

Dispersion par les cours d'eau des propagules végétatives et sexuées du complexe d'espèces *Reynoutria*

Chez les renouées asiatiques (complexe *Reynoutria*), l'eau des rivières est un des principaux vecteurs naturels de dispersion des propagules sexuées (akènes ailés) et végétatives (fragments de tiges et de rhizomes). Les auteurs de cet article ont étudié la flottaison et la viabilité de ces trois types de propagules en conditions expérimentales pour différentes taches de renouées. De leurs études, il en ressort une grande variabilité entre les taches pour un grand nombre de traits impliqués dans la dispersion par le cours d'eau et la colonisation des berges.



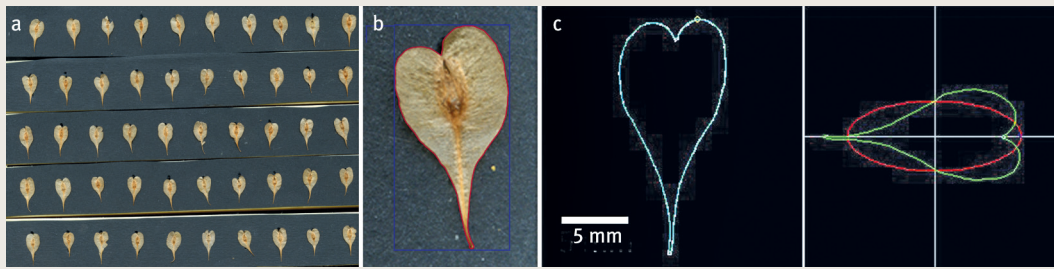
Les espèces qui se déplacent et s'installent dans des environnements nouveaux, parfois très différents de leur habitat natif, possèdent des traits liés à la dispersion et la colonisation qui leur confèrent un succès dans la conquête de ces nouveaux espaces. Certains traits des propagules sont fortement impliqués dans la dispersion et la colonisation, une propagule étant définie en botanique comme une partie d'une plante capable de développer un nouvel individu. Par ailleurs, les patrons de propagation d'une espèce résultent à la fois des processus de dispersion locale et des processus de dispersion sur de longues distances. La dispersion locale est assurée par la multiplication végétative chez les espèces clonales, et/ou la production de graines ou de fruits et par des vecteurs associés à leurs caractéristiques morphologiques, appelé vecteur de dispersion standard (e.g. dispersion par le vent des samares). La dispersion sur de longues distances qui s'effectue souvent par le biais des vecteurs de dispersion non standards, a un rôle majeur dans la capacité de propagation d'une espèce. Un exemple fréquemment cité est l'augmentation des distances de dispersion des propagules terrestres par les cours d'eau qui peut être avantageuse pour les espèces terrestres. Plusieurs espèces de bord de cours d'eau ont des mécanismes permettant une longue flottaison, accompagnés d'un retard de la germination garantissant une meilleure survie des propagules.

Dans ce contexte, la variabilité des traits est une condition importante pour la propagation d'une espèce, en particulier pour une espèce introduite. Cette variabilité

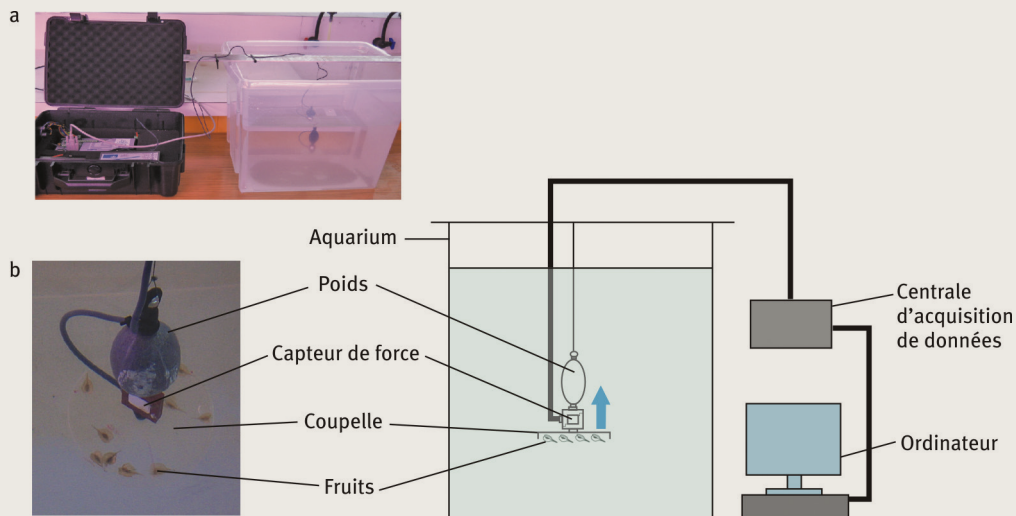
phénotypique peut avoir deux origines qui ne sont pas mutuellement exclusives : (1) l'espèce présente une grande plasticité phénotypique lui permettant de se développer dans de nombreux habitats et/ou (2) l'espèce acquiert une diversité génétique qui augmente alors sa variabilité phénotypique dans l'aire d'introduction. Le premier cas, correspondant à de nombreuses espèces envahissantes, explique par exemple l'expansion d'une espèce clonale dans son aire d'introduction. Dans le deuxième cas, les espèces évoluent rapidement par des processus tels que la dérive génétique, la recombinaison, l'hybridation interspécifique et une forte pression de sélection de l'habitat. La variabilité génétique de l'espèce, préalablement faible lors de son introduction, augmente. L'expression phénotypique d'une espèce, constituée des variations génétiques et des réponses plastiques, détermine donc la capacité d'une espèce à répondre aux variations environnementales dans le temps et dans l'espace.

