

Les invasions des renouées asiatiques dans l'espace et dans le temps

Les dynamiques d'invasion dans le temps et l'espace des renouées et leurs conséquences sont au cœur des préoccupations des chercheurs et des gestionnaires d'espaces naturels et d'infrastructures. Quel effet provoque l'apparition de renouées dans un milieu et comment celui-ci change avec le temps ? Où vont-elles se disperser ensuite ? Quelle méthode permet de limiter l'abondance des renouées sur une surface, et en combien de temps ? Cet article de synthèse propose de dresser le portrait des processus et des facteurs qui sous-tendent les invasions des renouées de l'échelle de l'établissement des jeunes plantes à l'échelle régionale.



Après avoir suscité l'émerveillement des jardiniers durant près de cent-cinquante ans, les renouées asiatiques (*Reynoutria spp.*), renouée du Japon en tête (*Reynoutria japonica*), suscitent désormais l'intérêt des chercheurs et des gestionnaires de l'environnement depuis au moins trois décennies. Les raisons d'une telle attention partagée sont multiples. Pour les chercheurs, les renouées sont des curiosités fascinantes qui possèdent diverses caractéristiques atypiques. Par exemple, ces plantes possèdent des capacités d'hybridation étonnantes, avec des hybrides aux performances souvent supérieures à celles de leurs parents, et même des hybridations avec des espèces morphologiquement très éloignées comme des vignes grimpantes (*Fallopia baldschuanica*) ou même des lianes (*Muehlenbeckia australis*) (Bailey, 2013). L'arsenal chimique des renouées est également un sujet de recherche qui intéresse nombre de biologistes, chimistes et pharmacologues. Mais ce qui interroge sans doute le plus de chercheurs, tout en faisant le lien avec les intérêts des gestionnaires d'espaces naturels et d'infrastructures, sont les dynamiques d'invasion des renouées et leurs conséquences.

À la grande loterie de l'évolution, les renouées ont été gâtées. Dotées d'une croissance précoce et rapide ainsi que d'un système rhizomateux imposant, les renouées sont des géophytes qui ont la fâcheuse propension à fortement dominer les autres plantes herbacées. Les

renouées sont également très plastiques, et sont capables de pousser dans une large gamme de conditions environnementales. Des capacités de reproduction végétative très efficaces (par dispersion de fragments de tige ou de rhizome) et une résilience devenue proverbiale complètent le tableau pour faire des renouées l'un des complexes d'espèces les plus envahissants au monde. Ainsi, les renouées peuvent former des monocultures couvrant plusieurs centaines de mètres carrés. Elles dominent les abords de milliers de kilomètres de linéaires routiers, ferroviaires ou fluviaux, et ont réussi à coloniser et à devenir abondantes dans la quasi-totalité des pays tempérés de la planète et ce, avec une diversité génétique faible voire totalement nulle dans certaines régions (surtout pour la renouée du Japon). Si certains de leurs impacts ont pu être fantasmés ou exagérés (voir l'article de Lavoie, pages 14-19, dans ce même numéro), il ne fait nul doute que les renouées asiatiques peuvent être localement très problématiques pour la biodiversité ou les activités anthropiques.

L'étude des impacts des renouées, les efforts pour la prédiction de leurs dynamiques, et les innombrables tentatives de gestion et d'éradication de ces plantes ont occupé et continuent d'occuper des armées de chercheurs et de gestionnaires. Dans un sens, quel que soit l'objectif, il s'agit toujours d'étudier les dynamiques dans le temps et l'espace de ces plantes à différentes échelles : quel effet provoque l'apparition de renouées dans un milieu



① De nombreuses jeunes pousses de renouées apparaissent fréquemment sur les berges de cours d'eau après le passage de crues, comme ici sur les bords de la Saône à Anse.

