LES CAHIERS SCIENTIFIQUES
de la Fondation Pierre Vérots



Page 3 :

Stratégies végétales de contrôle des micro-organismes du cycle de l'azote des sols chez le modèle envahissant des Renouées du Japon

Page 19 :

Pourquoi les étangs artificiels comptent plus qu'on ne le pense pour la dynamique des gaz à effet de serre ?



FONDATION PIERRE VÉROTS

Pour l'étude et la préservation de la faune et de la flore de la Dombes

Octobre 2026 - Numéro 11

FONDATION
PIERRE
VÉROTS

Pour l'étude et la préservation de
la faune et de la flore de la Dombes

La Fondation Pierre Vérots

La **Fondation Pierre Vérots** a été créée en 1982 et a été reconnue d'utilité publique par décret ministériel en 1984. Elle est née de la volonté d'un industriel lyonnais, Monsieur Pierre Vérots (1898-1985), de protéger la faune et la flore de la Dombes. Située à Saint-Jean-de-Thurigneux, dans le département de l'Ain, elle possède un domaine de plus de 300 ha composé de forêts, d'étangs et de prairies, dont un parc clôturé de 147 ha.

La Fondation Pierre Vérots s'est donné 3 missions inscrites dans ses statuts :

- Faire de son domaine un conservatoire de la faune, de la flore et des milieux dombistes
- Contribuer à la recherche scientifique sur ces espèces et ces milieux
- Participer à l'information du public.

La Fondation examine les demandes de financement qui portent en partie ou en totalité sur l'écologie, la biologie, l'éthologie, la génétique, la climatologie, elle missionne des chercheurs pour établir des relevés et se propose de publier les résultats obtenus sous une forme diffusable.

La Fondation offre un véritable laboratoire à ciel ouvert, permettant d'observer et d'expérimenter librement, sur des temps longs et avec peu de perturbations. Elle apporte aux chercheurs, stagiaires et visiteurs un soutien logistique (terrain, équipements, locaux d'expérimentation), éventuellement un soutien financier, et des possibilités d'hébergement.

Son statut de « Fondation d'utilité publique » l'autorise à recevoir toutes formes de dons ouvrant droit à une réduction d'impôt, et de legs en exonération totale de droits de succession.

Les Cahiers Scientifiques de la Fondation Pierre Vérots n°11 – Octobre 2026

N° ISSN 2739-7750

Responsable de la publication : Philippe NORMAND
Comité de Rédaction : Florence AYRAL, Michel BOULÉTREAU, Joël BROYER, Sylvain DOLÉDEC, Philippe NORMAND, Irène TILL-BOTTRAUD
Traductions : Philippe NORMAND

Photos de couverture : Tache de Renouée du Japon (*Fallopia* spp.) (*T. BEROUD /FPV*), Pêche d'un étang dombiste (*E. MARI*)

Réalisation et impression : Multitude Imprimerie - 01600 Trévoux

Fondation Pierre Vérots
261, chemin de Praillebard
01390 Saint Jean de Thurigneux

Tél. : 04 74 00 89 33
Mail : contact@fondation-pierre-verots.fr
www.fondation-pierre-verots.fr

Stratégies végétales de contrôle des micro-organismes du cycle de l'azote des sols chez le modèle envahissant des Renouées du Japon : le cas de l'inhibition biologique de la dénitrification (BDI)

Cédric Béraud[1,2], Amélie Cantarel[1] et Florence Piola[2]

[1.] Université Claude Bernard Lyon 1, Laboratoire d'Écologie Microbienne (LEM), UMR 5557 CNRS, UMR 1418 INRAE, F-69622, Villeurbanne, France

[2.] Université Claude Bernard Lyon 1, Laboratoire des Écosystèmes Naturels et Anthropisés (LEHNA), UMR 5023 CNRS, ENTPE, F-69622, Villeurbanne, France

Préambule

Cet article a été réalisé à partir de mon travail de doctorat, soutenu le 19/07/2024, et mené sous la direction des co-autrices de cet article, Amélie Cantarel et Florence Piola. La bourse de thèse a été cofinancée par la Fondation Pierre Vérots et l'Université Claude Bernard Lyon 1. Les travaux de recherche ont également été financés par le programme national EC2CO-HYBIGE 2020-2021 StratéCoCyN.

Cet article ne présente qu'une partie des travaux réalisés au cours de cette thèse. En effet, la quantité significative de résultats obtenus, ainsi que la diversité des thématiques abordées, ne permettent pas d'en restituer l'ensemble dans un seul et même article. Nous avons fait le choix de nous concentrer ici sur la stratégie d'inhibition biologique de la dénitrification. Toutefois, la thèse dans son intégralité, ainsi que les articles publiés dans des revues internationales, traitent également de l'influence des Renouées du Japon sur l'ensemble du cycle de l'azote (Béraud et *al.*, 2024a, 2024b et 2025).

Résumé

Les plantes interagissent étroitement avec les micro-organismes du sol, notamment ceux impliqués dans le cycle de l'azote, ressource essentielle à leur croissance. Parmi les stratégies développées pour améliorer l'acquisition de cet élément, certaines espèces sont capables d'inhiber directement des processus microbiens responsables des pertes d'azote dans le sol. C'est le cas de l'inhibition biologique de la dénitrification (BDI), un mécanisme reposant sur la production de procyanidines capables de réduire l'activité des micro-organismes dénitrifiants. Cette stratégie a été initialement décrite chez le complexe d'espèces des Renouées du Japon (*Fallopia* spp.), mais les facteurs contrôlant sa mise en place restent encore mal compris.

Ces travaux avaient pour objectif d'étudier l'expression de la BDI chez *Fallopia* spp. à travers deux approches complémentaires : une expérimentation en mésocosmes menée sur neuf sols contrastés de la région Auvergne–Rhône-Alpes et une étude *in situ* réalisée sur six populations naturelles de renouées. Les résultats montrent que la BDI n'est pas systématique. Sa présence et son intensité dépendent fortement des caractéristiques initiales du sol, notamment du niveau de fonctionnement du cycle de l'azote et de l'activité de la communauté dénitrifiante. Les sols présentant les plus fortes activités de dénitrification avant colonisation sont ceux où la

réduction de la dénitrification par les renouées est la plus marquée. Les concentrations de procyanidines dans les organes souterrains des renouées sont également positivement associées à cette intensité.

L'étude *in situ* met en évidence une forte dimension spatiale et temporelle de la stratégie. La BDI est principalement observée au centre des taches clonales et durant les phases de croissance active de la plante, suggérant une intégration de ce mécanisme dans la stratégie globale d'acquisition de l'azote des renouées. Les résultats montrent également que la BDI s'exprime préférentiellement dans les sols caractérisés par un fonctionnement biogéochimique intense, où la compétition pour l'azote minéral est potentiellement forte. En favorisant la rétention de l'azote dans le sol et son acquisition par les renouées, cette stratégie pourrait contribuer à leur performance et, par conséquent, à leur succès invasif. Ces observations ouvrent des perspectives pour l'évaluation du risque d'envahissement et le développement de stratégies de prévention et de gestion adaptées aux territoires à fort enjeu écologique. Dans des régions telles que la Dombes, reconnues pour la richesse de leurs zones humides et de leur biodiversité, la caractérisation du fonctionnement des sols pourrait ainsi contribuer à identifier les sites les plus vulnérables à la colonisation par les renouées.

Glossaire

FLNF (Free Living Nitrogen Fixation) : Fixation libre de l'azote atmosphérique par des micro-organismes vivant dans le sol sans association directe avec une plante.

NEA (Nitrification Enzyme Activity) : Activité potentielle de nitrification, correspondant à la capacité des micro-organismes du sol à transformer l'ammonium (NH_4^+) en nitrate (NO_3^-).

DEA (Denitrification Enzyme Activity) Activité potentielle de dénitrification, correspondant à la capacité des micro-organismes du sol à transformer les nitrates en composés gazeux azotés.

Diazotrophe : Micro-organisme capable de fixer l'azote atmosphérique (N_2) et de le convertir en une forme assimilable par les êtres vivants.

Chimiolithoautotrophe : Organisme (majoritairement bactérien et archée) produisant sa matière organique à partir du CO_2 et tirant son énergie de réactions chimiques impliquant des composés minéraux.

Hétérotrophe : Organisme utilisant la matière organique produite par d'autres organismes comme source de carbone et d'énergie.

Procaryote : Organisme unicellulaire dont les cellules ne possèdent pas de noyau. Les bactéries et les archées sont des procaryotes.

Archée : Groupe de micro-organismes procaryotes distincts des bactéries.

Eucaryote : Organisme dont les cellules possèdent un noyau délimité par une membrane. Les plantes, les animaux et les champignons sont des eucaryotes.

Plasticité phénotypique : Capacité d'un organisme à modifier ses caractéristiques morphologiques, physiologiques ou comportementales en réponse aux conditions de son environnement, sans modification génétique.

Ramet : Individu physiologiquement autonome issu de la reproduction clonale d'une plante. Plusieurs ramets peuvent rester connectés au sein d'un même clone.

Importance des plantes et de la nutrition azotée dans les écosystèmes

Les plantes jouent un rôle majeur dans le fonctionnement des écosystèmes par leur contribution à la productivité primaire, ainsi que par leur participation à la régulation du climat, à la formation et à la stabilisation des sols, et à la dynamique des cycles de l'eau et des nutriments.

L'azote (N) est l'un des éléments nutritifs essentiels au développement des plantes (LeBauer & Treserder, 2008). Il intervient simultanément dans la croissance, la photosynthèse, le fonctionnement enzymatique et la production de biomasse. La nutrition azotée végétale repose principalement sur l'assimilation des formes minérales disponibles dans le sol, le nitrate (NO_3^-) et l'ammonium (NH_4^+) (Boudsocq et *al.*, 2012).

Ces formes minérales de l'azote sont au coeur d'une forte compétition d'assimilation entre les plantes et les micro-organismes du sol, en particulier ceux directement impliqués dans les processus de transformation de l'azote minéral (Kuzyakov & Xu, 2013). L'ensemble de ces transformations, qui constituent le cycle de l'azote, régule la disponibilité en azote assimilable et joue un rôle fondamental dans la croissance et le fonctionnement des plantes (Moreau et *al.*, 2019).

Ainsi, le cadre conceptuel de ces travaux est centré sur l'étude des stratégies développées par les plantes — en particulier le complexe d'espèces des Renouées du Japon (*Fallopia* spp.) — pour acquérir l'azote en situation de compétition avec les micro-organismes du sol.

Comprendre le cycle de l'azote : processus et outils d'étude

Le cycle de l'azote des sols correspond à un ensemble d'étapes successives au cours desquelles les composés azotés sont transformés grâce à l'activité enzymatique des micro-organismes.

Pour étudier ces processus, deux outils fondamentaux de l'écologie microbienne sont généralement mobilisés :

- Les mesures d'activité enzymatique potentielle, qui consistent à quantifier les produits générés par une réaction enzymatique dans des conditions non limitantes pour le fonctionnement métabolique des micro-organismes. Elles fournissent une estimation de la capacité fonctionnelle maximale des enzymes produites par les micro-organismes, indépendamment des contraintes environnementales *in situ*.
- Les mesures d'abondance des gènes fonctionnels, qui ciblent les gènes codant (totalement ou partiellement) pour les enzymes impliquées dans ces transformations. Leur quantification permet d'estimer l'abondance de la communauté microbienne ciblée.

Le cycle de l'azote présenté dans la figure 1 a été simplifié afin de mettre en évidence les trois principales étapes étudiées dans ces travaux.

Celui-ci débute par la fixation d'azote par les micro-organismes libres (FLNF, Fig. 1 : flèche verte), au cours de laquelle le diazote gazeux (N_2) issu de l'atmosphère est réduit en ammonium minéral (NH_4^+) par l'enzyme nitrogénase (Zhao et *al.*, 2006). Cette étape constitue l'une des principales sources d'azote pour les sols dans de nombreux écosystèmes (Reed et *al.*, 2011). La FLNF est réalisée par des micro-organismes diazotrophes, qui regroupent des procaryotes (bactéries et archées) hétérotrophes ou autotrophes (Steenhoudt & Vanderleyden, 2000 ; Smercina et *al.*, 2019).

Après la fixation d'azote, intervient la nitrification (NEA), un processus composé de deux sous-étapes (Hayatsu et *al.*, 2021; Fig. 1 : flèches rose et orange) :

- la nitritation, au cours de laquelle l'ammonium minéral (NH_4^+) est oxydé en nitrite (NO_2^-) ;
- la nitratation, qui conduit à la formation de nitrate (NO_3^-).

Cette étape du cycle de l'azote est essentiellement réalisée par des micro-organismes chimiolithoautotrophes (bactéries et archées; Hayatsu et *al.*, 2021) et contribue à réguler la distribution des formes minérales de l'azote dans les sols.

La nitrification est suivie par la dénitrification (DEA), au cours de laquelle le nitrate (NO_3^-) ainsi que d'autres formes oxydées de l'azote sont successivement réduits jusqu'au diazote gazeux (N_2) (Zumft, 1997 ; Fig. 1 : flèches bleues). Les micro-organismes impliqués dans ces réactions sont principalement des bactéries hétérotrophes. Néanmoins d'autres procaryotes, telles les archées, ou bien même des eucaryotes, comme les champignons, peuvent réaliser ce processus (Aldossari & Ishii, 2021 ; Philippot, 2002). La dénitrification constitue l'une des principales voies de perte d'azote dans les écosystèmes terrestres, car elle entraîne le retour de l'azote minéral du sol vers l'atmosphère sous forme gazeuse (Radersma & Smit, 2011).

Les transformations microbiennes de l'azote constituent des processus clés du cycle de l'azote, leur intensité

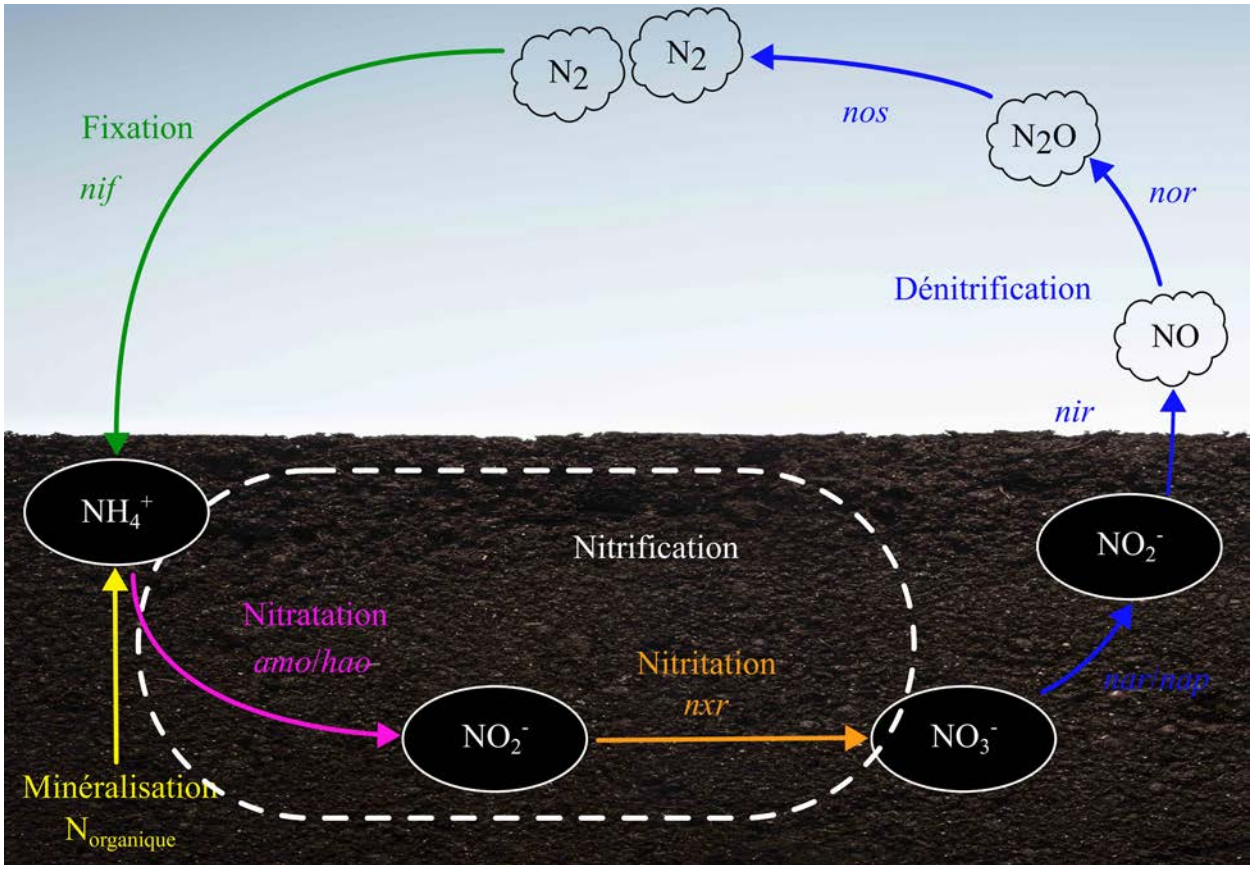


Figure 1 : Représentation schématique des activités enzymatiques microbiennes impliquées dans le cycle de l'azote du sol, des gènes codant les enzymes correspondantes, des substrats et produits associés aux différentes réactions enzymatiques. Les activités enzymatiques microbiennes sont représentées par une flèche et désignées par leur nom (en écriture romaine), tous deux de même couleur. Ces couleurs sont reprises pour les gènes correspondants (indiqués en italique) codant les enzymes associées. Les substrats et produits des réactions enzymatiques sont représentés soit par une forme en « nuage », indiquant leur état gazeux, soit par une sphère à fond noir, indiquant leur état solide.

et leur dynamique dépendent de nombreux facteurs environnementaux et biologiques. L'ensemble des étapes du cycle de l'azote est influencé par de nombreux paramètres abiotiques, tels que la température, le pH, l'humidité ou encore la texture du sol (Wallenstein et *al.*, 2006 ; Norton & Stark 2011 ; Smercina et *al.*, 2019). Cependant, en raison des interactions étroites qu'elles entretiennent avec les micro-organismes du sol, les plantes jouent également un rôle majeur dans la modulation du cycle de l'azote.

