- Pôle sec : hélianthème (apparaissant uniquement en station ensoleillée)



Type de sol : podzol humique

A2 d'épaisseur variable (10 à 150 cms)
Bh très réduit ou absent toujours coloré (noir à jaune), rarement consolidé
Pauvreté en MO
Faible réserve en eau
Faible capacité d'échanges
Forte acidité
Peu fertile
Vulnérable à l'érosion éolienne
Pas de nappe ou nappe profonde

Incidence sur la mise en culture :

- moins facilement exploitable qu'en lande humide
pas de travaux d'assainissement (pas de mouillère)
se réchauffe vite (controversé)

L'installation de la flore actuelle (Chêne, Aulne, Pin maritime, Bruyère, Fougère,...), caractéristique des pédopaysages landais, résulte en partie de l'établissement de conditions climatiques humides au Subatlantique (de 2 700 BP à l'actuel) dans la région.

Historique de l'occupation des sols

De la forêt à la lande, la destruction d'une forêt primitive

Avant l'intervention humaine à grande échelle, le paysage landais est contrasté et fonction de l'humidité du sol. C'est en effet en fonction du régime des eaux que les hommes ont établi leurs sites d'habitat et de cultures et aménagé leur économie. Sur les hauts des versants, là où la pente est suffisante pour assurer l'égouttement du sol et où la nappe phréatique de la Haute Lande est assez proche pour permettre une alimentation en eau lors des mois de sécheresse (lande mésophile), sont situés les « quartiers » et les « airiaux », leurs champs et, tout autour, les forêts de pins (Petit 1973). Au contraire, le paysage « originel » des landes humides était dominé par une végétation peu élevée. La forêt mixte (chênaie – pinède) qui couvrait les zones de lande sèche et de lande mésophile, zones les mieux drainées, à proximité des cours d'eau et des hauteurs, ne pouvait faire face dans de bonnes conditions à l'inondation prolongée de la lande humide. Les formations arborescentes y étaient donc très localisées ou limitées à des individus clairsemés. Les formations landicoles à base de bruyères et d'ajoncs y constituaient en revanche des associations végétales denses correspondant à un faciès d'équilibre (GEREA 1985). Le centre du plateau, mal drainé, était donc parsemé de grandes étendues de landes rases et de marécages.

La forêt primitive, qui occupait donc les secteurs les plus hospitaliers, fut défrichée par les habitants qui aménagèrent leurs champs et leurs quartiers au détriment des zones boisées. De même, sur la lande, les incendies pastoraux et le parcours des troupeaux empêchèrent le développement d'une végétation arborée. La lande rase à bruyère s'est ainsi progressivement substituée aux massifs forestiers de l'intérieur et constituera le paysage gascon de 1800.

Les pins à la conquête de la lande

Le Second Empire marque une étape décisive dans la transformation des paysages et des modes de vie du « désert landais ». Si, pour l'ensemble des Landes de Gascogne - mis à part les dunes de la côte déjà en partie boisée - cultures, prairies et bois de pins couvraient une superficie d'environ 350 000 hectares, les terres incultes en occupaient 650 000 dont 300 000 étaient biens communaux et 350 000, situés surtout en Gironde, appartenaient à des particuliers ou à des sociétés. A la fin du XIX^{ème} siècle, à peu près tout était boisé. La loi du 19 juin 1857 permit cette métamorphose. Elle obligeait les communes des Landes de Gascogne à assainir et ensemer en pin la totalité de leurs territoires communaux et aliénait de fait les droits d'usage et la disposition de ces communaux jusqu'alors dévolus aux activités pastorales. La loi implique donc la suppression progressive du libre parcours et la fin d'une forme de vie pastorale propre aux Landes. La loi prévoit en outre la construction, aux frais du Trésor public, des « routes agricoles » destinées à desservir les terrains conquis sur les eaux, complétées après 1880 par un réseau de voies ferrées « d'intérêt local » (Papy 1973).

