



HAL
open science

Écologie et biogéographie de plantes hautement invasives en Europe : Les renouées géantes du Japon (Fallopia japonica et F. sachalinensis)

A. Schnitzler, S. Muller

► **To cite this version:**

A. Schnitzler, S. Muller. Écologie et biogéographie de plantes hautement invasives en Europe : Les renouées géantes du Japon (Fallopia japonica et F. sachalinensis). Revue d'Écologie, 1998, 53 (1), pp.3-38. hal-03529036

HAL Id: hal-03529036

<https://hal.science/hal-03529036v1>

Submitted on 17 Jan 2022

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

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

ÉCOLOGIE ET BIOGÉOGRAPHIE DE PLANTES HAUTEMENT INVASIVES EN EUROPE : LES RENOUÉES GÉANTES DU JAPON (*FALLOPIA JAPONICA* ET *F. SACHALINENSIS*)

Annik SCHNITZLER et Serge MULLER*

INTRODUCTION

Depuis quelques décennies, des populations de renouées asiatiques (*Fallopia japonica*, *F. sachalinensis* et hybrides) se propagent le long des rivières d'Europe, avec une nette tendance à la prolifération dans certains secteurs alluviaux (Beerling, 1991 ; Pysek & Prach, 1993 ; Adler, 1993 ; Alberternst *et al.*, 1995). Ces fourrés, très intolérants vis-à-vis de la flore locale, provoquent des gênes multiples pour les usagers des rivières et leur comportement fréquemment invasif suscite de nombreuses inquiétudes pour l'avenir des paysages. Afin de mieux connaître l'origine d'une telle réussite sociale dans nos contrées, de nombreuses recherches fondamentales sur l'écophysiologie, la génétique des populations et la biogéographie de ces espèces ont été menées en Europe, notamment en Grande-Bretagne. Parmi de nombreux ouvrages, citons Bailey & Stace (1992) ; Bailey (1994) ; Beerling (1991) ; Beerling & Woodward (1994). Des études surtout écologiques ont été également menées sur les renouées asiatiques au Japon, en plaine et en montagne (Miyawacki *et al.*, 1969 ; Maruta, 1994 ; Mariko *et al.*, 1993 ; Adachi *et al.*, 1996a, b, c). Dans le même temps, des recherches appliquées se sont développées afin de lutter contre l'invasion des renouées asiatiques le long des fleuves d'Europe (Emery, 1983 ; Adler, 1993 ; Beerling, 1990).

Le présent article propose un essai d'interprétation de ces travaux scientifiques à la lumière des concepts de Grime (1979), qui englobent en un certain nombre de stratégies biologiques l'ensemble des comportements écophysiologiques et génétiques des plantes vasculaires. L'interprétation proposée est complétée par une étude *in situ* menée dans les forêts alluviales du bassin Rhin-Meuse en France. Ces forêts, anthropisées à des degrés divers, présentent en effet des gradients édaphiques prononcés, le long desquels les opportunités de colonisation des renouées asiatiques sont très diverses.

PRÉSENTATION GÉNÉRALE

LES TAXONS

Le genre *Fallopia* Andanson *sensu* Holub (1971), famille des Polygonacées, est riche en formes biologiques : il contient en effet des herbacées annuelles et

* Laboratoire de Phytoécologie, CREUM, Université de Metz, 57045 Metz Cedex 01.

pérennes, ainsi que des taxons ligneux et des lianes. Ce genre s'appelait tout d'abord *Polygonum* (Webb & Chater, 1963) (Bailey & Stace, 1992) ; en Europe, il est représenté par *F. dumetorum* et *F. convolvulus*, deux lianes herbacées annuelles, toutes deux autochtones ; les deux lianes pérennes *F. baldschuanica* et *F. multiflora* sont originaires d'Asie.

On a longuement débattu si les herbacées rhizomateuses géantes appartenaient au genre *Reynoutria* Houtt. *Reynoutria* comprend deux espèces est-asiatiques : *R. japonica* Houtt. (*Polygonum cuspidatum* Siebold et Zucc.) (qui comprend 2 variétés : var. *japonica* et var. *compacta*) et *R. sachalinensis* (F. Schmidt ex Maxim.). Les travaux cytologiques et chromosomiques récents de Bailey & Stace (1992) ont démontré que les similarités entre les genres *Reynoutria* et *Fallopia* autorisaient la réunion de ces deux genres en un seul, celui de *Fallopia*. C'est donc cette dénomination que nous adopterons.

BIOGÉOGRAPHIE ET PHYTOÉCOLOGIE

En Asie

Fallopia japonica et *F. sachalinensis* sont des espèces natives de Chine, du Japon, de la Corée et de Taiwan, où elles prospèrent à basse altitude, notamment dans les plaines inondables. *F. japonica* est également largement répandu en altitude. Cette espèce colonise les milieux ouverts (graviers des bords de rive) en compagnie d'autres rudérales. En altitude, elle occupe en pionnière les laves volcaniques où elle forme les premières colonies végétales après une éruption. Sur l'île de Kyushu, au Japon, elle seule peut pousser à 300-500 m du cratère actif, qui éjecte régulièrement des cendres chaudes et du soufre, à des pH souvent très bas (< 4). En vieillissant, ces pH s'élèvent cependant jusqu'à 7 sur les laves plus anciennes. Les sols volcaniques sont souvent pauvres en nutriments, voire contaminés par des métaux tels que le cuivre, le zinc et le cadmium.

Les successions végétales correspondantes ont été étudiées par de nombreux auteurs japonais (Miyawacki *et al.*, 1969 ; Hirose & Tateno, 1984 ; Adachi *et al.*, 1996b entre autres). Ces auteurs ont mis en évidence l'importance du « central die-back » pour l'établissement d'espèces plus exigeantes comme *Aster ageratoides*, *Clematis stans*, *Picris hieracioides* et *Miscanthus oligostachyas*, qui ne peuvent pousser directement sur les laves, trop pauvres en azote. Ces espèces s'installent au centre des fourrés de *Fallopia japonica*, dont le sol s'est enrichi en azote, et l'ombrage est devenu moins important. Enfin, lorsque le milieu devient encore plus favorable par l'action de ces pionniers, apparaissent les espèces arborescentes comme *Alnus hirsuta* et *Larix leptolepis*, qui éliminent les cortèges herbacés héliophiles.

Deux renouées, *F. japonica* et *Polygonum weyrichii* var. *alpinum*, dépassent la limite forestière à *Larix leptolepis* (2 200 m) du mont Fuji (3 776 m). *P. weyrichii* présente une distribution plus large, se distribuant de manière continue de 1 400 m à 3 330 m, tandis que la limite supérieure de *F. japonica* est de 2 500-2 600 m. Ces différences s'expliquent par le fait que *P. weyrichii* est une espèce d'origine alpine à la différence de *F. japonica*, qu'on trouve à Sakhalin, Chisima Retto, Hokkaido et les régions alpines du centre du Japon.

En Europe et ailleurs

Des individus du genre *Fallopia* ont été introduits dans certains pays d'Europe au milieu du XIX^e siècle à plusieurs endroits, comme plantes ornementales, mellifères, fourragères, fixatrices de dunes. Leurs propriétés médicinales, utilisées en Asie, ne le sont pas en Europe.

Quoique plusieurs espèces de la famille des Polygonacées aient été également introduites dans diverses parties du monde (*Fallopia baldschuanica*, *F. sachalinensis*, *F. japonica*, *F. multiflora*, *Polygonum polystachyum*, *P. campanulatum* et *P. alpinum*), seules *F. japonica* et *F. sachalinensis* sont réellement invasives. L'invasibilité de ces espèces est en relation avec les stratégies qu'elles développent et l'opportunité de retrouver les mêmes types d'habitats dans les contrées qu'elles envahissent. En Europe, ces opportunités leur sont offertes en grand nombre aux basses altitudes.

L'introduction a eu lieu en 1906 en Allemagne du sud-ouest, en 1939 en France. L'extension a atteint une aire totale couvrant 2 000 km du nord au sud et de l'est à l'ouest, de la côte atlantique à la Mer Noire, et du nord du Portugal et l'Espagne (42° N) aux côtes de Norvège et de Finlande, jusqu'à la latitude de 63° N. Elle remonte vers le nord à la faveur des côtes à climat plus atlantique. Les latitudes occupées varient de 43 à 63° (Conolly, 1977 ; Jalas & Suominen, 1979 ; Beerling *et al.*, 1994). Ces espèces se trouvent essentiellement dans les plaines alluviales, mais elles étendent leur aire de répartition aux régions montagneuses de l'Europe centrale, ceci jusqu'à 900 m (Beerling, 1993). En altitude, *F. japonica* monte jusqu'à 1 400 m en Suisse (Engadine), où elle atteint de grandes tailles, mais essentiellement sur les bords de route. Quelques pieds plus petits et plus épars ont été trouvés jusqu'à 1 650 m, mais ces plants survivent difficilement.

Aux Etats-Unis, la plante s'est également bien naturalisée depuis son introduction d'Angleterre dans les années 1890 sur l'ensemble de l'étage tempéré caducifolié. On la trouve dans les états du Sud, en Louisiane et en Caroline du Nord ; elle apparaît sur les vallées du piémont des Montagnes Rocheuses et les côtes pacifiques de Colombie britannique, et se trouve également au Canada.

En Nouvelle-Zélande, l'introduction s'est faite en 1935, où elle s'est révélée invasive.

Les vitesses d'invasion de *F. sachalinensis* et *F. japonica* ont été étudiées en République tchèque (Pysek & Prach, 1993) et en Grande-Bretagne par Conolly (1977), Beerling & Woodward (1994) et Beerling *et al.* (1995). Conolly a reconnu 3 stades d'invasion, classiques aux plantes allochtones : une phase pionnière où la plante se présente en taches dispersées, suivie d'une rapide extension à partir de ces premiers foyers, puis une période de consolidation et de ralentissement.

L'hospitalité des milieux alluviaux

Les milieux alluviaux, naturellement fertiles, humides et ouverts, sont particulièrement accueillants pour toutes sortes de plantes allochtones ayant adopté les stratégies des compétiteurs (selon la terminologie de Grime, 1979). *Fallopia japonica* et *F. sachalinensis* trouvent perpétuellement de nouvelles niches écologiques favorables, grâce à la régularité des perturbations apportées par les inondations, qui éliminent la végétation présente, ou qui instabilisent suffisamment les écosystèmes forestiers riverains pour permettre l'installation de néophytes. Les eaux d'inondations jouent également le rôle de transporteurs de propagules

végétatives ou sexuées, ce qui favorise une rapide colonisation vers l'aval et vers les marges de l'écosystème. Enfin, l'apport régulier de nutriments est favorable à l'alimentation des renouées, et explique qu'elles s'installent plutôt en bordure de la rivière.

Vers les marges du lit majeur, *Fallopia japonica* rencontre de plus en plus d'obstacles à son invasion, voire à son maintien, sauf si les écosystèmes naturels (forêts) ou semi-naturels (prairies) ont été détruits au profit de milieux rudéralisés instables.

Les plaines alluviales dont le fonctionnement est fragilisé par des aménagements hydrauliques divers, ou par une destruction des forêts ou des prairies, résistent donc mal à l'invasion de la plante. Les excès de phosphates et de nitrates des rivières européennes contribuent également à favoriser la renouée au détriment des autres espèces. Les observations faites en Grande-Bretagne ont démontré que la fréquence d'envahissement devient très élevée lorsque les rivières atteignent un débit supérieur à 2,3 m³/s, les sédiments étant acides et la forêt riveraine détruite (Schmitz & Strank, 1986 ; Beerling *et al.*, 1994). Les peuplements de renouées peuvent atteindre alors des densités très élevées sur de longues distances (plus de 600 m² en continu), en alternance avec d'autres néophytes très compétitives comme *Impatiens glandulifera* ou *Heracleum mantegazzianum* (Pysek & Prach, 1993). Précisons que de telles densités sont inconnues dans leurs contrées d'origine (jamais plus de 35 m² d'un seul tenant selon Maruta, 1981), suite à l'action des herbivores prédateurs et des champignons pathogènes.

Fallopia japonica se situe en grande abondance à 1 m environ au-dessus du niveau d'étiage, soumis à de fréquentes immersions qui durent peu de temps, la plante étant sensible à l'asphyxie racinaire ; elle se fait plus rare sur les sommets des levées lorsque les sols sont filtrants et secs. A ce niveau précis, la renouée occupe le domaine des *Glechometalia* (Sukopp & Sukopp, 1988 ; Adler, 1993) ou se mêle aux mégaphorbiées (*Urtico-Aegopodietum*). Lorsque les inondations emportent régulièrement l'épaisse couverture de feuilles mortes créée par les renouées, apparaissent sous les tiges de nombreux géophytes comme *Anemone nemorosa*, *Hyacinthoides non-scripta*, *Gagea lutea* et *Ranunculus ficaria*.

Sous couvert forestier, la renouée peut se maintenir notamment dans les saulaies (*Salicion albae*) ou dans les aulnaies lorsque les densités des arbres sont faibles, en compagnie d'autres plantes invasives allochtones originaires d'Asie ou d'Amérique. Dans ce cas, les buissons de renouée se tapissent également de géophytes autochtones. Ces données n'expliquent pas l'absence des renouées dans certaines grandes vallées fluviales aval, comme la Loire planitiaire par exemple, où *Fallopia japonica* envahit les bords des routes ou les campings, mais ne pénètre pas dans les saulaies des îles (Schnitzler, 1996). D'autres facteurs limitent donc l'invasibilité de cette plante, qu'il reste à définir.