L'influence des plantes sur le cycle de l'azote : le cas des espèces acquisitrices

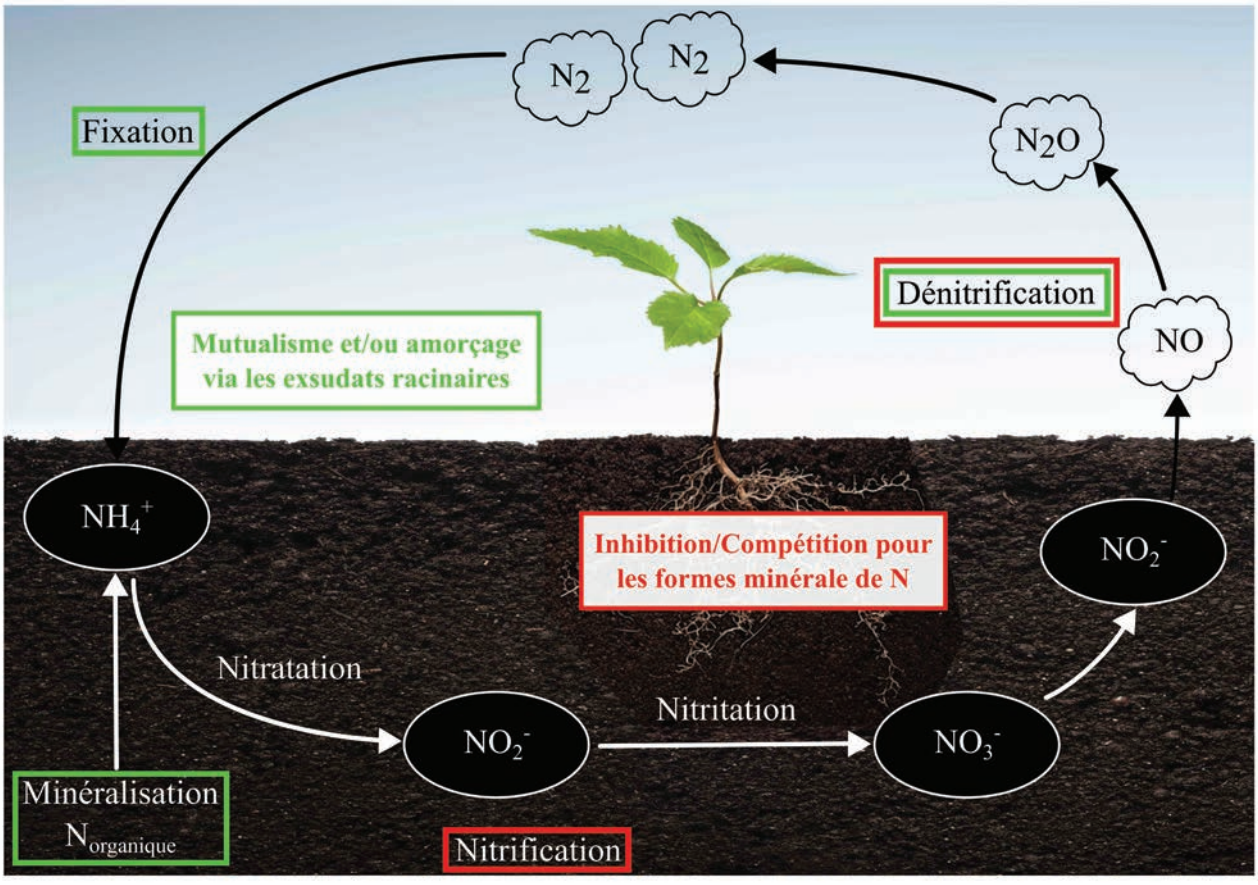
Afin de croître, survivre et se reproduire de manière optimale dans un environnement donné, les plantes adoptent différentes stratégies reposant sur des compromis entre diverses caractéristiques, ou traits, morphologiques (par exemple la surface foliaire), physiologiques (comme le taux de photosynthèse) ou phénologiques (telles que les dates de déploiement des premières feuilles) (Grime, 1977 ; Wright et *al.*, 2004 ; Violle et *al.*, 2007). Concernant les stratégies liées à l'acquisition des ressources et à la croissance, les espèces végétales se distribuent le long d'un continuum. À une extrémité se trouvent les espèces adoptant des stratégies d'acquisition des ressources, généralement associées à une croissance rapide. À l'autre extrémité se situent les espèces adoptant des stratégies de conservation des ressources, caractérisées par une croissance plus lente (Chapin III *al.*, 1993 ; Grime et *al.*, 1997 ; Reich et *al.*, 1997 ; Díaz et *al.*, 2004 ; Wright et *al.*, 2004). Les espèces dites conservatrices sont généralement associées à des milieux pauvres en nutriments. Elles présentent une croissance lente, une faible capacité d'acquisition des ressources, et des mécanismes efficaces de conservation et de recyclage des nutriments dans leurs tissus. À l'inverse, les espèces dites acquisitrices ou exploitatrices (parfois compétitrices) sont associées à des milieux riches en nutriments, se distinguent par une croissance rapide, une forte capacité d'acquisition des ressources et une faible capacité de conservation des nutriments.

L'impact des espèces acquisitrices sur le fonctionnement du cycle de l'azote s'exerce à travers différentes

caractéristiques végétales et peut induire une large gamme de modifications, allant de la stimulation jusqu'à l'inhibition des activités microbiennes (Moreau et *al.*, 2019 ; Fig. 2). Parmi ces caractéristiques figurent des taux élevés d'exsudation racinaire (sucres, acides organiques, acides aminés), une forte production de biomasse racinaire fine et une densité racinaire élevée, des capacités importantes d'absorption de l'ammonium (NH_4^+) et/ou du nitrate (NO_3^-), ainsi qu'une préférence pour l'une de ces formes minérales de l'azote. À cela s'ajoutent une architecture racinaire exploratoire, caractérisée par une longueur spécifique racinaire élevée et des racines fines à courte durée de vie, ainsi que la production de métabolites secondaires racinaires (phénols, terpènes, procyanidines, benzoxazinoïdes, etc.) (Moreau et *al.*, 2019).

Les plantes acquisitrices peuvent stimuler l'activité des micro-organismes hétérotrophes (FLNF, DEA, mais aussi la minéralisation et la respiration microbienne) grâce à l'apport de carbone (C) via le système racinaire (Henry et *al.*, 2008 ; Moreau et *al.*, 2019). Cet apport contribue a accélérer les processus microbiens d'entrée d'azote minérale dans le cycle et propice à une acquisition accrue de la ressource par les plantes.

Cependant, leur influence peut également être négative pour les communautés microbiennes. En effet, en raison de la compétition plantes–micro-organismes pour les formes minérales de l'azote, les espèces acquisitrices développent des traits racinaires (taux élevé d'acquisition du N, forte densité racinaire, préférence pour certaines formes d'azote minéral, etc.) leur permettant de surpasser la capacité d'absorption des micro-organismes (Moreau et *al.*, 2019). Cela conduit à une réduction de la quantité des deux formes minérales au centre de la compétition et de ce fait une diminution des activités microbiennes



Les traits végétaux les plus liés aux processus du cycle de l'azote

- Fourniture de carbone fixé par la photosynthèse aux microbes mutualistes
- Amorçage de l'activité microbienne : quantité et qualité des exsudats racinaires

Compétition pour l'ammonium et/ou le nitrate :
- Taux d'acquisition de N racinaire
- Densité racinaire (RLD)
- Préférence pour la forme de N minérale
- Traits du *LES* et du *RES*

Compétition par interférence moléculaire :
- Traits racinaires relatifs au BDI ou au BNI

Figure 2 : Schématisation de l'influence des plantes acquisitrices sur les processus de recyclage de l'azote afin d'augmenter la disponibilité de l'azote, adapté de Moreau et *al.*, 2019.

de nitrification et de dénitrification qui sont des processus clé du cycle de l'azote en matière de perte d'azote dans les sols.

Les plantes acquisitrices sont également connues pour pouvoir outrepasser la compétition directe avec les communautés microbiennes du cycle de l'azote en développant des stratégies de compétion indirecte qui inhibent les activités microbiennes (Subbarao et *al.*, 2009 ; Dietz et *al.*, 2013 ; Bardon et *al.*, 2014). Ces interactions reposent sur la production et la libération, via les racines, de métabolites secondaires capables d'inhiber différents processus du cycle de l'azote. Ces stratégies, dites d'inhibition biologique, ont été décrites :

- pour la minéralisation (libération de terpènes),
- pour la nitrification (BNI : inhibition biologique de la nitrification ; libération de phénols ou de terpènes),
- pour la dénitrification (BDI : inhibition biologique de la dénitrification ; libération de procyanidines).

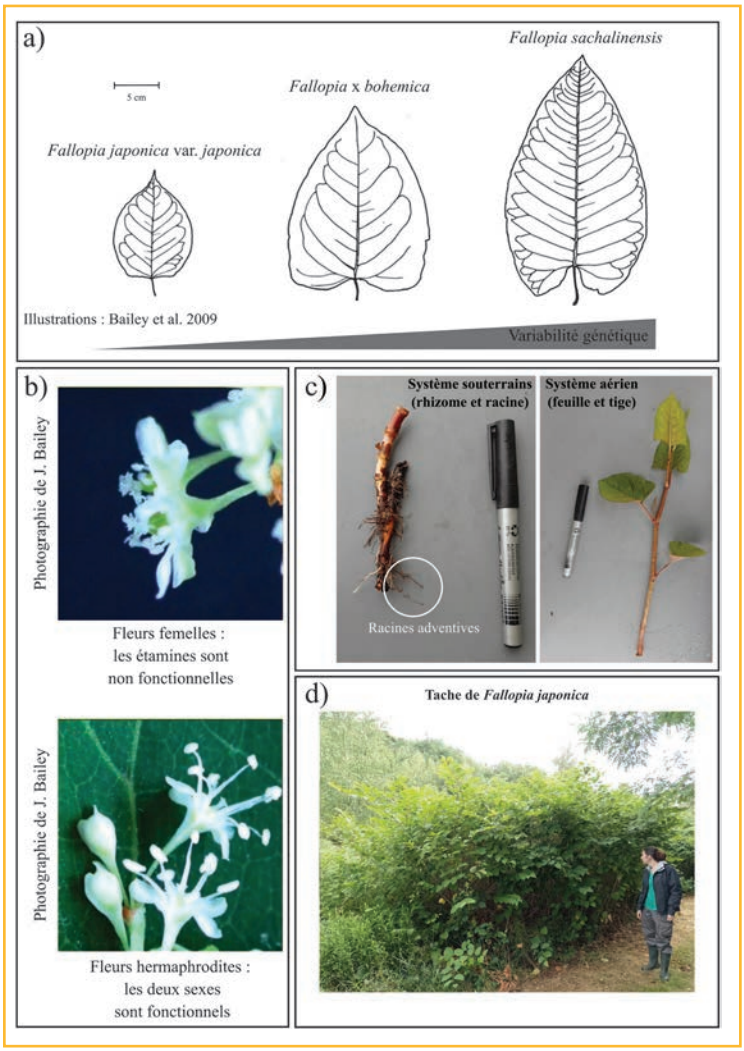


Figure 3 : Illustration du complexe d'espèce *Fallopia*, avec a) des dessins issus de Bailey et *al.* (2009) des différentes formes des feuilles de Renouées, principaux critères de distinction, b) des photos de J. Bailey des deux types de fleurs de Renouée, c) des photographies illustrant les différents organes des Renouées et, d) une photographie d'une tache de *Fallopia japonica*.

L'inhibition biologique de la dénitrification (BDI)

La stratégie d'inhibition biologique de la dénitrification (BDI) permet aux plantes de surmonter la compétition avec les micro-organismes dénitrifiants et de détourner à leur profit le nitrate (NO_3^-) de la voie bactérienne (Dassonville et *al.*, 2011 ; Bardon et *al.*, 2014 ; Bardon et *al.*, 2016a). Les plantes produisent et libèrent dans le sol des métabolites secondaires de type procyanidines (Bardon et *al.*, 2016a), qui déstabilisent les membranes plasmiques des bactéries. Or, c'est dans ces membranes que se situe la nitrate réductase, enzyme clé de la dénitrification ; sa déstabilisation entraîne un changement de conformation et conduit à l'inhibition de son activité (Bardon et *al.*, 2016b). La réduction de la dénitrification augmente la disponibilité en nitrate pour les plantes, ce qui peut entraîner une modification des traits racinaires ainsi qu'une stimulation de la croissance du système racinaire (Bardon et *al.*, 2017), et par conséquent, une augmentation de la compétitivité pour les ressources. Cette stratégie a initialement été observée et décrite chez le complexe d'espèce *Fallopia* spp. (Renouées du Japon) (Bardon et *al.*, 2014). Toutefois, la stratégie BDI n'est pas exclusive de ce complexe d'espèces : elle a également été identifiée chez deux autres espèces appartenant à l'écosystème acide particulier des landes à bruyères, la fougère-aigle (*Pteridium aquilinum*) et la bruyère cendrée (*Erica cinerea*) (Bardon et *al.*, 2018).

Néanmoins, bien que les mécanismes d'action de la stratégie BDI soient désormais bien décrits, de nombreuses interrogations et difficultés techniques persistent, notamment concernant :

- les modalités de mise en place de cette stratégie par les plantes,
- la nécessité de disposer de mesures indirectes pour évaluer l'influence des procyanidines sur la dénitrification, leurs quantifications dans les sols étant extrêmement difficiles.

Le complexe d'espèces *Fallopia* : un modèle performant de croissance et d'acquisition des ressources

Le complexe d'espèces *Fallopia* spp. (Renouées du Japon) est le modèle biologique qui a permis de mettre en évidence la stratégie BDI (Bardon et *al.*, 2014). Ce complexe est composé de trois espèces *Fallopia japonica*, *Fallopia sachalinensis* et *Fallopia* x *bohemica* (complexe d'hybrides polyploïdes) (Bailey et *al.*, 2009 ; Fig. 3).

Ce sont des *Polygonaceae*, vivaces, herbacées, pérennes et rhizomateuses, capables de se reproduire à

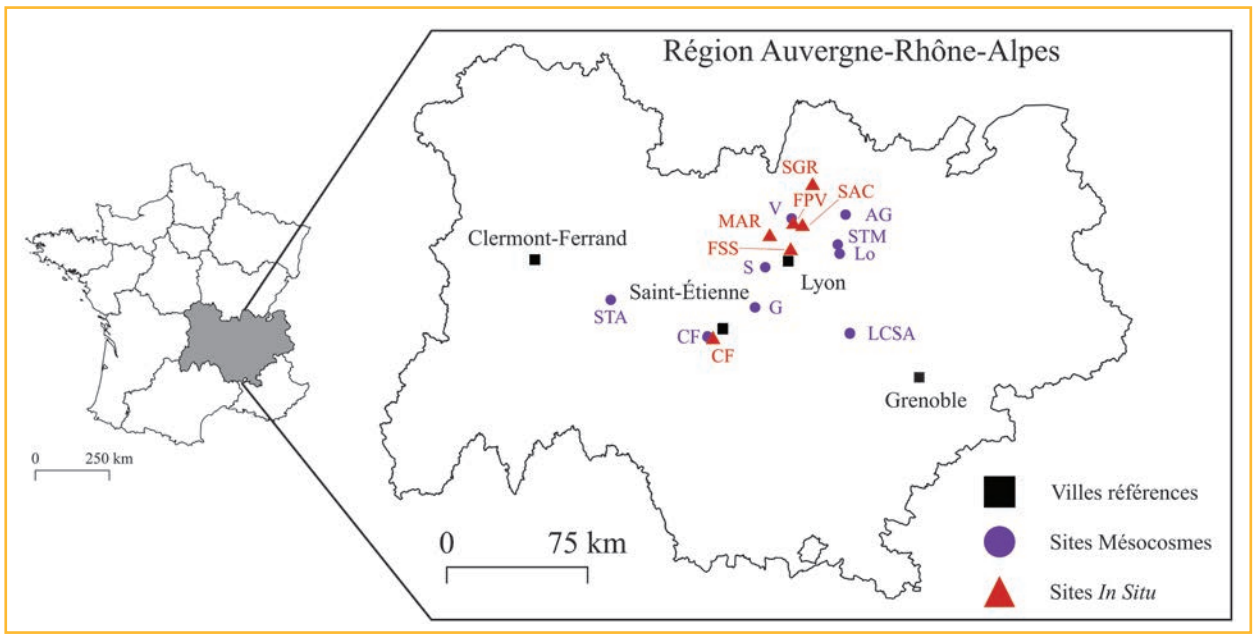


Figure 4 : Carte des différents sites d'étude des deux expérimentations (mésocosmes et *in situ*), dans la région Auvergne-Rhône-Alpes (France). V et FPV : Fondation Pierre Vérots ; SAC : Saint-André-de-Corcy ; SGR : Saint-Georges-sur-Renon ; AG : Gévrieux

la fois clonalement (par rhizomes et tiges) et sexuellement (par akènes) (Barney et *al.*, 2006). Les tiges aériennes forment des taches clonales circulaires, interconnectées par un réseau de rhizomes, traduisant une croissance centrifuge caractéristique (Adachi et *al.*, 1996 ; Fig. 3c et d). Considérées comme des espèces envahissantes en Europe, en Amérique du Nord, en Nouvelle-Zélande et certaines régions de l'Australie, elles sont particulièrement connues pour leur croissance rapide, leur fort pouvoir de régénération, leur production élevée de biomasse et de métabolites secondaires et leur important potentiel compétitif (Bailey et *al.*, 2009 ; Piola et *al.*, 2013), ce qui les positionne clairement comme des espèces acquisitrices.

De plus, les espèces clonales, tel que le complexe *Fallopia* spp., mettent en œuvre une division du travail au sein des taches clonales, un mécanisme dans lequel les sous-unités (ramets) interconnectées par les rhizomes peuvent se spécialiser spatialement en fonction de l'hétérogénéité du milieu, certaines se développant dans des microsites riches en lumière ou en nutriments assurant l'acquisition des ressources, tandis que d'autres se spécialisent dans leur transport ou leur redistribution vers l'ensemble du clone (Alpert et *al.*, 2003). Cette spécialisation s'accompagne de différences morphologiques et physiologiques entre ramets, optimisant la capture locale des ressources et permettant leur partage grâce aux connexions rhizomateuses (Huang et *al.*, 2018). Ce fonctionnement intégré renforce fortement les performances globales de la tache clonale (Huang et *al.*, 2018) et pourrait contribuer ainsi de manière déterminante au succès de colonisation et au potentiel compétitif élevé du complexe *Fallopia* spp.

Objectifs

Les objectifs de ces travaux portant sur l'inhibition biologique de la dénitrification (BDI) étaient d'identifier et de caractériser les facteurs influençant ce mécanisme dans différents types de sols, en prenant en compte à la fois les facteurs biotiques et abiotiques. Ils visaient également à évaluer l'effet de l'arrangement spatial au sein d'une tache clonale ainsi que les variations saisonnières sur l'expression de la BDI.

Ainsi, deux expérimentations ont été menées. La première, réalisée en mésocosmes en serre, visait à répondre aux questions relatives à l'influence des facteurs biotiques et abiotiques des sols sur l'expression de la BDI (Béraud et *al.*, 2024). La seconde, conduite sur le terrain, s'intéressait à l'effet de l'arrangement spatial au sein d'une tache clonale et à la dynamique saisonnière de croissance des Renouées sur cette stratégie d'inhibition biologique (Béraud et *al.*, 2025).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Mésocosmes

(Béraud et *al.*, 2024a)

L'expérimentation a été menée avec neuf sols prélevés dans la région Auvergne-Rhône-Alpes, dont un provenant de la Dombes (Fig. 4 ; site de la Fondation Pierre Vérots V).