« Souvent, les gens s'attourent la nuit, comblent les fossés creusés pour l'assainissement des terres à défricher, saccagent les semis. Il n'est pas rare que les bergers mettent le feu à de jeunes boisements » (Papy 1973). La métamorphose des landes en massif forestier ne s'est ainsi pas faite sans conflit : la progression des forêts est freinée par le poids du pastoralisme omniprésent sur le territoire (540 000 ovins sont ainsi recensés en 1852 pour le seul département des Landes). Cette transformation forcée, radicale et douloureuse du paysage landais, aux dépens d'un pastoralisme séculaire, s'est souvent traduite par une destruction systématique des nouvelles plantations de pins. Plus de 30 000

hectares de jeunes forêts ont ainsi été incendiés entre 1868 et 1869, attestant de l'attachement des habitants des Landes au maintien d'un traditionnel équilibre agro-sylvo-pastoral. Le combat entre la lande et le pin a cependant rapidement tourné en faveur de ce dernier, aboutissant, en l'espace d'un demi-siècle seulement, à la création du plus vaste massif forestier monospécifique d'Europe occidentale. Le caractère forestier de l'étendue de sable et d'eau des Landes de Gascogne est désormais confirmé.

L'époque de la forêt moderne

Depuis sa plantation au XIX^{ème} siècle, la forêt a subi de profondes mutations à la fois de son mode de culture et dans la destination de sa production.

Pendant plus d'un siècle, jusqu'à la fin des années 1940, la forêt a fonctionné selon un mode de gestion sylvicole de type traditionnel, basé sur la production de gemme et de bois de chauffage. Le gemme était initialement la principale production du pin maritime, le bois étant presque considéré comme un sous-produit. La conduite des peuplements avaient pour objectif l'obtention d'une quantité maximale de résine et les troncs produisaient jusqu'à l'âge de 80-90 ans. Des éclaircies vigoureuses étaient réalisées, entraînant une faible densité des peuplements âgés (140 tiges/ha). Après l'essor de la production de résine lié à la chute des importations américaines (consécutives à la guerre de sécession), la rentabilité de la gemme n'a cessé de décroître. L'abandon progressif du gemmage et le dépeuplement consécutif à la guerre de 1914-1918 se sont accompagnés d'une diminution de la présence humaine en forêt, et d'une disparition du nettoyage du sous-bois.

Les grands incendies qui ont détruit le massif entre 1937 et 1949 se sont essentiellement produits dans les zones de landes humides au sous-bois abondant et non entretenu. Plus de 400 000 hectares ont brûlé en une dizaine d'années, soit un potentiel de production réduit d'environ 40 %. Cependant, l'enjeu économique que représentait ce massif a incité les forestiers à reboiser les landes dévastées et à élaborer simultanément un dispositif de lutte contre l'incendie (obligation des DFCI¹, création du corps des sapeurs pompiers forestiers, installation de postes de surveillance et de nombreux points d'eau, constitution de pare-feux et creusement de fossés d'assainissement permettent l'isolement des sinistres éventuels et l'accès à toute saison aux parcelles) (GEREA 1990).

Peu de temps après, les premières tentatives d'amélioration et d'accélération de la production ont vu le jour. La modernisation de la sylviculture entreprise dès le reboisement successifs aux grands incendies a progressivement introduit puis imposé dès les années 1960-1970 sous le terme de *ligniculture*, l'assainissement des landes humides, le travail mécanique du sol, la fertilisation, le débroussaillage chimique et mécanique, inclus dans un itinéraire sylvicole comprenant quatre éclaircies et une coupe rase (Petit 1987, cité dans GERA 1990). Les modes de gestion actuels des peuplements forestiers landais (400 pins/ha, rotation de 40 à 50 ans) ont largement généralisé l'utilisation des techniques de ligniculture à l'ensemble du massif, mais également l'emploi de variétés de Pin maritime améliorées. Ce mode d'exploitation de la forêt permet actuellement, sur des sols très pauvres, une production de bois élevée, estimée actuellement à 12 m³.ha⁻¹.an⁻¹ (4,8 m³ en 1961, 7 m³ en 1978 et 9 m³ en 1988) (GEREA 1990, Loustau *et al.* 1997, cité dans Jolivet 2000).

