



HAL
open science

Effets de la fauche et de la compétition sur la croissance de la Renouée du Japon (*Fallopia japonica*) et la diversité des communautés végétales

Léa Genty

► **To cite this version:**

Léa Genty. Effets de la fauche et de la compétition sur la croissance de la Renouée du Japon (*Fallopia japonica*) et la diversité des communautés végétales. *Biodiversity and Ecology*. 2020. hal-03794796

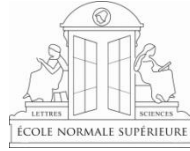
HAL Id: hal-03794796

<https://hal.inrae.fr/hal-03794796>

Submitted on 3 Oct 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.



M2 BEE : Biodiversité Ecologie Evolution – Parcours EVEF : Ecologie Evolutive et Fonctionnelle
2019-2020

Effets de la fauche et de la compétition sur la croissance de la Renouée du Japon (*Fallopia japonica*) et la diversité des communautés végétales

Léa GENTY



LAE : Laboratoire d'Ecologie et d'Agronomie
UMR 1121 : INRAE et Université de Lorraine

Encadrants : Alan KERGUNTEUIL
Alice MICHELOT-ANTALIK



Soutenance : Lundi 7 septembre 2020

SOMMAIRE

SOMMAIRE	1
INTRODUCTION	2
MATERIEL ET METHODES	7
1. Site d'étude	7
A. Description des sites	7
B. Méthodes de lutte	8
2. Mesures.....	9
A. Données biométriques.....	9
B. Relevés botaniques	10
3. Analyses statistiques	10
A. Données biométriques.....	10
B. Relevés botaniques	11
RESULTATS.....	12
1. Données biométriques	12
A. Dynamiques interannuelles	12
B. Dynamiques intra-annuelles	14
2. Relevés botaniques	17
A. Richesse spécifique	17
B. Dynamique dans la composition spécifique des communautés végétales	18
C. Recouvrement des espèces semées et de <i>F. japonica</i> au cours du temps.....	20
D. Stratégies de Grime.....	22
DISCUSSION	23
1. L'épuisement de <i>F. japonica</i> : une étape nécessaire à la restauration.....	23
A. La réallocation des ressources est nécessaire pour compenser la fauche via la reconstitution de la surface foliaire	23
B. La fauche et le semis altèrent la croissance en hauteur de <i>F. japonica</i>	24
2. La reconstitution d'un couvert végétal sur les zones envahies	25
A. Les semis facilitent la diversification spécifique	25
B. Une diversification en nombre d'espèces mais pas en recouvrement	26
3. Les implications pratiques du couplage de la fauche et des semis : recommandations aux gestionnaires	26
4. Limites de cette étude et perspectives futures	28
BIBLIOGRAPHIE.....	28

INTRODUCTION

Les invasions biologiques sont une des préoccupations majeures en écologie car elles participent aux changements globaux qui menacent la biodiversité et les écosystèmes (Pysek et Richardson, 2010). Une espèce dite allochtone est une espèce acclimatée à une région qui n'est pas son environnement d'origine et dont la présence est due à l'action humaine, et non à une dispersion naturelle. Elle devient invasive lorsqu'elle se maintient, se reproduit et se disperse sur de longues distances (Richardson et al, 2011). Ce processus d'invasion peut entraîner des modifications de diverses natures sur l'environnement envahi (Keller et al, 2011). Les modifications écologiques dues aux espèces invasives, animales ou végétales, sont visibles à toutes les échelles, depuis l'organisme jusqu'au paysage. A l'échelle de la population l'hybridation entre des espèces natives et invasives peut impacter la diversité génétique et restreindre l'adaptation aux contraintes locales, comme chez de nombreuses espèces végétales (Vilà, 2000 ; Meyerson et al, 2010 ; Xie et al, 2020) ou animales (Dufresnes, 2015 ; Quilodràn et al 2015 ; Andersen et al, 2019). Dans certains cas, ces processus d'hybridation entraînent le quasi-remplacement de l'espèce native (Huxel, 1999 ; Ayres et al, 2004). A l'échelle des communautés, les invasions biologiques bouleversent les interactions biotiques, notamment *via* l'introduction de nouveaux compétiteurs. Ce phénomène a été observé sur tous les continents suite à l'invasion d'organismes aussi diversifiés que les mammifères, reptiles ou plantes (Traveset et Richardson, 2006). A l'échelle des paysages les invasions biologiques entraînent la baisse de la richesse spécifique locale, et donc une homogénéisation globale de la biodiversité (Stolhgren et al, 2008). Enfin, à l'échelle de l'écosystème, les plantes invasives peuvent modifier les cycles biogéochimiques des zones envahies, et, par exemple, modifier fortement le milieu en faisant baisser la concentration d'azote dans les sols, impactant ainsi durablement le fonctionnement du milieu envahi (Christian et Wilson, 1999 ; Liao et al, 2008). Ces perturbations écologiques imputables aux espèces invasives suivent donc des dynamiques complexes à comprendre précisément car elles influencent différents niveaux écologiques en même temps. Elles s'ajoutent de plus aux autres processus écosystémiques avec lesquels elles interagissent et sont, enfin, très dépendantes du milieu envahi et de l'espèce invasive concernée.

