

POLYMORPHISME GÉNÉTIQUE ET PLASTICITÉ PHÉNOTYPIQUE : DEUX ATOUTS POUR LA DISPERSION DES RENOUÉES ASIATIQUES ?

Annik SCHNITZLER¹ & John BAILEY²

SUMMARY. – *Genetic polymorphism and phenotypic plasticity: two advantages for the dispersal of Japanese knotweeds.* – The Japanese Knotweed *s.l.* population of a riverine region of north-eastern France was examined for a variety of ecological and genetic parameters. The population was dominated by the hybrid *Fallopia x bohemica*, but the population was morphologically variable and unusual in its being comprised entirely of hermaphrodite 6x and 8x *F. x bohemica* plants, plus a single aneuploid adult. Chromosome counts are given, and these indicate that both aneuploid and euploid individuals are being produced and becoming established in the study area. It was also found that all plants examined had the *F. japonica* var *japonica* chloroplast haplotype. Based on differences in morphology and phenology, the clones were divided into four main categories (1 to 4). Category 1 was widely distributed (nearly 80 % of the area) with the other three having a much more restricted occurrence. Category 1 produced little seed and was not the tallest plant or the clone with the fastest growth. The other categories all produced seed and grew faster. From these results, we can conclude that from an ecological point of view, some clones are more aggressive than others with a similar chromosome composition. Aggressiveness can be linked to the absence of seed production and possession of large leaves, which might allow higher storage of nutrients and better volume of rhizome in the soil.

RÉSUMÉ. – Plusieurs populations de renouées en Alsace ont été analysées du point de vue génétique et écologique. Elles sont dominées par l'hybride *Fallopia x bohemica*, mais celui-ci présente une grande variabilité génétique, et différents types de ploïdie : hexaploïde, octoploïde et aneuploïde. Toutes les plantes ont pour mère *Fallopia japonica*. Sur la base des différences morphologiques et phénologiques, les clones ont été divisés en 4 catégories. La catégorie 1 est largement distribuée (près de 80 % de l'aire d'étude). Elle produit peu de graines, mais c'est le clone le plus envahissant. D'un point de vue écologique, certains clones sont plus « agressifs » que d'autres de même composition chromosomique. L'agressivité serait liée à l'absence de production de graines et à la présence de grandes feuilles, ce qui permettrait un plus grand stockage des nutriments et un meilleur volume du rhizome dans le sol.

Plusieurs espèces du genre *Fallopia* (Polygonacées), herbacées rhizomateuses géantes d'origine asiatique (Chine, Japon, Corée), sont actuellement en pleine expansion en Europe, colonisant terrains vagues, bords de rivière, voies de communication, prairies ou forêts (Godefroid, 1996 ; Forman & Kelleli, 2003). À l'origine de cette invasion, une introduction délibérée au cours du 19^e siècle par des horticulteurs, dont le plus connu est le néerlandais Philippe von Siebold (Bailey, 2005).

¹ Laboratoire LIEBE (Interactions Ecotoxicologie, Biodiversité, Ecosystèmes) CNRS UMR 7146, Université Paul Verlaine, UFR Sci FA – Campus Bridoux. Rue du Général Delestraint. F-57070 Metz. E-mail : schnitz@univ-metz.fr

² University of Leicester, Biology Department. Lei 7RH, UK. E-mail : jpb@leicester.ac.uk

La Renouée du Japon *s.l.* (*Fallopia japonica* (Houtt, Ronse Decraene), écotype *japonica* octoploïde ($2n = 88$) des plaines et collines, a été vendue à grande échelle par des jardins horticoles de Leiden, à partir d'un seul site. Les pieds provenaient uniquement de l'île de Honshu, au Japon (Hollingsworth & Bailey, 2000). Superbe plante ornementale, vigoureuse, mellifère, capable de fixer les terrains mouvants des sols miniers, elle fut même couronnée d'une médaille d'or en 1947 par la Société d'Agriculture et d'Horticulture d'Utrecht (Bailey & Conolly, 2000). À la suite de plantations massives dans toute l'Europe, elle se répandit très vite dans la nature, grâce à une formidable aptitude au clonage (Brock *et al.*, 1999), une absence totale de prédateurs et de pathogènes dans les pays d'introduction, le gigantisme de l'appareil végétatif, plus grand qu'en Asie, des rhizomes aux feuilles (Horn & Prach, 1995), la production de dérivés phénoliques nécosants pour les concurrents végétaux, la présence d'ectomycorhizes. L'homme l'a aussi favorisée indirectement, en multipliant les habitats susceptibles de l'accueillir (milieux rudéralisés, zones alluviales déforestées, surcreusées et enrochées) et en propageant des fragments de rhizomes lors de travaux routiers (Schnitzler & Muller, 1995). La Renouée du Japon constitue actuellement le clone le plus largement répandu en Europe (Hollingsworth & Bailey, 2000).