Le nouvel âge d'or : implantation et développement de la maïsiculture

Simultanément au développement de la ligniculture, le paysage landais va connaître une nouvelle évolution avec l'introduction de la monoculture intensive de maïs. L'apparition de la

¹ DFCI = Défense Forestière Contre l'Incendie.

maïsculture dans les Landes de Gascogne résulte d'opportunités liées à des accidents de la forêt (incendie, tempête, gel...), d'une volonté politique de repeupler la Haute Lande et surtout d'une dynamique propre de l'agriculture liée au contexte socio-économique.

Des essais de grande culture avaient été tentés, au XIX^{ème} siècle, sans succès. Après 1945, l'exemple de deux agriculteurs, à Solférino et à Labouheyre, est instructif : l'abaissement de la nappe phréatique, l'apport d'engrais et le chaulage des sols pour relever le pH et diminuer la toxicité des ions aluminium, permettent une culture rentable de maïs, de pommes de terre et de prairies pour l'élevage bovin. Suite à ces premiers aménagements localisés mais prometteurs, les pouvoirs publics promulguèrent plusieurs décrets et ordonnances relatifs à la mise en valeur de la région. Le décret du 24 décembre 1958 créait ainsi la Compagnie d'Aménagement des Landes de Gascogne (CALG), dont la mission était de réaliser l'aménagement de cette région en vue de concourir à sa mise en valeur dans les domaines agricoles et forestiers. Les premières exploitations agricoles créées par la CALG sont installées au sein de la lande humide, particulièrement touchée par les incendies de l'après-guerre, afin de constituer des couloirs cultivés jouant le rôle de pare-feux. La proximité de la nappe phréatique dans les sols de lande humide pouvait en outre favoriser l'alimentation hydrique des cultures alors non irriguées.

A partir des années 1960, les nouvelles techniques d'irrigation (pompage dans la nappe superficielle pour l'irrigation par aspersion au printemps et en été) et la fertilisation chimique laissent entrevoir des gains de productivité importants, mais nécessitant des parcelles de grande taille pour rentabiliser le matériel utilisé. La surface unitaire des défrichements augmente : les demandes portent parfois sur 150-200 hectares. En 1968, l'Etat supprime la CALG, mais les nouvelles techniques de cultures ont fait leurs preuves et la dynamique se poursuit (GEREA 1990, Neveu 1993).

Dès 1970 se dessine l'évolution qui conduit à l'agriculture actuelle : la petite agriculture disparaît de secteurs comme le Bordelais, le pays de Born, les Grandes Landes méridionales et orientales, tandis qu'elle se maintient à peu près sur les marges méridionales et orientales du massif. Les grosses exploitations se développent dans la grande Lande. En 1981, la surface cultivée en maïs est estimée à 81 500 hectares. Par la suite, une politique de préservation de l'écosystème forestier a mis fin aux grandes campagnes de défrichements des années 1970, mais la surface totale cultivée en maïs dans les Landes de Gascogne représente actuellement plus de 150 000 hectares soit entre 15 et 20 % de la surface du massif (Agreste 2003).

Analyses AFLP : protocoles

Extraction d'ADN du matériel végétal frais en microtubes (adapté de Doyle and Doyle, 1990 ; dernière modification en 2000)

1- Broyage mécanique

Les échantillons végétaux frais sont coupés grossièrement et placés dans des microtubes numérotés de 2 ml (1 cm² environ de feuille par échantillon). Une microbille en acier est introduite dans chaque tube. Ceux-ci sont ensuite placés quelques secondes dans l'azote liquide puis passés 2 min au vibrobroyeur à vitesse maximale. On obtient alors une poudre de feuille.

2- Lyse chimique

Ajouter 600 µl de tampon d'extraction. Vortexer énergiquement. Placer les échantillons en position horizontale dans une boîte et les mettre 1 h dans l'étuve à 55°C.