Le complexe d'espèces *Reynoutria* est un modèle de plantes terrestres qui présentent d'importantes capacités de dispersion par la production de propagules sexuées (akènes ailés) et végétatives (fragments de tiges et de rhizomes). Les fragments de rhizomes et de tiges aériennes de tous les taxons de *Reynoutria* présentent une importante capacité à régénérer une plante entière, notamment en milieu aquatique. En revanche, le rôle de la production de propagules sexuées dans la dispersion a été négligé à l'exception de quelques études qui démontrent la contribution des graines dans le succès de colonisation de *Reynoutria*. En France, il a été démon-

- ❶ Analyse par imagerie de la surface plane des akènes : surface et contour. Support permettant l'acquisition des images planes des akènes (a). Sortie visuelle des logiciels utilisés, après l'analyse de la surface (b) et de la forme (c) (données personnelles).



- ❷ Dispositif expérimental permettant la mesure de la force de flottaison. Pour chaque mesure, dix akènes sont placés sous le capteur de force, lesté et placé dans un aquarium rempli d'eau. Le capteur de force est relié à une centrale d'acquisition de données, et l'enregistrement des données se fait sur un ordinateur.



tré que certains génotypes de *R. x bohemica* produisent une grande quantité de fruits fertiles. Le complexe d'espèces *Reynoutria* colonise fortement les berges des cours d'eau. L'eau constitue un vecteur potentiel de propagules, dont le rôle dans la dispersion de *Reynoutria* a été étudié à l'Université Lyon 1. Dans une première étude, la capacité de flottaison et de germination des akènes d'un pied-mère de *R. x bohemica* a été déterminée expérimentalement en mésocosme, en eau agitée durant vingt-huit jours. Après environ deux jours dans l'eau, 50% des akènes flottent encore. Après trois jours dans l'eau, les akènes germent et les jeunes plantules flottent encore, ce qui allonge la durée potentielle de dispersion par le cours d'eau. En outre, l'exposition des akènes à l'eau, quelle qu'en soit la durée, favorise de manière significative le taux de germination sans affecter la survie des plantules, comparée à une transplantation directe dans le sol. L'exposition des akènes à l'eau favorise donc fortement leur germination et la survie des plantules. Ces résultats démontrent que les akènes et les plantules de *Reynoutria* ont un important potentiel à être dispersés avec succès par les cours d'eau.

Pour aller plus loin, et parce que ce modèle, de par sa nature de complexe interspécifique polyploïde¹, possède une importante diversité génétique, il a été recherché si des variations des traits de dispersion par l'eau des akènes et de colonisation existaient et si certains génotypes présentaient des stratégies distinctes.