© F.M. Martin (Iristea)

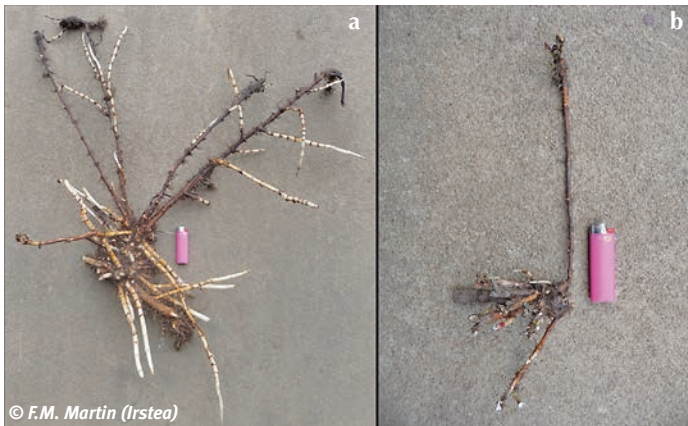
et comment celui-ci change avec le temps? Où vont aller les renouées plus tard? Quelle méthode permet de supprimer ou de diminuer l'abondance des renouées sur une surface, et en combien de temps? Or, en fonction de l'échelle spatiale ou temporelle considérée, les processus qui sous-tendent les dynamiques des renouées changent: l'augmentation en surface d'une tache de renouée n'est pas contrôlée par les mêmes processus que l'augmentation de l'aire de distribution de l'espèce à l'échelle du continent. Avoir une bonne compréhension de ce qui sous-tend les dynamiques d'invasions des renouées à différentes échelles spatiales est donc très important pour ne pas se tromper d'objectif, éviter les conclusions hâtives, et donc élaborer des questions de recherche ou des plans de gestion efficaces. Dans cet article, je propose donc de présenter quels sont les facteurs qui expliquent les dynamiques d'invasion des renouées asiatiques à différentes échelles spatiotemporelles.

Échelle de l'installation des jeunes renouées

La plus basique des dynamiques d'invasion est bien entendu celle qui fait qu'un jour la renouée n'est pas là, et que quelques jours après, elle est apparue. Pour s'établir à un endroit, les renouées doivent y envoyer ce que l'on appelle une propagule, c'est-à-dire soit une graine, soit un fragment de tige ou de rhizome. Il faut ensuite que la propagule donne naissance à une nouvelle plante et que celle-ci réussisse à s'installer, donc à survivre aux conditions environnementales particulières à la petite zone dans laquelle elle va grandir.

Sous certaines conditions, les renouées sont capables de produire de grandes quantités de graines. Pourtant, très peu de plantules de renouées sont retrouvées dans la nature. Cela s'explique par le fait que, si les graines de renouées germent en général très bien dans divers milieux, les plantules qui en sont issues sont extrêmement faibles et ne croissent que très lentement. Celles-ci ne tolèrent en effet pratiquement aucune compétition (lumière, eau, nutriments) de la part des autres plantes. Elles sont également très sensibles aux aléas météorologiques et ne supportent pas le gel ou la sécheresse, pas plus que les perturbations (une destruction de la jeune tige, par exemple). Ainsi, l'établissement des plantules dans l'environnement ne se fait que de manière sporadique et globalement imprévisible, sans doute après des perturbations locales importantes qui détruisent les autres espèces et augmentent donc la disponibilité en ressources (crues, travaux du sol, etc.) (photo ①).

C'est différent pour les jeunes renouées issues de fragments. Contrairement aux graines, les fragments (surtout de rhizomes) possèdent en général des quantités importantes de réserves dans leurs tissus. Les jeunes pousses de renouées issues de ces fragments disposent donc de ressources importantes qui leur assurent une croissance bien plus rapide et bien plus vigoureuse que celle des plantules. Tout ceci dépend évidemment du poids des fragments, et donc de la quantité de réserve qu'ils possèdent (normalement, il faut aussi que ceux-ci possèdent au moins un nœud). Des fragments de rhizome avec des poids de seulement 0,7 g ont pu régénérer et, en conditions optimales, le taux de régénération atteint généralement 100% pour des fragments de 8-10 g. En conditions



© F.M. Martin (Irstea)

De jeunes renouées issues de fragments ne produisent pas la même quantité de biomasse rhizomateuse en treize mois si on les laisse tranquilles (a), ou si on les fauche quatre fois (b).