3- Extraction d'ADN

- Sortir les tubes et les laisser refroidir 10 min environ. Allumer la centrifugeuse à 4°C.
- Ajouter 600 µl de Dichlorométhane par tube (séparation des protéines) et mixer le tout pour bien homogénéiser. Centrifuger les tubes, charnière vers le haut, à 4°C pendant 10 min à 13000 rpm.
- Récupérer le surnageant (phase aqueuse, ne pas pipeter l'interphase) et le mettre dans de nouveaux tubes numérotés autoclavés de 1,5 ml. Si le surnageant ne semble pas assez clair, répéter les deux étapes précédentes.
- Ajouter 400 µl d'Isopropanol froid. Vortexer puis placer les tubes en position horizontale dans une boîte. La placer au congélateur à -20°C pendant au moins 1 h.
- Centrifuger les tubes à 4°C pendant 10 min à 13000 rpm, charnière vers le haut.
- Jeter le surnageant sans perdre le culot et laisser les tubes s'égoutter quelques minutes.
- Ajouter 1 ml d'éthanol 76% et vortexer pour décoller le culot. Centrifuger les tubes à 4°C pendant 10 min à 13000 rpm. Jeter le surnageant.
- Placer les tubes dans un speed-vac et sécher à température ambiante pendant 10 à 15 min.
- Reprendre le culot dans 100 µl d'eau distillée et agiter toute la nuit à température ambiante pour obtenir une solution homogène qui constitue la solution stock d'ADN. Stocker selon le délai d'utilisation à -20°C ou -80°C.

Digestion – Ligation en deux étapes

1- Digestion

- Répartir les échantillons dans une plaque sérologique afin d'avoir 100 ng d'ADN par puits environ (pour un volume réactionnel de 30 µl).
- Ajouter de l'eau milliQ pour ajuster le volume à 5 µl par puits si nécessaire.
- Dans un tube Eppendorf, préparer un pool de réactifs pour le nombre d'échantillons + 10%, en se reportant au tableau ci-dessous :

| Réactifs | Volume (en µl) par échantillon | Concentration finale |
|------------------|--------------------------------|----------------------|
| ADN | 5 | |
| Eco RI (15 U/µl) | 0.2 | 3 U |

| | | |
|-------------------------|------|-----|
| Mse I (10 U/μl) | 0.3 | 3 U |
| Tampon 10X One Phor All | 3 | 1 X |
| Eau milliQ | 11.5 | |

- Couvrir avec un film de façon hermétique.
- Incuber 1 h à 37°C, puis centrifuger brièvement.

2- Digestion

- Dans un tube Eppendorf, préparer un pool de réactifs pour le nombre d'échantillons + 10%, en se reportant au tableau ci-dessous :

| Réactifs | Volume (en μl) par échantillon | Concentration finale |
|---------------------------|--------------------------------|----------------------|
| T4 Ligase (1 U/μl) USB | 0.03 | 0.03 U |
| DATP 8 mM | 0.3 | 0.08 mM |
| Adaptateurs Eco RI (5 mM) | 0.3 | 0.05 mM |
| Adaptateurs Mse I (5 mM) | 0.3 | 0.05 mM |
| Eau milliQ | 9.07 | |

- Couvrir avec un film de façon hermétique.
- Remplacer la plaque dans l'étuve à 37°C pendant 3 h.
- Centrifuger brièvement.
- Faire un gel de vérification sur agarose : on doit obtenir un faible smear.
- Conserver à +4°C (si utilisation immédiate) ou à -20°C.