Ces sols ont été sélectionnés, principalement pour leur caractéristiques abiotiques (pH, taux de NO_3^-) et pour garantir des valeurs contrastées sur une large gamme de paramètres (a) biotiques comme les caractéristiques de leur communauté microbienne (activités enzymatiques et gènes fonctionnels du cycle de l'azote).

Les sols ont été répartis dans des pots placés sous serre, sur la plateforme « Serres et Chambres Climatiques » de l'Université Claude Bernard Lyon 1. Une partie d'entre eux a reçu des fragments de rhizomes standardisés, issus d'une tache de *Fallopia japonica* collectée sur le site du Chambon-Feugerolles. L'ensemble des individus de *F. japonica* utilisés dans l'expérimentation provenait ainsi d'un même génotype, de sorte que les différences observées entre sols puissent être attribuées principalement à la plasticité phénotypique en réponse aux conditions édaphiques. L'autre partie des sols n'a reçu aucun ajout et a servi de témoin. Au total, 135 pots ont été mis en place, correspondant à cinq répétitions pour chacune des 27 combinaisons de traitements (9 types de sols x 3 conditions de plantation). Après quatre mois de croissance en conditions contrôlées sous serre, les plantes ont été récoltées et les sols ont été prélevés afin de procéder aux différentes analyses.

Pour caractériser l'effet des traitements (types de sols et conditions de plantation) sur le fonctionnement microbien et le cycle de l'azote, un ensemble intégré de mesures a été réalisé. Nous avons d'abord évalué les activités enzymatiques microbiennes impliquées dans le cycle de l'azote, la FLNF, la NEA et la DEA, auxquelles s'ajoute l'activité de la communauté microbienne hétérotrophe, estimée via la respiration induite par le substrat (SIR). Ces analyses ont été complétées par la quantification de l'abondance des gènes fonctionnels associés aux principales étapes du cycle de l'azote, ainsi que par l'estimation de l'abondance totale des procaryotes. Enfin, les sols ont fait l'objet d'un ensemble de mesures physico-chimiques permettant de caractériser leurs propriétés environnementales. Les sols ont été analysés avant la plantation des rhizomes, afin d'établir leurs conditions initiales, puis à l'issue des quatre mois d'expérimentation, fournissant les valeurs finales nécessaires à l'évaluation des effets des traitements.

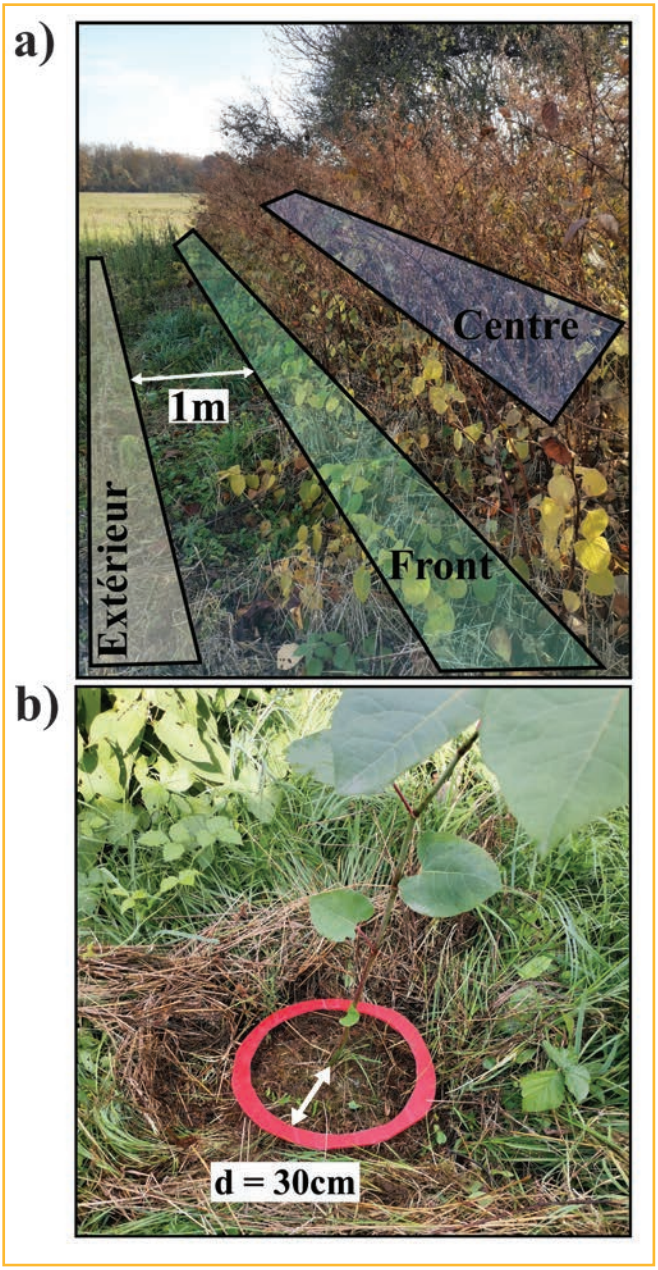


Figure 5 : Photographies du plan expérimental de l'expérimentation *in situ* avec (a) les différentes zones d'échantillonnage du sol (appelées Centre, Front et Extérieur) et (b) l'échantillonnage du sol dans la zone au Front (le cercle en plastique rouge délimite la zone d'échantillonnage du sol autour d'un rhizome de renouée).

Afin de détecter finement l'influence de *Fallopia japonica* sur l'activité potentielle enzymatique de dénitrification, le ratio DEA/SIR a été employé comme proxy du BDI. En effet, la mise en évidence du BDI peut être complexifiée, voire même masquée à première vue, par l'effet rhizosphérique des plantes (i.e. l'exsudation racinaire de carbone stimulant l'activité des micro-organismes hétérotrophes). La dénitrification potentielle (DEA), tout comme la respiration induite par substrat (SIR), correspond à une activité microbienne respectivement mesurée en

conditions anaérobies et aérobies, et implique principalement des micro-organismes hétérotrophes. L'exsudation racinaire est connue pour stimuler les respirations microbiennes aérobies et anaérobies, notamment par la libération de composés carbonés facilement assimilables (Henry et *al.*, 2008), et peut ainsi potentiellement masquer des effets plus subtils des plantes sur la DEA. Afin de s'affranchir de cet effet, Schimann et *al.* (2012) ont proposé l'utilisation du ratio DEA/SIR comme indicateur permettant de mettre en évidence des modifications plus fines du fonctionnement de la communauté dénitrifiante. Ce ratio a notamment été utilisé par Bardon et *al.* (2014) pour démontrer l'existence d'un BDI. Selon ces auteurs, une diminution du ratio DEA/SIR traduit une réduction de la proportion de l'activité dénitrifiante au sein de la communauté hétérotrophe, révélant ainsi une modification du fonctionnement microbien. L'utilisation de ce ratio présente l'avantage de mettre en évidence ces changements masqués et de visualiser les effets antagonistes des plantes sur le fonctionnement de la communauté dénitrifiante.

L'inhibition biologique de la dénitrification (BDI) repose sur la production et la libération dans le sol de procyanidines (Bardon et *al.*, 2014). L'exsudation des procyanidines est difficile à mesurer directement dans les sols, ce qui rend les apports souterrains particulièrement difficiles à quantifier (Kraus et *al.*, 2004). Lorsque la quantification des teneurs en procyanidines dans les sols est impossible, des outils permettant de relier les procyanidines endogènes à la stratégie BDI sont nécessaires. Ainsi, les procyanidines responsables de la BDI, ont été extraites et quantifiées dans le système souterrain (racine et rhizome) des individus de *Fallopia japonica* récoltés après l'expérimentation.

In situ

(Béraud et *al.*, 2025)

L'expérimentation a été menée sur six sites de la région Auvergne-Rhône-Alpes, dont un situé sur le domaine de la Fondation Pierre Vérots (Fig. 4 ; FPV) et deux autres dans la Dombes (Fig. 4 ; SGR et SAC). Les principaux critères de sélection étaient la présence de clones de *Fallopia* spp. bien établis et toujours en expansion, entourés de végétation, ainsi que l'absence apparente de perturbation ou de gestion récente de la tache.

Chaque site d'étude comportait une tache de *Fallopia* spp., au sein de laquelle trois zones d'intérêt ont été définies (Fig. 5a) : (1) une zone localisée au centre de la tache ; (2) une zone localisée au niveau du front de colonisation, correspondant à une extrémité périphérique du rhizome (Fig. 5a et b) ; (3) une zone située dans la végétation adjacente, à 1 m du front de colonisation, afin d'éviter toute influence directe de *Fallopia* spp. et de limiter les différences préexistantes dans les propriétés physico-chimiques du sol.

Les sites contenaient soit une tache de *Fallopia japonica*, soit une tache de *Fallopia x bohemica*. Aucun site présentant *Fallopia sachalinensis* et répondant aux critères de sélection n'a été identifié dans la zone étudiée.

Pour chaque site et chaque tache de *Fallopia* spp., les échantillons de sol et de végétaux ont été prélevés au cours d'une année, à cinq moments clés du cycle saisonnier de la plante (Fig. 6) : (1) la **floraison**, à la fin du mois de septembre (Fig. 6a) ; (2) la **sénescence des tiges**, au début du mois de décembre (Fig. 6b) ; (3) la période hivernale **sans parties aériennes**, au début du mois de février (Fig. 6c) ; (4) l'**émergence des tiges**, à la fin du mois d'avril (Fig. 6d) ; (5) le **pic de biomasse aérienne**, à la fin du mois de juin (Fig. 6e).



Figure 6 : Photographies illustrant les 5 périodes d'échantillonnage de l'expérimentation *In Situ* avec (a) la floraison de la renouée à la fin du mois de septembre, (b) la sénescence des tiges de renouée au début du mois de décembre, (c) la saison hivernale sans parties aériennes de renouée au début du mois de février, (d) l'émergence des tiges de renouée à la fin du mois d'avril et (e) le pic de biomasse aérienne à la fin du mois de juin.

Le prélèvement du sol a été réalisé de la manière suivante :

- **Centre de la tache :** quatre échantillons ont été prélevés aléatoirement le long d'un transect (Fig. 5a).
- **Front de colonisation :** quatre échantillons ont été prélevés en fonction de la position des rhizomes sur le front. Sur chaque front, un rhizome a été sélectionné et marqué à l'aide d'un cercle en plastique de 30 cm de diamètre, centré sur la tige aérienne ou sur le rhizome (Fig. 5a et b).
- **Extérieur de la tache :** quatre échantillons ont été prélevés le long d'un transect, à 1 m du front de colonisation (Fig. 5a).

L'effet des modalités (les zones dans la tache, les sites et périodes du cycle saisonnier de la plante) sur le fonctionnement microbien et le cycle de l'azote a été évalué à partir d'un ensemble de mesures intégrées. Des activités enzymatiques microbiennes impliquées dans le cycle de l'azote (FLNF, NEA, DEA), ainsi que l'activité de la communauté microbienne hétérotrophe (respiration induite par substrat, SIR), ont été quantifiées. Enfin, des analyses physico-chimiques ont été réalisées afin de caractériser les propriétés des sols.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

La BDI en mésocosme

La mise en place de la stratégie BDI

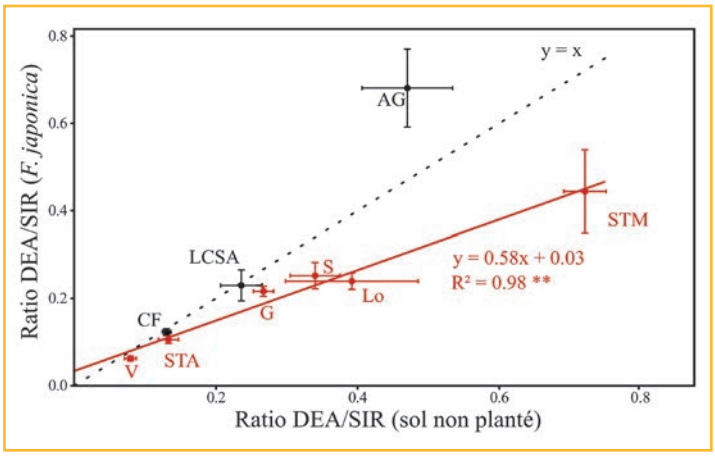


Figure 7 : Ratio DEA/SIR dans les pots cultivés avec *F. japonica* en fonction du ratio DEA/SIR mesuré dans les pots de sol non plantés. La ligne pointillée (y = x) indique une absence d'effet de *F. japonica*. Les points situés au-dessus de cette ligne traduisent une augmentation du ratio DEA/SIR sous *F. japonica*, tandis que les points situés en dessous indiquent une diminution du ratio sous *F. japonica*. La ligne rouge continue représente la droite de régression calculée uniquement pour les sols dont les points se situent sous la ligne pointillée (G, Lo, S, STA, STM et V). Les barres verticales et horizontales représentent les erreurs standards.

Le ratio DEA/SIR, mesuré dans les neuf sols soumis à l'influence de *Fallopia japonica*, a été comparé à celui obtenu dans les mêmes sols en absence de plante (Fig. 7). La ligne pointillée d'équation x=y représente la situation théorique pour laquelle *F. japonica* n'aurait aucun effet sur ce ratio : dans ce cas, l'ensemble des points devrait se situer sur cette droite (Fig. 7). Une diminution du ratio DEA/SIR est observée dans six sols sur neuf (Fig. 7 ; points rouges). Pour ces sols, la pente de la régression linéaire est significativement inférieure à celle de la droite théorique, indiquant que la présence de *F. japonica* réduit davantage le ratio DEA/SIR lorsque celui-ci est initialement élevé. Comme ce ratio est positivement corrélé à la DEA, ce résultat suggère que l'effet de *F. japonica* sur l'activité dénitrifiante dépend du niveau initial de dénitrification du sol. Plus précisément, l'écart entre les points rouges et la droite théorique, utilisé ici comme indicateur de l'intensité du BDI, tend à augmenter avec la valeur de DEA mesurée dans les sols non plantés (Fig. 7). Ainsi, plus l'activité potentielle de dénitrification est élevée en absence de plante, plus la réduction de cette activité induite par *F. japonica* est importante. Ces résultats montrent que la stratégie BDI ne s'exprime pas de manière systématique dans tous les sols. Ils suggèrent également que son intensité est plus forte dans les sols où l'activité dénitrifiante est initialement élevée, ce qui est cohérent avec l'hypothèse d'une compétition accrue pour le nitrate entre *F. japonica* et les micro-organismes dénitrifiants.

La stratégie BDI et les paramètres des sols

46 % de la variabilité des paramètres biotiques et abiotiques des sols est associée à un gradient d'activité microbienne, reflétant les choix expérimentaux des sols, tandis que 30 % de la variabilité inter-sols est liée à leurs caractéristiques initiales (c.-à-d. avant la plantation de *F. japonica*). Ces caractéristiques initiales, représentées par la texture, la teneur en azote minéral, l'humidité du sol et l'abondance initiale de la communauté dénitrifiante, mettent en évidence une séparation entre les sols sur lesquels la BDI s'exprime et ceux sur lesquels elle ne s'exprime pas (Fig. 8). La mise en place de la stratégie BDI est associée aux sols présentant les plus fortes abondances initiales de gènes fonctionnels impliqués

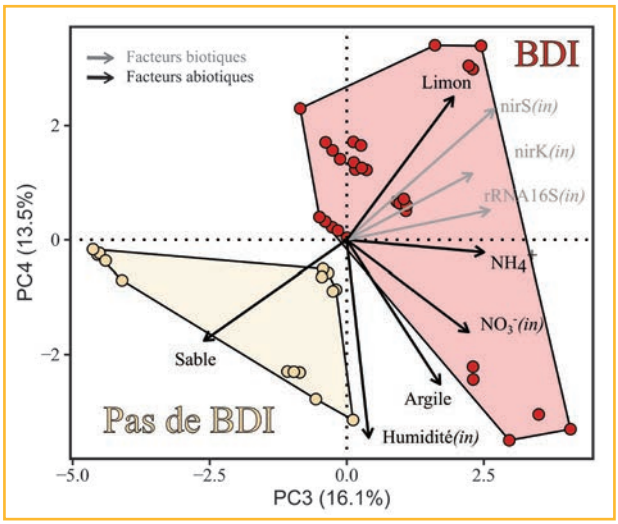


Figure 8 : Représentation bidimensionnelle (PC3 et PC4) de l'analyse en composantes principales (ACP) : projection des points d'échantillonnage correspondant aux sols présentant la BDI (rouge ; représentant l'ensemble des pots pour lesquels la moyenne est un point rouge de la figure 7) et aux sols ne présentant pas la BDI (jaune ; représentant l'ensemble des pots pour lesquels la moyenne est un point jaune dans la figure 7), en fonction de leurs propriétés biotiques et abiotiques. Les flèches grises représentent les caractéristiques de la communauté microbienne, tandis que les flèches noires représentent les propriétés physico-chimiques du sol. Seules les variables présentant les contributions les plus élevées (> 0.3) sur chaque composante principale sont représentées. Seules les composantes PC3 et PC4 sont présentées, car la séparation entre les sols avec et sans BDI n'était observée que selon ces axes.

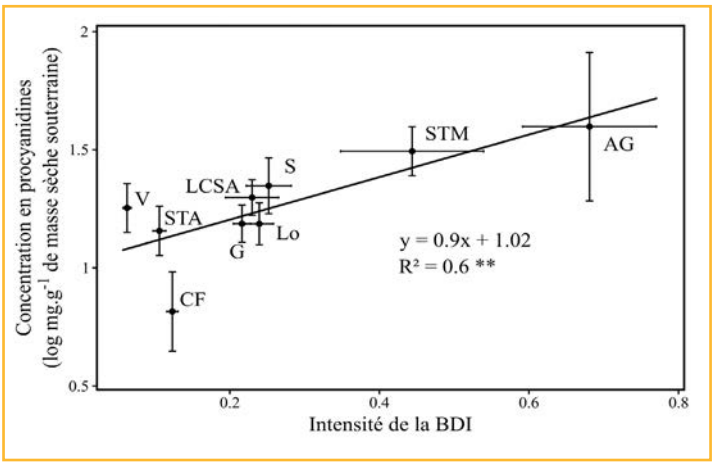


Figure 9 : Relation entre les concentrations en procyanidines dans la biomasse sèche souterraine de *F. japonica* et le ratio DEA/SIR mesuré dans les pots cultivés avec *F. japonica*. La ligne noire continue représente la droite de régression. Les barres verticales et horizontales indiquent les erreurs standards.

dans le cycle de l'azote, ainsi que les concentrations les plus élevées en formes minérales de cet élément (Fig. 8). Ces résultats soulignent le rôle des propriétés des sols avant la colonisation dans l'établissement de la stratégie BDI, en particulier celui du niveau initial d'activité dénitrifiante.