La voie végétative a été la seule forme d'expansion de la Renouée du Japon, car seuls des individus fonctionnellement femelles ont été rapportés en Europe. Le genre *Fallopia* est en effet gynodioïque : certaines populations sont hermaphrodites (étamines et pistil fonctionnels), d'autres ne développent que leurs pistils. Mais d'autres espèces du genre *Fallopia* ont été introduites à l'état de graines, dans les années 1848-1858, et peuvent actuellement se reproduire par voie sexuée. Il s'agit de la Renouée de Sakhaline (*Fallopia sachalinensis* F. Schmidt, Petrop. $2n = 44$), et l'écotype montagnard de *Fallopia japonica* (écotype *compacta*, Hook décrit par Marilko *et al.*, 1993) ($2n = 44$), ainsi qu'une liane (*F. baldschuanica* Regel, $2n = 22$). Ces espèces se sont elles aussi naturalisées dans les habitats rudéraux ou alluviaux, sans toutefois montrer le caractère invasif de *Fallopia japonica* var *japonica*.

Malgré le caractère modéré de leur expansion, elles ont joué un rôle dans l'expansion actuelle du complexe *Fallopia*. En effet, mises en sympatrie par les plantations ou les rencontres fortuites dans la nature, les différentes espèces du genre *Fallopia* se sont rapidement hybridées, donnant naissance à divers génotypes réunis sous le nom collectif de *Fallopia* x *bohemica* (Chrtěk & Chrtěková ; J.P. Bailey). Ces hybridations ont parfois été suivies de polyploïdie. Les travaux effectués en Angleterre, basés sur des approches par marqueurs moléculaires et comptages de chromosomes (Bailey & Stace, 1992 ; Hollingsworth *et al.*, 1998, 1999 ; Bailey, 2000) indiquent les compositions chromosomiques suivantes : $2n = 44$ (*F.* var *compacta* x *F. sachalinensis*) ; $2n = 66$ (*F. japonica* var *japonica* x *F. sachalinensis*) ; $2n = 88$ en cas de doublement du génome à partir de taxa à $2n = 44$). Les plus fréquents des hybrides rencontrés dans la nature sont les hexaploïdes (Bailey *et al.*, 1995), mais bien d'autres combinaisons génétiques sont encore possibles, entre hybrides de différentes origines ou par introgression avec les parents. Ces hybrides sont soit hermaphrodites soit fonctionnellement femelles, et diversement fertiles. Ils progressent partout en Europe et en Amérique du Nord. On les retrouve entre les latitudes 67° et 83° Nord.

Si l'expansion des hybrides se fait essentiellement par voie clonale, de nombreux cas d'hybrides fertiles, capables de former des graines viables, voire des individus adultes, ont été répertoriés (Tiebre *et al.*, 2007). Par le jeu des échanges génétiques, certains génotypes octoploïdes pourraient être capables de donner du pollen et donc de féconder les clones femelles de Renouées du Japon ($2n = 88$). Dans ce cas, il est très possible que le potentiel invasif du complexe *Fallopia* en soit encore renforcé, autorisant l'émergence de taxons nouveaux, bien adaptés au climat de l'Europe (Bailey, 1999). Les hybridations favorisent aussi une certaine plasticité morphologique ou physiologique parmi les différentes populations hybrides, pouvant aboutir à de meilleures performances face aux changements climatiques, à la compétition, ou à la colonisation de nouveaux écosystèmes (Bimova, 2004 ; Bailey & Wisskirchen, 2006).

C'est dans les sites les plus riches en génotypes et phénotypes d'hybrides que la palette de clones est la plus grande, et donc que les risques de voir émerger des taxons plus résistants et plus envahissants sont les plus probables. Ces sites, dénommés "hotspots d'hybridation", sont nombreux à l'Est de l'Europe, en Belgique et à l'Est de la France. L'Alsace et la Lorraine sont

des régions particulièrement touchées en piémont des Vosges, le long des cours d'eau de la Moselle, Fecht, Giessen, Doller, Bruche (Hoff, 1974 ; Schnitzler & Muller, 1998).

Cet article se propose de décrire le comportement écologique d'un certain nombre d'hybrides dans la plaine du Rhin, en Alsace. L'objectif est de rechercher, via l'observation écologique, la description morphologique, cytologique et quelques approches moléculaires sur les clones en présence, quels génotypes seraient éventuellement susceptibles d'envahir massivement la plaine du Rhin.