Polymerase Chain Reaction (PCR), amplification en chaîne

1- PCR 1

- Dans la plaque PCR, diluer directement les échantillons au demi : 2,5 μl de produits de digestion – ligation et 2,5 μl d'eau milliQ.
- Dans un tube Eppendorf de 2 ml, mélanger les réactifs en utilisant les volumes donnés dans le tableau suivant, pour le nombre d'échantillons + 10% :

| Réactifs | Volume (μl) par puits | Concentration finale |
|----------------------------|-----------------------|----------------------|
| Tampon 10 X | 2 | 1 X |
| Mg Cl ₂ (50 mM) | 0.8 | 2 mM |
| dNTPs (5 mM) | 0.8 | 0.2 mM |
| Amorce E+0 (10 pmol/μl) | 0.6 | 0.3 pmol/μl |
| Amorce M+2 (10 pmol/μl) | 0.6 | 0.3 pmol/μl |
| Taq polymérase (5 U/μl) | 0.08 | 0.4 U |
| Eau milliQ qsp 15 μl | 10.12 | |

- Vortexer le tube contenant les réactifs puis distribuer 15 μl de ce pool dans chaque puits de la plaque PCR.
- Fermer hermétiquement avec un film aluminium et centrifuger brièvement la plaque.
- Placer dans l'appareil PCR et fermer le couvercle de l'appareil hermétiquement.
- Vérifier le programme :

94°C 4 min
94°C 30 sec
60°C 1 min
72°C 1 min
4°C stockage

} 28 cycles

- Lancer le programme.
- Lorsque le programme est terminé, congeler la plaque si nécessaire.

2- PCR 2

- Dans une plaque sérologique 96 puits, diluer au 1/5 les échantillons issus de la PCR 1.
- En reprendre 5 µl pour la PCR 2 et les placer dans une plaque PCR.
- Faire un pool de réactifs en utilisant les volumes donnés dans le tableau suivant, pour le nombre d'échantillons + 10% :

| Réactifs | Volume (µl) par puits | Concentration finale |
|----------------------------|-----------------------|----------------------|
| Tampon 10 X | 2 | 1 X |
| Mg Cl ₂ (50 mM) | 0.8 | 2 mM |
| dNTPs (5 mM) | 0.8 | 0.2 mM |
| Amorce E+2 (10 pmol/µl) | 0.5 | 0.25 pmol/µl |
| Amorce M+4 (10 pmol/µl) | 0.6 | 0.3 pmol/µl |
| Taq polymérase (5 U/µl) | 0.08 | 0.4 U |
| Eau milliQ qsp 15 µl | 10.22 | |

- Vortexer le tube contenant les réactifs puis distribuer 15 µl de ce pool dans chaque puits de la plaque PCR.
- Fermer hermétiquement avec un film aluminium et centrifuger brièvement la plaque.
- Placer dans l'appareil PCR et fermer le couvercle de l'appareil hermétiquement.
- Vérifier le programme :

94°C 4 min

94°C 30 sec

65°C 30 sec avec décroissance 0.7°C

72°C 1 min

} 12 cycles

94°C 30 sec

56°C 30 sec

72°C 1 min

} 23 cycles

4°C stockage

- Lancer le programme.
- Lorsque le programme est terminée, congeler la plaque si nécessaire.

Révélation sur gel dénaturant LiCor

1- Principe de la méthode

Faire migrer en milieu dénaturant des fragments d'ADN amplifiés, ici des marqueurs polymorphes codominants (AFLP).

2- Montage des plaques

- Nettoyer les plaques à l'eau distillée avec du papier absorbant puis à l'alcool 76% avec du papier Kimwipes.
- Mettre les espaceurs sur la plaque sans oreilles puis positionner par dessus la plaque avec oreilles.
- Fixer les serres-plaques.

3- Préparation du gel dénaturant 6%

- Préparer le gel dans un bécher en mélangeant 960 µl de TBE 10X, 10 g d'urée, 5 g d'acrylamide 19.1 et 11g d'eau milliQ. Faire dissoudre grâce à un agitateur magnétique.

- Filtrer la solution sur un filtre à vide. Rincer le bécher et y reverser la solution filtrée. Sous la hotte, ajouter 16 µl de Temed et 160 µl d'APS 10%. Homogénéiser suffisamment la solution.
- Couler d'un mouvement régulier le gel entre les 2 plaques en évitant la formation de bulles d'air. Mettre le prépeigne et fixer le serre-peigne.
- Laisser polymériser 1 à 2 h environ. Si utilisation non immédiate, poser du papier absorbant humidifié aux deux extrémités et recouvrir de papier aluminium.