L'intensité de la BDI et les procyanidines

La concentration en procyanidines dans les organes souterrains de *F. japonica* varie fortement selon les sols (Fig. 9), ce qui met en évidence une plasticité phénotypique de la production et/ou de l'accumulation de ces composés chez l'unique génotype étudié, en réponse aux différentes conditions biotiques et abiotiques du sol. En revanche, ces variations ne permettent pas, à elles seules, d'expliquer pourquoi la stratégie BDI se met en place dans certains sols et pas dans d'autres. Néanmoins, un lien étroit est observé entre l'intensité de la BDI (c'est-à-dire l'ampleur de la réduction de la dénitrification) et les taux de dénitrification mesurés dans les sols avant la plantation de *F. japonica* (Fig. 7). Or, ces mêmes taux de dénitrification sont positivement corrélés à la concentration en procyanidines mesurée dans les organes souterrains de la plante (Fig. 9). Autrement dit, les plantes produisent et/ou accumulent davantage de procyanidines lorsqu'elles se développent dans des sols présentant initialement une forte activité de dénitrification. Ces résultats suggèrent que la concentration en procyanidines constitue un bon indicateur de la capacité de *F. japonica* à inhiber la dénitrification. Ils indiquent également que la production et/ou l'accumulation de procyanidines augmente avec l'intensité de la diminution de l'activité dénitrifiante microbienne. Toutefois, un sol s'écarte de cette tendance, aucune BDI n'y étant observée malgré une forte concentration en procyanidines dans les organes souterrains (sol AG ; Fig. 9). Cette exception suggère que certaines propriétés du sol peuvent modifier l'activité ou la biodisponibilité des procyanidines et ainsi limiter leur effet inhibiteur sur la dénitrification.

La BDI *in situ*

La BDI et l'arrangement spatial d'une tache clonale

Les sites étudiés *in situ* ont été regroupés selon le niveau de fonctionnement du cycle de l'azote des sols non envahis par la renouée : "Fort" (FSS), "Intermédiaire" (FPV, SAC et SGR) ou "Faible" (CF et MAR). Le niveau de fonctionnement du cycle de l'azote dans les sols correspond à l'intensité avec laquelle les micro-organismes du sol réalisent les transformations de l'azote (fixation, nitrification et dénitrification) dans les sols. Une diminution de la DEA est observée au centre des taches dans les sols présentant un fonctionnement fort ou intermédiaire du cycle de l'azote, alors qu'aucune diminution n'est détectée au front de colonisation (Fig. 10a). De plus, l'intensité de cette diminution est plus marquée dans les sols caractérisés par un fonctionnement élevé du cycle de l'azote.

Cette structuration spatiale de la BDI s'accompagne également d'une forte variabilité saisonnière. La DEA est systématiquement plus faible à l'intérieur des taches qu'à l'extérieur tout au long de l'année, à l'exception de la période hivernale (Fig. 10b). Ce résultat suggère que l'expression de la stratégie BDI dépend du stade de développement de la plante et/ou de l'activité des micro-organismes du sol. La BDI semble ainsi être privilégiée pendant les périodes de croissance active des renouées, lorsque les besoins en azote de la plante sont élevés, ainsi que durant les périodes où l'activité microbienne du sol est la plus importante.

Ces résultats indiquent que la stratégie BDI est à la fois spatialement et temporellement structurée au sein des peuplements de *Fallopia japonica*. Elle s'exprime principalement au centre des taches, mais pas au front de colonisation, et son intensité augmente avec le niveau de fonctionnement initial du cycle de l'azote. Cette organisation est cohérente avec l'hypothèse d'une division du travail au sein du clone : les ramets centraux contribueraient davantage à l'acquisition et au stockage de l'azote, tandis que les ramets périphériques seraient principalement impliqués dans l'expansion de la tache. Dans ce contexte, la mise en place de la BDI au centre des peuplements pourrait favoriser l'accumulation de ressources azotées ensuite redistribuées vers les zones en expansion via le réseau de rhizomes.

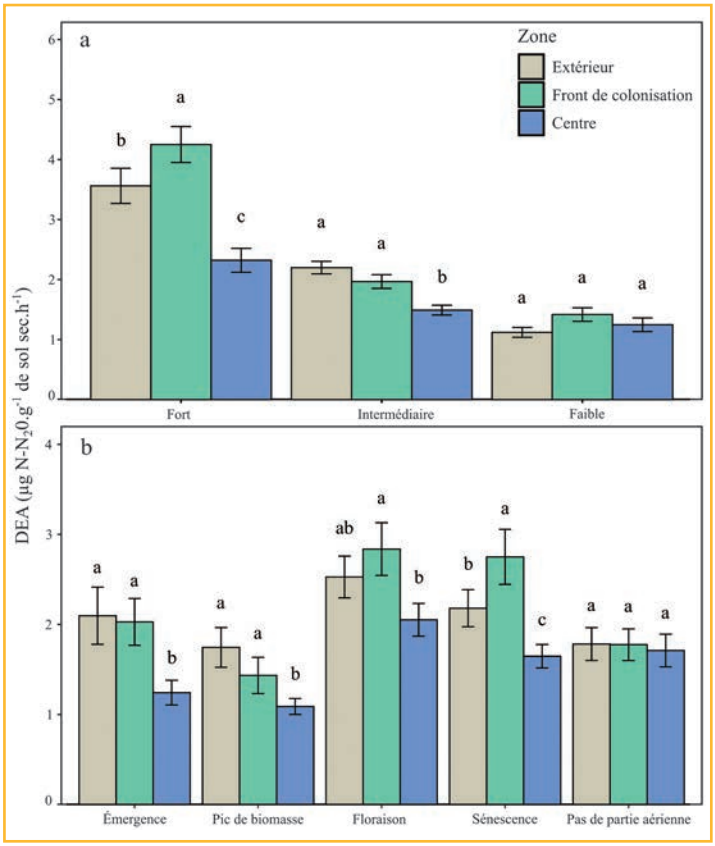


Figure 10 : Activités enzymatiques potentielles de dénitrification (DEA) (*µg* $N\text{-}N_2O.g^{-1}$ de sol $sec.h^{-1}$) en fionction de la Zone (Extérieur, Front ou Centre), de la Période (Émergence, Pic de biomasse, Floraison, Sénescence, Pas de parties aériennes) et du Fonctionnement du cycle de l'azote du sol (Élevé, Intermédiaire, Faible). Les lettres minuscules au-dessus des barres des histogrammes indiquent les différences ou similarités entre les zones pour chacune des modalités du facteur (a) fonctionnement du cycle de l'azote du sol ou (b) période d'échantillonnage. Les barres verticales représentent les erreurs standards.

Ces observations confirment les résultats obtenus en mésocosmes. Dans les deux approches, la mise en place et l'intensité de la stratégie BDI sont associées à des sols caractérisés par un fonctionnement élevé du cycle de l'azote et une forte activité microbienne. Elles soulignent ainsi le rôle déterminant des caractéristiques initiales du sol, et plus particulièrement de l'intensité des transformations microbiennes de l'azote, dans l'expression de cette stratégie.

La BDI et les sols de la Dombes

Entre les expérimentations en mésocosmes et *in situ*, quatre sites de la Dombes ont été échantillonnés (Fig. 4 ; *cf.* § «Matériel et méthodes»). La Dombes constitue une région où la colonisation par les renouées est particulièrement marquée, bien que les connaissances disponibles sur cette invasion restent limitées. L'un des objectifs de ce travail était donc d'intégrer des sols issus de cette région afin de mieux comprendre les mécanismes écologiques susceptibles de favoriser la colonisation des renouées. Dans l'expérimentation en mésocosmes, le sol de la Fondation Pierre Vérots (V), prélevé sous couvert forestier, présente de faibles activités microbiennes associées au cycle de l'azote. Dans l'étude *in situ*, trois autres sols de la Dombes ont été analysés ; ils forment un groupe distinct de fonctionnement du cycle de l'azote, qualifié d'« intermédiaire ». Quelle que soit l'expérimentation considérée, la stratégie BDI est observée dans l'ensemble des sols de la Dombes (Fig. 7 et 10). Dans le sol étudié en mésocosmes, la réduction de la dénitrification est toutefois de faible intensité, principalement en raison des faibles taux de dénitrification initiaux observés dans ce sol (Fig. 7). L'influence des renouées sur le fonctionnement des écosystèmes dombistes étudiés est significative, et les résultats suggèrent que les sols de cette région sont favorables à l'établissement d'une stratégie d'acquisition de l'azote reposant sur la BDI, laquelle pourrait contribuer aux performances écologiques et invasives de ces espèces.

Ces travaux ouvrent ainsi des perspectives de recherche en matière de biogestion et de prévention visant à limiter l'installation des renouées dans la région de la Dombes, et plus particulièrement sur le site de la Fondation Pierre Vérots. Ils soulignent l'intérêt de caractériser le fonctionnement des sols dans les territoires à enjeux afin d'identifier les zones les plus propices à l'expression d'une stratégie BDI efficace chez les renouées, cette stratégie constituant l'un des mécanismes susceptibles de contribuer à leurs performances de croissance et, potentiellement, à leur succès invasif.

CONCLUSIONS

L'ensemble des résultats obtenus en mésocosmes et *in situ* apporte des éléments convergents démontrant que les renouées sont capables de mettre en œuvre une stratégie d'inhibition biologique de la dénitrification (BDI) dans une large gamme de contextes pédologiques. Toutefois, cette stratégie n'apparaît ni systématique ni uniforme. Son expression et son intensité dépendent fortement des caractéristiques initiales du sol, notamment du niveau de fonctionnement du cycle de l'azote et de l'activité de la communauté dénitrifiante.

L'expérimentation en mésocosmes a montré que la diminution relative de l'activité dénitrifiante était d'autant plus importante que les sols présentaient initialement des taux élevés de dénitrification et de fortes abondances des micro-organismes impliqués dans le cycle de l'azote. Ces résultats suggèrent que la BDI constitue une réponse adaptative à l'intensité de la compétition pour l'azote minéral entre la plante et les micro-organismes du sol. La relation positive observée entre les concentrations de procyanidines dans les organes souterrains et les taux initiaux de dénitrification renforce cette hypothèse et suggère que la production de composés inhibiteurs pourrait être modulée en fonction du potentiel de perte d'azote dans l'écosystème.

Les observations réalisées *in situ* confirment largement ces résultats tout en apportant une dimension spatiale et temporelle à la compréhension du phénomène. L'expression de la BDI est observée au centre des taches clonales, mais pas au front de colonisation. Or, la BDI repose sur la production et la libération de procyanidines dans le sol. Les travaux de Cantarel et *al.* (2024) montrent que de jeunes pousses de *Fallopia x bohemica* sont capables d'exsuder ces composés et donc de mettre en place cette stratégie très tôt au cours de leur développement. De plus, les travaux de thèse de Cédric Béraud mettent en évidence des concentrations importantes de procyanidines dans les organes souterrains des ramets situés au front de colonisation. Ainsi, ces ramets semblent pleinement capables d'exprimer la BDI. L'absence d'expression de cette stratégie au front de colonisation ne paraît donc pas résulter d'une limitation liée à l'âge des ramets, mais suggère plutôt l'existence d'une différenciation fonctionnelle entre les différentes parties du clone.

L'absence d'effet en période hivernale suggère que cette stratégie est principalement mobilisée lors des phases de croissance active, lorsque les besoins en azote de la plante sont les plus élevés. Ces résultats soulignent le caractère dynamique de la BDI et son intégration potentielle dans la stratégie globale d'acquisition et de conservation des ressources des renouées.

Au-delà de la compréhension des mécanismes écologiques associés à l'expression de la BDI chez les renouées asiatiques, cette étude souligne l'importance potentielle du contexte édaphique dans l'évaluation de la vulnérabilité des écosystèmes aux invasions biologiques et dans l'élaboration de stratégies de gestion préventive. Ce travail s'inscrit pleinement dans les missions de la Fondation Pierre Vérots, dont l'objectif est de contribuer à la préservation de la biodiversité dombiste en soutenant la recherche scientifique sur le fonctionnement des écosystèmes. Les renouées asiatiques figurent parmi les espèces exotiques envahissantes susceptibles d'altérer la structure et le fonctionnement des milieux naturels. Dans un territoire comme la Dombes, reconnu pour la richesse de ses zones humides et de sa biodiversité, comprendre les mécanismes favorisant l'établissement et les performances de ces espèces représente donc un enjeu important de conservation.

Les résultats obtenus sur les sols de la Dombes suggèrent en effet que certains contextes pédologiques peuvent être particulièrement favorables à l'expression de la BDI. Ces conditions pourraient contribuer au maintien de stratégies d'acquisition de l'azote avantageuses pour les renouées asiatiques et ainsi favoriser leur établissement et leur persistance. Bien que nos résultats ne permettent pas de conclure directement à un risque d'invasion plus élevé ou à une expansion plus rapide des peuplements dans ces milieux, ils mettent en évidence l'existence de contextes pédologiques particulièrement favorables à l'expression de stratégies d'acquisition de l'azote potentiellement avantageuses pour les renouées.

Ces connaissances constituent une première étape vers une meilleure prise en compte des propriétés biologiques et biogéochimiques des sols dans l'identification des territoires les plus sensibles aux invasions végétales. Ainsi, ces travaux ouvrent des perspectives pour le développement de recherches visant à intégrer le fonctionnement du sol dans les approches de biogestion, de prévention et de conservation des écosystèmes à fort enjeu écologique. Une telle démarche permettrait de mieux comprendre comment les interactions entre plantes invasives et communautés microbiennes contribuent à la vulnérabilité des milieux naturels face aux invasions biologiques.

Bibliographie

Adachi, N., Terashima, I., Takahashi, M. 1996. Nitrogen translocation via rhizome systems in monoclonal stands of *Reynoutria japonica* in an oligotrophic desert on Mt Fuji: Field experiments. *Ecological Research* 11, 175–186. doi:10.1007/BF02347683

Aldossari, N., Ishii, S. 2021. Fungal denitrification revisited – Recent advancements and future opportunities. *Soil Biology and Biochemistry* 157, 108250. doi:10.1016/j.soilbio.2021.108250

Alpert, P., Holzapfel, C., Slominski, C. 2003. Differences in performance between genotypes of *Fragaria chiloensis* with different degrees of resource sharing. *Journal of Ecology* 91, 27–35. doi:10.1046/j.1365-2745.2003.00737.x

Bailey, J.P., Bímová, K., Mandák, B. 2009. Asexual spread versus sexual reproduction and evolution in Japanese Knotweed s.l. sets the stage for the "Battle of the Clones". Biological Invasions 11, 1189–1203. doi:10.1007/s10530-008-9381-4

Bardon, C., Piola, F., Bellvert, F., Haichar, F.E.Z., Comte, G., Meiffren, G., Pommier, T., Puijalon, S., Tsafack, N., Poly, F. 2014. Evidence for biological denitrification inhibition (BDI) by plant secondary metabolites. *New Phytologist* 204, 620–630. doi:10.1111/nph.12944

Bardon, C., Piola, F., Haichar, F.Z., Meiffren, G., Comte, G., Missery, B., Balby, M., Poly, F. 2016a. Identification of B-type procyanidins in *Fallopia* spp. involved in biological denitrification inhibition: B-type procyanidins from *Fallopia* involved in BDI. *Environmental Microbiology* 18, 644–655. doi:10.1111/1462-2920.13062

Bardon, C., Poly, F., Piola, F., Pancton, M., Comte, G., Meiffren, G., Haichar, F.E.Z. 2016b. Mechanism of biological denitrification inhibition: procyanidins induce an allosteric transition of the membrane-bound nitrate reductase through membrane alteration. *FEMS Microbiology Ecology* 92, fiw034. doi:10.1093/femsec/fiw034

Bardon, C., Poly, F., Haichar, F.E.Z., Le Roux, X., Simon, L., Meiffren, G., Comte, G., Rouifed, S., Piola, F. 2017. Biological denitrification inhibition (BDI) with procyanidins induces modification of root traits, growth and N status in *Fallopia x bohemica*. *Soil Biology and Biochemistry* 107, 41–49. doi:10.1016/j.soilbio.2016.12.009

Bardon, C., Misery, B., Piola, F., Poly, F., Le Roux, X. 2018. Control of soil N cycle processes by *Pteridium aquilinum* and *Erica cinerea* in heathlands along a pH gradient. *Ecosphere* 9, e02426. doi:10.1002/ecs2.2426

Barney, J.N., Tharayil, N., DiTommaso, A., Bhowmik, P.C. 2006. The Biology of Invasive Alien Plants in Canada. *Polygonum cuspidatum* Sieb. & Zucc. [= *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decr.]. *Canadian Journal of Plant Science* 86, 887–906. doi:10.4141/P05-170

Béraud, C., Piola, F., Gervaix, J., Meiffren, G., Des Châtelliers, C.C., Delort, A., Boisselet, C., Poussineau, S., Lacroix, E. and Cantarel, A.A.M. 2024a. Biological denitrification inhibition (BDI) on nine contrasting soils: An unexpected link with the initial soil denitrifying community. *Soil Biology and Biochemistry* 188, 109188. doi:10.1016/j.soilbio.2023.109188

Béraud, C., Cantarel, A.A.M., Gervaix, J., Des Châtelliers, C.C., Delort, A., Boisselet, C., Poussineau, S., Lacroix, E. and Piola, F. 2024b. Impact of two acquisitive plants on N cycle on different soils: The invasive *Fallopia japonica* does it and so does the native *Dactylis glomerata!*. *Applied Soil Ecology* 200, 105467. doi:10.1016/j.apsoil.2024.105467

Béraud, C., Piola, F., Gervaix, J., Boisselet, C., Creuze des Chatelliers, C., Defour, P., Delort, A., Derollez, E., Dumortier, L., Florio, A. and Rasse, L. 2025. Unravelling knotweed clonal control of soil microbial activities related to the nitrogen cycle through plant growth phases and ramet positions within the patch. *Plant and Soil* 513(1), 453-471. doi:10.1007/s11104-024-07190-9

Boudsocq, S., Niboyet, A., Lata, J.C., Raynaud, X., Loeuille, N., Mathieu, J., Blouin, M., Abbadie, L., Barot, S. 2012. Plant Preference for Ammonium versus Nitrate: A Neglected Determinant of Ecosystem Functioning? *The American Naturalist* 180, 60–69. doi:10.1086/665997

Chapin III, F.S., Autumn, K., Pugnaire, F. 1993. Evolution of Suites of Traits in Response to Environmental Stress. *The American Naturalist* 142, S78–S92. doi:10.1086/285524

Dassonville, N., Guillaumaud, N., Piola, F., Meerts, P., Poly, F. 2011. Niche construction by the invasive Asian knotweeds (species complex *Fallopia*): impact on activity, abundance and community structure of denitrifiers and nitrifiers. *Biological Invasions* 13, 1115–1133. doi:10.1007/s10530-011-9954-5

Diaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., De Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P., Zak, M.R. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15, 295–304. doi:10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x

Dietz, M., Machill, S., Hoffmann, H.C., Schmidtke, K. 2013. Inhibitory effects of *Plantago lanceolata* L. on soil N mineralization. *Plant and Soil* 368, 445–458. doi:10.1007/s11104-012-1524-9

Grime, J.P. 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist* 111, 1169–1194. doi:10.1086/283244

Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H., Hendry, G.A.F., Ashenden, T.W., Askew, A.P., Band, S.R., Booth, R.E.,

Bossard, C.C., Campbell, B.D., Cooper, J.E.L., Davison, A.W., Gupta, P.L., Hall, W., Hand, D.W., Hannah, M.A., Hillier, S.H., Hodkinson, D.J., Jalili, A., Liu, Z., Mackey, J.M.L., Matthews, N., Mowforth, M.A., Neal, A.M., Reader, R.J., Reiling, K., Ross-Fraser, W., Spencer, R.E., Sutton, F., Tasker, D.E., Thorpe, P.C., Whitehouse, J. 1997. Integrated Screening Validates Primary Axes of Specialisation in Plants. *Oikos* 79, 259. doi:10.2307/3546011

Hayatsu, M., Katsuyama, C., Tago, K. 2021. Overview of recent researches on nitrifying microorganisms in soil. *Soil Science and Plant Nutrition* 67, 619–632. doi:10.1080/00380768.2021.1981119

Henry, S., Texier, S., Hallet, S., Bru, D., Dambreville, C., Chèneby, D., Bizouard, F., Germon, J.C., Philippot, L. 2008. Disentangling the rhizosphere effect on nitrate reducers and denitrifiers: insight into the role of root exudates. *Environmental Microbiology* 10, 3082–3092. doi:10.1111/j.1462-2920.2008.01599.x

Huang, Q., Li, X., Huang, F., Wang, R., Lu, B., Shen, Y., Fan, Z., Lin, P. 2018. Nutrient addition increases the capacity for division of labor and the benefits of clonal integration in an invasive plant. *Science of The Total Environment* 643, 1232–1238. doi:10.1016/j.scitotenv.2018.06.294

Kuzyakov, Y., Xu, X. 2013. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance. *New Phytologist* 198, 656–669. doi:10.1111/nph.12235

LeBauer, D.S., Treseder, K.K. 2008. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystem is globally distributed. *Ecology* 89, 371–379. doi:10.1890/06-2057.1

Moreau, D., Bardgett, R.D., Finlay, R.D., Jones, D.L., Philippot, L. 2019. A plant perspective on nitrogen cycling in the rhizosphere. *Functional Ecology* 33, 540–552. doi:10.1111/1365-2435.13303

Norton, J.M. and Stark, J.M. 2011. Regulation and measurement of nitrification in terrestrial systems. *Methods in Enzymology* 486, 343-368. doi:10.1016/B978-0-12-381294-0.00015-8

Philippot, L. 2002. Denitrifying genes in bacterial and Archaeal genomes. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Gene Structure and Expression* 1577, 355–376. doi:10.1016/S0167-4781(02)00420-7

Piola, F., Bellvert, F., Meiffren, G., Rouifed, S., Walker, V., Comte, G., Bertrand, C. 2013. Invasive *Fallopia x bohemica* interspecific hybrids display different patterns in secondary metabolites. *Écoscience* 20, 230–239. doi:10.2980/20-3-3597

Radersma, S., Smit, A.L. 2011. Assessing denitrification and N leaching in a field with organic amendments. *NJAS: Wageningen Journal of Life Sciences* 58, 21–29. doi:10.1016/j.njas.2010.06.001

Reed, S.C., Cleveland, C.C., Townsend, A.R. 2011. Functional Ecology of Free-Living Nitrogen Fixation: A Contemporary Perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42, 489–512. doi:10.1146/annurev-ecolsys-102710-145034

Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94, 13730–13734. doi:10.1073/pnas.94.25.13730

Schimann, H., Petit-Jean, C., Guitet, S., Reis, T., Domenach, A.M., Roggy, J.-C. 2012. Microbial bioindicators of soil functioning after disturbance: The case of gold mining in tropical rainforests of French Guiana. *Ecological Indicators* 20, 34–41. doi:10.1016/j.ecolind.2012.01.021

Smercina, D.N., Evans, S.E., Friesen, M.L., Tiemann, L.K. 2019. To Fix or Not To Fix: Controls on Free-Living Nitrogen Fixation in the Rhizosphere. *Applied and Environmental Microbiology* 85, e02546-18. doi:10.1128/AEM.02546-18

Steenhoudt, O. and Vanderleyden, J. 2000. Azospirillum, a free-living nitrogen-fixing bacterium closely associated with grasses: genetic, biochemical and ecological aspects. *FEMS Microbiology Reviews* 24 (4), 487-506. doi:10.1111/j.1574-6976.2000.tb00552.x

Subbarao, G.V., Nakahara, K., Hurtado, M.P., Ono, H., Moreta, D.E., Salcedo, A.F., Yoshihashi, A.T., Ishikawa, T., Ishitani, M., Ohnishi-Kameyama, M., Yoshida, M., Rondon, M., Rao, I.M., Lascano, C.E., Berry, W.L., Ito, O. 2009. Evidence for biological nitrification inhibition in *Brachiaria* pastures. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 17302–17307. doi:10.1073/pnas.0903694106

Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. doi:10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x

Wallenstein, M.D., Myrold, D.D., Firestone, M., Voytek, M. 2006. Environmental controls on denitrifying communities and denitrification rates: insights from molecular methods. *Ecological Applications* 16, 2143–2152. doi:10.1890/1051-0761(2006)016[2143:ECODCA]2.0.CO;2

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821–827. doi:10.1038/nature02403

Zhao, Y., Bian, S., Zhou, H., Huang, J. 2006. Diversity of Nitrogenase Systems in Diazotrophs. *Journal of Integrative Plant Biology* 48, 745–755. doi:10.1111/j.1744-7909.2006.00271.x

Zumft, W.G. 1997. Cell biology and molecular basis of denitrification. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 61, 533–616. doi:10.1128/mmbr.61.4.533-616.1997

Résumé

L'aquaculture, pratiquée notamment dans les étangs piscicoles de la Dombes, joue un rôle majeur dans la sécurité alimentaire mondiale (Lynch et *al.*, 2016), mais elle contribue également aux émissions de gaz à effet de serre (GES), principalement le dioxyde de carbone (CO_2) et le méthane (CH_4), dont l'ampleur reste encore à ce jour mal comprise. Comparés à d'autres étangs artificiels, les étangs de la Dombes se distinguent par leur densité élevée et leur longue histoire de gestion (depuis le Moyen-Âge), avec une mise en assec tous les 4 à 5 ans et des apports synchronisés de nourriture, fertilisants et chaux, entraînant des flux potentiels importants de GES et dépendants de l'histoire des sédiments.

En combinant des mesures de terrain, des analyses isotopiques (noté $\delta^{13}C$) et des suivis saisonniers ce travail de thèse apporte des éléments nouveaux pour mieux comprendre l'influence des pratiques de gestion sur la dynamique des GES et le fonctionnement biogéochimique des étangs piscicoles de la Dombes. Il contribue ainsi à une meilleure intégration de ces systèmes dans les bilans régionaux et globaux de carbone, en cohérence avec les recommandations récentes visant à améliorer la prise en compte des eaux continentales dans les inventaires climatiques internationaux.

Les étangs piscicoles de la Dombes sont des points chauds d'émissions de CO_2 et CH_4, souvent supérieurs à ceux de lacs naturels de taille similaire, en raison de leur faible profondeur et de pratiques de gestion piscicole qui modifient sédiments, matière organique (MO) et activité microbienne. Les phases successives d'assec, évolage et remise en eau ont des conséquences contrastées sur les émissions de GES et qui peuvent interagir en combinant leurs effets. Le CO_2 domine les émissions de GES dans les étangs de Dombes, mais le CH_4, bien que plus variable, contribue fortement au forçage climatique, surtout lors de la remise en eau et de l'évolage. Pendant l'assec, l'exposition des sédiments à l'oxygène accélère la décomposition de la matière organique favorisant la libération d'une quantité importante de CO_2. Les pratiques de gestion pendant l'assec et la recolonisation végétale expliquent probablement les fortes émissions en GES, notamment en CH_4, observées lors de la remise en eau. Les émissions de GES mesurées pendant l'évolage peuvent donc dépendre de l'histoire de l'assec, et la remise en eau provoque souvent des pics de flux de carbone liés à la réactivation microbienne. La distribution de ce méthane est très hétérogène au sein des étangs. Les micro-habitats oxygénés, comme les biofilms associés aux plantes aquatiques, les macrophytes, oxydent une partie du méthane et permettent son intégration dans les réseaux trophiques, notamment par l'intermédiaire des gastéropodes du genre *Physa*, alors que le zooplancton et les larves de chironomes (Diptères) en incorporent très peu.

Globalement, les résultats de cette étude montrent que les émissions de GES dans les étangs de la Dombes sont le produit d'une interaction complexe entre pratiques de gestion, hydrologie, oxygénation des micro-habitats et climat. Une intégration de ces processus dans les stratégies de gestion pourrait permettre de réduire les émissions en ajustant les apports de nourriture et de fertilisation pour limiter le CO_2, en favorisant des conditions aérobies et la présence de macrophytes pour l'oxydation du CH_4, et en calibrant la fréquence et la temporalité de l'assec pour concilier stockage de carbone et production piscicole, ce qui a été montré par Marcé et *al.* (2019). À l'échelle régionale, leurs surfaces cumulées laissent présager une contribution significative à la régulation des flux de carbone et les émissions de GES, soulignant l'importance de considérer ces systèmes dans les bilans carbone régionaux tels que définis par Taylor et *al.* (2019).

En résumé, les étangs de la Dombes illustrent le cas de masses d'eau où le cycle du carbone est fortement influencé par les pratiques humaines, où les phases successives de l'évolage, de l'assec et de la remise en eau ne doivent pas être considérées isolément. Comprendre et gérer ces systèmes nécessite une vision intégrée sur l'ensemble du cycle interannuel, combinant hydrologie, biogéochimie et écologie pour concilier production piscicole, stockage de carbone et réduction des émissions de GES.



Pourquoi les étangs artificiels comptent plus qu'on ne le pense pour la dynamique des gaz à effet de serre ?

Emma Mari[1], Fanny Colas[1], Sylvain Dolédec[1], Björn Wissel[1]
Autres chercheurs/acteurs impliqués dans le travail de thèse :
Anas M. Usoof[2], Jules Blanc[3], Rafael Marcé[4]

[1.] Univ Lyon, Université Claude Bernard Lyon 1, CNRS, ENTPE, UMR 5023 LEHNA, F-69622, Villeurbanne, France
[2.] Department of Biology, The University of Winnipeg, 599 Portage Avenue, Winnipeg, Manitoba, Canada, R3B 2G3
[3.] Association de Promotion du Poisson des Etangs de la Dombes, Maison de la Pisciculture, 2 Grande Rue, 01320 Chalamont
[4.] Centre for Advanced Studies of Blanes, Spanish National Research Council, Carrer Accés Cala Sant Francesc, 14, 17300, Blanes, Spain

Auteur correspondant : **emma.mari@univ-fcomte.fr** (nouvelle adresse universitaire)

Avant-propos

Cet article a été réalisé à partir du travail de doctorat mené par Emma Mari (2022-2026) au LEHNA (UMR 5023 Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés), sous la direction de Björn Wissel, Sylvain Dolédec et Fanny Colas, et soutenue le 26/03/2026 à l'Université Claude Bernard Lyon 1. La bourse de thèse a été co-financée par la Fondation Pierre Vérots et par le dispositif EUR H2O de l'Université de Lyon.

INTRODUCTION

Les eaux continentales : des surfaces limitées… un rôle climatique disproportionné

Bien qu'elles couvrent **moins de 1 % de la surface continentale**, les eaux continentales (lacs, rivières, étangs, réservoirs, mares, cours d'eau) reçoivent chaque année plusieurs pétagrammes[1] de carbone d'origine terrestre (Tranvik et *al.*, 2009). Une part importante de ce carbone est rapidement reminéralisée et réémise vers l'atmosphère sous forme de gaz à effet de serre (GES) tel que le dioxyde de carbone (CO_2) et le méthane (CH_4), faisant de ces systèmes des contributeurs majeurs aux flux globaux de GES (Rosentreter et *al.*, 2021). Les émissions de CH_4 sont particulièrement importantes à prendre en compte, du fait de son fort potentiel de réchauffement global, environ 28 à 34 fois supérieur à celui du CO_2 à l'échelle de 100 ans (IPCC, 2023). Les bilans récents suggèrent que les eaux continentales contribuent de manière significative au budget mondial du CH_4, avec une forte variabilité spatiale et temporelle (Rosentreter et *al.*, 2021).

Pendant longtemps, les eaux continentales ont été considérées comme de simples vecteurs passifs, transférant le carbone des continents vers l'océan sans transformation majeure. Cette vision dite du « conduit passif » était dominante jusqu'au début des années 2000. Ce paradigme a été profondément remis en question avec l'émergence du concept de Continuum Terre-Océan qui décrit l'ensemble des milieux aquatiques continentaux comme **un réseau connecté et biogéochimiquement actif**, où le carbone est transporté, transformé, stocké ou émis vers l'atmosphère (Regnier et *al.*, 2022) (Fig. 1). Dans ce cadre, les eaux continentales ne constituent plus de simples zones de transition, mais des réacteurs biogéochimiques capables de **modifier substantiellement la quantité et la forme du carbone atteignant l'océan** (Regnier et *al.*, 2013).

Les petits plans d'eau : des acteurs longtemps invisibles

Au sein des eaux continentales, les petits plans d'eau tels que les mares, étangs, lacs artificiels, ont longtemps été **sous-représentés dans les inventaires globaux** des masses d'eau et des bilans carbone. De récents travaux montrent pourtant que ces systèmes présentent des taux d'émission de **CO_2 et de CH_4 par unité de surface nettement supérieurs à ceux des grands lacs ou des rivières** (DelSontro et *al.*, 2018). Leur faible profondeur, leur forte connexion avec les sols et l'accumulation de matière organique (MO) qui s'y produit favorisent des conditions propices à la production microbienne de CH_4 (Conrad, 2009). Ainsi, malgré leur surface individuelle réduite, les petits plans d'eau jouent un rôle clé dans le bilan global des gaz à effet de serre des eaux continentales (Peacock et *al.*, 2021).

Les étangs piscicoles : des systèmes artificiels fortement anthropisés

Les **étangs piscicoles** représentent une catégorie spécifique de petits plans d'eau artificiels, particulièrement répandue en Europe et en Asie. Ces systèmes se caractérisent par une grande diversité de pratiques piscicoles, telles que l'empoissonnement, le nourrissage, la fertilisation, le chaulage ou les cycles de drainage et de

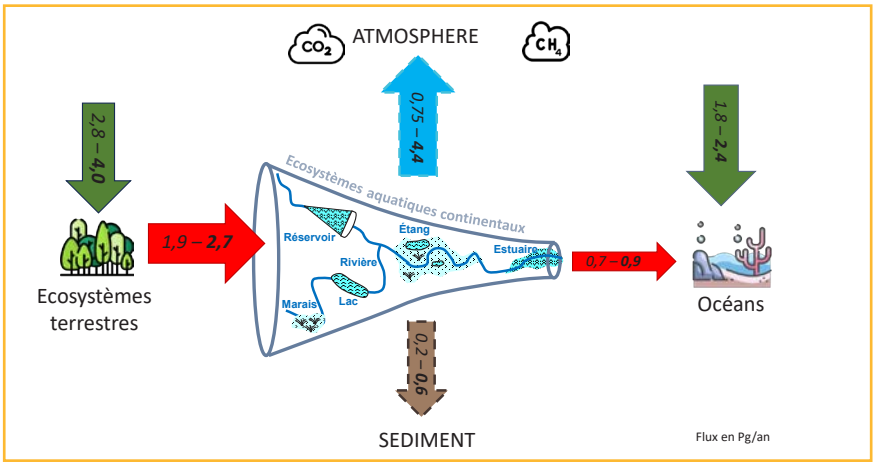


Figure 1 : Continuum Terre-Océan. Ce schéma conceptuel quantifie le transport et les transformations du carbone à l'interface continent-océan. Les flèches indiquent les processus clés : fixation/absorption du C (vert), transport latéral par le réseau hydrographique (rouge), enfouissement dans le sédiment (marron) et émissions de CO_2 et de CH_4 vers l'atmosphère (bleu). Les plages de valeurs associées à chaque vecteur illustrent la variabilité des flux annuels selon la littérature (adapté de la thèse de E. Mari, 2026).

[1] Équivalent à 1015 grammes ou 1012 kilogrammes, symbolisée par Pg

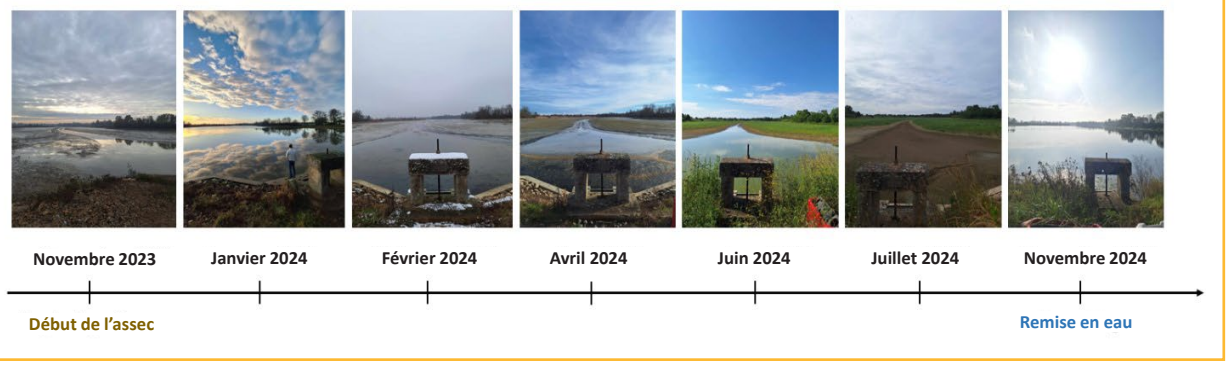


Figure 2 : Exemple de mise en assec en Dombes enregistrée à l'étang de Gélinière entre novembre 2023 et novembre 2024. L'assec, commencé en novembre 2023, a été décalé en janvier 2024 à la suite de fortes précipitations entre novembre et décembre 2023, ayant rempli temporairement l'étang (source : E. Mari)

remise en eau (Boyd & Tucker, 1998 ; Wezel et *al.*, 2013) (Fig. 2), qui s'inscrivent dans une gestion extensive ou semi-intensive/intensive selon le degré d'intervention. Ainsi, la pisciculture dombiste en France relève d'une gestion extensive où ces pratiques restent légères et complémentaires de la productivité naturelle du milieu, se traduisant par de faibles densités d'élevage et des rendements nets modestes (environ 150 à 250 kg/ha/an). À l'inverse, l'intensification de ces mêmes pratiques (nourrissage systématique, forte fertilisation, aération) caractérise les systèmes semi-intensifs d'Europe centrale (500 à 1 000 kg/ha/an) ou intensifs d'Asie (plusieurs tonnes par hectare), où l'apport massif d'intrants prime sur les processus écologiques naturels. Ces pratiques modifient par ailleurs profondément les conditions physico-chimiques de l'eau et des sédiments, influençant la disponibilité des nutriments, l'oxygénation et l'activité microbienne. Plusieurs études ont montré que **les étangs piscicoles peuvent être des sources importantes de CH_4,** en particulier dans les régions tropicales (Peacock et *al.*, 2021), mais les systèmes tempérés traditionnels restent encore peu documentés.