Ces travaux sont issus d'une recherche entreprise en collaboration entre l'Université de Metz et l'Université de Leicester (UK) (Bailey & Schnitzler, 2003 ; Schnitzler *et al.*, sous presse).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

SITE D'ÉTUDE

L'aire d'étude inclut des portions de quatre cours d'eau : le Rhin, l'Ill, la Fecht et le Giessen (48°05'-48°35'N ; 7°30'-7°46'E) (Fig. 1). Si le Rhin est canalisé depuis environ 40 ans et ses forêts riveraines soustraites aux inondations, ses affluents inondent encore une partie de leur lit majeur, quoique largement rétréci par les digues, les surcreusements et les enrochements. Tout comme le Rhin, les affluents ont conservé encore quelques massifs forestiers importants, notamment l'Ill.

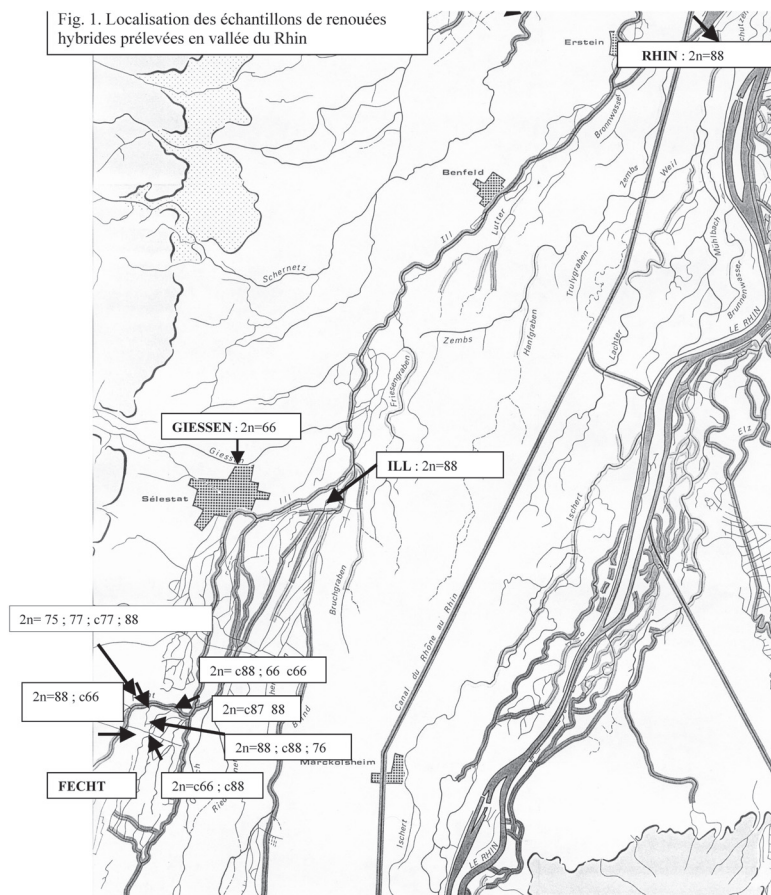


Figure 1. — Localisation des échantillons de renouées hybrides prélevées en vallée du Rhin.

MÉTHODES

Cytologie

Vingt-sept plantes adultes ont été analysées du point de vue cytologique entre 2002 et 2004, dont 20 le long de la Fecht, entre Ostheim et Guémar. Les échantillons prélevés (apex de racines) ont été de trois le long du Giessen en amont de Sélestat, de deux pour l'III à hauteur de Sélestat et pour le Rhin dans la forêt d'Erstein.

Une recherche active de plantules a été effectuée *in situ* le long de la rivière Fecht. Quatre plantules âgées de 2-3 ans ont été découvertes le long d'un pont, à proximité d'un fourré de renouées. En 2005, un tapis dense de plantules récemment germées a été découvert devant le clone P 1355, sur sol nu accidentellement dégagé par un véhicule à moteur. Les quatre plantules trouvées sur le pont, et trois des plantules de l'année ont été analysées du point de vue cytologique.

Les haplotypes chloroplastiques de 28 des 34 plantes analysées (adultes et semis, marqués d'un astérisque sur le tableau I) ont été examinés selon un procédé décrit dans Hollingsworth *et al.* (1999).