4- Mise en place du gel

- Allumer le séquenceur
- Enlever le serre-peigne et le prépeigne. Oter l'excédant de gel non polymérisé en lavant soigneusement à l'eau distillée le front du gel et les faces des plaques de verre, particulièrement au niveau du laser. Poser le gel sur le support vertical et nettoyer de nouveau à l'alcool. Bien sécher.
- Préparer 1 l de tampon 1X (100 ml de TBE 10X et 900 ml d'eau distillée).
- Dans le séquenceur, poser la cuve inférieure, placer le gel et cliquer les manettes. Poser la cuve supérieure, serrer pour appliquer le joint contre le verre.
- Remplir la cuve supérieure avec le tampon jusqu'au niveau indiqué. Verser le reste du tampon dans la cuve du bas (verser doucement pour éviter une remontée du tampon par capillarité derrière les plaques).
- Nettoyer le front à l'aide d'une pipette plastique pour enlever les restes du gel polymérisé.
- Mettre les couvercles en place, brancher l'électrode et refermer la porte du séquenceur.

5- Préchauffage du gel

- Configurer correctement le séquenceur à partir du PC et donner un nom au fichier enregistré.
- Paramétrer et mettre à préchauffer.
- Pendant ce temps, transférer 3 µl de produit de PCR dans une microplaque TECHNE contenant 3 µl de Bleu de Bromophénol dénaturant spécial séquenceur. Recouvrir de papier aluminium.
- Dénaturer les échantillons à 94°C pendant 4 min. Mettre immédiatement sur la glace.

6- Chargement du gel

- Ouvrir le séquenceur et répartir 16 µl de Bleu de Bromophénol spécial séquenceur pour marquer le front. Fermer le couvercle et le séquenceur puis faire migrer quelques secondes.
- Oter le bleu en excès avec la soufflette puis positionner le peigne.
- Charger les échantillons dénaturés (environ 0.35 µl).
- Fermer le couvercle et faire la mise au point du focus et de l'autogain.
- Lancer la migration.

Analyses microsatellites chloroplastiques : protocoles

Extraction d'ADN : cf. annexe 4

L'ADN stock est ensuite dilué à 2%.

PCR

- Dans un tube Eppendorf de 2 ml, mélanger les réactifs en utilisant les volumes donnés dans le tableau suivant, pour le nombre d'échantillons + 10% :

| Réactifs | Volume (µl) par puits | Concentration finale |
|----------------------------|-----------------------|----------------------|
| Tampon 10 X | 2 | 1 X |
| Mg Cl ₂ (50 mM) | 0.8 | 2 mM |
| dNTPs (5 mM) | 0.8 | 0.2 mM |
| Amorce F* | fonction ccmp | 2 µM |
| Amorce R | fonction ccmp | 2 µM |
| Taq polymérase (5 U/µl) | 0.4 | 0.4 U |
| Eau milliQ qsp 15 µl | 7 | |

- Vortexer le tube contenant les réactifs puis distribuer 15 µl de ce pool dans chaque puits de la plaque PCR. Ajouter 5 µl de l'ADN dilué.
- Fermer hermétiquement avec un film aluminium et centrifuger brièvement la plaque.
- Placer dans l'appareil PCR et fermer le couvercle de l'appareil hermétiquement.
- Vérifier le programme :

94°C 5 min
 80°C 5 min
 94°C 1 min
 50°C 1 min
 72°C 1 min
 72°C 8 min
 4°C stockage

} 33 cycles

- Lancer le programme.
- Lorsque le programme est terminé, congeler la plaque si nécessaire.