Pour mieux comprendre les processus d'invasion il est nécessaire de mettre en place des cadres théoriques. Cet effort permet souvent d'optimiser des stratégies de restauration écologiques pertinentes. Lorsque des espèces allochtones arrivent dans un nouvel environnement, des filtres environnementaux, qu'ils soient abiotiques ou biotiques, limitent

habituellement la colonisation du nouveau milieu. Ces filtres interagissent avec les trois grandes étapes qui caractérisent le processus d'invasion : l'introduction, l'établissement et enfin l'installation (Lockwood et al, 2005 ; Carboni et al, 2018). Pour la capacité d'introduction d'une espèce allochtone, la pression en propagules joue un rôle majeur. Il s'agit du nombre d'individus relâchés par l'action humaine dans une région dont ils ne sont pas originaires. Plus ce nombre est élevé, plus la pression en propagules augmente et plus la probabilité de surmonter des filtres environnementaux augmente (Carlton, 1996). Ensuite, lors de la phase d'établissement, qui correspond à la capacité pour une espèce allochtone à survivre dans un nouvel écosystème, les conditions abiotiques sont le filtre le plus limitant. Les conditions climatiques et biogéochimiques créent une forte sélection sur les individus et seuls ceux présentant les caractéristiques physiologiques nécessaires à leur survie dans ce nouveau milieu peuvent se maintenir (Thuiller et al, 2006). Enfin, pour l'installation, c'est-à-dire la capacité à perdurer, et donc se reproduire, les conditions biotiques s'ajoutent aux précédentes : cela peut mener à la disparition de l'espèce allochtone ou à sa coexistence avec les espèces présentes, mais aussi à l'exclusion compétitive de l'espèce locale au profit de l'invasive (Mayfield et Levine, 2010). Il a été montré que la ressemblance fonctionnelle d'une communauté avec celle de sa zone d'origine augmente le risque d'implantation pour une espèce allochtone, et donc sa capacité à passer le filtre biotique (Gallien et Carboni, 2017). Il faut cependant noter que ces invasions ne sont pas homogènes : elles semblent par exemple plus susceptibles d'avoir lieu dans les milieux ouverts comme les prairies ou les zones arbustives que dans les forêts (Gaertner, 2009), et que ces processus s'ajoutent au fonctionnement, complexe, de l'écosystème envahi.

Ce cadre conceptuel reposant sur l'interaction entre différents filtres et différentes étapes invasives aide à mieux comprendre comment des caractéristiques propres aux espèces permettent aux espèces allochtones de passer outre ces filtres, voire de devenir invasives (Carboni et al, 2018). Les possibilités pour une espèce de devenir invasive peuvent être estimées via les traits fonctionnels, c'est-à-dire tout caractère mesurable au niveau de l'individu uniquement, relié à l'une des trois composantes majeures de la fitness, ou valeur sélective : la croissance, la survie et la reproduction (Violle et al, 2007). Ces traits jouent un rôle à chaque étape de l'invasion. Lors de la phase d'introduction, certains traits augmentent la dispersion et donc, permettent aux espèces allochtones de rapidement proliférer au-delà de la zone d'arrivée. Par exemple, les traits fonctionnels liés à l'hydrochorie des graines permettent une dispersion accrue le long des voies fluviales et donc une capacité d'introduction largement augmentée