Morphologie

La collecte des données morphologiques s'est effectuée en 2004-2005. La recherche de génotypes s'est faite durant la période de floraison, entre la fin août et la mi-septembre, car le plus souvent leurs inflorescences présentent de grandes différences morphologiques. Des différences apparaissent également dans la production de graines (s'il y en a), ainsi que dans la phénologie de la floraison et de la dispersion (différences notées durant l'été 2003). Quatre grands types de clones ont été ainsi définis, sur lesquels les variations phénotypiques suivantes ont été quantifiées : caractéristiques sexuelles (longueur de l'inflorescence, présence ou non d'étamines fertiles, périodes de la floraison ; production de graines). Les graines des clones ont été collectées à la fin de l'hiver, plantées dans des pots contenant du sable stérile, laissés dehors durant l'hiver et le printemps, et humidifiés jusqu'à germination. Par ailleurs une recherche active de graines au sol a été faite.

Des caractères morphologiques de l'appareil végétatif ont été ajoutés : hauteur totale, dimensions des feuilles. Ils ont été mesurés durant la même période de fin d'été. La collecte des données a été faite sur 50 tiges par catégorie. Pour les longueurs des feuilles et des inflorescences, 10 mesures ont été effectuées par tige.

L'évaluation de la vitesse de croissance des tiges s'est faite sur 50 tiges par catégorie, qui ont été marquées et mesurées chaque semaine entre le début de la croissance et la pleine croissance, entre la fin février et mai de l'année 2005.

Tous les résultats ont été testés par le test statistique de Mann-Whitney, afin de détecter des différences significatives dans les valeurs trouvées.

L'aire couverte par chaque catégorie de clones a été estimée en mesurant leurs surfaces respectives sur une longueur de 200 m x 5 m sur une part de la rivière où toutes les catégories avaient été recensées.

RÉSULTATS

Toutes les renouées étudiées sont des hybrides (*F. x bohemica*), et présentent des feuilles ovales, acuminées et légèrement cordées à la base. Des plantules ont été trouvées à plusieurs endroits du site de la Fecht.

TRAITS DE LA VIE SEXUÉE

Tous les hybrides ont des étamines fertiles. Les exemplaires adultes du Giessen et du Rhin sont hexaploïdes ($2n = 66$), ceux le long de l'III sont octoploïdes ($2n = 88$). Le long de la Fecht, la population adulte est un mélange d'hexaploïdes, d'octoploïdes, de taxons proches de l'octoploïde (c88) en proportions presque égales. L'un des pieds est aneuploïde (un adulte $2n = 76$), ce qui a été jusqu'à présent très rarement trouvé en Europe.

Les semis trouvés sur le pont ont tous des compositions chromosomiques différentes (Tab. I). Trois sont aneuploïdes ($2n = 75$; 77 ; $c77$) et l'un octoploïde. Les semis trouvés devant le clone P1355 ($2n = c88$) sont octoploïdes. Ces semis sont une preuve de la fertilité de certains hybrides le long de la Fecht.

Les haplotypes des échantillons examinés indiquent tous la même origine maternelle, qui est celle de l'espèce *Fallopia japonica*.

VARIATION PHÉNOTYPIQUE DANS LES 4 CATÉGORIES DE LA BASSE VALLÉE DE LA FECHT

Les traits des différentes catégories sont présentés dans les tableaux II et III. La catégorie 1 couvre la plus large surface (80 %) de la rivière Fecht et occupe également les trouées forestières et les chemins. Les trois autres catégories présentent des recouvrements moindres (5-10 %) et sont plus rares en dehors des bords de rive. Les catégories 1, 2 et 4 sont proches de l'octoploïdie tandis que la catégorie 3 l'est de l'hexaploïdie.

TABLEAU I

Echantillons collectés dans la vallée du Rhin

Rivière	Référence	Stade de développement	Nombre de chromosomes	Situation
Fecht	P 1214	adulte	88	chemin
	P 1215*	adulte	c 66	chemin
	P 1216*	adulte	c 66	chemin
	P 1217*	adulte	c 66	chemin
	P 1353*	adulte	c 88	rive
	P 1354*	adulte	88	chemin
	P 1355*	adulte	c 88	rive
	P 1356*	adulte	c 66	prairie
	P 1357*	adulte	c 88	prairie
	P 1408	adulte	88	rive
	P 1325*	adulte	88	rive
	P 1313*	adulte	c 66	chemin
	P 1314*	adulte	c 66	rive
	P 1316*	adulte	c 66	rive
	P 1318*	adulte	c 88	prairie
	P 1319*	adulte	c 88	rive
	P 1321*	adulte	c 88	rive
	P 1322*	adulte	66	rive
	P 1323*	adulte	76	rive
	P 1324*	adulte	88	rive
	P 1218a	Plantule (2-3 ans)	88	pont
	P 1218b*	Plantule (2-3 ans)	77	pont
	P 1219*	Plantule (2-3 ans)	75	pont
	P 1220*	Plantule (2-3 ans)	c 77	pont
	P 1415	Plantule de l'année	c 87	rive
	P 1416	Plantule de l'année	88	rive
	P 1417	Plantule de l'année	88	rive
Giessen	P 1221*	adulte	66	gravière
	P 1222*	adulte	66	gravière
	P 1223*	adulte	66	gravière
Ill	P 1212*	adulte	88	pont
	P 1213*	adulte	88	chemin
Rhin	P 1211*	adulte	66	chemin
	P 1312*	adulte	66	chemin