STRATÉGIES ADAPTATIVES

Selon Grime (1979), les facteurs du milieu qui déterminent la place d'une plante à l'intérieur d'une communauté végétale sont au nombre de deux :

i) les facteurs de stress qui limitent la production photosynthétique (manque de lumière, eau, éléments minéraux...) ;

ii) les facteurs de perturbation, abiotiques ou biotiques, qui détruisent partiellement ou totalement la biomasse (incendie, vent, inondation, compétition, pathogènes...).

Dans les conditions de vie terrestre, stress et perturbation varient énormément en intensité. Les espèces végétales y répondent différemment au cours de leur phase d'immaturité (c'est-à-dire les étapes de la dispersion des semences, la dormance, la germination et l'établissement des semis) et de maturité (processus de captage des ressources, de croissance des racines et des tiges, de survie à long terme, de production de semences). Trois grands types de stratégies ont ainsi été définis par Grime : celle des compétiteurs, adaptés aux situations peu perturbées et peu stressantes, celle des stress-tolérants, adaptés aux situations de stress intense et de perturbation faible et celle des rudérales, qui évoluent dans des conditions de stress modéré allié à des perturbations fréquentes et intenses. Mais en fait, il ne s'agit que d'un schéma simplifié à l'extrême, car de nombreuses situations intermédiaires existent dans la nature. Il est également vrai que des espèces peuvent adopter des stratégies différentes selon les individus, en relation avec des situations écologiques différentes. Il s'agit notamment du cas des renouées asiatiques géantes, *Fallopia japonica* et *F. sachalinensis* en Europe.

Lorsque ces deux espèces évoluent dans un environnement relativement stable et fertile, ce qui est le cas de la plupart des bords de rive aménagés et déboisés d'Europe, elles adoptent les comportements des compétiteurs. De nombreuses études physiologiques et écophysiologiques ont en outre démontré que *Fallopia japonica* et *F. sachalinensis* poussent ces comportements au-delà de ceux observés par d'autres compétiteurs européens, ce qui explique leur caractère invasif spectaculaire dans certains cas. En Europe, l'impact très modéré des prédateurs favorise encore leur compétitivité.

Les comportements des compétiteurs visent de manière globale à maximiser la production photosynthétique, selon des processus très divers, qui sont les suivants :

DANS LA PHASE DE MATURITÉ

La présence de gros organes de réserve

La présence d'organes de réserve est une condition essentielle pour assurer la pleine efficacité des compétiteurs. Ces réserves, qui s'accumulent grâce à une grande activité photosynthétique en milieu riche en nutriments et en eau, sont facilement mobilisables pour la croissance en hauteur, l'expansion latérale des tiges et des racines et la réparation des blessures.

Les deux espèces géantes de renouées asiatiques (*F. japonica* et *F. sachalinensis*) possèdent de très gros rhizomes (diamètre maximum de 30 cm), qui s'allongent de façon continue et radiale par rapport à la plante mère grâce à l'émission de bourgeons. La force de pénétration de ces racines est énorme, selon Shaw (1996). Le xylème du rhizome présente la particularité de conserver des îlots cellulotiques interligneux à lignification tardive, qui créent une architecture relativement complexe. Ces îlots renferment d'abondantes substances de réserve qui semblent en rapport avec l'extrême vitalité du végétal. En outre, la conservation de ces îlots vivants permet une bonne résistance aux absorptions nuisibles, qui expliquent que la plante soit capable de pousser dans des sols métallifères au Japon, par fixation des métaux comme le cuivre, le zinc et le cadmium par les racines (Nishizono *et al.*, 1989).

Les rhizomes de *Fallopia japonica* ont une durée de vie de plus de 10 ans : ils s'étendent à l'horizontale de manière circulaire à partir d'un point central, et permettent la formation de fourrés monoclonaux étendus.

La rapidité de croissance des organes végétatifs

L'édification des tiges, piquetées de rouge et très flexueuses, se fait au premier printemps à partir des réserves accumulées l'année précédente dans les rhizomes. Le rythme très rapide de croissance en hauteur des tiges (4,6 cm par jour selon les calculs de Wolf, 1971) ainsi que de la croissance latérale des tiges et des racines permet aux plantes d'atteindre un plein développement en 2 mois, et d'occuper l'espace disponible dès le premier printemps, à une période où la compétition interspécifique est encore faible.

L'architecture des plantes et son influence sur les successions floristiques

Les plantes sont composées d'unités structurales clonales répétées, toutes interconnectées. L'architecture et la mosaïque de croissance des organes souterrains définissent la structure et la dynamique des tiges. Les racines permettent le transport de l'eau, des nutriments et des assimilats dans l'ensemble du clone et stockent les réserves produites par la photosynthèse. Le clone réagit donc comme un seul organisme.

L'importance d'un tel système est grande pour les successions floristiques. En effet, les renouées sont des plantes pionnières, qui permettent (dans les contrées d'origine du moins) l'installation d'une végétation ultérieure plus diversifiée.

Ce processus, typique des compétiteurs à structure clonale, a été dénommé « central die-back », qui a été décrit récemment par Adachi *et al.* (1966a, 1996b) sur les pentes du mont Fuji. Ces chercheurs ont démontré qu'au fur et à mesure que le clone vieillissait, il se produisait une décroissance de la densité des tiges au centre du clone et une augmentation de la finesse des feuilles. Au bout de sept ans, la densité des tiges à la périphérie est de 36,8 m² et de 10,9 m² au centre. Ces deux processus diminuent la compétitivité du clone vis-à-vis des autres espèces, en le faisant moins ombrageant. Ils s'enclenchent au bout de quelques années par la diminution progressive du nombre de néo-bourgeons, ce qui diminue le nombre de tiges, et par une allocation des ressources moins importante, qui explique la plus grande finesse des feuilles et sa moindre richesse en nutriments. Le processus de translocation des éléments azotés des parties âgées des clones vers les parties plus jeunes est connu pour être utilisé par les compétiteurs en milieu froid et pauvre en nutriments, afin de coloniser le maximum d'espace aérien et souterrain (Adachi *et al.*, 1996c).

L'acquisition d'un feuillage abondant et dispensant une ombre dense

Les renouées acquièrent très tôt un feuillage abondant, grâce à la grande dimension des feuilles (longues de 5 à 12 cm et larges de 5 à 8 cm). Ces feuilles présentent en outre une texture épaisse qui laisse difficilement filtrer la lumière et les rend ombrageantes. De cette manière, les renouées éliminent les concurrents directs par l'ombrage durant la saison végétative et par l'épaisseur de la litière déposée en automne.

Le gigantisme

Fallopia japonica et *F. sachalinensis* sont les deux espèces géantes du genre, par la taille des tiges (3 m, voire 4 m chez les hybrides en Europe ; 2,5 m en moyenne en Asie) et par l'expansion du système racinaire, qui forme un réseau dense horizontal et relativement profond (parfois au-delà de 1 m selon Harper & Stott, 1966), d'une longueur atteignant 15 à 20 m.

L'adaptation phénologique des périodes de floraison et de fructification

Les rendements de la photosynthèse sont maximalisés par la phénologie. En effet, le déploiement du feuillage, qui démarre très tôt, permet à la plante d'atteindre son maximum dès le début de juin. L'assimilation chlorophyllienne se poursuit durant tout l'été, qui est la période où la longueur des jours, l'intensité de la lumière et les températures sont particulièrement favorables à de bons rendements photosynthétiques. Pour augmenter encore ces rendements, la plante repousse la floraison et la fructification, opérations énergivores, à la fin de l'été, à tel point qu'elle n'arrive parfois pas à fleurir lors d'automne précoces ou en limite d'aire nordique.

De hauts rendements photosynthétiques

L'efficacité des rendements photosynthétiques se concrétise par une production de matière sèche atteignant 6 à 13 tonnes/ha/an pour les parties aériennes, 16 tonnes/ha/an dans les parties souterraines (Brock, 1995). Un tel rendement place *Fallopia japonica* parmi les plantes herbacées les plus productives de notre flore tempérée, supérieur à celle de *Phragmites australis* (Fiala, 1976). Mais ce niveau de productivité ne peut s'acquérir, répétons-le, que dans des conditions écologiques de haute luminosité, et de richesse en eau et en nutriments des sols.

La présence de substances allélopathiques

La haute compétitivité de ces espèces est encore favorisée par la sécrétion de substances allélopathiques à base de dérivés phénoliques par les racines, dont l'action provoque des nécroses sur les racines des plantes voisines (Barral, 1994).

La réparation des dommages : réparation rapide

Les dommages subis par les renouées sont essentiellement des défoliations par des consommateurs. Ces situations sont fréquentes en Asie, où les compétiteurs et les prédateurs sont nombreux et efficaces en raison d'une coexistence très ancienne (Emery, 1983 ; Schroeder & Goeden, 1986). En Europe, beaucoup d'herbivores domestiqués consomment les jeunes pousses des renouées (vaches, moutons, chevaux et ânes). Le moineau domestique (*Passer domesticus*) consomme les graines toute l'année. Parmi les acariens, *Tetranychus urticae* Koch (*Tetranychidae*) pond des œufs sur les plantes et les adultes consomment les feuilles. Parmi les Hémiptères, adultes et larves de *Trialeurodes vaporariorum* se trouvent sur les feuilles. Les Lépidoptères polyphages dont les larves ont été recensées sur les feuilles sont au nombre de 6. Parmi les Coléoptères polyphages, *Otiorhynchus sulcatus* (*Curculionidae*) est un consommateur actif qui arrive à

détruire la plante, car les larves mangent les racines et les rhizomes, et les adultes le feuillage. En revanche, aucun champignon parasite n'a été répertorié au contraire de saprophytes qu'on trouve nombreux sur les tiges mortes.

Les dommages peuvent aussi être ceux causés par les activités de lutte de l'homme comme la fauche. Les renouées répondent à ces différents dommages par une repousse rapide des feuilles endommagées ou des tiges détruites, en puisant dans les réserves des rhizomes.

Cependant, l'établissement des renouées asiatiques dans des milieux infertiles suppose l'adoption de stratégies intermédiaires entre compétiteurs/stress-tolérants (C/S) ou compétiteurs/rudérales (C/R), tels qu'ils ont été définis par Grime (1979). Ces stress peuvent être une augmentation de la compétition interspécifique ou des carences temporaires de la nutrition. Ce dernier cas est celui des pentes du volcan Fuji au Japon, ou des habitats anthropisés d'Europe (bords des routes ou des chemins de fer, carrières, digues). Pour survivre, les populations de renouées adoptent un comportement d'évitement, qui se traduit par de rapides ajustements morphogénétiques : extension des racines et des tiges pour augmenter la surface d'absorption des nutriments, augmentation de la taille des feuilles pour assurer une assimilation chlorophyllienne suffisante. Elles n'atteignent cependant plus les performances obtenues en conditions optimales : les populations restent éparées, et les individus montrent une agressivité bien moindre vis-à-vis des plantes autochtones.

Des populations de renouées peuvent également évoluer dans des situations proches des rudérales, avec faible intensité de stress mais perturbations régulières, comme sur les berges de rivières inondées tous les ans, souvent en plusieurs épisodes. Quoique fréquemment endommagées, ces populations se maintiennent grâce à une multiplication végétative active à partir des tiges et des rhizomes. Mais elles n'atteignent leur maximum d'extension que sur les berges les plus hautes (1 à 2 m au-dessus du niveau d'étiage) où elles sont davantage protégées des destructions par l'eau ou l'enterrement par les sédiments, mais bénéficient de conditions de nutrition et d'eau très favorables.

Fallopia japonica et encore moins *F. sachalinensis* n'arrivent pas à surmonter les conditions de stress inhérents aux écosystèmes forestiers climaciques, qui sont la lutte pour les nutriments et la lumière. Ces deux espèces n'occupent que quelques trouées ou lisières, où elles subissent souvent une forte compétition de la part des espèces autochtones. En revanche, elles peuvent s'installer en masse dans les forêts pionnières ou les plantations de peupliers, où la résistance à l'invasion est plus faible. C'est par ailleurs pour cette même raison que ces forêts sont en général très riches en espèces allochtones.

DANS LA PHASE D'IMMATURITÉ

Stratégies régénératives

Les semences de petite taille ont en général des besoins très différents de ceux des plantes adultes. Elles ont créé des mécanismes de production, de dispersion ou de dormance adéquats pour se maintenir en vie tant que les conditions écologiques ne sont pas favorables. Chez les plantes à grande amplitude écologique comme les renouées, ces mécanismes de régénération sont multiples, grâce à une grande flexibilité du système génétique, où formes sexuées et asexuées apparaissent dans le même génotype.

Variabilité génétique dans les populations de renouées

Dans les pays asiatiques, les taxons géants existent en populations gynodioïques, c'est-à-dire sous formes de plants qui sont soit mâles stériles, soit mâles fertiles, soit hermaphrodites. La reproduction sexuée domine largement sur la reproduction asexuée (Maruta, 1983). Le taxon dit mâle stérile possède un gynécée bien développé et de petites anthères. Le mâle fertile possède un gynécée petit sans stigmatés et de grandes anthères. L'hermaphrodite possède des anthères bien développées et un grand gynécée, avec un grand ovaire et des stigmatés bien développés. Ce dernier groupe est donc morphologiquement hermaphrodite, mais il n'a pas été prouvé que les deux parties sexuelles fonctionnent réellement.

Les taxons mâles et femelles produisent du nectar, et sont visités par des mouches, des abeilles et des guêpes (Tanaka, 1966).

En Europe, un aspect particulièrement développé chez ce genre est la possibilité d'hybridation entre les différentes espèces, avec apparition de taxons polyploïdes ou aneuploïdes lorsque les conditions deviennent plus difficiles, ou lorsque les partenaires manquent. Ce cas est très fréquent en Europe, où il manque souvent les mâles fertiles ou les mâles stériles.