(Aubin et Bibeau 2016). L'établissement, et donc la résistance aux contraintes abiotiques, pourrait être facilité *via* des capacités de résistance à la sécheresse ou à la capacité de collecter efficacement des ressources, même dans un environnement stressant (Carboni et al, 2018 ; Cornelissen, 2003). De plus, le concept de « crise invasive » prédit que l'installation répétée d'espèces invasives facilite également l'établissement d'autres espèces allochtones par les modifications que ces premières engendrent sur l'écosystème envahi (Simberloff et Von Holle, 1999). Des caractéristiques spécifiques interviennent également dans la résistance face aux filtres biotiques et donc en facilitant la phase d'installation ; notamment la capacité à être une bonne compétitrice pour l'obtention des ressources (Carboni et al, 2018 ; Cornelissen, 2003). Cela peut être mesuré *via* la surface spécifique foliaire (*Specific Leaf Area* : *SLA*), qui est la surface d'une feuille divisée par sa masse sèche. Ce trait est corrélé avec les taux de croissance relative et le potentiel photosynthétique maximal d'une plante. Plus celle-ci est grande, plus grand est l'investissement de la plante dans la capture de lumière, en faisant donc une bonne compétitrice, susceptible de s'implanter au sein de nombreuses communautés végétales, même éloignées fonctionnellement de la communauté d'origine (Carboni et al, 2018 ; Cornelissen, 2003). Enfin, la « libération des ennemis », c'est-à-dire l'absence dans l'environnement nouveau des compétiteurs, prédateurs, parasites ou pathogènes ayant co-évolué avec l'espèce allochtone permet de mieux comprendre son potentiel invasif (Maron et Vilà, 2001).

En 1999, la renouée du Japon a été désigné par l'IUCN (International Union for Conservation of Nature) parmi les 100 pires espèces invasives existantes (Invasive Species Specialist Group, 2015). Ce complexe de trois espèces comprenant *Fallopia japonica*, *Fallopia sachalinensis* et leur hybride *F. x bohemica*, figurent également parmi la liste des espèces invasives majeures en Europe. Introduites dès le milieu du XIX^{ème} siècle en Europe dans une perspective horticole, les renouées asiatiques, grâce à leurs caractéristiques particulièrement compétitives, ont pu être naturalisées en Europe, profitant notamment des voies de transport aquatiques, routières et ferroviaires pour se répandre sur de très longues distances (Lavoie, 2017). Cette capacité d'invasion est due à de nombreux traits leur assurant de bonnes capacités d'introduction, d'établissement et d'installation. La capacité d'hydrochorie des graines de renouées (Puijalon et al, 2019) facilite par exemple la dispersion et l'introduction. L'établissement et l'installation de la renouée du Japon sont facilités par différents traits comme une longueur et une profondeur des rhizomes pouvant mesurer jusqu'à 20 mètres et pénétrer dans le sol jusqu'à 3 mètres de profondeur (Muller, 2004), une SLA élevée (Herpigny et al, 2012) une croissance très rapide et une phénologie permettant une saison végétative très

étendue, pouvant aller de mars à octobre. (Beerling, 1994). La combinaison de ces traits rend la renouée très compétitive vis-à-vis des ressources (e.g. lumière, eau, éléments nutritifs) et permet un grand recouvrement de l'espace. Grâce à ces caractéristiques particulières, la présence des renouées entraîne également d'importantes modifications sur le biotope de la zone envahie, le rendant plus favorable pour leur propre croissance, excluant ainsi de très nombreuses espèces moins compétitives (Lavoie, 2017). Les renouées modifient la teneur en nutriments des sols mais aussi la production de biomasse, qui augmente, tout en produisant une litière pauvre en azote et riche en lignine, se décomposant plus lentement que les litières habituelles de prairie (Aguilera et al, 2010 ; Dassonville et al, 2008). Ces processus peuvent entraîner à long terme une monoculture de renouées (Dassonville et al, 2007). Ainsi, les renouées réduisent significativement la richesse spécifique et l'abondance des espèces dans les zones envahies, en termes notamment de végétation, de gastéropodes ou de vertébrés (Stoll et al, 2012 ; Maerz et al, 2005 ; Hajzlerova et Reif, 2014), mais aussi de bactéries présentes dans le sol (Lavoie, 2017). Cependant, il est intéressant de noter que les effets néfastes des renouées asiatiques ne sont pas systématiques et que certaines espèces profitent même de leur présence, notamment la plupart des champignons et des macro-invertébrés détritivores (Abgrall et al, 2018 ; Bottlier-Curtet et al, 2011). Ces effets sur les cortèges d'espèces présents dans les zones envahies entraînent ensuite une modification des traits fonctionnels de la communauté, pouvant influencer à plus grande échelle le fonctionnement d'un écosystème (Lavorel et Garnier, 2002), ce qui peut entraîner une homogénéisation globale des paysages. Les renouées asiatiques présentent donc des caractéristiques qui leur ont permis de devenir l'une des espèces invasives les plus répandues en Europe et en Amérique du Nord, et ainsi, une des plus problématiques.