c = *circa* : nombre approximatif de chromosomes comptés. Les échantillons avec astérisque ont été analysés au niveau de leur ADN chloroplastique.

TABLEAU II

Traits sexués des quatre catégories de Renouées asiatiques

Catégorie	Nombre de chromosomes	Inflorescence		Semis	Germination	Période de floraison(a)
		Morphologie	couleur			
1	2n = c88	Érigée	blanche	très rare	inconnue	1-15 septembre
2	2n = c88	Pendante lâche	jaune	abondant	oui	1-8 août
3	2n = c66	Pendante compacte	blanche	relativement rare	oui	25 août-4 septembre
4	2n = c88	Érigée	blanche	très abondant	oui	26 août-4 septembre

TABLEAU III

Traits morphologiques des quatre catégories de renouées asiatiques

Catégorie	1	2	3	4
Surface en %	80	10	5	5
Hauteur de la plante (cm) (1)	248a	222ab	278abc	239c
Longueur de la feuille (cm) (1)	18a	13,1a	16,6a	15,2a
Longueur de l'inflorescence (cm) (1)	8,8ab	6,3a	7,5ac	6,1bc
Croissance moyenne par an (cm) (2)	5,1a	4,6b	9,2abc	4,9c

Pour les comparaisons par le test de Mann-Whitney : (1) : n = 50 ; (2) : n = 20 ; les nombres avec les mêmes lettres dans la même ligne sont significativement différents à p < 0,01.

Les différences morphologiques sont très visibles, que ce soit sur les inflorescences ou l'appareil végétatif. Concernant les inflorescences, la catégorie 1 est caractérisée par de grandes inflorescences dressées et des fleurs à étamines très visibles. La production de graines est très rare. Les quatre autres catégories montrent aussi des différences dans la morphologie des inflorescences, concernant les dimensions, la couleur (trois sont blanches contre une jaune) et l'architecture (deux sont dressées et deux sont pendantes). Toutes produisent de nombreuses graines, particulièrement la catégorie 4 où les graines restent en outre accrochées durant tout l'hiver.

Il y a également des différences significatives dans les dates de début de floraison. Les catégories 1 et 2 fleurissent tout début septembre, plus tard que les catégories 3 et 4, qui démarrent leur floraison autour du 25 août. La catégorie 4 disperse ses graines très tôt en automne, dès que les fruits sont mûrs (quoique quelques graines restent accrochées durant l'hiver). Pour les autres catégories la période de dispersion est plus longue et dure en fait tout l'hiver. La germination en laboratoire a été couronnée de succès pour les catégories qui fructifient bien (2 ; 3 ; 4).

Les différences du point de vue végétatif sont aussi très marquées. De manière assez surprenante la catégorie 1, la plus agressive du point de vue écologique, n'est ni la plante la plus haute ni le clone qui pousse le plus rapidement. C'est cependant celui qui a les feuilles les plus larges. Les inflorescences sont aussi les plus grandes mais les graines sont très rares. La catégorie 3 est la plus grande en taille et celle qui pousse le plus vite au printemps (9,2 cm par jour contre 4,0 to 5,1 cm par jour pour les autres).

DISCUSSION

PROPAGATION VÉGÉTATIVE, HYBRIDATION ET RECRUTEMENT DES PLANTULES

Il n'est guère étonnant que tous les clones aient la même origine maternelle, puisqu'ils sont tous issus du même clone de Renouées du Japon femelles introduit en Europe il y a 180 ans. Ce résultat ne concerne toutefois que les hexaploïdes. L'origine des octoploïdes est plus complexe. Ce pourrait être la fécondation d'un gamète non réduit de *F. sachalinensis* et d'un gamète réduit d'une *Fallopia japonica*. *Fallopia sachalinensis* n'a pas encore été trouvée sur le site et doit être recherchée pour valider cette hypothèse.