Dans ces milieux aquatiques peu profonds et riches en matière organique, le CH_4 rejoint l'atmosphère par **diffusion, transport par les plantes aquatiques ou ébullition**. Ce dernier mécanisme, bien que très variable, constitue souvent une voie d'émission majeure car les bulles traversent la colonne d'eau sans subir d'oxydation (Deemer et *al.*, 2016 ; DelSontro et *al.*, 2016). Bien qu'introduite ici à titre contextuel, l'ébullition ne constitue toutefois pas le cœur de ce travail de thèse.

Vers une approche intégrée du cycle annuel des étangs

La majorité des études existantes se concentre sur la phase en eau des étangs, négligeant les phases de drainage (assec) et de remise en eau, pourtant susceptibles de générer des flux importants de GES (DelSontro et *al.*, 2018). L'objectif du travail de thèse s'inscrivait dans une approche visant à quantifier les émissions de CO_2 et de CH_4 sur l'ensemble du cycle annuel des étangs piscicoles afin de **préciser (1) le rôle des pratiques piscicoles sur les flux de GES durant l'évolage, (2) le devenir du méthane**, son oxydation et son transfert dans les réseaux trophiques durant l'évolage, **(3) le rôle de la période d'assec sur les émissions de GES** et **(4) de donner un aperçu de la dynamique des GES à la suite à la remise en eau des étangs** (Fig. 3).

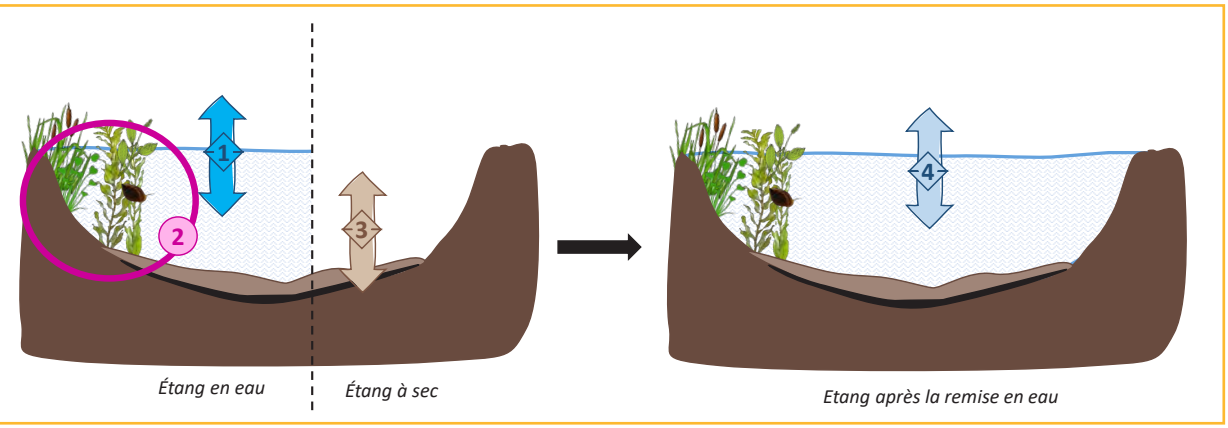


Figure 3 : Les différentes questions abordées dans ce travail : les effets des pratiques piscicoles sur les émissions de GES lors de l'évolage (1) ; le devenir du méthane dans les étangs (2) ; le rôle de l'assec sur les émissions de GES (3) ; premiers résultats sur la dynamique des GES après remise en eau suivant une année d'assec (4) (source : E. Mari)

MATÉRIEL ET MÉTHODES

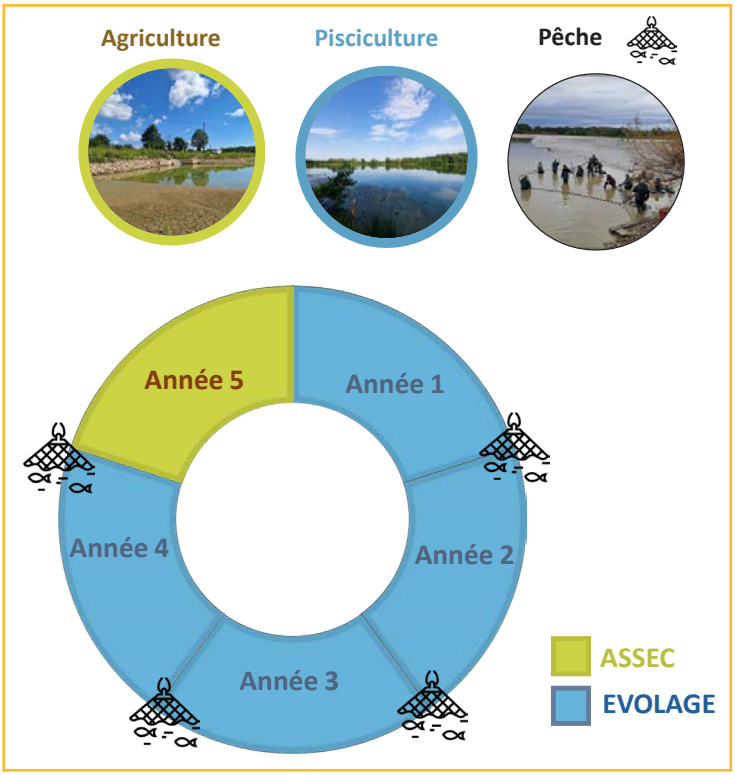


Figure 5 : Cycle des étangs de la Dombes (source : E. Mari)

Cette étude a été menée dans la région de la Dombes (Ain, France), l'un des plus vastes ensembles d'étangs piscicoles d'Europe, comprenant environ 1 000 à 1 200 étangs répartis sur près de 11 000 ha. Ce territoire constitue un socio-écosystème historique, façonné depuis le Moyen Âge par des pratiques piscicoles extensives et reconnu pour sa forte valeur patrimoniale et écologique. Les étangs de la Dombes sont peu profonds (profondeur moyenne ≤ 1,5 m), de surface variable (de quelques hectares à plusieurs dizaines d'hectares) et sont insérés dans un paysage agricole dominé par les cultures et les prairies. Ce sont des systèmes créés par l'homme à partir de cuvettes tapissées d'argile qui ont été délimitées par une digue et qui se remplissent majoritairement grâce à l'eau de pluie (Fig. 4).

Ces étangs sont dotés d'un fonctionnement selon un cycle de gestion annuel ou pluriannuel (vidange pour la pêche) alternant des phases en eau (l'*évolage*) et des phases de drainage (l'*assec*), suivies d'une remise en eau (Fig. 5). Les pratiques de gestion incluent l'empoissonnement (principalement avec des carpes), le nourrissage, la fertilisation, le chaulage, ainsi que des interventions mécaniques sur le sédiment lors de l'assec. Ces pratiques, combinées à la faible profondeur des étangs et à leur forte connectivité avec les sols environnants, font des étangs de la Dombes des systèmes particulièrement réactifs sur le plan biogéochimique.

Sélection des étangs et échantillonnage

Un ensemble de 38 étangs représentatifs de la diversité des pratiques piscicoles de la Dombes a été sélectionné, couvrant un gradient de surface, de profondeur et d'intensité de gestion (Fig. 6). Le suivi a été réalisé sur une période de 2 années, permettant de couvrir chacun des stades du cycle hydrologique des étangs (étangs en eau en 2023 et une partie de ces étangs en assec en 2024).

Les campagnes de terrain ont été effectuées à différentes fréquences (saisonnière pour les étangs en eau et mensuelle pour ceux en assec), avec une attention particulière portée aux phases clés du cycle, notamment l'évolage mais aussi l'assec et la remise en eau, cette dernière ayant rarement été documentée mais susceptible de générer des flux importants de GES.



Figure 4 : Etangs de la Dombes (gauche) et étang le Montellier (droite) (source : zones-humides.org et E.Mari)

Mesures de variables environnementales

Lors des phases en eau et de remise en eau, la température, le taux d'oxygène dissous et le pH ont été mesurés dans l'eau. Des échantillons d'eau ont également été prélevés pour l'analyse des nutriments et du carbone dissous. Pendant la phase d'assec, des mesures ont été réalisées directement à la surface des sédiments exposés, en tenant compte de l'hétérogénéité spatiale liée à l'humidité, à la texture des sols et à la présence éventuelle de végétation.

Mesures des gaz à effet de serre

Les concentrations de CO_2 et de CH_4 dissous ont été mesurées à partir d'échantillons d'eau collectés dans des flacons étanches, selon la méthode d'équilibrage du headspace[2] (« espace de tête ») (Fig. 7).

Les flux à l'interface air-eau ont été estimés à partir des concentrations dissoutes dans l'eau. Lors des phases d'assec, les flux de CO_2 et de CH_4 à l'interface air-sol ont été mesurés à l'aide de chambres statiques, scellées, positionnées à la surface des sédiments. Les flux ont été calculés à partir de l'évolution temporelle des concentrations en gaz (Fig. 8).

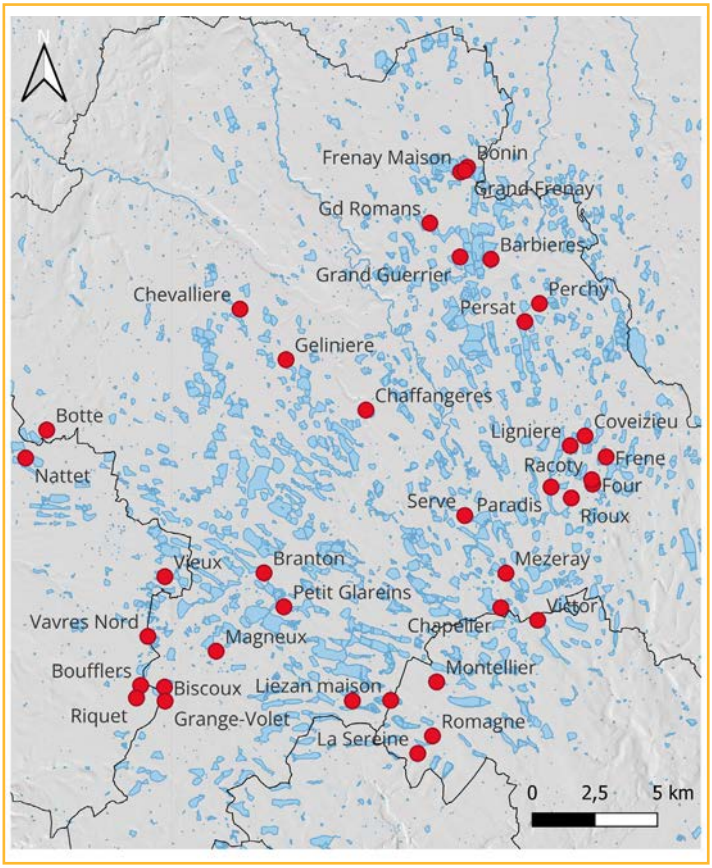


Figure 6 : Carte des 38 étangs suivis.



Figure 7 : Méthode du « headpsace » pour prélever les GES en étang.

[2] Ne pouvant mesurer les gaz directement dans l'eau, on utilise la méthode du *headspace* (« espace de tête ») qui force les gaz à passer de la phase eau à la phase air : comme lorsqu'on secoue une bouteille de soda ce qui fait remonter les bulles, l'échantillon d'eau de l'étang est vigoureusement agité dans un flacon étanche (ou une seringue fermée) pour forcer les gaz dissous à migrer vers la phase gazeuse. Une fois l'équilibre atteint, l'air de cet espace est prélevé puis analysé afin de recalculer la concentration initiale dans l'eau (voir Fig. 7).



Figure 8 : Prélèvements de GES dans l'eau pendant l'évolage (gauche) et la remise en eau (à droite) et sur le sol pendant l'assec (au milieu). (Source : E. Mari)

Analyses isotopiques

Des analyses isotopiques du carbone ($\delta^{13}C$) ont été réalisées sur le CH_4 et le CO_2 dissous afin de mieux comprendre ce que devient le méthane dans les étangs : s'il est directement émis dans l'atmosphère, ou s'il est oxydé (transformé en CO_2) et localiser ces réactions. Le principe de mesure est assez simple : le carbone existe sous deux formes de masses atomiques différentes (les isotopes ^{12}C et ^{13}C). Lors de leurs activités, les bactéries utilisent préférentiellement la forme la plus légère, modifiant la proportion des isotopes dans le milieu, enrichissant le milieu en isotopes plus lourds. Cela laisse une véritable « empreinte digitale » chimique propre à chaque réaction biologique. En mesurant ces signatures lors de la thèse, nous avons pu identifier l'origine du méthane et son niveau d'oxydation ainsi que son transfert dans le réseau trophique. *Dans cet article seuls les résultats concernant le transfert de ce méthane dans le réseau trophique sont présentés.*

Pour comprendre l'ensemble de ce cycle à l'échelle de l'étang, ces mesures ont été réalisées à la fois dans les ressources à la base de l'écosystème (litière, sédiment, matière organique particulaire, macrophytes) et chez les animaux qui s'en nourrissent. Trois types d'organismes ont été choisis comme indicateurs des trois grandes zones de l'étang : les **physes** (*Physa* sp.) pour la ceinture de plantes aquatiques, les **larves de chironomidés** pour le sédiment et le **zooplancton** pour la colonne d'eau (Fig. 9). En se nourrissant dans leurs milieux respectifs, ces organismes vont ingérer les bactéries locales et intégrer leur signature isotopique, selon le principe « on est ce que l'on mange ». Les isotopes nous permettent ainsi de tracer simultanément l'oxydation du méthane et son transfert dans le réseau trophique.



Figure 9 : Organismes étudiés de gauche à droite : *Physa* sp., larve de Chironomidés (*Chironomini*), zooplancton (source : AquaPortail).

Rôle des pratiques piscicoles sur les flux de GES durant l'évolage

Les concentrations en GES dans ces étangs sont très variables pour les deux gaz étudiés (Fig. 10), avec une distribution étendue et une **forte hétérogénéité au sein des 38 étangs étudiés**. Il est intéressant de noter une concentration en CH_4 à FRM particulièrement élevée probablement par l'apport massif de MO hyper-labile issue du nourrissage important (cet étang étant le plus nourri parmi les 38 du suivi) qui s'accumule au fond de cet étang et épuise l'oxygène benthique, créant des conditions d'anoxie idéales pour la méthanogenèse au niveau du sédiment, qui libère alors une forte quantité de CH_4 vers la surface (32 µmol.L^{-1}). Par ailleurs, la cohérence des réplicats mesurés sur cet étang confirme qu'il ne s'agit pas d'un artefact d'échantillonnage (bulle issue de l'ébullition du méthane depuis le fond de l'étang qui aurait été piégée), mais bien d'une hyper-saturation réelle et homogène de la colonne d'eau.

D'après les modèles statistiques testés pour comprendre les facteurs (physico-chimie et/ou pratiques piscicoles) influençant ces GES (Fig. 11), les activités de pisciculture et les paramètres de l'étang contrôlent presque entièrement la dynamique du CO_2 (75 % de sa variabilité expliquée), mais n'ont aucune influence sur celle du CH_4 (seulement 1 % d'explication), dont la production dépend de mécanismes biologiques plus complexes ou de paramètres non échantillonnés durant la thèse. Le CO_2 augmente de façon directe avec les apports de nourriture (qui « dopent » la respiration bactérienne ; Rahman (2006)) et la richesse en phosphore du sédiment (qui agit comme un engrais pour les micro-organismes du fond de l'étang). À l'inverse, le fumier agit de manière indirecte : sa décomposition par les bactéries consomme tout l'oxygène et acidifie le pH, créant un effet domino chimique qui libère le CO_2 (Lai et *al.*, 2017).

Le contrôle de ces émissions passe donc par des leviers précis comme le chaulage pour maintenir un pH correct, ou la gestion des phases d'assec pour « nettoyer » la matière organique accumulée au fond. L'ensemble de ces résultats met en évidence la **complexité des interactions entre pratiques piscicoles, qualité de l'eau, caractéristiques des sédiments et dynamique du CO_2 dans les systèmes aquacoles.**

Devenir du méthane dans les étangs de Dombes

Pour suivre le parcours du carbone dans les 38 étangs étudiés, la signature isotopique du méthane est la « carte d'identité » chimique (notée δ^{13}C-CH_4 (exprimée en ‰)). La signature isotopique du CH_4 produit dans les sédiments anoxiques est très faible comparativement aux autres sources de carbone, en particulier organique (macrophytes, litière…). De fait, son incorporation dans les réseaux trophiques peut être tracée en comparant les signatures isotopiques de consommateurs de bactéries impliquées dans son oxydation qui incorporent cette

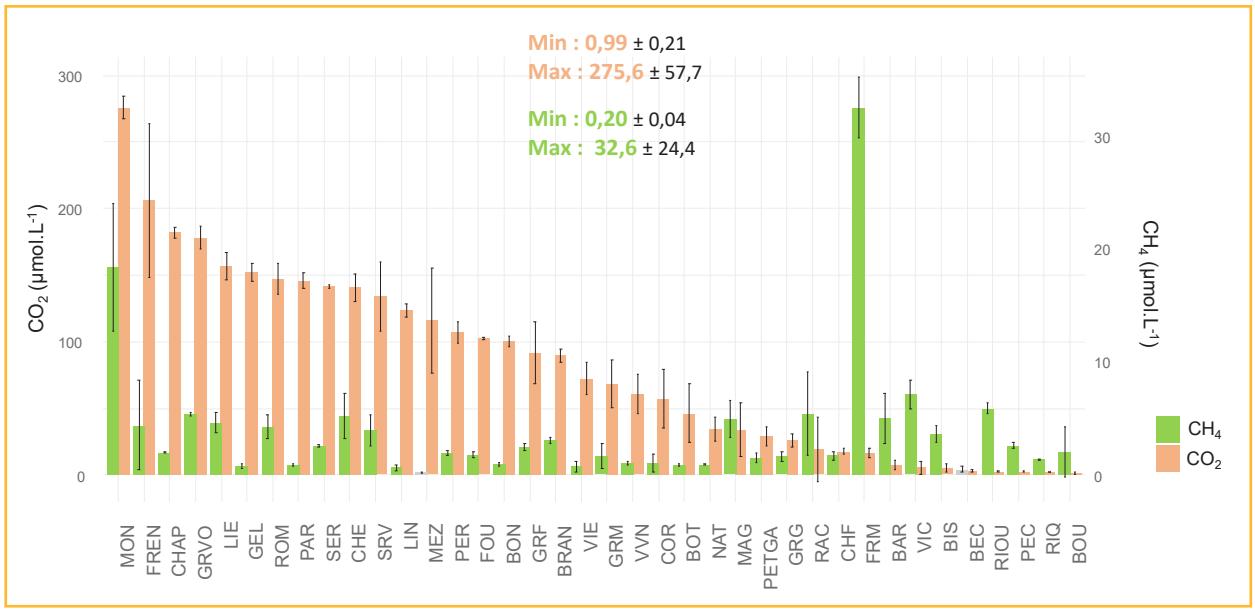


Figure 10 : Concentrations en CO_2 (en orange) et en CH_4 (en vert) sur chacun des étangs lors de l'évolage. Les étangs sont ordonnés par concentrations de CO_2 décroissantes.