naturelles, où les jeunes pousses sont soumises à des conditions moins idéales, les taux de régénération sont sans doute plus faibles à poids égal, et il est probable que les tous petits fragments ne régénèrent que s'ils sont dispersés dans des milieux peu contraignants. Néanmoins, le taux de régénération semble grimper en flèche avec le poids des fragments de rhizomes, et ceux-ci peuvent facilement peser des dizaines ou des centaines de grammes, voire des kilos. Les jeunes plantes issues de tels fragments seraient alors capables de tolérer des conditions très difficiles, avec des ombrages importants, de la compétition, des perturbations, et d'endurer des épisodes de stress. Dans une expérimentation récente en conditions semi-contrôlées, des jeunes renouées du Japon soumises à des ombrages de 80% ou à quatre fauches par an ont toutes réussi à survivre et à croître, alors qu'elles étaient issues de fragments de rhizome avec un poids moyen de seulement 16,4 g (photo 2).

On tient souvent pour acquis que les renouées aiment les espaces ensoleillés, assez riches et plutôt acides (certains auteurs disent même que celles-ci n'aiment pas les sols calcaires), et on en déduit généralement que les renouées ne peuvent s'installer dans des conditions différentes de celles-ci. Pourtant, il s'agit bien là d'une simplification qui n'est pas vraiment étayée par les données scientifiques. Le fait est que les renouées peuvent sans doute s'installer dans pratiquement n'importe quel habitat terrestre tempéré pourvu qu'elles soient issues de rhizomes suffisamment gros. On les a vues s'installer dans de nombreuses forêts de feuillus, et même dans des forêts de conifères, sur des sols riches comme très pauvres, acides ou basiques, minéraux ou organiques, pollués, sains, ou même salés, et dans d'innombrables milieux insolites (photo 3). Les deux seules choses empêchant l'installation des renouées de façon certaine sont les sols saturés en eau et les sols très secs. Certaines observations suggèrent également que certains sols ripariens¹ empêcheraient l'installation des propagules

1. Relatif à la rive d'une rivière.

de renouées, mais les causes exactes ne sont pas encore identifiées. Au-delà de ces situations, toute supposition quant à l'impossibilité d'installation des jeunes renouées serait pour le moins présomptueuse.

Échelle des populations de renouées

Une fois qu'une jeune pousse de renouée s'est bien installée dans son milieu, elle produit des rhizomes latéraux au bout desquels vont apparaître de nouvelles tiges (photo 2). Ces nouvelles tiges vont à leur tour produire des racines et, ce faisant, devenir ce que l'on appelle des ramets. Chaque ramet (une tige et ses racines associées) peut devenir indépendant, c'est-à-dire qu'il sera capable de vivre et de créer de nouveaux ramets à son tour même si on sectionne sa connexion (le rhizome) avec le ramet qui l'a initialement produit. L'ensemble des ramets connectés entre eux forme un fragment clonal, donc un individu physiologique. En effet, tant qu'ils restent connectés, les différents ramets peuvent partager des informations et des ressources (eau, nutriments) entre eux, favorisant ainsi le succès homogène du fragment clonal : le fragment clonal est donc un individu multiple. Si le fragment clonal est divisé en deux parties, elles deviennent deux individus physiologiques distincts, mais demeurent des individus génétiques identiques, donc des clones.

En milieu ouvert, la jeune plante va produire rapidement de nombreux ramets pour s'accaparer l'espace et ainsi empêcher la compétition venant d'autres plantes. Elle va donc s'étendre latéralement assez rapidement, tout en restant compacte, jusqu'à atteindre une densité en ramets optimale pour occuper au mieux l'espace sans se faire trop d'ombre à elle-même, tout en n'étant pas trop grande pour que les ramets puissent s'entraider (la distance de translocation des ressources par les rhizomes étant limitée). Une fois cette taille et densité atteinte, l'expansion latérale de la tache devrait devenir extrêmement lente : c'est ce qu'on appelle une croissance en phalange. C'est pour cela que de nombreuses taches mûres semblent ne pas grandir quand on les laisse tranquilles. En milieu ombragé en revanche, la renouée produira moins de rhizomes et donc de ramets. Par contre, elle produira des rhizomes plus longs pour mieux espacer ses ramets, ce qui présentera le double avantage de limiter l'auto-compétition pour la ressource lumineuse (qui est déjà rare), et d'augmenter la probabilité de placer un ramet dans un micro-habitat plus favorable : c'est la croissance en guérilla (Martin *et al.*, 2018). En théorie, cela veut dire que la plante s'étend latéralement plus rapidement qu'en cas de croissance en phalange puisqu'elle chercherait à explorer son environnement plutôt qu'à l'exploiter. Néanmoins, plus de recherches sont nécessaires pour confirmer cela.