Les plantules hybrides *F. x bohémica* trouvées sur le site de la Fecht sont issues d'une germination spontanée de deuxième génération, impliquant probablement un gamète mâle provenant d'un hybride $2n = 88$ ayant pollinisé un autre hybride $2n = 66$, ce qui a donné les heptaploïdes ($2n = 75 ; 76 ; 77$). La présence d'un adulte isolé aneuploïde prouve que de telles plantes sont parfois viables. Quant aux plantules octoploïdes, elles sont issues soit d'une autofécondation d'un hybride octoploïde soit d'un croisement avec d'autres octoploïdes. Notons que toutes les étapes de l'établissement de nouvelles plantes ont été trouvées dans l'aire d'étude : l'étape première démarre avec les plantules de l'année (P1415 à 7, cf. Tab. I), les plantules plus âgées (P1218a & b, P1219, P1220, cf. Tab. I) et enfin un adulte établi P1323 (cf. Tab. I). Le site de la Fecht est donc de grande valeur pour suivre l'évolution du complexe *Fallopia* dans la région.

ÉCOLOGIE DES RENOUÉES EN VALLÉE DU RHIN

Quoique nos résultats prouvent l'implication de la reproduction sexuée dans la colonisation des rivières, le processus doit être encore très limité. Les conditions pour une implantation réussie sont en effet difficiles dans la nature pour ces plantes très héliophiles. Les graines ne peuvent germer ni sous les renouées adultes en raison de l'épaisseur de la litière et de l'ombrage, ni au sein de graminées à forte capacité d'enracinement. En fait les opportunités du recrutement sexué se limitent aux bords de rives dynamiques et aux sites piétinés.

L'expansion massive de la catégorie 1 le long de la rivière Fecht est plutôt surprenante au regard des caractéristiques morphologiques du clone. Elle pourrait s'expliquer par une relative stérilité, qui représente une économie d'énergie par l'absence de graines, et par le fait que les

feuilles sont particulièrement grandes, ce qui favorise la production photosynthétique et donc le stockage des sucres dans les rhizomes.

Une deuxième interprétation pourrait être une installation plus précoce dans le milieu, due au hasard de la dispersion. En étant les premiers sur place les rhizomes de cette catégorie, déplacés de zones amont, ont pu occuper toute la place nécessaire, bloquant l'expansion des autres clones.

Une troisième interprétation rejoint la théorie de Davis *et al.* (2000) : le clone aurait profité d'une fluctuation temporaire des ressources du milieu, qui lui aurait été plus favorable qu'aux autres clones. Ce pourrait être des variations dans les niveaux d'eau à la suite de la construction de la digue. En effet les rhizomes de cette catégorie semblent capables d'une exploration plus profonde du milieu, ce qui expliquerait qu'ils aient par ailleurs bien mieux résisté que les autres à la longue période de sécheresse de 2003.

Il semblerait en tout cas que cette catégorie soit actuellement la plus apte à coloniser la plaine du Rhin.

CONCLUSION

Deux facteurs synergiques majeurs : les traits propres à la plante favorisant l'invasion (*invasiveness*) et un nombre suffisant d'habitats propres à l'accueillir (*invasibility*) ont permis une implantation massive de populations de Renouées japonaises interconnectées (Lonsdale, 1999 ; Alpert *et al.*, 2000) dans toute l'Europe et même au-delà. Le potentiel génétique du complexe va ainsi en augmentant, engendrant de plus en plus de variations dans la vigueur des hybrides et leur aptitude à se répandre. Ce sont ces différences qui ont été étudiées dans cette étude. Ces processus d'invasion, propres aux espèces exotiques comme aux autochtones (Huston, 1994 ; Davis *et al.*, 2000) sont très intéressants à étudier pour qui s'intéresse aux phénomènes de colonisation des sites ou de néospéciation (Hurka *et al.*, 2003).

Reste à savoir quelles seront les destinées des descendants hybrides. La question est pleinement ouverte. Il est clair que les habitats capables de les accueillir sont en augmentation constante, en raison de besoins nouveaux (zones rudéralisées, voies de communication, urbanisation, zones alluviales endiguées ou canalisées). De plus en plus présentes, impossibles à éradiquer, les renouées asiatiques causent surtout de nombreux problèmes aux usagers des rivières. Quelques méthodes semblent efficaces (Goetghebeur, 2002), mais restent coûteuses. Elles sont en outre perçues comme des dangers pour la biodiversité rivulaire, car bien peu d'espèces arrivent à cohabiter avec les clones de renouées une fois installés, et très peu de ligneux semblent capables de s'intégrer dans leurs massifs denses.