Les recherches cytologiques de Bailey & Conolly (1985) en Grande-Bretagne ont démontré que le nombre chromosomique de base du genre *Fallopia* était 11 et qu'il existait trois niveaux de ploïdie. *F. sachalinensis* et *F. japonica* var. *compacta* correspondent au niveau tétraploïde. *F. japonica* var. *japonica* est essentiellement tétraploïde, mais des octoploïdes ont été décrits en Corée et en Chine (Bailey, 1989). Des diploïdes ont été également observés. En Europe, la variation chromosomique des populations est plus réduite, en rapport avec le type de taxon introduit. Ainsi, en Angleterre n'existe que l'octoploïde pour *Fallopia japonica* var. *japonica*.

Il existe en Grande-Bretagne de nombreux hybrides (Bailey, 1994) avec des taxons proches introduits de *F. baldschuanica* (qui dans leur pays d'origine n'est pas sympatrique avec *F. japonica*) ou par les mâles fertiles de *F. sachalinensis* et ceux de *F. japonica* var. *compacta*. En Forêt-Noire (Allemagne), des études cytologiques et chromosomiques ont été effectuées sur des populations colonisant les levées des rivières Kinzig, Rench et Wolfach (Alberternst *et al.*, 1995). Ces populations incluaient l'octoploïde *F. japonica* var. *japonica* ($2n = 88$), le tétraploïde *F. sachalinensis* ($2n = 44$) et leur hybride *F. x bohemica* ($2n = 66$). Cet hybride est fréquemment rencontré en Europe.

La variabilité génétique particulièrement grande du genre *Fallopia*, due à un recours fréquent à l'hybridation et à la polyploïdie (maintenue ensuite par les processus de multiplication végétative), permet aux renouées de conquérir rapidement l'espace et de résister à des conditions souvent difficiles. Il s'agit donc d'un autre facteur majeur responsable de l'expansion rapide et du maintien à long terme de ces espèces agressives en Europe (Bailey, 1994).

Les phénomènes de pollinisation

Ces hybridations sont le fait d'insectes pollinisateurs, qui appartiennent aux mêmes groupes qu'en Asie, mais à des abondances qui varient selon les lieux et les époques. Par exemple, Beerling *et al.* (1994) relatent, selon ses comparaisons avec les travaux de Conolly (1977), que pour la Grande-Bretagne, les mouches étaient bien plus abondantes que les abeilles il y a 12 ans. Ce n'est plus le cas

actuellement, car les abeilles sont devenues très assidues et bien plus nombreuses. Ce changement dans les habitudes des pollinisateurs explique que les hybridations soient devenues bien plus fréquentes, ce qui facilite l'expansion du genre.

En Italie et en Allemagne, les visiteurs de ces plantes semblent particulièrement nombreux et variés. Lépidoptères, Diptères, Syrphides (*Eristalix tenax*), Coléoptères, Hyménoptères (*Lasius* sp., *Bombus pascuorum* et *Apis mellifera*) (Ferrazzi & Marletto, 1990 ; Schwabe & Kratochwil, 1991). Les fleurs de renouées, qui apparaissent tard dans la saison, représentent des sources de nectar complémentaires pour les insectes à une période où les fleurs se font plus rares.

Existence d'un écotype fixé de Fallopia japonica var. japonica

Des chercheurs japonais (Maruta, 1976 ; Mariko *et al.*, 1993 ; Maruta, 1994 ; Nishitani & Masuzawa, 1996) ont conclu à l'existence d'un écotype alpin sur les pentes du mont Fuji au Japon, qui se distribue de part et d'autre de l'altitude de 1 400-1 500 m. L'écotype montagnard a adopté une stratégie de stress-tolérant, associé à un plus grand poids de la semence. Cette stratégie ne permet cependant pas à cette plante de dépasser 2 500 m, comme le fait l'espèce *Polygonum weyrichii*, qui atteint plus de 3 300 m.

L'absence supposée de cet écotype alpin en Europe expliquerait la limitation de cette espèce en altitude.

Les caractéristiques des semences

Diploïdes et tétraploïdes peuvent former des graines issues de la méiose, ce qui n'est pas le cas des octoploïdes, ni des hybrides à composition chromosomique biscornue, dont les méioses sont irrégulières et stériles. Parmi les hybrides, *F. japonica* var. *japonica* × *F. baldschuanica* peut donner des semences. En ce qui concerne *Fallopia x bohémica*, seuls les tétraploïdes ont des méioses régulières et du pollen fertile à 77 %. La viabilité des semences de cet hybride peut durer 4 ans (Beerling *et al.*, 1994). La formation des semences dépend des conditions climatiques et de la disponibilité en pollen ; elle peut être très abondante, puisqu' une tige de renouée en fleur peut produire jusqu'à 6 500 semences.

Le poids des semences, qui est fonction des réserves d'amidon, joue un rôle critique pour la survie des plantes en conditions extrêmes, ainsi que l'ont démontré les études de Maruta (1976) et Maruta & Saeki (1976). A 1 400 m, les semences ont des poids secs variant de 10 à 50 mg (moyenne 34 mg), tandis qu'à 2 500 m, les poids secs sont inférieurs à 20 mg (moyenne 8,1 mg). Par ailleurs, à 2 500 m, la formation de bourgeons pérennes et la subérisation du rhizome se font plus tard qu'à 1 400 m (début août et fin août). Donc, les individus issus de semis à petit poids sec (seuil limite : 10 mg) n'arrivent pas à terminer cette croissance morphologique et meurent l'hiver. Ces semis trop petits sont également très sensibles au gel, par manque d'accumulation d'amidon. Il s'ensuit que la survie des semis est de 63 % à 1 400 m et de 3 % seulement à 2 500 m (Nishitani & Masuzawa, 1996).

Une information supplémentaire sur le poids des semences a été fournie par une étude de Mariko *et al.* (1993) sur les semences des parties basses du Japon (< 1 400 m). Cet auteur a constaté que le poids des semences était 1,5 fois moins élevé qu'à 1 400 m. Pour Mariko, les semences en milieu chaud et humide n'ont plus besoin d'acquérir un poids élevé pour stocker des ressources, qui leur sont

fournies en abondance par le milieu. L'augmentation de poids en altitude est donc considérée comme une adaptation de la plante en milieu montagnard, où la graine souffre du froid, de la sécheresse, de la pauvreté en nutriments et d'une saison végétative plus courte. L'accroissement du poids des semences, qui permettra un accroissement en taille du rhizome, est donc une adaptation positive de l'espèce à l'altitude.

Les facteurs de dispersion

Les graines de renouées flottent et sont donc favorisées par le transport dans l'eau. Mais la persistance d'un périanthe ailé et du pédicelle suggère un mode de dispersion par le vent. Les fruits matures restent attachés à la plante mère durant l'hiver.

La multiplication végétative à partir d'organes végétatifs est une stratégie fréquente dans le genre *Fallopia*, qui aboutit à la production de jeunes individus à partir de fragments végétatifs de l'individu initial, sans que la sexualité se manifeste. Il n'y a donc ni méiose, ni gamètes, et la structure génétique des jeunes individus est la même que celle du parent. La population obtenue est un clone. Cette forme de dispersion est plus rapide que la dispersion à partir de graines, car elle ne nécessite pas de période de dormance. Elle permet également aux hybrides stériles de se maintenir pour longtemps.

La multiplication végétative explique l'extension de populations locales de zones fertiles vers des zones moins fertiles ou plus stressantes (par exemple, des bords de rives vers les chemins ou les digues), par expansion des racines. L'attachement des individus les uns aux autres par le système racinaire permet de nourrir les individus évoluant dans des milieux extrêmes. Chez *Fallopia japonica*, la reproduction végétative se fait par des fragments de rhizomes : 70 % de régénération pour des segments de rhizomes de poids moyen égal à 4,4 g (Brock & Wade, 1992), 5 % de régénération pour des fragments de 1 cm de longueur et 0,7 g de poids frais. Elle se fait également à partir des tissus de la tige, à raison de 3 tiges/m² en milieu humide (Brock, 1995 ; Brock *et al.*, 1995). Ce potentiel régénératif est favorisé lorsque les tiges de renouées sont fauchées. La dispersion des parties végétatives peut se faire de multiples manières. En milieu alluvial, la dispersion se fait surtout lors d'inondations, par l'arrachage des tiges ou le transport de sédiments incluant des rhizomes ; elle se produit aussi par extension du système racinaire, qui produit des individus nouveaux.

En conclusion, les espèces géantes de *Fallopia* sont des plantes pionnières des habitats fertiles soumis à des stress et des perturbations modérés. Leur mode d'expansion est basé sur les stratégies caractéristiques des compétiteurs, que *Fallopia sachalinensis* et surtout *Fallopia japonica* exploitent au maximum. En Asie, l'efficacité d'un tel comportement est atténué par l'existence de nombreux consommateurs et la vigueur des autres espèces végétales, tous deux évoluant avec le genre *Fallopia* depuis des millénaires. En Europe, ces barrières naturelles sont brisées, et les renouées asiatiques peuvent se propager à leur aise, d'autant plus qu'aucune espèce de ce continent n'atteint de tels niveaux de performance dans la colonisation de nouveaux espaces. Enfin, l'Europe surpeuplée par l'homme crée continuellement de nouveaux milieux aptes à la colonisation.

ÉCOLOGIE DES RENOUÉES ASIATIQUES DANS LE BASSIN RHIN-MEUSE

RÉPARTITION ACTUELLE

Les recherches sur l'écologie des renouées du Japon dans le bassin Rhin-Meuse se sont concentrées sur les vallées alluviales, dont certaines abritent des populations particulièrement vigoureuses et invasives. Une étude cartographique réalisée sur une grande partie des bassins versants du Rhin et de la Meuse dans les régions d'Alsace et de Lorraine (Schnitzler *et al.*, 1997) a montré que *Fallopia japonica* avait une extrême vitalité dans la plupart des vallées alluviales des Vosges granitiques, entre 250 et 400 m environ (vallées de la Doller, de la Thur, de la Fecht, du Giessen et de la Bruche du côté alsacien, et de la Vologne du côté lorrain). Dans ces milieux, les sédiments, issus de roches métamorphiques, sédimentaires ou volcaniques primaires, sont acides et riches en éléments minéraux. Evoluant sur des pentes fortes, les sols sont sableux et bien drainés. Dans les vallées montagnardes et jusqu'au niveau des cônes alluviaux, les renouées forment des peuplements souvent denses et quasi continus au bord des rives et sous les saulaies ou aulnaies à frêne asséchées riveraines. La propagation des renouées des sites primaires vers les marges du système alluvial semble facilitée le long des rivières lorsqu'elles sont enrochées, ou lorsque le talus de la berge est raide et constitué de sédiments grossiers ; elle est également plus importante lorsque les marges du système alluvial ont perdu leur couverture forestière, et sont riches en milieux ouverts instables (cultures de maïs ou champs d'arbres, digues, chemins, bords de gravières). Les prairies semblent montrer un plus haut degré de résistance, sauf sur leurs bordures les plus proches de la rivière. A partir de ces foyers secondaires de propagation, les renouées continuent leur expansion en dehors des systèmes alluviaux, jusqu'au bord des routes, mais leur densité et leur vitalité sont nettement moindres. Cependant, il existe encore des vallées vosgiennes à conditions écologiques similaires qui sont totalement dépourvues de la présence de la plante.

La présence des renouées se fait beaucoup plus sporadique ou extrêmement rare dans les vallées des Vosges gréseuses, sauf à la sortie des villes dont les eaux sont polluées. Cette absence ne peut s'expliquer que par la pauvreté en minéraux des sédiments.

Les renouées sont également présentes à l'état dispersé dans les systèmes alluviaux planitiaires à sol faiblement calcaire, ou à substrats asphyxiants. Dans les vallées du Rhin et de la Meuse, l'absence très significative de la renouée peut être mise en relation avec les teneurs en calcaire très élevées, qui sont moins tolérées par les renouées, et qui rendent leurs populations très sensibles à la compétition avec les espèces autochtones.

ETUDE DE CAS

Trois transects ont été choisis dans des secteurs alluviaux où les populations de renouées présentent des degrés d'invasibilité fortement décroissants en quelques kilomètres, et où la ripisylve a été conservée. Ces trois transects se situent au débouché des vallées vosgiennes jusque dans la plaine alsacienne et concernent les

rivières de la Bruche, du Giessen et de la Fecht. Les transects du Giessen et de la Fecht sont plus complexes, car l'étude inclut les forêts riveraines des zones de confluence de ces deux rivières avec l'Ill en plaine alsacienne. Dans cette zone, la subsidence est particulièrement accentuée et les substrats sont très différents de ceux des cônes.

MÉTHODOLOGIE

Le long de ces transects, des prélèvements de sol ont été effectués afin de connaître l'évolution des caractéristiques texturales et le pH le long du profil longitudinal des rivières des transects. Les forêts alluviales de ces trois transects ont fait l'objet de relevés phytosociologiques durant l'été 1996.

Le degré de naturalité de ces milieux (qui permet d'estimer le degré de fonctionnalité de l'écosystème et donc sa résistance à l'invasion des renouées asiatiques), a été estimé selon deux échelles : celle de l'ensemble du secteur forestier (qui couvre plusieurs kilomètres carrés) et celle du relevé (500 à 700 m² environ). Les paramètres sont les suivants :

— fonctionnalité des écosystèmes, c'est-à-dire conservation de l'impact des perturbations naturelles. Pour les forêts alluviales, la perturbation majeure est l'inondation ;

— surfaces forestières résiduelles (par rapport aux surfaces potentielles) ;

— degré de fragmentation parmi des écosystèmes anthropisés (cultures, routes, villages..) ;

— caractéristiques de la composition naturelle (proportions d'espèces autochtones et allochtones) et de la structure (stratification, présence de bois mort, conservation des éléments ligneux pionniers).