En bien des lieux, les taches de renouées ne sont composées non pas d'un, mais de plusieurs fragments clonaux puisqu'elles sont le fruit de la dispersion et de la régénération de nombreux fragments de renouées (Martin *et al.*, 2018). C'est sans doute la seule raison qui puisse expliquer les taches de plusieurs centaines de mètres carrés que l'on rencontre souvent dans la nature. Hors milieu riparien, ce sont les activités anthropiques qui favorisent l'apparition de nouvelles taches de renouées

© Les renouées tentent de se satisfaire du milieu où elles atterrissent, qu'il soit favorable ou non : que ce soit dans une forêt mixte de République Tchèque (a), un talus autoroutier (b), un enrochement à Brooklyn (c), une chambre froide obscure (d), une armoire électrique ferroviaire (e), ou une pile de pont (f).



© F.M. Martin (Istéo)



▶ et l'étalement de celles déjà existantes (dépôts de déchets verts ou transport de terre contenant des fragments de renouées, gestion non maîtrisée, etc.). L'expansion latérale des taches peut également être due en partie à la compétition à laquelle se livrent les différents fragments clonaux qui les composent et qui les incitent à croître du côté où la place est libre : il est plus simple de fuir le combat que de tenter de battre son propre clone pour l'acquisition des ressources.

Sur les bords des cours d'eau, la situation est quelque peu différente. Les milieux ripariens sont en général soumis à des régimes de crues plus ou moins fréquents. Dans certaines conditions, ces crues peuvent arracher des bouts de renouées et les disperser au gré des flots dans des zones de dépôt. On ne sait pas vraiment à partir de quel débit les crues emportent des fragments de tiges

ou de rhizomes, mais on sait que toutes les propagules de renouée (y compris les graines) tolèrent l'immersion et le transport par les eaux (voir l'article de Puijalon *et al.*, pages 34-37, dans ce même numéro). La régénération des fragments de tige serait même augmentée par un passage temporaire dans l'eau. Le pouvoir destructeur des crues faciliterait en outre l'établissement des plantules et des jeunes ramets de renouée en détruisant une partie de la végétation concurrente et en déposant des sédiments chargés de nutriments. Ce mode de dispersion explique l'allongement des taches de renouées ripariennes, ainsi que la colonisation localement semi-continue des berges de cours d'eau (photo 4).

Échelle du paysage

À l'échelle d'un paysage (ou d'une région), la structuration des patrons de distribution des renouées se fait principalement par le processus de la dispersion à longue distance. À l'origine, dans un paysage, les renouées apparaissent grâce à une ou plusieurs populations fondatrices (cela dépend de l'historique d'introduction des renouées à l'échelle supérieure), qui essaïmeront au fil du temps dans la région en dispersant des propagules à distance. Il n'y aura pas forcément un front de colonisation continu dans le paysage, mais plutôt un gradient de densités de population lié aux dynamiques de dispersion courte et longue distance simultanément (Pyšek et Hulme, 2005).