Révélation sur gel dénaturant Licor : cf. annexe 4

Caractéristiques¹ des spécialités commerciales testées

| Spécialité commerciale | Substance(s) active(s) | Famille | Mode d'action | Cultures homologuées | Cibles | |
|-------------------------|------------------------------------|-----------------------------------|---|--|--|--|
| Basamaïs | <i>bentazone</i> | <u>benzothiadiazones</u> | inhibition de la photosynthèse (chloroplaste) | dactyle, féтуque, ray-grass, trèfle blanc, lin, luzerne, maïs, pois, soja, sorgho, haricot, maïs doux, plantes à parfum, aromatiques et médicinales | dicotylédones | |
| Cambio | <i>bentazone + dicamba</i> | | | blocage de la protéine D1 du photosystème II (chloroplaste) | | maïs |
| Velpar S* | <i>hexazinone</i> | <u>triazinones</u> | | conifères de forêt, canne à sucre, luzerne, lavande, plantes à parfum, aromatiques et médicinales | dicotylédones, monocotylédones | |
| Gramoxone plus | <i>paraquat + diquat</i> | <u>ammoniums quaternaires</u> | détournement d'électrons à la sortie du photosystème I | traitements généraux ☒, luzerne, vigne, arbres fruitiers, cultures forestières, arbres et arbustes d'ornement | dicotylédones, graminées | |
| Archipel Atlantis WG | <i>mésosulfuron + iodosulfuron</i> | <u>sulfonylurées</u> | inhibition de l'ALS conduisant à la synthèse des acides aminés ramifiés : valine leucine, isoleucine | blés, seigle, triticale | dicotylédones, graminées | |
| Nirvana | <i>imazamox + pendiméthaline</i> | <u>imidazolinones</u> | | | | féveroles, pois |
| Basta F1 | <i>glufosinate-ammonium</i> | <u>amino-phosphonates</u> | inhibition de la synthèse de la glutamine synthase conduisant à la synthèse de l'acide aminé : glutamine | pois, pomme de terre, vignes, arbres et arbustes d'ornement | dicotylédones et graminées annuelles et bisannuelles | |
| Round Up bioforce | <i>glyphosate</i> | | inhibition enzymatique de l'EPSP synthase conduisant à la synthèse des acides aminés aromatiques : phénylalanine, tyrosine, tryptophane | traitements généraux, vignes, toutes cultures fruitières, jachères | dicotylédones et graminées | |
| Mikado | <i>sulcotrione</i> | <u>tricétones</u> | inhibition de la synthèse des caroténoïdes, pigments protecteurs des chlorophylles | lin, maïs, maïs doux, ray-grass | dicotylédones et graminées annuelles | |
| Camix (D6710) | <i>s-métolachlore + mézotrione</i> | <u>acétamides s.l.</u> | inhibition de la synthèse des acides gras précurseurs des cires et de la subérine et des enzymes conduisant aux gibbérellines | maïs, maïs doux | dicotylédones, graminées | |
| Dual Gold Safeneur | <i>s-métolachlore + bénomaxor</i> | | | | | <u>maïs, gazon de graminées</u> |
| Frontière | <i>diméthénamide DMTA-P</i> | | | | | maïs, maïs doux, sorgho |
| Isard | <i>(Diméthénamide-P)</i> | | | | | choux, échalottes, oignons, poireaux, sorgho |
| Ramrod L | <i>propachlore</i> | | | inhibition de la synthèse des lipides | | maïs |
| Trophée | <i>acétochlore + dichlormide</i> | | | maïs | dicotylédones et graminées annuelles | |
| Stratos ultra | <i>cycloxydime</i> | <u>cyclohexane-diones (Dimes)</u> | inhibition de l'ACCCase | betterave, colza, lin, pois, pomme de terre, soja, tournesol, luzerne, trèfle, vigne, carotte, céleris, choux, haricot, laitue, poireau, tomate, maïs, riz | graminées | |

* interdit au plus tard le 31 décembre 2007

☒ traitements généraux : zones avant mise en culture ou après récolte (destruction des cultures intermédiaires ou couverts végétaux).

¹ D'après ACTA, 2006

RESUME – Nous avons étudié le développement, la phénologie, la démographie et la diversité génétique de *Cyperus esculentus* (souchet comestible), espèce pérenne clonale invasive des cultures basses de Haute Lande, dans le sud-ouest français, afin de comprendre sa capacité colonisatrice et ainsi élaborer des propositions de gestion dans le cadre d'un système de lutte intégrée.