RÉSULTATS

Le transect Dachstein/Eckbolsheim dans la basse vallée de la Bruche

Ce transect a conservé une fonctionnalité partielle, avec maintien des inondations, mais à des fréquences et hauteurs altérées par des aménagements hydrauliques divers. Les enrochements sont nombreux le long des rives. Les sols sont faiblement acides à neutres (Tab. I). La diminution de l'énergie cinétique de la rivière explique l'augmentation croissante des argiles vers l'aval, aux dépens des sables grossiers, très abondants dans les saulaies de Dachstein.

La couverture forestière est quasi continue dans ce transect, mais réduite à l'état d'une bande étroite longeant la rivière. L'artificialisation est variable : on y trouve tout autant des plantations pures de peupliers que des saulaies vieillies (*Salici-Populetum nigrae*) à bon degré de naturalité pour la structure et la composition dendrologique, quoiqu'elles incluent parfois des espèces allochtones ligneuses comme *Acer negundo* ou *Robinia pseudacacia*. Ces milieux sont particulièrement accueillants pour les espèces héliophiles herbacées des habitats rudéralisés (Tab. II).

TABLEAU I

*Quelques caractéristiques édaphiques des vallées alluviales de la Doller,
Thur, Fecht, Giessen, Bruche et Moselle.
Vallée de la Fecht*

	Basse vallée	Cône alluvial			Confluence
pH	6,6	4,8	6,5	6,3	6,0
Texture %					
<i>Argile</i>	3,1	15,5	5,9	18,1	19,7
<i>Limon fin</i>	1,6	18,5	5,8	26,6	24,6
<i>Limon grossier</i>	2,7	17,7	7,1	15,9	20,8
<i>Sable fin</i>	9,6	23,0	35,3	14,5	22,3
<i>Sable grossier</i>	83,0	25,3	45,9	24,9	12,6

Vallée du Giessen

	Cône alluvial	Confluence
pH	6,9	7,3
Texture %		
<i>Argile</i>	3,3	12,6
<i>Limon fin</i>	1,8	12,7
<i>Limon grossier</i>	24,0	10,5
<i>Sable fin</i>	16,9	20,2
<i>Sable grossier</i>	75,6	44,0

Vallée de la Bruche

	Rupture pente	Basse vallée
pH	6,9	7,4
Texture %		
<i>Argile</i>	1,8	16,9
<i>Limon fin</i>	0,1	13,7
<i>Limon grossier</i>	0,0	13,8
<i>Sable fin</i>	1,0	19,1
<i>Sable grossier</i>	97,1	36,5

Autres vallées

	Doller	Thur	Moselle
pH	7,0	6,0	8,1
Texture %			
<i>Argile</i>	6,9	11,6	8,3
<i>Limon fin</i>	5,7	11,6	11,5
<i>Limon grossier</i>	4,0	9,4	5,5
<i>Sable fin</i>	4,5	25,2	7,0
<i>Sable grossier</i>	78,9	42,0	67,7

TABLEAU II

Forêts riveraines de la Bruche.

		Cône alluvial		Basse vallée											
		9	10	44	35	37	33	26	28	26	33	21	25	21	
	Nombre d'espèces Numéros des relevés	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
ARBRES	ARBRES														
Espèces allochtones	Acer negundo	.	.	1	1	1	2	.	2	1	1	1	.	.	
	Robinia pseudacacia	.	.	2	1	
Espèces autochtones	Alno-Ulmion/Salicion														
	Salix fragilis	2	2	2	3	3	3	4	4	3	2	.	2	2	
	Salix x rubens	.	.	1	1	.	.	1	2	2	2	2	2	2	
	Populus nigra	.	.	1	.	1	.	1	.	.	1	1	1	1	
	Alnus glutinosa	.	.	2	.	1	1	2	.	1	1	.	2	2	
	Prunus padus	.	1	1	1	1	
	Alnus x pubescens	1	
	Ulmus laevis	.	.	.	1	
	Tilio-Acerion	
	Carpinus betulus	1	
	Prunus avium	1	
	Acer pseudoplatanus	1	1	
	Acer platanoides	.	+	.	.	.	2	1	
	Quercu-Fagetea/Fagetalia	
	Fraxinus excelsior	.	.	.	1	1	2	2	.	.	1	.	2	1	
	Quercus robur	.	.	1	1	1	
ARBUSTES	ARBUSTES														
Espèces autochtones	Salicetalia														
	Salix purpurea	.	2	2	2	1	2	.	1	.	.	.	1	.	
	Salix fragilis	.	.	1	1	2	1	.	
	Salix viminalis	.	.	1	1	1	.	.	1	.	
	Alno-Ulmion/Fagetalia	
	Prunus padus	4	
	Sambucus nigra	+	.	2	2	1	4	.	.	1	
	Ribes rubrum	.	.	2	.	.	.	3	.	1	
	Prunus spinosa	.	.	1	2	2	1	.	.	1	
	Crataegus monogyna	.	.	.	1	.	1	.	.	1	1	.	.	.	
	Evonymus europaeus	.	.	1	1	.	1	.	1	1	
	Corylus avellana	+	.	.	.	1	1	
	Rubus fruticosus	.	.	2	.	2	1	2	1	
	Rubus caesius	.	.	1	1	1	1	1	1	
LIANES HERBACÉES	LIANES HERBACÉES														
Espèces autochtones	Humulus lupulus	.	.	1	1	1	1	.	.	1	.	.	.	1	
	Convolvulus sepium	.	.	1	1	1	.	.	2	1	1	.	.	.	
	Galium aparine	1	1	2	3	2	1	.	.	1	.	.	.	2	
HERBACÉES	HERBACÉES														
Espèces allochtones	Impatiens glandulifera	2	2	3	3	2	2	.	4	4	4	4	4	4	
	Fallopia japonica	4	2	
Espèces autochtones	Alno-Ulmion														
	Urtica dioica	2	2	4	4	3	3	1	3	2	4	3	3	4	
	Ficaria verna	.	.	2	3	3	2	2	4	3	
	Glechoma hederacea	.	2	3	.	2	3	2	1	.	2	.	2	3	
	Festuca gigantea	1	.	.	1	1	1	.	1	.	2	.	.	.	
	Lamium maculatum	.	2	2	2	2	3	.	1	.	2	.	.	.	
	Circaea lutetiana	2	.	1	1	.	2	.	
	Geum urbanum	.	.	1	1	.	.	1	1	.	1	1	1	.	
	Alliaria petiolata	.	.	1	1	1	1	.	2	2	1	2	1	.	
	Poa trivialis	3	.	.	.	3	4	3	2	3	
	Phalaris arundinacea	2	3	2	.	3	2	.	
	Carex remota	1	1	
	Phragmites communis	.	.	2	1	1	2	

		Cône alluvial		Basse vallée														
	Stachys sylvatica	.	.	1	.	1	1	1
	Heracleum spondylium	.	.	1	1	1	1
	Symphytum officinale	.	.	1	1	1	.	1
	Angelica sylvestris	1	.	.	.	1
	Lysimachia nummularia	1	1
	Impatiens noli-tangere	1	.	1	.	1
	Cardamine amara	2
	Adoxa moschatellina	1
	Filipendulion																	
	Lythrum salicaria	1	1	.	1	1
	Filipendula ulmaria	1
	Lysimachia vulgaris	1	.	1
	Melandryum rubrum	2
	Valeriana repens	.	.	1
	Espèces des milieux rudéralisés																	
	Lamium album	1	2	2
	Malachium aquaticum	.	.	1	.	.	1	1	1
	Aegopodium podagraria	.	.	4	2	3	3	.	1
	Anthriscus sylvestris	.	.	1	1	2	1	.	.	.	1
	Epilobium parviflorum	1	1	.	.	.	2	1
	Rumex obtusifolius	1
	Rumex crispus	.	.	1	.	1	.	.	2	1	1
	Polygonum hydropiper	1	1	2	2
	Erysimum cheiranthoides	.	.	1	1	1	1
	Oxalis dillenii	1	.	1
	Chenopodium album	1	1
	Aethusa cynapium	.	.	1	1	.	1	.	.	1
	Moeringia trinervia	.	.	1	.	1	2	.
	Artemisia vulgaris	.	.	1	1	1
	Linaria vulgaris	.	.	1	1	.	1
	Sonchus arvensis	1	.	1	1
	Echinochloa crus-galli	1	.	1
	Pastinaca sativa	.	.	2	2
	Polygonum convolvulus	.	.	1	.	.	.	1
	Epilobium montanum	1	.	.	1
	Ranunculus acris	1	.	1
	Fagetalia/Quercu-Fagetea																	
	Scrophularia nodosa	.	.	1	1	1	.	.	1	1	1	2
	Arum maculatum	1	1
	Carex sylvatica	1
	Lamium galeobdolon	1	1	.
	Brachypodium sylvaticum	.	.	.	1	.	1	.	1
	Dactylis glomerata	.	.	1	1	1	3	.	.
NIVEAU DE NATURALITÉ	Fragmentation	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	Composition dendrologique	4	4	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
	Structure forestière	4	4	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
	Fonctionnalité	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2

Les populations de *Fallopia japonica* sont denses sur le cône alluvial surtout sur les rives encochées ; elles pénètrent dans les saulaies riveraines de manière discontinue. La compétition semble particulièrement féroce avec les populations d'Impatiens de l'Himalaya (*Impatiens glandulifera*) ou d'Ortie. Dans la basse vallée de la Bruche, les populations de renouées asiatiques sont progressivement reléguées vers les bords de rive et dans les trouées, et finissent par devenir très rares tout à l'aval. Cette moindre vitalité peut être due à deux raisons : un moins bon drainage des sols par affinement des substrats et diminution de la pente, ce qui

diminue l'agressivité des renouées, et peut-être une augmentation de la résistance des complexes forestiers, riches en espèces ligneuses (25 espèces au total, contre 5 sur le cône) et de structure plus complexe.

Le transect Chatenois/Ebersmunter de la basse vallée du Giessen

Le niveau de fonctionnalité de ce transect est identique à celui de la Bruche. Les gradients édaphiques sont semblables, avec diminution sensible du pH et augmentation des taux d'argile (Tab. I).

La couverture forestière est petite et très fragmentée sur le cône alluvial. Les paysages y sont fortement dégradés par la densité des routes. Sur le cône, les ripisylves résiduelles se réduisent à des fourrés discontinus de saules arbustifs et de robineraies pauvres en espèces (un total de 24, avec une canopée d'espèces introduites) et de structure appauvrie, donc fortement artificialisées, et non répertoriées du point de vue phytosociologique (Tab. III). Elles remplacent des forêts à aulnes et frêne (Hoff, 1975). Le niveau de naturalité atteint est donc bas, et les populations de renouées y sont très denses, très hautes et donc très agressives vis-à-vis de la flore locale.

TABLEAU III

Forêts riveraines du Giessen.

	Nombre d'espèces Numéros des relevés	Cône alluvial		Confluence				
		20 1	10 2	33 3	27 4	23 5	29 6	20 7
ARBRES								
Espèces allochtones	Populus sp hybridus	.	2
	Robinia pseudacacia	5	5
Espèces autochtones	Alno-Ulmion							
	Fraxinus excelsior	.	.	4	4	3	4	4
	Alnus glutinosa	.	.	2	3	2	2	2
	Alnus incana	+	1	1
	Prunus padus	.	.	2
	Ulmus laevis	.	1	+	.	+	+	+
	Ulmus minor	.	.	1
	Tilio-Acerion							
	Acer pseudoplatanus	.	+	.	2	.	3	3
	Carpinus betulus	.	.	1	.	+	+	.
	Tilia cordata	+	.
	Fagetalia, Querco-Fagetea							
	Quercus robur	+	.	3	3	2	2	3
	Acer campestre	1	2	1
LIANES								
HERBACÉES								
Espèces autochtones	Humulus lupulus	+	+	3	.	3	3	3
	Galium aparine	2
ARBUSTES								
Espèces autochtones	Alno-Ulmion							

		Cône alluvial		Confluence				
	<i>Cornus sanguinea</i>	.	.	3	2	2	.	.
	<i>Sambucus nigra</i>	+	.	1	+	.	.	.
	<i>Viburnum opulus</i>	.	.	.	1	.	.	.
	<i>Rubus caesius</i>	1
	<i>Rubus fruticosus</i>	2
	<i>Quercus-Fagetea</i>							
	<i>Corylus avellana</i>	.	.	2	.	1	.	.
	<i>Crataegus laevigata</i>	+	.	2	1	.	.	.
	<i>Evonymus europaeus</i>	.	.	+	1	.	.	.
HERBACÉES								
Espèces allochtones	<i>Fallopia japonica</i>	+	2
	<i>Impatiens glandulifera</i>	.	1
Espèces autochtones	<i>Alno-Ulmion</i>							
	<i>Urtica dioica</i>	5	3	1	1	.	1	+
	<i>Glechoma hederacea</i>	2	.	1	3	4	2	3
	<i>Circea lutetiana</i>	.	.	2	2	.	3	3
	<i>Poa trivialis</i>	1	1	1	+	.	.	.
	<i>Allium ursinum</i>	.	.	3	5	5	.	.
	<i>Carex remota</i>	.	.	+	3	2	+	+
	<i>Carex acutiformis</i>	.	.	1	.	2	+	+
	<i>Ranunculus repens</i>	1	+
	<i>Ranunculus auricomus</i>	.	.	+	2	.	+	.
	<i>Cardamine pratensis</i>	.	.	2	2	3	+	+
	<i>Carex strigosa</i>	.	.	.	+	2	.	.
	<i>Deschampsia caespitosa</i>	.	.	3	3	2	1	1
	<i>Festuca gigantea</i>	+	.
	<i>Alliaria officinalis</i>	1
	<i>Geum urbanum</i>	1
	<i>Impatiens noli-tangere</i>	.	.	1
	<i>Lamium maculatum</i>	+	.	.
	<i>Cardamine impatiens</i>	+
	<i>Fagetalia</i>							
	<i>Lamium galeobdolon</i>	.	.	2	2	2	+	.
	<i>Milium effusum</i>	.	.	1	+	.	.	.
	<i>Carex sylvatica</i>	.	.	2	1	2	1	1
	<i>Paris quadrifolia</i>	.	.	+	.	.	+	.
	<i>Stachys sylvatica</i>	.	.	1	1	1	2	1
	<i>Primula elatior</i>	.	.	1	1	.	1	.
	<i>Scrophularia nodosa</i>	+	.
	<i>Stellaria holostea</i>	1	1
	<i>Quercus-Fagetea</i>							
	<i>Anemone nemorosa</i>	.	.	1	3	2	.	.
	<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1	.	2	2	2	1	1
	<i>Melandryum rubrum</i>	1	+
	Espèces des milieux rudéralisés							
	<i>Aegopodium podagraria</i>	2
	<i>Chelidonium major</i>	1
	<i>Geranium robertianum</i>	.	.	1	1	.	1	.
	<i>Lunaria annua</i>	+
NIVEAU DE NATURALITÉ								
	Fragmentation	1	1	3	3	3	3	3
	Composition dendrologique	1	1	3	3	3	3	3
	Structure	1	1	1	1	1	1	1
	Fonctionnalité	2	2	2	2	2	2	2

La forêt de confluence avec l'Ill couvre 1,5 km² en continu. C'est une aulnaie à frêne (*Alno-Carpinetum*) à bon niveau de naturalité, nettement plus riche en espèces et de structure remarquable (Schnitzler, 1988 ; Schnitzler, 1995). Les populations de renouées n'arrivent pas à y pénétrer et ne se trouvent qu'au bord des chemins.