Propagules sexuées (akènes) : traits de dispersion et flottaison pour soixante taches de *Reynoutria*

Capacités de flottaison des akènes

Le lien entre les traits morphologiques des akènes et leur capacité de flottaison (performance) a été étudié pour soixante taches de *Reynoutria*, échantillonnées sur la Région Auvergne-Rhône-Alpes sur plusieurs grands cours d'eau et leurs affluents (Rhône, Loire, Saône, Isère, Ain, Azergues, Gier). Une tache représente un individu qui s'est développé de manière clonale sur une surface de taille variable. La taille et la forme des akènes ont été mesurées à partir de cent akènes scannés pour chacune des soixante taches échantillonnées. La taille est mesurée par la surface de deux ailes projetées sur le même plan. La forme est décrite par une analyse de contour basée sur des coefficients elliptiques de Fourier (vingt harmoniques). Cette méthode permet une description fine de la forme de l'achène (figure ❶).

La performance des akènes a été mesurée par la force de flottaison, en plaçant 10 lots de 10 akènes par tache, choisis aléatoirement, sous un capteur de force installé dans un aquarium rempli d'eau (figure ❷).

1. Ensemble des individus et des populations d'une espèce, ou d'espèces d'un genre, qui présentent un nombre variable de génomes (ou degré de ploïdie).



Les résultats de ce travail montrent que toutes les taches produisent des akènes qui flottent. Le nombre de taches échantillonnées dans ce travail (soixante taches au niveau régional) permet de généraliser les résultats de Rouifed *et al.* (2011) sur les capacités de flottaison des akènes de *Reynoutria*. De plus, la taille et la forme des akènes ont un effet significatif sur leur performance. Les akènes de grande taille et de forme arrondie ont une meilleure flottaison (Lamberti-Raverot *et al.*, 2017).

Des traits de dispersion et de colonisation variables pour les akènes

La variabilité de trois traits clés des akènes de *R. x bohemica* a été mesurée pour dix taches sélectionnées parmi les soixante taches initialement échantillonnées, sur des critères d'éloignement géographique, mais également sur les différences morphologiques des akènes. Les dix taches sélectionnées produisent des akènes fertiles. Les traits mesurés sont le temps de flottaison, la germination et la viabilité après un séjour dans l'eau.

Les traits impliqués dans la dispersion par l'eau (flottaison, germination et viabilité) des akènes et des plantules présentent une variabilité importante entre les différentes taches échantillonnées. La plupart des akènes présentent la capacité de germer dans l'eau et les plantules flottent ensuite à la surface, prolongeant ainsi le temps de dispersion potentielle par le cours d'eau. Le pourcentage de germination varie entre les taches et n'est pas modifié par le passage par l'eau. Ceci n'est pas en accord avec nos résultats obtenus pour une seule tache de *Reynoutria*, montrant que le pourcentage de germination des akènes était supérieur lorsque les akènes germaient dans l'eau par rapport à ceux placés en terreau, suggérant l'existence d'une variabilité également pour ces propriétés des akènes. Tous les akènes germent dans l'eau, mais on observe une grande variabilité de réponse, en termes de survie, suite à l'exposition à l'eau, avec des individus particulièrement résistants et d'autres dont la survie diminue pour des expositions longues. Par ailleurs, le temps de germination ne semble pas être lié à la survie des plantules. L'étude de la combinaison des traits n'a pas permis d'identifier plusieurs stratégies de dispersion. Elle a cependant permis de démontrer que certaines taches de renouées présentent une combinaison de traits bien adaptés à la dispersion par les cours d'eau sur de longues distances, constituée par des temps longs de dispersion au stade akène et une bonne survie après la phase de transport dans l'eau. Cette combinaison de traits permet d'augmenter la distance de dispersion en milieu aquatique sans que la viabilité ne soit affectée.

Propagules végétatives : traits de dispersion et flottaison

Les traits étudiés sur les propagules végétatives (fragments de rhizomes et de tiges aériennes) sont la flottaison et la viabilité après une exposition à l'eau. Cette étude a été menée sur dix taches. Pour cette étude, les fragments de rhizomes sont composés d'un nœud et de la moitié des deux entre-nœuds adjacents de manière à obtenir une unité de régénération composée d'un méristème² et des réserves correspondantes. Les fragments de tiges aériennes utilisés dans cette étude possèdent deux

nœuds et un entre-nœud intact, de manière à conserver les structures participant à la flottabilité des fragments plus fréquemment retrouvés *in situ*.

Fragments de rhizomes

Les fragments de rhizomes ne flottent pas. La moitié des rhizomes restent viables après immersion pendant environ trois semaines pour l'ensemble des dix taches et la probabilité de régénération pour une durée longue (soixante-dix jours) n'est pas nulle pour la moitié des taches. Des événements de dispersion importants peuvent avoir lieu lors des crues, par l'érosion des berges et le transport de sédiments contenant des rhizomes. Étant donné le volume de rhizomes produit par un individu bien développé, le nombre de propagules dispersées est élevé et, par conséquent, même si seule une faible proportion de rhizomes reste viable, la pression de propagule est importante pour des temps de dispersion longs.