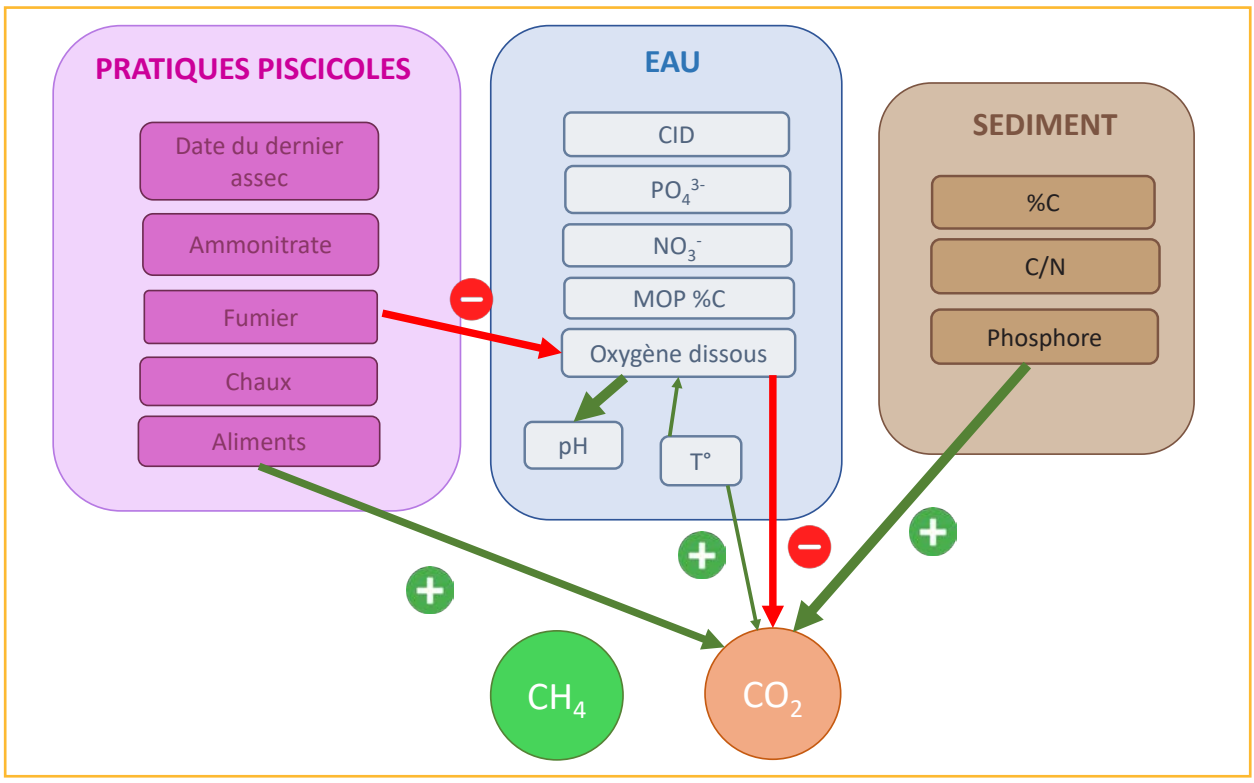


Figure 11 : Résumé des relations statistiquement significatives montrant les paramètres qui influencent les concentrations en méthane et en dioxyde de carbone (positive en vert foncé et négative en rouge).

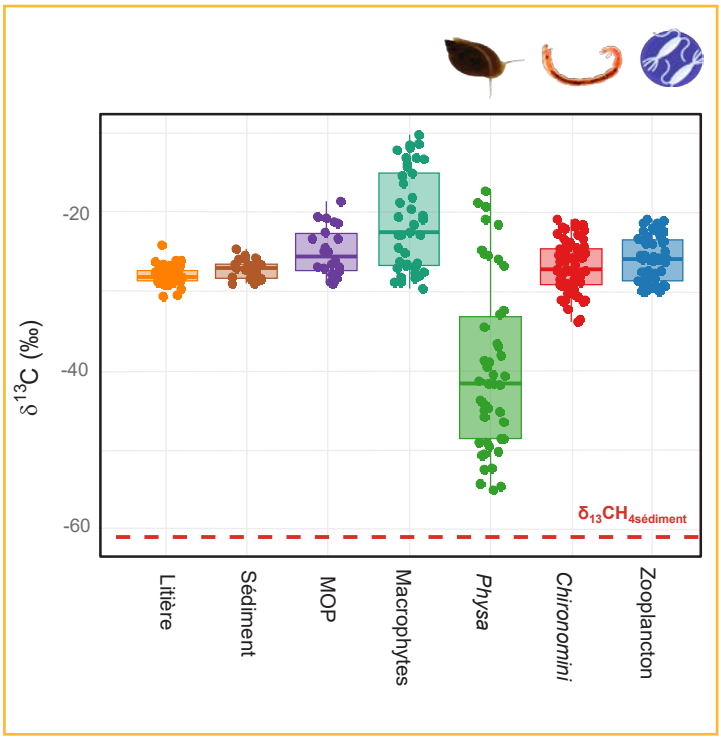


Figure 12 : Signatures isotopiques du carbone des différents compartiments et organismes des étangs. Chaque point correspond à un échantillon par étang et les boîtes (*boxplots*) résument leur répartition. La ligne pointillée rouge (-61 ‰) indique la signature du méthane produit au fond de l'étang dans le sédiment. Alors que les ressources classiques, les Chironomes (rouge) et le zooplancton (bleu) restent groupés très haut (pas de consommation de méthane), la boîte verte de l'escargot *Physa* s'étire fortement vers le bas (MOP = Matière Organique Particulaire).

faible valeur de δ13C. Alors que la matière organique « classique » (feuilles, algues, litière, sédiments) possède une signature standard autour de -20 à -30 ‰, le méthane issu du sédiment possède une signature beaucoup plus basse, autour de -61 ‰ (Fig. 12). Cette valeur s'explique par un tri sélectif des bactéries du fond de l'étang qui rejettent préférentiellement le carbone lourd lors de sa fabrication (fractionnement isotopique).

Suivre la « voie du méthane », c'est chercher quels organismes réussissent à recycler ce gaz pour s'en nourrir, au lieu de le laisser s'échapper dans l'atmosphère sous forme de gaz à effet de serre. Ce processus clé, l'oxydation du méthane, repose sur des bactéries méthanotrophes exigeantes : elles ont besoin à la fois de CH_4 et d'O_2 pour consommer ce CH_4. En mesurant les signatures isotopiques de la faune, on ne mesure pas directement l'oxydation du méthane mais on retrace les conséquences dans le réseau alimentaire.

En mesurant ces signatures chez la faune de l'étang, on découvre deux comportements très différents. D'un côté, **les larves de Chironomes et le zooplancton** présentent des signatures proches de -20 ‰. Cela signifie qu'**ils se nourrissent de débris classiques et n'assimilent quasiment pas de carbone issu du méthane**. De l'autre, le gastéropode *Physa* sp. se distingue avec des valeurs très négatives proche de celle du méthane (à -61‰). En regardant dans quelle proportion ces organismes incorporent ce méthane avec des modèles statistiques, le carbone issu

du méthane représente 0 à 84 % de l'alimentation des gastéropodes *Physa* (dépassant 40 % dans la majorité des cas) contre moins de 20 % pour le zooplancton et les larves de Chironomes. Ainsi, **le méthane ne circule presque pas dans le reste de l'écosystème, sauf par l'intermédiaire des physes, qui agissent comme le véritable vecteur biologique de ce carbone, en le recyclant.**

Le rôle clé des herbiers de macrophytes

Plusieurs facteurs expliquent cette incorporation chez la physe : des étangs de petite taille, un apport important d'aliments pour poissons, ou une matière organique riche en carbone. À l'inverse, un assec peut avoir un effet négatif. Cette signature chez la physe est le révélateur d'un mécanisme écologique majeur : **l'oxydation du CH_4 a lieu préférentiellement à la surface des plantes aquatiques submergées (macrophytes).** Grâce à la photosynthèse et à leurs tissus aérés (aérenchymes), les macrophytes libèrent de l'oxygène dans l'eau et créent des micro-habitats oxygénés au cœur d'un milieu souvent pauvre en oxygène. Elles agissent ainsi en véritables **ingénieurs biogéniques**[3] : leurs surfaces hébergent des biofilms denses où les bactéries méthanotrophes trouvent des conditions idéales pour intercepter et oxyder le CH_4 montant des sédiments (Ribaudo et *al.*, 2017, 2023).

En broutant ce biofilm microbien, la physe n'est pas le moteur de l'oxydation, mais le **vecteur biologique** qui intègre ce carbone oxydé dans la chaîne alimentaire. Ainsi, loin d'être un processus diffus dans toute la colonne d'eau, **la diminution du CH_4 repose de manière critique sur la présence des herbiers de macrophytes**, véritables **carrefours biogéochimiques** qui régulent les émissions de GES de ces étangs.

Rôle de la période d'assec sur les émissions de GES

Des mesures ont été réalisées sur trois étangs, Branton (BRA), Gélinière (GEL) et La Sereine (SER), qui ont fait l'objet d'un assec lors de l'année 2024. Sur chacun des sites, des mesures de GES ont été réalisées près du bief et plus loin en bordure d'étang tous les mois en 2024 entre le début et la fin de l'assec. Les résultats montrent qu'il n'y a pas de variabilité spatiale entre le bord et le bief en termes de GES, mais que **les émissions de GES sont largement dominées par le CO_2 pendant l'année d'assec**, tandis que le CH_4 reste faible (Fig. 13). Les émissions de CO_2 augmentent de l'hiver vers l'été, en lien avec la hausse des températures, alors que le CH_4 tend à diminuer sur cette période. Le temps écoulé depuis le début de l'assec est le

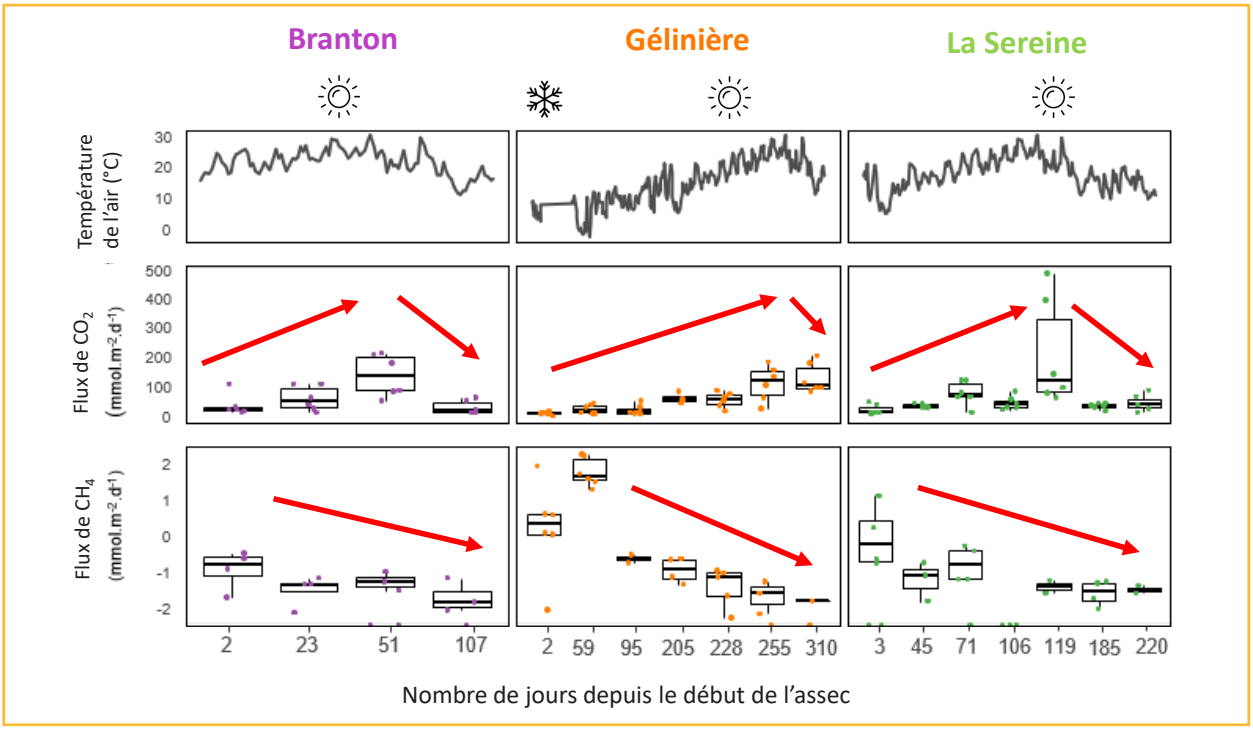


Figure 13 : Dynamiques temporelles des conditions environnementales (température de l'air) et des flux de GES pendant l'assec des étangs sur les trois sites d'étude ; de haut en bas : température de l'air (°C), flux de CO_2 (mmol·m^{-2}·j^{-1}), flux de CH_4 (mmol·m^{-2}·j^{-1}, transformé en log). Les boîtes à moustaches indiquent la médiane, l'intervalle interquartile et la dispersion des données, avec les mesures individuelles représentées par des points.

[3] *L'ingénierie biogénique désigne la capacité d'un organisme (ici, les plantes aquatiques) à modifier physiquement son milieu, créant des micro-habitats favorables à d'autres espèces (les bactéries et les physes).*

facteur le plus important pour expliquer les variations de flux de carbone, montrant une forte dynamique temporelle après l'exposition des sédiments. **La température du sol stimule les émissions, tandis qu'une humidité plus élevée tend à les réduire**, suggérant que des conditions plus sèches favorisent les flux durant l'assec. D'autres facteurs, comme le rapport C/N, ont des effets spécifiques selon les sites. Globalement, la température et l'humidité du sol sont les principaux contrôles des émissions durant la phase d'assec, en accord avec d'autres publications scientifiques notamment Catalàn et *al.* (2014) et Keller et *al.* (2020) sur d'autres systèmes.

Par conséquent, l'assec entraîne des émissions importantes de CO_2 par décomposition aérobie des sédiments exposés, tandis que les émissions de CH_4, produites surtout dans les zones anaérobies, diminuent fortement. Les flux de CO_2 sont contrôlés par la température, l'humidité des sédiments et la qualité de la MO, tandis que les flux de CH_4 dépendent surtout de l'oxygénation du sol et des conditions d'oxydo-réduction de ce dernier.

Aperçu de la dynamique des GES à la suite de la remise en eau des étangs

Les trois étangs précédents ont été remis en eau à la fin de l'année 2024 et des mesures de GES et de quelques paramètres physico-chimiques ont été réalisées quelques jours après le remplissage des étangs. Les résultats montrent des différences marquées de concentrations et d'émissions de GES entre les trois étangs étudiés. La dynamique des GES dans les étangs piscicoles est marquée par de profondes différences lors du passage d'une phase du cycle assec-évolage à une autre. Comme l'illustre la Fig. 14, la phase d'évolage constitue la période où les flux de CO_2 sont les plus bas et les plus homogènes entre les différents étangs, tandis que le CH_4 y est émis de manière modérée mais régulière. Le passage à l'assec modifie radicalement cette tendance : sans eau, l'étang cesse presque totalement d'émettre du CH_4. En revanche, l'exposition des sédiments à l'air libre sur l'année d'assec transforme temporairement ces milieux en sources majeures de CO_2, avec une hausse visible sur tous les sites, particulièrement marquée pour l'étang de La Sereine (SER).

C'est cependant la phase de remise en eau qui déclenche les réactions les plus contrastées et les plus importantes. Une forte mobilisation des nutriments et de la MO accumulée pendant la phase sèche provoque **un pic d'émissions de CO_2 et CH_4 au moment de la remise en eau** (Bastviken et *al.*, 2011). Pour le CO_2, cette reprise se traduit par une augmentation des émissions, qui dépassent les niveaux mesurés en période d'évolage. Pour le CH_4, la remise en eau souligne une asymétrie entre les sites : alors que deux des étangs restent à des niveaux très bas, l'étang de Gélinière (GEL) subit une augmentation forte de ses flux de méthane. Ce pic peut s'expliquer notamment par la combinaison d'une dégradation rapide de la matière organique disponible qui épuise l'oxygène de l'eau, de fortes concentrations en nutriments (ammonium et phosphates) créant le milieu idéal pour les bactéries productrices de méthane.

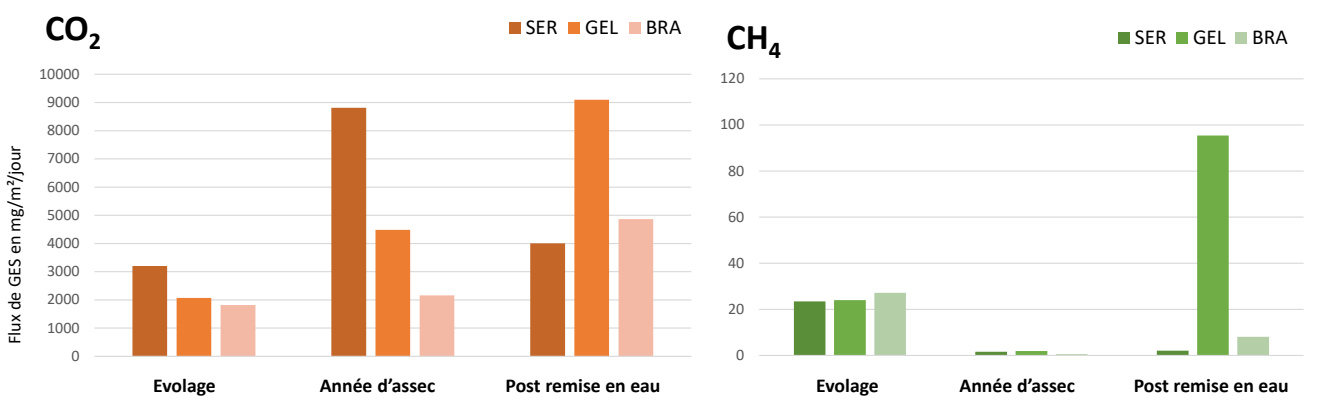


Figure 14 : Flux de CO_2 et CH_4 en µmol. L^{-1} sur chaque site selon les 3 périodes : évolage, assec et remise en eau, aux sites de la Sereine (SER), de la Gélinière (GEL) et de Branton (BRA).