Le transect Zimmerbach/Illhauesern de la basse vallée de la Fecht

Le niveau de fonctionnalité de ce transect est identique aux précédents. Les gradients édaphiques sont semblables, mais accentués en ce qui concerne les textures par une meilleure représentativité des secteurs alluviaux (qui vont de la basse vallée à la confluence avec l'Ill). C'est pourquoi les taux de sable grossier présentent des valeurs fortement contrastées (83 % dans la basse vallée ; 12,6 % à la confluence) (Tab. I).

Les paysages de ce transect sont très altérés par les nombreuses activités humaines, ce qui était déjà dénoncé par Hoff en 1975 : « Le schéma directeur d'aménagement et d'urbanisme prévoit que le cône alluvial forestier sera un espace vert boisé, un site naturel protégé et une zone de risque naturel. Fort bien : mais si une zone fragile à protéger est un endroit où on plante du peuplier en rangs d'oignons, où on met une porcherie, où les prairies se transforment en champs de maïs, où on prévoit un centre hippique, où on creuse des carrières, où des décharges d'ordures sauvages se multiplient, où une route est projetée.. je ne suis pas d'accord. »

La couverture forestière (Tab. IV) au débouché de la vallée de Munster et sur le cône est très fragmentée, occupant de petites unités au milieu de zones ouvertes. Cet état semble s'être encore aggravé depuis l'étude phytoécologique faite par Hoff. Les forêts résiduelles sont des aulnais à frêne incluant des saules fragiles (*Pruno-Fraxinetum*), entrecoupées de plantations de peupliers. Les renouées envahissent complètement les sous-bois, mais cette invasion se limite aux 25-30 premiers mètres perpendiculairement à la rivière.

En aval se trouve un massif forestier de surface plus importante peu fragmenté, dont l'association principale est l'*Alno-Carpinetum*. Les populations de renouées y sont plus discontinues, ne pénétrant dans ce milieu fermé et plus résistant qu'à l'état de pieds isolés, dans les trouées, au bord des chemins ou des bras d'eau.

DISCUSSION

Relations entre degré d'invasion et facteurs écologiques

Les observations effectuées dans les 3 transects confirment les relations étroites entre caractéristiques hydrologiques et sédimentaires des écosystèmes alluviaux. Les populations de renouées sont très invasives dans les conditions de bon drainage sur sols acides et riches en éléments minéraux. Les facteurs aménagement des rivières et trophie des eaux sont également primordiaux, mais n'ont pu être comparés à des rivières à fonctionnement plus naturel, qui n'existent pas dans ces secteurs.

TABLEAU IV

Forêts riveraines de la Fecht.

	Nombres d'espèces Numéros des relevés	Basse vallée								Cône alluvial								Confluence		
		13 1	14 2	18 3	16 4	22 5	16 6	13 7	18 8	16 9	19 10	12 11	21 12	19 13	23 14	9 15	18 16	17 17	23 18	14 19
ARBRES																				
Espèces allochtones	Populus sp (cultivar)	2	.	1	2	2	2	2	.	.	.	2
	Robinia pseudacacia	+	.	.	.	1	.	.	.	3	2	2	1	.	.	
Espèces autochtones	<i>Alno-Ulmion</i>																			
	Fraxinus excelsior	+	2	.	.	2	.	1	+	.	.	.	2	.	.	.	3	4	4	2
	Alnus glutinosa	1	2	2	2	1	2	4	4	.	.	.	1	.	2	.	1	2	1	
	Salix fragilis	1	1	1	+	1	
	Prunus padus	.	.	2	3	1	3	.	3	+	+	1	2	.	
	Ulmus laevis	1	1	1	1	.	.	
	<i>Tilio-Acerion</i>																			
	Acer platanoides	.	1	.	.	1	+	
	Acer pseudoplatanus	.	1	2	1	2	1	+	.	1	2	.	
	Prunus avium	+	.	+	
	<i>Fagetalia, Querco-Fagetea</i>																			
	Quercus robur	+	.	1	.	+	.	1	.	.	1
	Acer campestre	2	.	1	+	.	
LIANE LIGNEUSE	Hedera helix	.	+	1	+	.	
LIANES HERBACÉES	Galium aparine	5	1	2	2	2	.	2	.	2	2	1	1	1	1	2	1	.	.	
	Humulus lupulus	1	.	1	1	1	
ARBUSTES/RONCE																				
Espèces autochtones	<i>Alno-Ulmion</i>																			
	Cornus sanguinea	+	2	.	
	Sambucus nigra	1	1	
	<i>Querco-Fagetea</i>																			
	Corylus avellana	+	
	Crataegus laevigata	+	
	Rubus fruticosus	.	.	+	1	3	1	2	1	.	.	2	1	.	

		Basse vallée								Cône alluvial						Confluence			
HERBACÉES																			
Espèces allochtones	Fallopia japonica	5	5	4	4	4	+	2	1	5	.	5
	Impatiens glandulifera	1	.	1	.	.	1	.	.	1	1	1	.	.	.	4	1	.	.
Espèces autochtones	Alno-Ulmion																		
	Urtica dioica	2	.	3	3	4	2	2	2	2	2	1	3	3	4	.	2	1	1
	Lamium maculatum	2	2	2	2	2	.	2	.	2	2	2	.
	Glechoma hederacea	.	.	1	1	2	.	1	2	1	3	.	2	2	1	2	3	3	4
	Alliaria officinalis	2	1	.	1	2	.	.	2	.	.	.	1	1	.	.	.	1	1
	Geum urbanum	.	.	.	+	1	.	.	.	1	1	+	1	1	1	.	.	1	2
	Rubus caesius	1	.	.	.	+	.	2	2	.
	Impatiens noli-tangere	1	.	1	.	2	2
	Festuca gigantea	+	+	.	1	1	.
	Circaea lutetiana	1	2	2	.	.	2	1
	Carex remota	.	1	+	.	.	3	.	1	.	.	.	1	.	+
	Allium ursinum	1	.	5	.	.
	Poa trivialis	+	.	1	.	+	.	.	1	2	1	.
	Ranunculus repens	1
	Carex strigosa	1	.	.
	Deschampsia caespitosa	1	.	+
	Fagetalia																		
	Lamium galeobdolon	2	3	3	2	5	5	2
	Milium effusum	+	1	.	.	.	1	.	1
	Carex sylvatica	+	+	.	1	.	.	2
	Paris quadrifolia	+	1	.	1	.	1	.
	Polygonatum multiflorum	+	.	.	+	.	.	.	2	.
	Arum maculatum	1	.	.	.	+	+	1	.	1	.
	Stachys sylvatica	.	.	+	+	.	.	2	+	.	.	.	1	1	.	1	.	.	.
	Primula elatior	1	.	+	1	.	.	.
	Impatiens parviflora	1	.	1	.	1	.	1	.	1	+	+	.	.	.

Le tableau V propose une évaluation quantitative des facteurs majeurs favorables à l'installation de renouées, en déterminant 3 degrés d'invasibilité. Ces degrés en s'additionnant, permettent de déterminer le niveau global d'invasion dans un milieu donné. La droite de régression présentée en figure 1 à partir de ces données permet d'établir une bonne corrélation linéaire ($r = 0,908$ à $p = 0,001$) entre le total des points favorables et le niveau d'invasion.

TABLEAU V

Facteurs abiotiques et biotiques responsables du niveau d'invasibilité des renouées asiatiques.

	Piémont vosgien sud Bruche	nord Bruche	Rhin	Ill	Moselle Amont	Moselle Aval	Meuse	Sarre	Nied
CARACTÉRISTIQUES HYDROLOGIQUES									
Débit > 3 m ³ /s	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Aménagements (enrochements, seuils)	1	0	1	1	1	1	1	0	1
Inondations par eaux eutrophisées	1	1	0	1	1	1	1	1	1
CARACTÉRISTIQUES SÉDIMENTAIRES									
pH acide	2	2	0	0	2	0	0	2	0
Richesse en bases	1	0	1	1	1	1	1	0	0
Texture grossière	1	1	1	0	1	0	0	0	0
FACTEURS BIOTIQUES									
Recouvrement important d'écosystèmes artificiels (plantations, cultures, chemins...)	1	0	0	0	0	1	0	0	0
Total des points	8	5	4	4	7	5	4	4	3
NIVEAU D'INVASION (3 : élevé ; 2 : sporadique ; 1 : quasiment absent)	3	2	1	1	3	2	1	2	1

1 : facteur d'impact positif pour l'installation de la renouée

2 : facteur d'impact fortement positif pour l'installation de la renouée

0 : facteur absent

Un bon niveau de naturalité des forêts ne peut empêcher l'invasion le long des berges (invasion longitudinale). Ceci n'est guère étonnant dans des systèmes amont faiblement structurés, pauvres en espèces et largement ouverts aux plantes allochtones. Mais ces forêts font barrière à une invasion transversale vers les marges de la plaine. Ces faits ont pu être vérifiés le long de la Fecht et de la Doller, où les aulnaies à frêne et les saulaies riveraines subnaturelles ne sont envahies que sur 100 m au plus, en comparaison avec les écosystèmes Giessen (ou Moselle et Thur), hautement anthropisés, où les renouées pénètrent vers les marges via les bords de chemin, les cultures ou les plantations.

En conditions hydrologiques et édaphiques moins favorables, les renouées perdent leurs pouvoirs de parfaits compétiteurs. Des milieux naturels (forêts) ou semi-naturels (prairies) arrivent à empêcher l'extension de ces espèces ou à la ralentir considérablement. C'est ce qui se passe à l'aval des cônes de déjection de

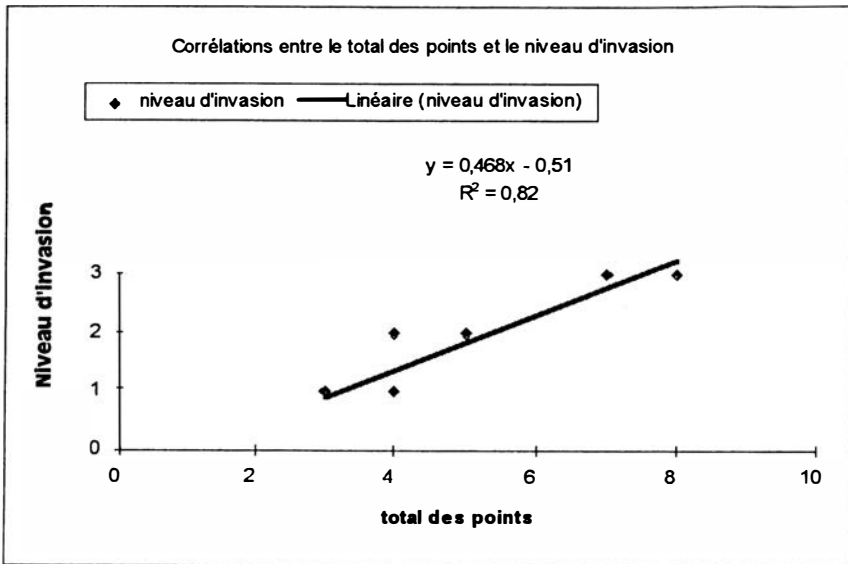


Figure 1. — Relation entre la somme des degrés d'invasibilité (total des points) et le niveau d'invasion d'un milieu par les renouées asiatiques.

la Fecht, du Giessen et de la Bruche. L'expansion des renouées est d'autant plus ralentie que la forêt est d'un bon niveau de naturalité, comme c'est le cas des forêts de confluence du Giessen et de la Fecht ou des saulaies si elles arrivent à un certain degré de maturité (cas de la Basse-Bruche).

Les résultats et discussions développés jusqu'à présent permettent de supposer que la propagation de la renouée dans ce secteur est arrivée à un point relatif de stabilité. Cependant, l'invasibilité constitue toujours une menace dans le secteur des Vosges et du Haut-Rhin, si les altérations du système alluvial se poursuivent. Les populations de renouées semblent également poursuivre leur colonisation, mais de façon très lente dans des milieux moins favorables comme la plaine de l'Ill ou dans les vallées de la Meuse et de la basse Moselle. Il est probable qu'elle se poursuivra dans les temps à venir, si ces sites n'incluent que des écosystèmes rudéralisés. Mais ces populations ne pourront probablement jamais atteindre la vigueur observée dans les secteurs du piémont.