Concernant la biodiversité, cette vision des choses n'est que partiellement exacte. C'est bien parce que la forêt alluviale, écosystème originel des plaines alluviales, a été éliminée au profit de cultures ou de plantations, et que les rives des rivières ont fait l'objet de travaux lourds d'enrochement et d'endiguement que les renouées ont pu s'installer aussi facilement. De biodiversité native, il n'y avait déjà plus grand-chose avant l'invasion des renouées, sauf quelques opportunistes ! Cette situation est bien illustrée dans le site d'étude. Dans les sites où la ripisylve est maintenue, les renouées ne se développent que sur les bords du lit mineur et le long des sentiers larges et éclairés. Dans les zones plantées de peupliers hybrides et sur les bords de rive sans végétation ligneuse, les bords de rive sont envahis par les clones de manière totalement exclusive. Cette situation est très classiquement décrite dans la littérature : les espèces exotiques s'installent en force dans les niches nouvelles d'où les autochtones ont été extirpées souvent par dégradation de leur habitat, ce qui modifie leur accès aux ressources ou augmente leur sensibilité aux pathogènes (Shea & Chesson, 2002). Didham *et al.* (2005) admettent que les espèces invasives ont un impact significatif sur la biodiversité des habitats, jusqu'à contrecarrer sérieusement la recolonisation des espèces autochtones, tout en précisant qu'elles ne sont pas à l'origine de la destruction des habitats.

Dans le cas précis du site d'étude, le maintien d'une forêt alluviale diversifiée, allié à une renaturation des cours d'eau par suppression des digues pourraient être deux moyens écologi-

quement recevables permettant de limiter l'expansion des clones. Certes, la reprise d'une dynamique naturelle de rivière n'empêchera pas les renouées de s'étendre le long des berges par le jeu des inondations (Pysek & Prach, 1995 ; Schnitzler, 2007), mais elle permettrait, par la renaturation de l'écosystème, de reconquérir une partie de la diversité naturelle, naturellement riche en ressources. On pourrait penser que plus d'espèces natives (dont certaines ont un fort pouvoir clonal) contribuerait à limiter l'expansion des renouées mais en fait rien n'est moins sûr : le long de la vallée de la Moselle dite sauvage, les renouées avancent inéluctablement vers l'aval, malgré le maintien d'une forêt alluviale naturelle. Elles y restent toutefois bien moins développées que dans les zones en déprise agricole (prairies et surtout champs abandonnés et bords de gravières). La naturalisation et la diversification des renouées dans la flore européenne semblent inéluctables.