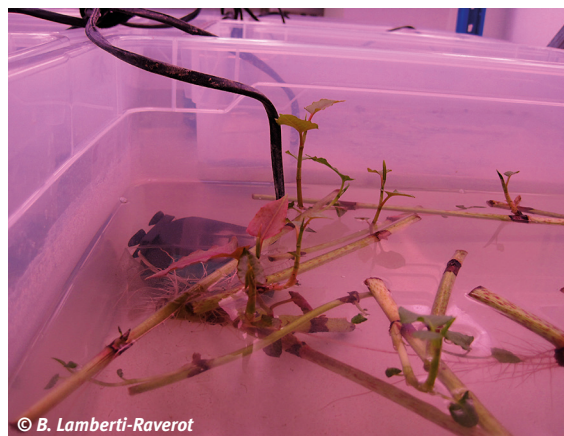
La durée d'immersion n'a pas d'effet sur le développement des plantules issues des fragments de rhizomes et sur la masse totale de la plantule régénérée. La masse finale de la plantule dépend uniquement de la masse initiale du rhizome participant à la dispersion

Fragments de tiges

Les temps de flottaison ont été mesurés sur deux lots de vingt fragments de tiges, dans des mésocosmes³ remplis d'eau agitée continuellement (photo 1). La viabilité de ces fragments a été quantifiée au cours du temps pendant deux mois.

Nos résultats montrent que le nombre de fragments flottants diminue avec le temps. La capacité de flottaison des fragments de tiges n'est pas identique pour les dix taches étudiées. En effet, elle dépend de la morphologie de la tige, en particulier de la proportion de vide

1. Mésocosme de 18 L (40 x 33,5 x 17,5, L x l x h) permettant de tester la capacité de flottaison des fragments de tiges. La régénération des fragments se fait presque exclusivement dans l'eau, avec le développement des parties aériennes (tiges et feuilles) et de racines.



© B. Lamberti-Raverot

2. Chez les végétaux, tissu cellulaire spécialisé dans la croissance.
3. Dispositif expérimental dans lequel tous les paramètres environnementaux sont contrôlés pour reproduire les conditions naturelles de vie des espèces.

de l'entrenœud. La régénération des fragments se fait presque exclusivement dans l'eau, avec le développement des parties aériennes (tiges et feuilles) et de racines. Le taux de survie des fragments de tige à la fin de l'expérimentation (soixante-dix jours dans l'eau suivis de la survie en terre) n'est pas nul. Les différences de valeur de traits entre les taches sont principalement liées à une variabilité morphologique des tiges. Bien que l'origine de cette variabilité puisse être fixée en partie génétiquement, *in situ*, des facteurs exogènes peuvent conduire à une modification de ces traits. En effet, certaines conditions environnementales, mais également la gestion de la renouée par la fauche intensive, peuvent conduire, par exemple, à un affaiblissement du rhizome caractérisé par un développement des tiges avec une proportion de vide réduit, ayant une moindre performance dans la dispersion par les cours d'eau.

Stratégies de dispersion et de colonisation intégrant les trois types de propagules