PERSPECTIVES GÉNÉRALES

UNE MENACE POUR LA BIODIVERSITÉ ?

De nombreux articles développent les inconvénients de l'invasion des populations de renouées en Europe. Certains soulignent également les avantages que peuvent procurer ces plantes. Mais pour être objectif, il faut séparer les

inconvénients que présentent ces plantes pour le fonctionnement de l'écosystème alluvial d'une part, et pour les activités humaines liées à ces écosystèmes d'autre part.

La venue, voire l'invasion des renouées asiatiques dans les écosystèmes alluviaux d'Europe ne présentent aucun inconvénient majeur pour la flore locale, ni pour les écosystèmes forestiers riverains. On reproche à ces plantes d'augmenter le sapement des berges, mais ce processus est naturel à l'écosystème alluvial, et les ripisylves y sont parfaitement adaptées. Au contraire, il est bien connu que c'est l'arrêt des phénomènes naturels d'érosion et d'alluvionnement, provoqué par les aménagements divers des rivières, qui est souvent gravement dommageable aux forêts riveraines (Décamps & Naiman, 1989 ; Carbiener & Trémolières, 1990 ; Amoros & Petts, 1993). D'autres méfaits lui sont reprochés, comme la perte de biodiversité des rivières. Nous avons vu que ceci est totalement faux pour l'ensemble des milieux alluviaux, où la renouée ne fait que cohabiter avec la flore autochtone. Elle ne devient réellement invasive que dans les milieux très particuliers décrits précédemment, bien drainés, et à sols richement minéralisés et faiblement acides. Dans ce cas, la renouée pénètre dans les saulaies naturelles et les aulnaies à frêne et à saule riveraines, qui sont des écosystèmes fonctionnellement instables et peu résistants aux invasions de plantes. Ces populations remplacent les mégaphorbiaies d'*Urtica dioïca*, de *Phalaris arundinacea* ou de *Convolvulus sepium*. La perte en biodiversité n'est donc pas considérable, d'autant moins que bien des plantes forestières eutrophes ne disparaissent pas. Le remplacement des orties par des renouées pourrait s'expliquer par l'eutrophisation artificielle des eaux des rivières européennes.

L'invasion des renouées dans les aulnaies à frêne et à merisier à grappe, milieux complexes et riches en espèces, n'est possible que lorsque ce type forestier est fragilisé par des traitements sylvicoles et des aménagements hydrauliques. Nous avons pu observer ce phénomène dans les forêts primaires de Lanzhôt en République tchèque : les renouées colonisent les plantations des bords de la Morava, mais ne peuvent même pas pénétrer dans les trouées de l'aulnaie à frêne de Ranspurk, qui présente le plus haut degré de naturalité d'Europe pour ce type phytosociologique. Cette résistance s'observe également dans les forêts gérées, pourvu qu'elles conservent une certaine biodiversité naturelle. Il est donc impossible que ces milieux soient envahis à l'avenir, tant que leur fonctionnalité naturelle sera respectée par les aménageurs et les forestiers.

L'invasion des renouées dans les milieux alluviaux peut être considérée comme un signal d'alarme : elle témoigne d'un degré d'altération du fonctionnement naturel, dû aux surexploitations humaines. La renaturation des systèmes alluviaux apparaît donc comme le moyen le plus logique pour une lutte à long terme contre l'invasion.

En revanche, les populations de renouées asiatiques gênent parfois beaucoup les activités humaines le long des rivières. Elles rendent l'accès des berges difficile et pénible (mais seulement lorsque ces plantes sont très invasives, ce qui n'est pas le cas de toutes les rivières d'Europe). La nécromasse, importante, peut obstruer les grilles des parties canalisées. En augmentant les sapements de berge, les renouées rendent instables les rivières artificiellement stabilisées (Child *et al.*, 1992).

Cependant, il faut savoir que les enrochements, seuils, barrages et plantations d'arbres après destruction de la ripisylve naturelle sont les causes directes de la perte de fonctionnalité des forêts alluviales. A ces dommages considérables sur

l'environnement alluvial s'ajoutent, on l'a vu, les pollutions des eaux. Ces divers aménagements et pollutions modifient (ou détruisent) la composition floristique naturelle, favorisant de ce fait l'installation des populations invasives de renouées géantes. Il est donc illogique que les aménageurs responsables de ces dégradations accusent la plante d'être une cause directe de perte de biodiversité ! (Scott & Marrs, 1984 ; Beerling, 1991). A l'inverse, certains auteurs reconnaissent au contraire dans les villes une augmentation de la biodiversité grâce aux populations sauvages de renouées, qui poussent à travers le macadam le long des chemins, et le long des rivières rectifiées. Ils soulignent la venue de géophytes, la richesse en oiseaux, en abeilles (la renouée est une plante mellifère) et en invertébrés. Ces qualités sont appréciées en milieu urbain, où la biodiversité naturelle est très basse (Child *et al.*, 1992).

PERSPECTIVES : LES RENOUÉES ASIATIQUES GÉANTES CONTINUERONT-ELLES LEUR EXPANSION ?

La répartition des populations de renouées asiatiques en Europe semble directement en liaison avec les variables climatiques. Un modèle établi par Beerling *et al.* (1995), utilisant 3 variables bioclimatiques (la moyenne thermique des mois les plus froids, la somme annuelle des températures supérieures à 5 °C, et le rapport entre l'évapotranspiration réelle et l'évapotranspiration potentielle), a permis de conclure que les variables précitées correspondaient bien aux limites biogéographiques actuelles de la plante, dans ses contrées d'origine et ses contrées d'adoption. Ainsi, *Fallopia japonica* occupe globalement la même aire biogéographique en Europe qu'en Asie du sud-est. En Europe, l'espèce ne dépasse pas le 43° de latitude vers le sud, caractérisé par le climat méditerranéen à étés très secs. L'absence de précipitations estivales est donc un facteur limitant majeur pour la renouée. Du point de vue thermique, la renouée ne dépasse pas l'isotherme annuel 14 °C, qui correspond à 43° de latitude.

Vers le nord, la limite d'expansion de la renouée est parallèle à celle de la forêt caducifoliée, qui correspond à une température moyenne annuelle supérieure à 4 °C. En liaison avec ces informations, le facteur limitant vers le nord serait la longueur de la saison végétative, la plante nécessitant un minimum de jours pour accumuler des réserves dans son rhizome. Elle souffre également des gels tardifs, qui raccourcissent les périodes d'assimilation chlorophyllienne. Ces limites nordiques sont également celles rencontrées en altitude.

Cependant, ces résultats ont également démontré que si *Fallopia japonica* n'était limitée que par des paramètres climatiques, elle aurait une aire de répartition géographique bien plus grande que celle constatée. Ainsi son absence d'une zone bioclimatique favorable dans certaines montagnes du Vietnam pourrait être due à la compétition avec une renouée sympatrique, *Fallopia multiflora*. Cette espèce a également été introduite en Europe, mais ne s'y est pas naturalisée. Le modèle suggère également une distribution vers l'ouest bien plus large que celle qui a été répertoriée, jusqu'à la frontière du Tibet avec l'Inde, voire jusqu'aux montagnes du Pakistan. Dans ce cas, l'absence de *Fallopia japonica* pourrait être due soit à l'existence de barrières géographiques (grandes gorges) soit à une compétition avec d'autres espèces rhizomateuses de Polygonacées, comme *Polygonum polystachyum*, *P. campanulatum* et *P. alpinum*.

Les conclusions de l'étude soulignent que la renouée a globalement atteint les limites de son aire géographique dans le monde. Cependant, il est à prévoir, selon

« The Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) », qu'un doublement de la concentration en CO² provoquerait une augmentation de la température moyenne globale de 2,5 °C, à raison de 0,3 °C par décennie. Selon les prédictions de ce modèle, *Fallopia japonica* étendrait sa colonisation vers les régions nordiques et les montagnes scandinaves. Vers l'est, les renouées pourraient s'étendre entre la Baltique et l'Oural. Certaines parties de l'Islande deviendraient potentiellement colonisables. En revanche, l'espèce deviendrait moins abondante au nord de l'Europe centrale et dans les parties sud par décroissance de l'humidité, hormis dans les montagnes. Cependant, une telle prédiction doit être prise avec prudence. En effet, sous l'effet d'une augmentation de concentration en CO², les plantes augmentent leur rendement photosynthétique et diminuent la conductance des stomates. Ceci permet donc l'installation d'une stratégie d'économie de l'eau, qui peut aider les renouées à surmonter les problèmes de sécheresse.

Un autre facteur peu connu, et dont il faut tenir compte, est celui de changements de relations compétitives éventuelles qui peuvent apparaître avec des herbivores ou des pathogènes.

LES MOYENS DE LUTTE

Les moyens de lutte qui ont été utilisés n'ont guère été efficaces jusqu'à présent. Ceci est compréhensible si on considère à la fois l'arsenal formidable de défenses naturelles de *Fallopia japonica*, et l'augmentation constante des opportunités de propagation que lui offre l'homme, par l'eutrophisation des eaux, les aménagements des rivières et le remplacement des écosystèmes naturels ou semi-naturels bien structurés et résistants, par des néo-milieus rudéralisés et instables, propices à l'invasion. A ces facteurs s'ajoutent ceux de l'introduction volontaire (comme plante ornementale) ou involontaire (par dépôt de terres contenant des rhizomes).

La renaturation du milieu alluvial

Elle n'a jamais été proposée en Europe, sauf par Schwabe & Kratochwil (1991). La renaturation des milieux alluviaux consiste en une simple restauration de l'équilibre dynamique de la rivière par suppression des enrochements et des seuils et barrages (ce qui signifie l'acceptation d'une érosion naturelle de la rivière et l'épandage des crues vers les marges des vallées), avec diminution de la pollution des eaux et re-création d'une ripisylve à dominance d'aulne et de frêne ou d'une prairie.

Cependant, même si une telle renaturation se faisait, elle ne résoudrait pas tout. Nous avons vu que les bords de rivière naturels et les forêts pionnières à saules sont accueillants pour les plantes invasives. A ces actions doit donc se rajouter une action directe de lutte.

La destruction par la fauche

Elle simule une perturbation qui détruit partiellement la biomasse. Les réactions de la renouée par rapport à la fauche sont les suivantes : augmentation des densités des tiges, diminution de hauteur et de diamètre. L'augmentation des densités des tiges est due à une levée de la dormance des néo-bourgeons des

rhizomes, très nombreux, qui édifient de nouvelles tiges à partir des réserves des rhizomes. Les diminutions des hauteurs et diamètres sont à mettre sur le compte d'un épuisement des réserves durant l'année. L'année suivante, la plante démarre avec un taux de réserves inférieur à celui d'une plante non fauchée, ce qui explique la moindre vitalité de l'appareil végétatif. Les fauches suivantes affaiblissent encore la plante, mais pas suffisamment pour diminuer le nombre de tiges.

Ces résultats sont conformes à ceux attendus pour des espèces à stratégies de compétiteurs, qui réagissent à la perturbation par un réajustement morphologique rapide, par des prélèvements des réserves du rhizome, afin de reprendre au plus vite l'activité chlorophyllienne. Il est probable que l'appareil souterrain réagit également par un allongement des racines. Ceci explique que les renouées ne soient pas détruites par deux années de fauche, surtout dans des sites où elles ont éliminé les concurrents, et où les espaces aérien et souterrain sont libérés. Baker (1988) suggère qu'une population locale de renouées ne peut être éradiquée que s'il y a coupe tous les 15 jours durant toute la période de végétation, et durant 2 ans. Mais cette méthode n'est possible que si elle s'applique dans des sites présentant des conditions de stress importants (pauvreté en nutriments ou en eau, compétition avec d'autres espèces). Il faudrait y ajouter un reboisement des berges sur une largeur conséquente (supérieure à 100 m si possible, en évitant d'y implanter des forêts trop artificialisées et surtout d'entretenir les berges).

Les principes du pâturage

Ce sont les mêmes que ceux du fauchage : la répétition d'une perturbation jusqu'à épuisement des ressources de la plante. Ces méthodes sont employées dans des milieux sensibles comme les bords de rive ou les réserves naturelles (Child *et al.*, 1992). Cette méthode nécessite un pacage 3 à 4 fois par an avec une vingtaine d'animaux (moutons notamment).

L'arrachage des rhizomes

Il a été tenté mais n'a pas donné de résultats concluants, puisque de nouvelles pousses de jeunes renouées apparaissent dès l'année suivante, à partir du système souterrain (qui peut atteindre plusieurs mètres dans le sol). Ce traitement ne peut se concevoir que lorsqu'apparaissent des pieds de renouée dans un écosystème.

Les moyens chimiques

Les essais de destruction par les hormones, stérilisants du sol, ne donnent que des résultats imparfaits, grâce à la présence d'îlots cellulotiques dans les rhizomes (Fuchs, 1957). L'usage des herbicides a débuté par des produits à grande rémanence dans le sol comme le dicamba et le picloram (Beerling, 1990). Dans des milieux sensibles comme les milieux alluviaux, ces herbicides sont à proscrire au profit de produits non rémanents comme le glyphosate. Cette molécule, qui agit par absorption foliaire et stockage dans les racines, est libérée dans l'environnement sous forme de métabolites instables et non rémanents dans les sols. Le produit pourrait donc être utilisé sans grand danger pour l'écosystème terrestre, s'il n'y avait pas le problème grave de son manque de sélectivité. Mis dans les mains de personnes pressées ou peu scrupuleuses, le glyphosate détruit toute la biodiversité naturelle. De plus, il ne détruit pas entièrement les populations très invasives de

renouée, dont les rhizomes se reconstituent. Si même c'était le cas, il n'empêcherait pas la recolonisation ultérieure de ces sites par d'autres fragments apportés par le courant.