CONCLUSIONS

Ce travail de thèse visait à mieux comprendre comment les étangs piscicoles traditionnels influencent les émissions de GES (CO_2 et CH_4), en prenant comme modèle les étangs de la Dombes. Les petits étangs jouent un rôle important dans le bilan carbone régional mais leur fonctionnement biogéochimique reste mal connu, surtout sur les conséquences des conditions de gestion (alimentation, fertilisation, chaulage) et de variations hydrologiques saisonnières.

En combinant mesures de terrain, analyses de l'eau et des sédiments, d'isotopes stables et par la modélisation, ce travail de thèse a montré que les étangs piscicoles sont de véritables « hotspots » d'émissions de CO_2 et CH_4. Les flux sont très variables dans le temps et l'espace et particulièrement **imprévisibles**, car pouvant être émis de manière ponctuelle par ébullition, échappant directement à l'atmosphère, ou l'oxydation dans l'eau. Une avancée majeure de ce travail concerne la prise en compte de la phase d'assec. C'est une phase biogéochimiquement active qui provoque une minéralisation aérobie intense de la MO, libérant beaucoup de CO_2, et prépare le terrain pour les émissions de CH_4 lors du nouveau remplissage des étangs.

Par ailleurs, les analyses isotopiques ont montré qu'une partie importante du CH_4 produit dans les sédiments est oxydée avant d'atteindre l'atmosphère, notamment au niveau des biofilms associés aux plantes aquatiques, mettant en avant le rôle majeur des herbiers de macrophytes dans le cycle du CH_4. Ces zones végétalisées abritent des biofilms périphytiques et des communautés bactériennes méthanotrophes qui réalisent une oxydation intense du CH_4 dissous avant son émission vers l'atmosphère. **Une partie de ce carbone issu du CH_4 oxydé est ensuite intégrée dans la biomasse microbienne puis transférée le long de la chaîne alimentaire** (via les macroinvertébrés comme les gastéropodes du genre *Physa*), démontrant que le CH_4 n'est pas seulement un GES émis mais constitue également une **source de carbone recyclée au sein des réseaux trophiques.**

Recommandations de gestion

Ainsi, les émissions de GES sont le résultat de l'interaction entre gestion humaine, fluctuations hydrologiques et hétérogénéité des habitats. Sur le plan méthodologique, ce travail de thèse a montré qu'il est indispensable de combiner un suivi spatial étendu et des mesures à haute fréquence pour prétendre capturer la variabilité des émissions, y compris les épisodes rares mais significatifs d'ébullition. Les contraintes logistiques (pluies, accessibilité des étangs) soulignent par ailleurs la nécessaire mise en place de suivis multi-sites.

Ajuster les pratiques piscicoles constitue un levier d'atténuation concret pour les pisciculteurs pour réduire les GES, notamment à travers :

- **La gestion des assecs** (moduler la fréquence et la durée des assecs pour équilibrer le coût en CO_2 et le bénéfice de réduction du CH_4 lors de l'évolage)
- **La calibration du chaulage** (maintenir un pH alcalin par le chaulage pour déplacer l'équilibre du carbone inorganique dissous vers le bicarbonate (HCO_3^-) et limiter la présence de CO_2 libre)
- **Le contrôle du nourrissage** (en améliorant la digestibilité des aliments ou étaler spatialement l'apport de nourriture pour éviter la formation de « hotspots » d'accumulation de MO) **et de la fertilisation**
- **La préservation des macrophytes** (en conservant les ceintures aquatiques de végétation aquatique pour favoriser l'oxydation du CH_4 par le biofilm).

Cette gestion permettrait de maintenir la production piscicole tout en préservant les fonctions écologiques et socio-économiques de ces paysages aquacoles historiques.

Perspectives de recherches

Dans cette perspective, les futures recherches sur les étangs de la Dombes devraient approfondir les mécanismes contrôlant **l'intégration du CH_4 dans les réseaux trophiques**. Il s'agira d'identifier les facteurs environnementaux et écologiques (ex. température, oxygénation, composition des biofilms, densités d'invertébrés) qui favorisent le transfert du carbone méthanotrophe vers les maillons supérieurs de la chaîne alimentaire. Il s'agirait notamment de mieux comprendre **l'alimentation des poissons**, en distinguant la part liée aux apports fournis par les pisciculteurs de celle provenant des ressources naturelles de l'étang, ainsi que les modalités de structuration des réseaux trophiques au sein de ces écosystèmes. Une meilleure compréhension de ces interactions biologiques permettrait d'évaluer plus finement les liens entre pratiques de gestion, fonctionnement écologique des étangs et dynamiques d'émission de GES.

Bibliographie

Bastviken, D., Tranvik, L. J., Downing, J. A., Crill, P. M., & Enrich-Prast, A. 2011. Freshwater Methane Emissions Offset the Continental Carbon Sink. *Science, 331*(6013), 50-50. https://doi.org/10.1126/science.1196808

Boyd, C. E., & Tucker, C. S. 1998. *Pond aquaculture water quality management*. (Kluwer Academic Publishers).

Boyd, C. E., Wood, C. W., Chaney, P. L., & Queiroz, J. F. 2010. Role of aquaculture pond sediments in sequestration of annual global carbon emissions. *Environmental Pollution*, 158(8), 2537-2540. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.04.025

Catalán, N., Von Schiller, D., Marcé, R., Koschorreck, M., Gomez-Gener, L., & Obrador, B. 2014. Carbon dioxide efflux during the flooding phase of temporary ponds. *Limnetica*, 33, 349-360. https://doi.org/10.23818/limn.33.27

Conrad, R. 2009. The global methane cycle : Recent advances in understanding the microbial processes involved. *Environmental Microbiology Reports*, 1(5), 285-292. https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2009.00038.x

DelSontro, T., Beaulieu, J. J., & Downing, J. A. 2018. Greenhouse gas emissions from lakes and impoundments : Upscaling in the face of global change. *Limnology and Oceanography Letters*, 3(3), 64-75. https://doi.org/10.1002/lol2.10073

DelSontro, T., Boutet, L., St-Pierre, A., del Giorgio, P. A., & Prairie, Y. T. 2016. Methane ebullition and diffusion from northern ponds and lakes regulated by the interaction between temperature and system productivity : Productivity regulates methane lake flux. *Limnology and Oceanography*, 61(S1), S62-S77. https://doi.org/10.1002/lno.10335

Deemer, B. R., Harrison, J. A., Li, S., Beaulieu, J. J., DelSontro, T., Barros, N., Bezerra-Neto, J. F., Powers, S. M., dos Santos, M. A., & Vonk, J. A. 2016. Greenhouse Gas Emissions from Reservoir Water Surfaces : A New Global Synthesis. *BioScience, 66*(11), 949-964. https://doi.org/10.1093/biosci/biw117

IPCC. 2023. *Synthesis report of the IPCC sixth assessment report*.

Keller, P. S., Catalán, N., Von Schiller, D., Grossart, H.-P., Koschorreck, M., Obrador, B., Frassl, M. A., Karakaya, N., Barros, N., Howitt, J. A., Mendoza-Lera, C., Pastor, A., Flaim, G., Aben, R., Riis, T., Arce, M. I., Onandia, G., Paranaíba, J. R., Linkhorst, A., … Marcé, R. 2020. Global CO_2 emissions from dry inland waters share common drivers across ecosystems. *Nature Communications, 11*(1), 2126. https://doi.org/10.1038/s41467-020-15929-y

Lai, R., Arca, P., Lagomarsino, A., Cappai, C., Seddaiu, G., Demurtas, C. E., & Roggero, P. P. 2017. Manure fertilization increases soil respiration and creates a negative carbon budget in a Mediterranean maize (Zea mays L.)-based cropping system. *CATENA, 151,* 202-212.

Lynch, A. J., Cooke, S. J., Deines, A. M., Bower, S. D., Bunnell, D. B., Cowx, I. G., Nguyen, V. M., Nohner, J., Phouthavong, K., Riley, B., Rogers, M. W., Taylor, W. W., Woelmer, W., Youn, S.-J., & Beard, T. D. 2016. The social, economic, and environmental importance of inland fish and fisheries. *Environmental Reviews, 24*(2), 115-121. https://doi.org/10.1139/er-2015-0064

Marcé, R., Obrador, B., Gómez-Gener, L., Catalán, N., Koschorreck, M., Arce, M. I., Singer, G., & Von Schiller, D. 2019. Emissions from dry inland waters are a blind spot in the global carbon cycle. *Earth-Science Reviews, 188*, 240-248. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.11.012

Peacock, M., Audet, J., Bastviken, D., Futter, M. N., Gauci, V., Grinham, A., Harrison, J. A., Kent, M. S., Kosten, S., Lovelock, C. E., Veraart, A. J., & Evans, C. D. 2021. Global importance of methane emissions from drainage ditches and canals. *Environmental Research Letters, 16*(4), 044010. https://doi.org/10.1088/1748-9326/abeb36

Regnier, P., Friedlingstein, P., Ciais, P., Mackenzie, F. T., Gruber, N., Janssens, I. A., Laruelle, G. G., Lauerwald, R., Luyssaert, S., Andersson, A. J., Arndt, S., Arnosti, C., Borges, A. V., Dale, A. W., Gallego-Sala, A., Goddéris, Y., Goossens, N., Hartmann, J., Heinze, C., … Thullner, M. 2013. Anthropogenic perturbation of the carbon fluxes from land to ocean. *Nature Geoscience, 6*(8), 597-607. https://doi.org/10.1038/ngeo1830

Rahman, M. M. 2006. *Food Web Interactions and Nutrients Dynamics in Polyculture Ponds*.

Regnier, P., Resplandy, L., Najjar, R. G., & Ciais, P. 2022. The land-to-ocean loops of the global carbon cycle. *Nature, 603*(7901), 401-410. https://doi.org/10.1038/s41586-021-04339-9

Ribaudo, C., Benelli, S., Bolpagni, R., Darul, R., & Bartoli, M. 2023. Macrophyte growth forms and hydrological connectivity affect greenhouse gas concentration in small eutrophic wetlands. *Aquatic Botany, 188*, 103660. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2023.103660

Ribaudo, C., Bertrin, V., Jan, G., Anschutz, P., & Abril, G. 2017. Benthic production, respiration and methane oxidation in Lobelia dortmanna lawns. *Hydrobiologia, 784*(1), 21-34. https://doi.org/10.1007/s10750-016-2848-x

Rosentreter, J. A., Borges, A. V., Deemer, B. R., Holgerson, M. A., Liu, S., Song, C., Melack, J., Raymond, P. A., Duarte, C. M., Allen, G. H., Olefeldt, D., Poulter, B., Battin, T. I., & Eyre, B. D. 2021. Half of global methane emissions come from highly variable aquatic ecosystem sources. *Nature Geoscience, 14*(4), 225-230. https://doi.org/10.1038/s41561-021-00715-2

Taylor, S., Gilbert, P. J., Cooke, D. A., Deary, M. E., & Jeffries, M. J. 2019. High carbon burial rates by small ponds in the landscape. *Frontiers in Ecology and the Environment, 17*(1), 25-31. https://doi.org/10.1002/fee.1988

Tranvik, L. J., Downing, J. A., Cotner, J. B., Loiselle, S. A., Striegl, R. G., Ballatore, T. J., Dillon, P., Finlay, K., Fortino, K., Knoll, L. B., Kortelainen, P. L., Kutser, T., Larsen, Soren., Laurion, I., Leech, D. M., McCallister, S. L., McKnight, D. M., Melack, J. M., Overholt, E., … Weyhenmeyer, G. A. 2009. Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnology and Oceanography, 54*(6part2), 2298-2314. https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2298

Wezel, A., Robin, J., Guerin, M., Arthaud, F., & Vallod, D. 2013. Management effects on water quality, sediments and fish production in extensive fish ponds in the Dombes region, France. *Limnologica, 43*(3), 210-218. https://doi.org/10.1016/j.limno.2012.11.003

FONDATION PIERRE VÉROTS

Pour l'étude et la préservation de la faune et de la flore de la Dombes

LES PUBLICATIONS de la Fondation Pierre Vérots

Les Cahiers Scientifiques :



En publiant des articles de fond, les Cahiers Scientifiques visent à restituer les connaissances scientifiques acquises au sein de son domaine ou avec son soutien, à un public le plus large possible en s'appuyant sur un comité de lecture qui aura pour but de s'assurer de la qualité et de l'exactitude des faits rapportés. Ils permettent également de faire le point sur les questions d'ordre général et les défis qui concernent la Dombes, son patrimoine, son environnement biologique, environnemental et sociétal ainsi que les zones humides de manière générale.

Les Cahiers Scientifiques se veulent ainsi un organe de diffusion des connaissances, d'information et de sensibilisation auprès d'un lectorat Dombiste très large.

La Lettre :

Par de brèves nouvelles, la Lettre cherche à faire connaître la vie et les activités de la Fondation : actualités et projets scientifiques, vie et gestion du domaine, observations climatiques, ornithologiques, piscicoles, forestières, etc.



Les colloques de la Fondation :

Tous les 4 ou 5 ans la Fondation organise un congrès sur un sujet d'intérêt dombiste. Des personnalités sont invitées à donner des conférences spécialisées devant un large public, suivies de discussions et débats. A l'issue du congrès la Fondation publie et diffuse les Actes du Congrès qui rassemblent l'intégralité des interventions des conférenciers et des débats qui ont suivi.



Toutes ces publications sont consultables sur notre site Internet :
www.fondation-pierre-verots.fr

ou sur simple demande à contact@fondation-pierre-verots.fr

Retrouvez-nous également sur notre page Facebook



LES CAHIERS SCIENTIFIQUES de la Fondation Pierre Vérots

Octobre 2026
Numéro 11

FondationPierreVérots
261, chemindePraillebard
01390 SaintJeandeThurigneux
Tél. : 04 74 00 89 33
Mail: contact@fondation-pierre-verots.fr
www.fondation-pierre-verots.fr

ABSTRACT

Plant strategies to control soil microorganisms involved in the nitrogen cycle in the invading plant Japanese knotweed : the case of biological inhibition of denitrification (BDI)

Cédric Béraud, Amélie Cantarel et Florence Piola

Plants interact closely with soil microorganisms, notably those involved in the nitrogen cycle, a resource essential for their growth. Among the strategies developed to improve the acquisition of this element, some species are capable of directly inhibiting microbial processes responsible for nitrogen losses from the soil. This is the case with biological denitrification inhibition (BDI), a mechanism based on the production of procyanidins capable of reducing the activity of denitrifying microorganisms. This strategy was initially described in the Japanese knotweed species complex (*Fallopia* spp.), but the factors controlling its implementation remain poorly understood.

The present study aimed to investigate the expression of BDI in *Fallopia* spp. using two complementary approaches: a mesocosm experiment conducted on nine contrasting soils from the Auvergne–Rhône-Alpes region and an *in situ* study of six natural knotweed populations. The results showed that BDI is not a universal phenomenon. Its occurrence and intensity depend heavily on soil characteristics, particularly the nitrogen cycle's functional status and the activity of the denitrifying community. Soils exhibiting the highest denitrification activity prior to colonization were those where the reduction in denitrification caused by the knotweed was most pronounced. Procyanidin concentrations in the knotweed's underground organs were also positively associated with this intensity.

The *in situ* study highlighted the strong spatial and temporal dimensions of this strategy. BDI is primarily observed at the center of clonal patches and during the plant's active growth phases, suggesting that this mechanism is integrated into the knotweeds' overall nitrogen acquisition strategy. The results also showed that BDI occurs preferentially in soils characterized by intense biogeochemical activity, where competition for mineral nitrogen is potentially high. By promoting nitrogen retention in the soil and its uptake by the knotweed plants, this strategy could contribute to their performance and, consequently, their invasive success. These observations offer new avenues for assessing the invasion risk and developing prevention and management strategies tailored to ecologically sensitive areas. In regions such as La Dombes—renowned for their rich wetlands and biodiversity—characterizing soil functioning could thus help identify sites most vulnerable to colonization by knotweeds.

Why do artificial ponds matter more than generally thought in the dynamics of greenhouse gases?

Emma Mari, Fanny Colas, Sylvain Dolédec, Björn Wissel

Aquaculture, practiced notably in the fishponds of the Dombes region, is playing a major role in global food security (Lynch et *al.*, 2016), but also contributes to greenhouse gas (GHG) emissions, mainly carbon dioxide (CO_2) and methane (CH_4), the magnitude of which remains poorly understood in the literature today. Compared to other artificial ponds, the Dombes ponds stand out due to their high density and long management history (dating back to the Middle Ages), characterized by a dry period (assec) every 4 to 5 years and synchronized inputs of fish feeds, fertilizers, and lime, leading to potentially significant GHG fluxes depending on sediment history.

By combining field measurements, isotopic analyses (noted $\delta^{13}C$) and seasonal monitoring, this thesis provides new insights to a better understanding of the influence of management practices on GHG dynamics and the biogeochemical functioning of the Dombes fishponds. It thus contributes to a better integration of these systems into regional and global carbon budgets, in line with recent recommendations aimed at improving the inclusion of inland waters in international climate inventories.

The Dombes fishponds are hotspots for CO_2 and CH_4 emissions, often exceeding those of natural lakes of similar size due to their shallow depth and fish farming management practices that modify sediments, organic matter (OM), and microbial activity. The flooded phase (*évolage*), dry phase (*assec*), and reflooding phase form an interconnected annual cycle. On an annual scale, CO_2 dominates GHG emissions in the Dombes ponds, but CH_4, although more variable, contributes strongly to climate forcing, especially during reflooding and the flooded phase. During the dry phase, the exposure of sediments to oxygen accelerates the decomposition of OM, promoting the release of a significant amount of CO_2. Management practices during the dry phase and vegetation recolonization likely explain the high GHG emissions, notably CH_4 observed during reflooding. GHG emissions measured during the flooded phase therefore depend on the history of the dry phase, and reflooding often causes carbon flux peaks linked to microbial reactivation. The distribution of this CH_4 is highly heterogeneous within ponds: oxygenated micro-habitats, such as biofilms associated with aquatic plants (macrophytes), oxidize a portion of this CH_4 and allow its integration into food webs, primarily via gastropods (*Physa*), whereas zooplankton and chironomid larvae (Diptera) incorporate very little of it.

Overall, the results of this study show that GHG emissions in the Dombes ponds are the product of a complex interaction between management practices, hydrology, micro-habitat oxygenation, and climate. Integrating these processes into management strategies could help reduce emissions by adjusting feeds and fertilizer inputs to limit CO_2, promoting aerobic conditions and the presence of macrophytes for CH_4 oxidation, and calibrating the frequency and timing of the dry phase to balance carbon storage and fish production, as shown by Marcé et *al.* (2019). At a regional scale, their density helps regulate carbon fluxes and GHG emissions, highlighting the importance of considering these systems in regional carbon budgets as defined by Taylor et *al.* (2019).

In summary, the Dombes ponds illustrate the case of water bodies with an annual carbon cycle heavily influenced by human practices, where the dry, flooded, and reflooding phases are tightly coupled. Understanding and managing these systems requires an integrated vision across the entire annual cycle, combining hydrology, biogeochemistry, and ecology to reconcile fish production, carbon storage, and the reduction of GHG emissions.