Chez *Reynoutria*, les akènes et les fragments végétatifs (tiges aériennes et rhizomes) peuvent être dispersés par les cours d'eau, augmentant alors la pression de propagules dans ce type de milieu. De plus, le potentiel de dispersion et de colonisation diffère entre les trois types de propagules, en particulier en termes de capacité de flottaison et de régénération dans l'eau. En revanche, elles ont une caractéristique commune qui est le maintien de leur viabilité pendant environ trois semaines dans l'eau. Les rhizomes ne sont pas des propagules flottantes, leur dispersion est favorisée par des événements de forts courants, qui entraînent l'érosion des sédiments, l'arrachage des fragments de rhizomes, leur transport et leur dépôt à l'aval. Les rhizomes sont des organes pérennes, présents toute l'année mais la saison favorable à leur dispersion dépend d'une part du régime de crues des cours d'eau et d'autre part, de la phase de croissance de la plante, avec un maximum de réserves stockées pendant l'hiver. Les tiges peuvent flotter pendant des longues périodes et produire des racines et des organes aériens durant le transport, ce qui permet une colonisation rapide du site de dépôt. La période de dispersion peut être de plus de deux mois pour les tiges creuses de grande taille par rapport aux tiges moins développées ayant une flottabilité de quelques jours. Les tiges aériennes sont présentes du printemps à l'automne, mais il a été montré que ce sont principalement les fragments de tiges produits en été, naturellement par l'action mécanique du courant ou des animaux ou artificiellement par la gestion des massifs, qui ont une meilleure capacité de régénération. Les akènes sont produits à l'automne et atteignent leur maturation en hiver. Ils sont donc dispersés pendant l'hiver. S'ils sont dispersés en début d'hiver, les basses températures peuvent inhiber la germination jusqu'à la remontée des températures. Si les akènes sont dispersés à la fin de l'hiver, ils peuvent germer dans l'eau et prolonger ainsi le temps de dispersion d'environ un mois, ce qui leur permet de parcourir une plus longue distance. La production de ces trois types de propagules et leurs capacités de dispersion et de colonisation par les cours d'eau s'étendent sur une année entière, ce qui permet de réduire fortement l'impact de la stochasticité⁴ environne-

mentale sur le succès de colonisation, à une saison donnée (e.g., inondations ou assèchements prolongés, fortes crues). Assez proche de la stratégie du « toujours prêt » démontré pour les espèces aquatiques, il est possible ici de proposer la stratégie du « toujours là ».

Une variabilité importante entre les taches, pour un grand nombre de traits impliqués dans la dispersion par les cours d'eau et la colonisation des berges, a été mise en évidence. Cette variabilité a également été constatée chez *Reynoutria* pour un grand nombre de traits et en particulier chez le taxon hybride *R. x bohémica*. La composante génétique de cette variabilité peut être expliquée, chez *R. x bohémica*, par les multiples événements d'hybridation et de rétrocroisements entre les différentes espèces du complexe. La reproduction sexuée est le moteur de cette variabilité et le rôle de la dispersion des akènes prend alors toute son importance et peut participer aux patrons de distribution de cette diversité.

La prise en compte de la variabilité des traits mesurés au sein d'une espèce est importante car la combinaison de certaines valeurs de traits peut mener à différentes stratégies de dispersion et de colonisation. Chez *Reynoutria*, il est possible d'identifier des individus ayant des traits, en particulier au niveau des akènes, conférant des capacités de propagation sur des longues distances le long des cours d'eau. ■

4. Caractère de ce qui évolue de manière aléatoire.

Les auteurs

Sara PUIJALON, Mélanie THIÉBAUT, Barbara LAMBERTI-RAVEROT et Florence PIOLA
LEHNA, Université Lyon 1, UMR 5023,
43 boulevard du 11 novembre 1918,
F-69622 Villeurbanne Cedex, France.
✉ sara.pujalon@univ-lyon1.fr
✉ melanie.thiebaut@univ-lyon1.fr
✉ blamberti@yahoo.fr
✉ florence.piola@univ-lyon1.fr

Soraya ROUIFIED
ISARA, 23 rue Jean Baldassini, F-69007 Lyon, France.
✉ srouified@isara.fr

EN SAVOIR PLUS...

- ✉ **LAMBERTI-RAVEROT, B., PIOLA, F., THIÉBAUT, M., GUILLARD, L., VALLIER, F., PUIJALON, S.**, 2017, Water dispersal of the invasive complex *Fallopia*: the role of achene morphology, *Flora*, n° 234, p. 150-157.
- ✉ **LAMBERTI-RAVEROT, B., PIOLA, F., VALLIER, F., GARDETTE, V., PUIJALON, S.**, 2019, Achene traits involved in the water dispersal of the invasive *Fallopia x bohémica* complex: Variability and dispersal strategies, *Flora*, n° 251, p. 88-94.
- ✉ **TRUSCOTT, A.M., SOULSBY, C., PALMER, S.C.F., NEWELL, L., HULME, P.E.**, 2006, The dispersal characteristics of the invasive plant *Mimulus guttatus* and the ecological significance of increased occurrence of high-flow events, *Journal of Ecology*, 94(6), p. 1080-1091.
- ✉ **POLLUX, B.J.A., VERBRUGGEN, E., VAN GROENENDAEL, J.M., OUBORG, N.J.**, 2009, Intraspecific variation of seed floating ability in *Sparganium emersum* suggests a bimodal dispersal strategy, *Aquatic Botany*, 90(2), p. 199-203.