Le glyphosate est utilisé en Grande-Bretagne à raison de 1,8 kg/ha lorsque la plante atteint 1 m, au cours du mois de mai. Les tiges aspergées sont coupées 3 semaines après pour permettre une application ultérieure en juillet-août (Shaw, 1996).

Les moyens biologiques

La lutte biologique utilise des consommateurs spécialisés de l'espèce invasive, comme des insectes herbivores ou des pathogènes fongiques. Ce moyen présente des inconvénients et des avantages. Les inconvénients sont au nombre de deux qui sont communs avec les autres moyens de lutte. Tout d'abord, les résultats sont du domaine du long terme, car la mise en oeuvre est lourde et les effets prédateur/proie sont longs. Mais les temps de latence sont tout aussi longs pour découvrir une nouvelle molécule chimique, l'éprouver et la lancer sur le marché (Shaw, 1996). Ensuite, la méthode n'arrivera pas (comme les autres d'ailleurs) à éradiquer la plante d'Europe ; elle ne pourra au mieux qu'en atténuer la vigueur et la compétitivité.

Les avantages de la lutte biologique sont originaux par rapport aux méthodes précédentes lorsque les agents introduits seront réellement actifs ; le contrôle qu'ils exerceront sur les populations se perpétuera de lui-même, ce qui évitera des dépenses ultérieures. Il s'agit donc d'un investissement rentable à très long terme, qui évite les résistances développées par les plantes vis-à-vis des herbicides. Ce moyen de contrôle n'affecte pas la santé de l'environnement et celui de l'homme en particulier, ce qui est moins sûr pour les méthodes chimiques (Strobel, 1991).

Pour résumer, le contrôle biologique est permanent, peu coûteux en regard de l'efficacité à très long terme et acceptable pour l'environnement. Mais cette dernière condition n'est pas remplie si l'on tente d'augmenter l'efficacité des consommateurs par des aspersions subléthales d'herbicides, afin de les rendre plus sensibles aux attaques biologiques (Fowler *et al.*, 1991).

La lutte biologique contre la renouée s'est moins développée que celle de la recherche d'armes chimiques, sauf en Angleterre, où les recherches datent déjà de plus de 10 ans. Les réticences européennes semblent venir de la peur d'une invasion par les insectes, susceptible de provoquer des dégâts nouveaux. Mais pour les chercheurs anglais, dont Shaw (1996), ce cas n'est jamais arrivé jusqu'à présent, car les contrôles sont extrêmement rigoureux.

La mise en oeuvre de la lutte biologique suppose une série d'étapes, dont quelques unes ont déjà été effectuées depuis une vingtaine d'années. Il faut tout d'abord estimer les dommages économiques que provoque la plante sur l'environnement. Une deuxième étape est le recensement des consommateurs naturels dans le pays d'origine (ici Chine, Japon, Taiwan) et dans les pays d'accueil. Cette recherche quantitative n'a pas encore été faite. Seules des estimations qualitatives sont actuellement disponibles (Emery, 1983 ; Yano & Teraoka, 1995). Ces travaux mettent en exergue les grandes différences de dynamique des populations entre les pays d'origine et les pays d'accueil de la plante.

Au Japon, nous avons vu que les consommateurs sont nombreux et efficaces. Zwoelfer signalait déjà en 1973 un hôte particulièrement actif à Honshu, une des principales îles du Japon, *Gallerucida nigromaculata*. En Europe, le contraste est

grand : les arthropodes sont peu nombreux et non spécifiques de la renouée japonaise. Parmi ceux-ci, *Gastrophysa viridula*, arthropode autochtone au Royaume-Uni, a été proposé comme agent de contrôle, car il est relativement abondant, quoique exclusif du genre *Rumex*. Cet arthropode ne s'attaque à *Fallopia japonica* que si son « garde-manger » habituel fait défaut. Lorsque cet arthropode pond sur les feuilles de la renouée asiatique, 50 % des larves meurent, alors que le taux de mortalité n'excède pas 5 % sur l'hôte habituel (Chevin, 1968). Cet obstacle, selon Emery (1983), pourrait être levé par sélection génétique, mais de telles manipulations sont difficiles et coûteuses.

En revanche, l'introduction d'herbivores japonais très spécifiques à *Fallopia japonica* comme *Gallerucida nigromaculata*, qui provoque des dommages très importants aux populations (jusqu'à la quasi défoliation), est sérieusement envisagée, et un programme scientifique est à l'étude actuellement (Shaw, 1996). Il s'agirait d'effectuer pour cette espèce la troisième étape fondamentale dans tout programme de lutte biologique : l'épreuve de spécificité des hôtes dans les pays d'accueil, ceci afin d'éviter que l'ennemi introduit ne devienne une nouvelle « peste » pour les plantes autochtones, ornementales ou cultivées. Pour cela, les ennemis potentiels doivent être éprouvés sur une cinquantaine de plantes, qui soient des espèces génétiquement proches de l'espèce invasive, mais également des plantes similaires du point de vue biochimique ou morphologique.

En dehors des invertébrés, des chercheurs ont mis beaucoup d'espoir dans la spécificité possible de certaines espèces de champignons. En Grande-Bretagne, 4 espèces seraient susceptibles d'être candidates : *Ceriospora polygonacearum*, *Endophragmi cesatii*, *Pezizella effugiens* et *Phomospsis polygonorum* (Ellis & Ellis, 1985). Plus récemment, d'autres pathogènes fongiques de *Fallopia japonica* au Japon ont été recensés (Fowler *et al.*, 1991). Parmi eux, une rouille semble très prometteuse : *Puccinia polygoni-weyrichii*, très spécifique de *Fallopia japonica* au Japon. Les recherches concernant cette rouille en étaient en 1992 à découvrir qu'elle existait en Grande-Bretagne, mais sa spécificité n'était pas aussi grande.

Il apparaît, d'après les écrits publiés, que le contrôle biologique de la renouée a été étudié, de manière très minutieuse, et depuis fort longtemps. Cette recherche semble n'avoir pas abouti pleinement. Il ne reste qu'à espérer que des crédits seront proposés à ces organismes de recherche.

CONCLUSION

En guise de conclusion, nous reprendrons les affirmations les plus fréquemment entendues ou lues à propos de l'envahissement des renouées asiatiques en Europe, et nous les commenterons de manière résumée.

Les renouées vont envahir notre flore locale et tout détruire

Cette affirmation est fautive. Nous avons vu que les stratégies des renouées présentent des limites, comme la résistance naturelle des écosystèmes riches et diversifiés ou des conditions écologiques stressantes. Il est reconnu que l'expansion a atteint actuellement ses limites géographiques, et que la propagation en Europe continue par la constante progression des milieux rudéralisés aux dépens des prairies et des forêts riches et diversifiées.

Certains milieux ont échappé à l'envahissement jusqu'à présent : ce sont les milieux montagnards, aux conditions desquelles la renouée asiatique, originaire des plaines japonaises, n'est pas adaptée. Les milieux rudéralisés des montagnes ne sont donc colonisés que modérément. Il ne faudrait pas introduire l'écotype montagnard japonais, qui pousse jusqu'à haute altitude sur le mont Fuji, et qui heureusement, manque en Europe !

L'invasion des renouées a provoqué une perte de biodiversité

Cette affirmation doit être prise dans l'autre sens : c'est la perte de diversité naturelle, qui en déstabilisant les écosystèmes naturels et semi-naturels, a facilité l'expansion de cette espèce. La présence de la renouée peut donc servir de bioindicateur de perturbations anthropiques.

Il faut éradiquer les renouées d'Europe

Cette affirmation est totalement illusoire, car l'arsenal d'expansion des espèces asiatiques, notamment *Fallopia japonica*, est trop puissant. L'expansion est en outre favorisée par les conditions d'instabilité croissante des milieux anthropisés, notamment alluviaux, et l'eutrophisation des eaux dans ces sites. Aucun moyen, même la lutte biologique, n'est apparu jusqu'à ce jour, qui puisse supprimer cette plante, qu'il faut considérer désormais comme faisant partie de notre flore depuis son introduction.

Les seules méthodes efficaces sont la lutte chimique et la stabilisation des berges

Cet argument est cher aux aménageurs et bétonneurs de tous les pays d'Europe. Il est significatif que ces organismes, promoteurs d'une nature artificialisée et dominée, ne préconisent que des méthodes destructives et coûteuses au détriment de méthodes de « retour en arrière » vers une meilleure naturalité des écosystèmes alluviaux et la promotion de la lutte biologique.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé avec le concours financier de l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse. Nous remercions tout particulièrement Mr. Philippe Goetghebeur pour la critique du manuscrit.

RÉSUMÉ

Les comportements diversement invasifs des populations de renouées asiatiques du genre *Fallopia* dans les plaines d'Europe sont interprétés à la lumière des concepts de Grime (1979), à qui nous devons d'avoir réuni les caractéristiques écophysiologicals des plantes du monde tempéré en un certain nombre de stratégies biologiques. L'interprétation proposée s'appuie sur les données d'une

littérature très nombreuse concernant les caractéristiques génétiques, écophysiologiques et biogéographiques des renouées asiatiques et sur les résultats d'une étude phytoécologique réalisée dans les forêts alluviales du bassin Rhin-Meuse, dans lesquelles les renouées sont présentes à des degrés d'invasibilité très divers.

Les renouées asiatiques sont des espèces pionnières héliophiles, exigeantes en minéraux et en eau. Elles développent les stratégies des compétiteurs, c'est-à-dire : rapidité de croissance des organes végétatifs, gigantisme dans les parties aériennes et souterraines induisant un haut rendement photosynthétique et des réserves abondantes, périodes de floraison et fructification repoussées à l'automne, présence de substances allélopathiques, aptitude à la polyploïdie et à l'hybridation. Les conditions écologiques qui leur sont les plus favorables sont celles des milieux alluviaux à substrats acides, sol bien drainé, bonne nutrition minérale, perturbations rares et de faible intensité. Ces conditions sont celles de la plupart des plaines alluviales aménagées et aux eaux eutrophisées d'Europe dont les pentes du bassin-versant sont constitués de roches granitiques ou volcaniques acides. Les renouées y deviennent invasives, tant dans les zones dégradées par l'homme (bords de rive déboisées, enrochements) que sous couvert forestier, notamment lorsqu'il est fortement déstabilisé par l'homme (destruction de l'écosystème originel pour des plantations d'arbres exotiques). Dans les forêts plus riches en espèces ou plus naturelles, les renouées sont expulsées du couvert, mais s'étendent en masse le long des chemins, des digues ou dans les grandes trouées.

L'expansion des renouées est donc fortement liée aux opportunités qu'offrent les multiples activités humaines qui dégradent l'environnement alluvial : eutrophisation des eaux source de nutriments, arrêt des inondations à forte énergie cinétique sources de perturbations néfastes aux populations de renouées, destruction des habitats forestiers naturels qui opposent aux renouées conquérantes une stabilité suffisante pour les rejeter sur les bordures.

Dans les milieux alluviaux à substrat calcaire, l'expansion des renouées est considérablement plus faible, et essentiellement localisée sur les bords de rive déboisés. Il en est de même dans les situations écologiques de stress permanent (bords de route régulièrement fauchés, décombres).

Les stratégies biologiques propres aux renouées expliquent l'échec des moyens de lutte actuels employés contre les renouées asiatiques. La fauche n'est guère efficace en regard des aptitudes des plantes à réparer les dommages végétatifs, grâce à une expansion végétative rapide et des organes de réserve importants. La lutte chimique, si elle détruit les individus, ne détruit souvent pas les rhizomes, ce qui permet le départ de nouveaux individus les années suivantes. La conjonction de la lutte chimique et de la fauche en milieu alluvial est contrecarrée par l'efficacité de la reproduction végétative, qui permet une recolonisation rapide des lieux. Quoique coûteux, les moyens qui ont été mis en pratique jusqu'à présent n'ont jamais empêché l'expansion des espèces géantes, qui devrait se poursuivre vers le nord de l'Europe au fur et à mesure de l'élévation des températures dans les décennies à venir.

Les moyens de lutte efficaces à long terme sont au nombre de deux :

1) la renaturation des milieux alluviaux par un reboisement naturel et conséquent du lit majeur et une baisse des niveaux d'eutrophisation des eaux.

2) La lutte biologique par l'introduction de prédateurs naturels, provenant du Japon. L'intérêt de ce moyen de lutte est son efficacité à très long terme, à la différence des actions locales de destructions des populations. Les moyens de lutte

biologique sont étudiés depuis une dizaine d'années en Grande-Bretagne, et de nombreux résultats intéressants ont déjà été obtenus.

SUMMARY

The alien perennial knotweed (*Fallopia japonica*) as well as its close parent *Fallopia sachalinensis* frequently invade European plains. Various degrees in invasion are however observed in the floodplain forests of the Rhine-Meuse basin, which are here interpreted with the help of the genetical, ecophysiological and biogeographical characteristics of both species.

Fallopia japonica and *F. sachalinensis* may easily hybridize. Hybrids are viable thanks to polyploidy and vegetative reproduction. Their gigantic sizes, their large leaves, their big rhizomes, the rapid growth of stems and roots in spring allow a very efficient photosynthesis and a good nutrient stocking. Giant *Fallopia* species are light, nutrient and water demanding species. They become highly invasive (especially *F. japonica*) when soils are acidic, well-drained, inundation waters are eutrophic and when river functioning is badly altered by human activities (embankment, deforestation).