La capacité colonisatrice de *C. esculentus* dans les cultures de Haute Lande résulte (1) d'un développement végétatif important du système souterrain de l'espèce, associant exploration du milieu grâce aux rhizomes et multiplication grâce aux tubercules, les seuls organes qui permettent le passage de la mauvaise saison, (2) des pratiques culturales locales qui répondent à l'ensemble des besoins de l'espèce en eau (irrigation), en luminosité (cultures basses, de faible stature) et en l'absence d'espèces compétitrices (gestion efficace des autres adventices). Les analyses génétiques ont montré la faible diversité génétique et la structuration spatiale des populations échantillonnées. Nous avons pu mettre en évidence des phénomènes d'introductions multiples à partir d'une unique source, ainsi qu'une dispersion intra-régionale liée aux activités anthropiques de type agricole. Dans le contexte d'une gestion de l'espèce, la faible diversité génétique de *C. esculentus* permet de supposer une réponse homogène aux techniques de lutte envisagées et les modes de dispersion identifiés indiquent la nécessité d'une prophylaxie renforcée. Les analyses phénologiques et démographiques réalisées en terrain nu et sous couvert végétal et à différentes dates de levée ont permis de mettre en évidence la sensibilité de l'espèce à la compétition, surtout pour la lumière, et à un retard de levée : la production finale de tubercules est fortement réduite comparativement à une levée printanière classique en milieu ouvert. Cependant, en raison notamment des modifications de patrons d'allocation des ressources lorsque la levée est retardée, la tubérisation n'est jamais complètement éliminée par l'une ou l'autre de ces techniques et reste suffisante pour assurer le maintien sinon l'expansion de l'infestation.

L'ensemble des connaissances acquises au cours de ce travail nous a permis (1) de proposer un indicateur de développement afin de déclencher les interventions avant l'initiation de la tubérisation et (2) de modéliser le cycle de développement de *C. esculentus* afin de prévoir l'impact des itinéraires techniques à envisager pour lutter efficacement contre l'espèce.

Mots clés : invasion, *Cyperus esculentus*, dynamique des populations, multiplication végétative, clonalité, système de culture, mauvaise herbe, lutte intégrée.

TITLE – Phenology and genetic diversity of *Cyperus esculentus* (Cyperaceae) for an integrated management of the species in the crops of Haute Lande, southwestern France.

SUMMARY – We studied the development, phenology, demography and genetic diversity of *Cyperus esculentus* (Cyperaceae), an invasive clonal perennial weed in the small-statured crops of Haute Lande, southwestern France. The goal was to understand its colonizing capacity and then make propositions for an integrated management of the species.

The colonizing capacity of *C. esculentus* is linked to the huge subterranean vegetative development, with both foraging thanks to rhizomes and multiplication thanks to tubers. On the other hand, the local crop systems provide all the needs of the species: water, light and nutriment without competition by other weeds. Genetic analyses showed a low genetic diversity and a regional pattern of variation of the sampled populations. These results suggest that the local populations might originate from multiple introductions of a single origin, and a local vegetative propagation by harvesting engines. Consequently, we can expect a homogeneous response of the species to the considered management techniques. The identified modes of spread display the need for a better prophylaxis. The phenological and demographical analyses carried out with or without vegetal cover and for different emergence dates showed the sensitivity of the species to the competition, especially for light, and to a delayed emergence. The tuber production was very reduced compared with the spring germination in open environment. However, partly because of changing in allocation patterns when emergence was delayed, tuberization was never stopped and was sufficient to maintain and even increase the infestation.

All the knowledge acquired by this work let us (1) to propose a development indicator so that interventions take place before tuberization and (2) to model the development cycle of *C. esculentus* in order to evaluate the impacts of the considered technical itineraries for a better control of the species.

Keywords: invasion, *Cyperus esculentus*, population dynamics, vegetative multiplication, clonality, crop systems, weed, integrated pest management.