RÉFÉRENCES

- ALPERT, P., BONE, E. & HOLZAPFEL, C. (2000). – Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3/1 : 52-66
- BAILEY, J.P. (1999). – The Japanese Knotweed invasion of Europe : the potential for further evolution in non native regions. Pp 27-37 in : E. Uaso *et al.* NIAS 3 (eds), *Biological invasions of ecosystems by pests and beneficial organisms*. Tsukuba.
- BAILEY, J.P. (2005). – The history of Japanese Knotweed. *Ecoscience*, 26 : 54-58.
- BAILEY, J.P., CHILD, L.E. & WADE, M. (1995). – Assessment of the genetic variation and spread of British populations of *Fallopia japonica* and its hybrid *Fallopia x bohémica*. Pp 141-150 in P.K. Pysek, K. Prach, M. Rejmanek & M. Wade (eds). *Plant Invasions. General aspects and special problems*. Amsterdam, The Netherlands, Academic Publishing.
- BAILEY, J.P. & CONOLLY, A. 2000. – Prize-winners to pariahs. A history of Japanese Knotweed s.l. (Polygonaceae) in the British Isles. *Watsonia*, 23 : 93-110.
- BAILEY, J.P. & SCHNITZLER, A. (2003). – La Renouée du Japon, une dangereuse conquête de l'Ouest. *La Recherche*, 364 : 50-56.
- BAILEY, J.P. & STACE, C.A. (1992). – Chromosome number, morphology, pairing, and DNA values of species and hybrids in the genus *Fallopia* (Polygonaceae). *Plant Syst. Evol.*, 180 : 29-52.
- BAILEY, J.P. & WISSKIRCHEN, R. (2006). – The distribution and origins of *Fallopia x bohémica* (Polygonaceae) in Europe. *Nord. J. Bot.*, 173-199.
- BIMOVA, K. (2004). – *The ecology of invasive Reynoutria taxa. The role of hybridization during the invasion process*. Thèse, Université d'Agriculture de Prague, Faculté de Foresterie et Environnement.
- BROCK, J.H. & WADE, J.P. (1999). – Regeneration of Japanese Knotweed (*Fallopia japonica*) from rhizomes and stems : observations from greenhouse trials. Pp 85-94 in : *Biology of weeds*. Actes du 9^e Symposium international, Dijon.
- DAVIS, M.A., GRIME, P. & THOMPSON, K. (2000). – Fluctuating resources in plant communities : a general theory of invasibility. *Ecology*, 88 : 528-534.
- DIDHAM, K.R., TYLIANAKIS, J.M., HUTCHISON, M.A., EWERS, R.M. & GEMMELL, N.J. (2005). – Are invasive species the drivers of ecological change ? *TREE*, 20 : 470-474.
- FORMAN, J. & KESSELI, R.V. (2003). – Sexual reproduction in the invasive species *Fallopia japonica* (Polygonaceae). *Am. J. Bot.*, 90 : 586-592.
- GODEFROID, S. (1996). – A propos de l'extension spectaculaire de *Fallopia japonica*, *F. sachalinensis*, *Buddleia davidii* et *Senecio inaequidens* en région bruxelloise. *Dumotiera*, 63 : 9-16.
- GOETGHEBEUR, P. (2002). – Gestion de la Renouée du Japon en bordure des cours d'eau. Politique préconisée sur le bassin Rhin-Meuse. Pp 64-66 in : « Renouées ». Actes des Journées techniques nationales, Besançon.
- HOFF, M. (1974). – *Etude écologique des formations riveraines du cône alluvial de la Fecht*. DEA, Université Louis Pasteur, Strasbourg.
- HOLLINGSWORTH, M.L. & BAILEY, J.P. (2000). – Evidence for massive clonal growth in the invasive weed *Fallopia japonica* (Japanese Knotweed). *Bot. J. Lin. Soc.*, 133 : 463-472.
- HOLLINGSWORTH, M.L., BAILEY, J.P., HOLLINGSWORTH, P.M. & FERRIS, C. (1999). – Chloroplast DNA variation and hybridization between invasive populations of Japanese Knotweed and Giant Knotweed (*Fallopia*, Polygonaceae). *Bot. J. Lin. Soc.*, 129 : 139-154.
- HOLLINGSWORTH, M.L., HOLLINGSWORTH, P.M., JENKINS, G.L., BAILEY, J.P. & FERRIS, C. (1998). – The use of molecular markers in study patterns of genotypic diversity in some invasive alien : *Fallopia* sp. (Polygonaceae). *Mol. Ecol.*, 7 : 1681-1691.
- HORN, P. & PRACH, K. (1995). – Aerial biomass of *Reynoutria japonica* and its comparison with that of native species. *Preslia*, 66 : 345-348.
- HURKA, H., BLEEKER, W. & NEUFFER, B. (2003). – Evolutionary processes associated with biological invasions in the Brassicaceae. *Biol. Invasions*, 5 : 281-292.

- HUSTON, M.A. (1994). – *Biological diversity*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- LONSDALE, W.M. (1999). – Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80 : 1522-1536.
- MARIKO, S., KOIZUMI, H., SUZUKI, J. & FURUKAWA, A. (1993). – Altitudinal variations in germination and growth responses of *Reynoutria japonica* populations on Mt Fuji to a controlled thermal environment. *Ecol. Res.*, 8 : 27-54.
- PYSEK, P. & PRACH, K. (1993). – Plant invasions and the role of riparian habitats : a comparison of four species alien to central Europe. *J. Biogeogr.*, 20 : 415-420.
- SCHNITZLER, A. (2007). – *Les forêts alluviales. Ecologie, biogéographie, valeur intrinsèque*. Editions Tec et Doc Lavoisier, Paris.
- SCHNITZLER, A., BAILEY, J. & HANSEN, C. (sous presse). – Genotypic and phenotypic variation in a *Fallopia x bohemica* population in North-Eastern France. in : *Ecology and Management of Alien Plant Invasions*. Actes du Colloque, 8^e Conférence internationale EMAPI, Katowice, Pologne, 5-12 septembre 2005.
- SCHNITZLER, A. & MULLER, S. (1998). – Ecologie et biogéographie de plantes hautement invasives in Europe : les renouées géantes du Japon (*Fallopia japonica* et *F. sachalinensis*). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 53 : 3-38.
- SHEA, K. & CHESSON, P. (2002). – Community ecology theory as a framework for biological invasions. *TREE*, 17 : 170-175.
- TIEBRE, M.S., VANDERHOEVEN, S., SAAD, L. & MAHY, G. (2007). – Hybridization and sexual reproduction in the invasive alien *Fallopia* (Polygonaceae) complex in Belgium. *Ann. Bot.*, 9 : 193-203.