These conditions are frequent in Europe plains surrounded by granitic mountains and densely populated. *Fallopia japonica* invades deforested river edges, pioneer softwood forests (*Salix* or *Populus* species) or plantations of cultivated poplars. But when subnatural hardwood forests (*Quercus*, *Ulmus* or *Fraxinus* species) are still present along the river, *Fallopia* is only present by small scattered bushes within gaps or along the paths and clear-cuttings.

In calcareous floodplains, giant *Fallopia* species are scattered along deforested river edges and their expansion is slowed-down by competition with native species.

In situations of constant stress (lack of nutrient or water, for example along roads, dykes), *Fallopia* sp. can survive but will never become invasive.

The highly efficient biological strategies developed by giant *Fallopia* species (essentially competitors according the terminology of Grime 1979), the lack of natural enemies in Europe, the constant degradations of natural habitats (in which native species should be competitive) explain that *Fallopia* is in constant expansion from sea level to about 1 200 m altitude, in spite of local controlling methods. Frequent mowing are not efficient because *Fallopia* species can easily grow again and again after superficial destruction. Chemical actions destroy aerial stems but often do not reach rhizomes. The best way to decrease (but not eliminate) the knotweed invasion should be the renaturation of the alluvial floodplain and the availability of biological control agents.

RÉFÉRENCES

- ADACHI, N., TERASHIMA, I. & TAKAHASHI, M. (1996a). — Central die-back of monoclonal stands of *Reynoutria japonica* in an early stage of primary succession on Mount Fuji. *Ann. Bot.*, 77 : 477-486.
- ADACHI, N., TERASHIMA, I. & TAKAHASHI, M. (1996b). — Mechanisms of central die-back of *Reynoutria japonica* in the volcanic desert on Mt Fuji. A stochastic model analysis of rhizome growth. *Ann. Bot.*, 78 : 169-179.

- ADACHI, N., TERASHIMA, I. & TAKAHASHI, M. (1996c). — Nitrogen translocation via rhizome systems in monoclonal stands of *Reynoutria japonica* in an oligotrophic desert on Mt Fuji : filed experiments. *Ecological Research*, 11 : 175-186.
- ADLER, C. (1993). — Zur Strategie der Vergesellschaftung des Neophyten *Polygonum cuspidatum* unter besonderer Berücksichtigung der Mahd. *Tuexenia*, 13 : 373-397.
- ALBERTERNST, B., BAUER, M., BOCKER, R. & KONOLD, W. (1995). — *Reynoutria* Arten in Baden-Württemberg. Schlüssel zur Bestimmung und Ihre Verbreitung entlang von Fließgewässern. *Floristische Rundbriefe*, 29 : 113-124.
- AMOROS, C. & PETTS, G.E. (1993). — *Hydrosystèmes fluviaux*. Masson, Paris.
- BAILEY, J.P. (1989). — Putative *Reynoutria japonica* Houtt × *Fallopia baldschuanica* (Regel) Holub hybrids discovered in Britain. *Watsonia*, 17 : 163-181.
- BAILEY, J.P. & CONOLLY, A.P. (1985). — Chromosome numbers of some alien *Reynoutria* species in the British Isles. *Watsonia*, 15 : 270-271.
- BAILEY, J.P. & STACE, A. (1992). — Chromosome number, morphology, pairing, and DNA values of species and hybrids in the genus *Fallopia* (*Polygonaceae*). *Pl. Syst. Evol.* 180 : 20-52.
- BAILEY, J.P. (1994). — Reproductive biology and fertility of *Fallopia japonica* (Japanese knotweed) and its hybrids in the British Isles. pp. 141-158. In : L.C. de Waal, L.E. Child, P.M. Wade et J.H. Brock (eds). *Ecology and management of invasive riverside plants*. International centre of Landscape Ecology, Loughborough University, UK.
- BAKER, R.M. (1988). — Mechanical control of Japanese knotweed in an SSSI. *Asp.Appl. Biol.*, 16 : 189-192.
- BARRAL, V. (1994). — *Biologie et biogéographie de Polygonum cuspidatum*. Mémoire de maîtrise, Grenoble, 26 p.
- BEERLING, D.J. (1990). — The use of non-persistent herbicides to control riparian stands of Japanese Knotweed (*Reynoutria japonica* Houtt.). *Conference Industrial Ecology Group*, British Ecological Society, 121-130.
- BEERLING, D.J. (1991). — The effect of riparian land use on the occurrence and abundance of Japanese Knotweed (*Reynoutria japonica* Houtt.) on selected rivers in South Wales. *Biol. Conserv.* 55 : 329-338.
- BEERLING, D.J. (1993). — The impact of temperature on the northern distribution limits of the introduced species *Fallopia japonica* and *Impatiens glandulifera* in north-west Europe. *J. Biogeogr.* 20 : 45-53.
- BEERLING, D.J. & WOODWARD, F.I. (1994). — Climate change and the British scene. *J. Ecol.*, 82 : 391-397.
- BEERLING, D.J., BAILEY, J.P. & CONOLLY, A.P. (1994). — *Fallopia japonica* Houtt. Ronse Decraene. *J. Ecol.*, 82 : 959-979.
- BEERLING, D.J., HUNTLEY, B. & BAILEY, J.P. (1995). — Climate and the distribution of *Fallopia japonica* : use of an introduced species to test the predictive capacity of response surfaces. *J. Veg. Sci.*, 6 : 269-282.
- BROCK, J. & WADE, M. (1992). — Regeneration of Japanese knotweed *Fallopia japonica* from rhizome and stems. Observations from greenhouse trials. *IX^e colloque international sur la biologie des mauvaises herbes*, 85-94.
- BROCK, J.H. (1995). — Technical note : standing crop of *Reynoutria japonica* in the autumn of 1991 in the United Kingdom. *Preslia Praha*, 66 : 337-343.
- BROCK, J.H., CHILD, L.E., DE WAAL, L.C. & WADE, M. (1995). — The invasive nature of *Fallopia japonica* is enhanced by vegetative regeneration from stem tissues, pp. 131-139. In : Pysek P., Prach K, Rejmanek M. & Wade M.(eds). *Plant invasions. General aspects and special problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands.
- CARBIENER, R. & TRÉMOLIÈRES, M. (1990). — The Rhine rift valley groundwater-river interactions. Evolution of their susceptibility to pollution. *Regulated Rivers*, 54, 5 : 375-389.
- CHEVIN, H. (1968). — Influence de la plante-hôte sur le cycle évolutif de deux espèces de *Gastrophysa*. *Bull. Soc. Ent. Fr.* 73 : 128-140.
- CHILD, L.E., WAAL, L.C., WADE, P.M. & PALMER, J.P. (1992). — Control and management of *Reynoutria* species (Knotweed). *Asp. Appl Biol.*, 29 : 295-307.
- CONOLLY, A.P. (1977). — The distribution and history in the British Isles of some alien species of *Polygonum* and *Reynoutria*. *Watsonia*, 11 : 291-311.
- DECAMPS, H. & NAIMAN, R. (1989). — L'écologie des fleuves. *La Recherche*, 20, 208 : 310- 319.
- ELLIS, M.B. & ELLIS, J.P. (1985). — *Microfungi on land plants*. London, Croom Helm.
- EMERY, M.J. (1983). — *The ecology of Japanese Knotweed* (*Reynoutria japonica* Houtt.). *Its herbivores and pathogens and their potential as biological control agents*. M. Sc. Dissertation, UCNW Bangor, University of Wales.

- FERRAZZI, P. & MARLETTO, F. (1990). — Interesse apistico di *Reynoutria japonica* Houtt. *Apicolt. mod.*, 81 : 71-76.
- FIALA, K. (1976). — Underground organs of *Phragmites communis*, their growth, biomass and net production. *Folia Geobot. Phytotax.* 11 : 225-259, Prague.
- FOWLER, S.V., HOLDEN, A.N. & SCHROEDER, D. (1991). — *The possibilities for classical biological control of weeds of industrial and amenity land in the UK using introduced insect herbivores or plant pathogens*. Brighton Crop Protection Conference 1991.
- FUCHS, C. (1957). — Sur le développement des structures de l'appareil souterrain du *Polygonum cuspidatum* Sieb. et Zucc. *Bull. Soc. Bot. France*, 104 : 141-147.
- GRIME, J.P. (1979). — *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester.
- HARPER, C.W. & STOTT, K.G. (1966). — Chemical control of Japanese knotweed. *Rep. Agric. Hort. Res. Stn. University Bristol*. pp. 268-276.
- HIROSE, T. & TATENNO, M. (1984). — Soil nitrogen patterns induced by colonization of *Polygonum cuspidatum* on Mt. Fuji. *Oecologia*, 61 : 218-223.
- HOFF, M. (1975). — *Etude écologique des formations riveraines du cône alluvial de la Fecht*. Mémoire d'Ecologie, Université de Strasbourg.
- JALAS, J. & SUOMINEN, J. (eds) (1979). — *Atlas Flora Europaeae* : vol. 4 *Polygonaceae*. Societas Vanamo, Helsinki.
- 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 : 27-34.
- MARUTA, E. (1976). — Seedling establishment of *Polygonum cuspidatum* on Mt Fuji. *Jap. J. Ecol.*, 26 : 101-105.
- MARUTA, E. (1981). — Size structure of *Polygonum cuspidatum* on Mt Fuji. *Oecologia*, 60 : 316-320.
- MARUTA, E. (1983). — Growth and survival of current-year seedlings of *Polygonum cuspidatum* at the upper distribution limit on Mt Fuji. *Oecologia*, 62 : 316-320.
- MARUTA, E. (1994). — Seedling establishment of *Polygonum cuspidatum* and *P. weyrichii* var. *alpinum* at high altitudes of Mt Fuji. *Ecol. Res.*, 9 : 205-213.
- MARUTA, E. & SAEKI, T. (1976). — Transpiration and leaf temperature of *Polygonum cuspidatum* on Mt Fuji. *Jap. J. Ecol.* 26 : 25-35.
- MIYAWACKI, A., OHBA, T. & OKUDA, S. (1969). — Pflanzensoziologische Studien über die alpinen und subalpinen Stufen des Norikuradake Mitteljapans. *Rep. Natu. Cons. Soc. Japan*, 36 : 50-103.
- NISHITANI, S. & MASUZAWA, T. (1996). — Germination characteristics of two species of *Polygonum* in relation to their altitudinal distribution on Mt Fuji, Japan. *Arct. Alp. Res.*, 28 : 104-110.
- NISHIZONO, H., KUBOTA, K., SUZUKI, S. & ISHII, F. (1989). — Accumulation of heavy metals in cell walls of *Polygonum cuspidatum* roots from metalliferous habitats. *Plant Cell. Physiol.* 30 : 595-598.
- PYSEK, P. & PRACH, K. (1993). — Plant invasions and the role of riparian habitats : a comparison of four species alien to central Europe. *J. Biogeog.*, 20 : 413-420.
- SCHMITZ, J. & STRANK, K.J. (1986). — Zur Soziologie der *Reynoutria*-Sippen (Polygonaceae) im Aachener Stadtwald. *Decheniana* (Bonn), 139 : 141-147.
- SCHNITZLER, A. (1988). — *Typologie phytosociologique, écologie et dynamique des forêts alluviales du complexe géomorphologique ello-rhénan (plaine rhénane centrale d'Alsace)*. Thèse ULP Strasbourg.
- SCHNITZLER, A. (1995). — Community ecology of arboreal lianas in gallery forests of the Rhine valley, France. *Acta Oecologica*, 16, 2 : 219-236.
- SCHNITZLER, A. (1996). — Les forêts alluviales des lits majeurs de l'Allier et de la Loire moyenne entre Villeneuve/Allier et Charité/Loire. Etude phytosociologique, diagnostic de naturalité et propositions de renaturation. *Doc. Phyt.*, XVI : 25-44.
- SCHNITZLER, A., MULLER, S. & SCHLESIER, S. (1997). — *Ecologie, biogéographie et possibilités de contrôle des renouées asiatiques (Fallopia japonica et Fallopia sachalinensis) en Europe. Le cas du bassin Rhin-Meuse*. Rapport Agence de l'Eau Rhin-Meuse, 35 p + annexes.
- SCHROEDER, D. & GOEDEN, R.D. (1986). — The search for arthropod natural enemies of introduced weeds for biological control - in theory and practice. *Biocontrol News and information*, 7, 3 : 147-155.
- SCHWABE, A. & KRATOCHWIL, S. (1991). — Gewässer-begleitende Neophyten und ihre Beurteilung aus Naturschutz-Sicht unter besonderer Berücksichtigung Südwestdeutschlands. *NNA. Berichte*, 4 : 114-127.
- SCOTT, R. & MARRS, R.H. (1984). — Impact of Japanese knotweed and methods of control. *Asp. Appl. Biol.*, 5 : 291-296.

- SHAW, D. (1996). — *Research proposal : A classical biological control of Japanese knotweed in the United Kingdom using both arthropod and pathogenic agents collected from the plant's natural range*. Rapport en cours d'élaboration.
- STROBEL, G.A. (1991). — Biological control of weeds. *Scientific American*, July : 50-60.
- SUKOPP, H. & SUKOPP, U. (1988). — *Reynoutria japonica* Houtt. in Japan and in Europe. *Veröff. Geobot Inst. ETH*. 98 : 354-372.
- TANAKA, H. (1966). — The insect visitors of *Polygonum cuspidatum* Sieb. Et Zucc. *Collecting and breeding*, 28 : 141-143.
- WOLF, F.T. (1971). — The growth rate of *Polygonum cuspidatum*. *Journal of the Tennessee Academy of Science*, 46 : 80.
- YANO, K. & TERAOKA, M. (1995). — Notes on Lepidoptera feeding on *Polygonum cuspidatum* *Chugoku Kontyu*, 9 : 10-17.