Si l'une des populations fondatrices est située près d'un cours d'eau, alors celui-ci pourra, d'amont en aval uniquement, rapidement disperser les renouées dans les zones de sédimentation de son lit. Les populations filles ainsi créées continueront de recevoir de nouvelles propagules depuis les populations en amont, tout en participant à leur tour à la dispersion en aval (Duquette *et al.*, 2015). Les autres vecteurs de dispersion à longue distance sont bien évidemment les activités anthropiques. Ce seront d'ailleurs les seuls vecteurs de dispersion longue-distance pour les populations fondatrices qui ne sont pas ripariennes, ou qui peuvent faire remonter vers l'amont des propagules de renouées ou les déplacer entre bassins versants. Si elles sont difficiles à prédire, elles ne sont pas non

4 Les couleurs de l'automne montrent l'étendue de la colonisation des bords de cette rivière.



1 LA REPRODUCTION SEXUÉE DES RENOUÉES ASIATIQUES

À l'échelle des populations se déroule également un processus qui intervient en amont de la dispersion des graines : la reproduction sexuée. Celle-ci est loin d'être obligatoire chez les renouées dans leur aire d'introduction, et la plus grande part de l'invasion des renouées s'est faite par la dispersion de fragments de tiges et de rhizomes et non de graines. Pourtant, la reproduction sexuée, fréquente chez les renouées, est un phénomène extrêmement important d'un point de vue évolutif puisque c'est par là que s'opère la sélection naturelle.

Les renouées asiatiques sont gynodioïques. En clair, cela veut dire qu'il existe des fleurs hermaphrodites (mâle-fertiles) et femelles (mâle-stériles) sur des pieds séparés, donc grossièrement des individus mâles et des individus femelles. Cela implique que la reproduction en un site donnée soit contrainte par des processus à des échelles spatiales supérieures. En effet, pour qu'une tache de renouée puisse se reproduire sexuellement, il faut qu'il existe (à vol d'insecte pollinisateur) un individu du sexe opposé. Or, ceci dépend de la dispersion régionale passée des clones de chaque sexe, mais aussi de l'historique d'introduction des taxons de renouées à l'échelle continentale. En Europe de l'Ouest, seule des individus femelles de la renouée du Japon ont été introduits. Aussi, celle-ci ne peut se reproduire sexuellement seule, et le fait donc en s'hybridant avec la renouée de Sakhaline (produisant ainsi des renouées de Bohême), ou avec sa progéniture hybride, opérant alors ce qu'on appelle un rétrocroisement. En Europe de l'Est ainsi qu'en Amérique du Nord, d'autres génotypes fertiles de la renouée du Japon ont été introduits ou semblent avoir été introduits, ce qui lui permet de se reproduire sexuellement seule, même si elle s'hybride également volontiers dans ces régions. La renouée de Sakhaline, quant à elle, possède des individus des deux sexes dans divers régions du monde, mais les patrons spatiaux ainsi créés ne sont pas encore bien clairs. La renouée de Bohême, de nature hybride, parvient à se reproduire avec ses parents (les renouées du Japon et de Sakhaline), mais aussi de manière autonome sous certaines circonstances (Krebs *et al.*, 2010).

plus spatialement aléatoires mais semi-déterministes. En effet, il y aura plus souvent dispersion de renouées dans certaines zones (bords de routes, espaces densément peuplés, décharges, carrières, etc.) que dans d'autres (zones reculées, difficiles d'accès, inhabitées, etc.).

En fait, on peut imaginer un paysage ou une région comme une mosaïque d'habitats plus ou moins favorables à l'établissement des renouées. Si, comme on l'a vu précédemment, quelques rares habitats sont réellement impropres à l'installation des renouées, la plupart ne sauraient empêcher l'installation et le développement de clones issus de gros fragments de rhizomes (dans une région au climat favorable, évidemment). On lit souvent que les renouées ne poussent pas dans tel ou tel habitat (c'est d'ailleurs l'une des hypothèses de base de la plupart des modèles prédictifs régionaux), comme les forêts ou les montagnes, par exemple. Mais cela reflète plus un problème d'échelle temporelle d'observation qu'une véritable impossibilité biologique d'épanouissement pour les renouées. Les bords de routes, les friches ou les zones de sédimentation des cours d'eau de basse altitude sont plus envahis que les forêts, les zones d'érosion, ou les milieux de montagne car les premiers reçoivent plus de propagules (de natures et tailles diverses) et depuis plus longtemps que les derniers. En outre, il ne faut pas oublier que les renouées ne sont dans nos contrées que depuis moins de deux cents ans, elles n'ont pas fini d'avancer (Pyšek et Hulme, 2005 ; Martin *et al.*, 2018). Naturellement, les renouées préfèrent la lumière et ne sont pas dominantes en forêt. Mais on oublie vite qu'elles sont immortelles, et donc patientes. Même ombragées, elles peuvent attendre des décennies qu'une perturbation d'ampleur détruise la végétation dominante (coupe rase, incendie, maladie, etc.) pour, alors, exploser et empêcher la régénération des autres espèces végétales.

Conclusion

Les dynamiques d'invasion des renouées asiatiques, ou de toute autre plante invasive, forment une hiérarchie de processus spatiotemporels emboîtés les uns dans les autres. La dimension temporelle de ces dynamiques, souvent négligée, est fondamentale. Les processus des échelles spatiales les plus larges prennent plus de temps que ceux des petites échelles (expansion régionale contre établissement d'une plantule par exemple).

Considérer les renouées dans le temps est d'autant plus important qu'elles possèdent une nature duale, à la fois plantes à graines et plantes clonales, donc incroyablement persistantes. Sans perturbations (notamment anthropiques), l'expansion des renouées est extrêmement lente et leurs dynamiques naturelles se produisent donc à des pas de temps qui dépassent de beaucoup nos échelles d'observations habituelles. Par conséquent, leur absence de certains milieux, à quelque étendue spatiale que ce soit, ne témoigne pas nécessairement d'une incapacité à coloniser ces espaces, mais plutôt d'un temps de résidence assez limité (elles n'ont été introduites qu'au dix-neuvième siècle) et d'une plus faible pression d'introduction. Les préconisations de gestions doivent donc en tenir compte.

Néanmoins, on ignore encore beaucoup de chose sur les dynamiques d'invasion des renouées, notamment sur sa clonalité. De plus amples recherches devraient être conduites pour déterminer, entre autre, à partir de quel poids un fragment de rhizome peut s'établir dans des conditions censées être défavorables aux renouées ? Combien de temps mettent les renouées à atteindre une taille optimale (à partir de quand la courbe du taux d'expansion latérale se stabilise-t-elle) ? Est-ce que les connexions entre les rhizomes finissent par se sectionner d'elles-mêmes avec le temps ? Est-ce que les renouées sont capables de se déplacer et de choisir leur habitat comme cela a été observé chez d'autres plantes clonales ? Ou encore, de quelle façon l'hétérogénéité environnementale et les interactions biotiques modulent-elles ces formes de croissance ? ■

L'auteur

François-Marie MARTIN
Univ. Grenoble Alpes, Irstea, LESSEM,
F-38000 Grenoble, France.
✉ francois.martin@irstea.fr

EN SAVOIR PLUS...

- **BAILEY, J.P., 2013**, The Japanese knotweed invasion viewed as a vast unintentional hybridisation experiment, *Heredity*, vol. 110, p. 105-110.
- **DUQUETTE, M.-C., COMPÉROT, A., HAYES, L., PAGOLA, C., BELZILE, F., DUBÉ, J., LAVOIE, C., 2015**, From the source to the outlet: understanding the distribution of invasive knotweeds along a North American river, *River Research and Applications*, vol. 32, p. 958-966.
- **KREBS, C., MAHY, G., MATTHIES, D., SCHAFFNER, U., TIÉBRÉ, M.-S., BIZOUX, J.-P., 2010**, Taxa distribution and RAPD markers indicate different origin and regional differentiation of hybrids in the invasive *Fallopia* complex in central western Europe, *Plant Biology*, vol. 12, p. 215-223.
- **MARTIN, F.-M., DOMMANGET, F., JANSSEN, P., SPIEGELBERGER, T., VIGUIER, C., EVETTE, A., 2018**, Could knotweeds invade mountains in their introduced range? An analysis of patches dynamics along an elevational gradient, *Alpine Botany*, vol. 129, p. 1-10.
- **PYŠEK, P., HULME, P.E., 2005**, Spatio-temporal dynamics of plant invasions: linking pattern to process, *Ecoscience*, vol. 12, p. 302-315.