Face à ces nombreux problèmes causés par la renouée, eu égard à son introduction désormais assez ancienne en Europe, de nombreuses méthodes de gestion ont pu être expérimentées. Les plus utilisées sont les diverses techniques d'élimination physique des renouées : fauche manuelle ou mécanique, éco-pâturage ou bâchage (Guide de gestion des renouées de l'association Spigest, 2018). D'autres méthodes ont été mises en place, s'intéressant au filtre biotique discuté précédemment : il s'agit alors d'exploiter les capacités compétitives d'espèces natives afin de réguler durablement les renouées (Dommanget et Evette, 2019). Cependant coupler ces méthodes semble nécessaire pour faire face à une espèce aussi résistante que la renouée du Japon. L'association de ces deux méthodes, élimination physique et exclusion compétitive, pourrait permettre de recréer une barrière efficace pour limiter l'invasion de la renouée.

Ainsi, nous avons cherché à estimer l'efficacité de méthodes de restauration combinant fauche et semis pour lutter contre la propagation de *F. japonica*. Ces méthodes ont été mises en place sur une zone de bord de route envahie par *F. japonica*. Cette zone, de type prairial, a été suivie pendant 5 ans ; elle a été divisée en quatre traitements consistant en une fauche mensuelle quatre fois par an et en quatre semis d'espèces végétales locales. L'objectif était de suivre l'impact des méthodes de restauration sur l'allocation des ressources et la croissance de la Renouée et de suivre l'évolution des communautés végétales. Pour cela, nous avons mesuré une série de 3 traits fonctionnels sur la renouée du Japon (hauteur végétative, diamètre de la tige, SLA) ainsi que sa densité et inventorié la flore sur chacun des sites de restauration. Les questions du stage sont : (1) Quels sont les effets de la fauche et de la compétition végétale sur l'allocation des ressources et le développement de la Renouée ? (2) Comment évolue la diversité des communautés végétales sur les sites en restauration ? (3) Les espèces semées parviennent-elles à s'installer sur les milieux ? L'ensemble de ces données permet de tester quatre hypothèses :

(1) la fauche, en tant que perturbation répétée, est le principal facteur d'affaiblissement physique des renouées, en réduisant notamment leur accroissement en hauteur et en diamètre, leur capacité d'occupation du sol et leur capacité à accumuler des ressources

(2) un semis d'espèces locales accompagnant la fauche renforce l'affaiblissement accru de la renouée par rapport à la fauche seule, notamment en termes d'occupation du sol, de compétition pour les ressources et d'accroissement en hauteur et diamètre

(3) le semis d'espèces locales permet une recolonisation plus rapide du milieu par les communautés locales (i.e. facilitation)

(4) en l'absence de semis la renouée finit par recoloniser la zone suivie car le sol nu favorise le retour de la renouée.

Pris dans leur ensemble, nos résultats vis-à-vis des quatre hypothèses pourront permettre d'émettre des recommandations pour optimiser les pratiques de restauration écologique dans les zones envahies par la renouée du Japon.

MATERIEL ET METHODES

1. Site d'étude

A. Description des sites

Les sites d'étude sont localisés sur la commune de Laxou dans le département de Meurthe-et-Moselle (54). Le choix de ce lieu a été déterminé pour sa facilité d'accès et par le fait qu'il est envahi par *F. japonica*. Il se situe le long d'une voie routière et il est divisé en deux sites expérimentaux. Chaque site a lui-même été subdivisé en 2 zones pour tester différents traitements de restauration (cf. section 1.B).

Le site 1 occupe une surface de 238 m² et se situe en terrain plat. Il est séparé par la route du site 2 qui occupe une surface de 110m² et se situe en lisière de bois. De plus, une partie du site 2 comprend une forte pente, absente du site 1. Il est important de noter que la topographie et les conditions édaphiques diffèrent légèrement, (**Tableau 1**), ce qui peut influencer le résultat de l'étude. De plus, en mai 2015, au début de l'étude, la densité moyenne de *F. japonica* au m² différait entre les 2 sites. Elle était de 35 individus au m² pour le site 1 et de 51 individus au m² pour le site 2.

Enfin, le site témoin se situe sur site plat en face du site 2 et connaît des conditions édaphiques semblables à celui-ci.

Tableau 1. Caractéristiques physico-chimiques des sols des sites et des zones. Mesures réalisées par le laboratoire d'Arras en mars 2015 sur des carottes de sol de 0 à 20 cm de profondeur et par le LAE.

Caractéristique	Site 1 (Zone A)	Site 1 (Zone B)	Site 2 (Zone C)	Site 2 (Zone D)
pH	8,06	8,04	8,08	8,09
Texture	Argiles limoneuses	Argiles limoneuses	Limons argilo-sableux	Limons argilo-sableux
C/N	19,2	19,2	25,5	25,5

B. Méthodes de lutte

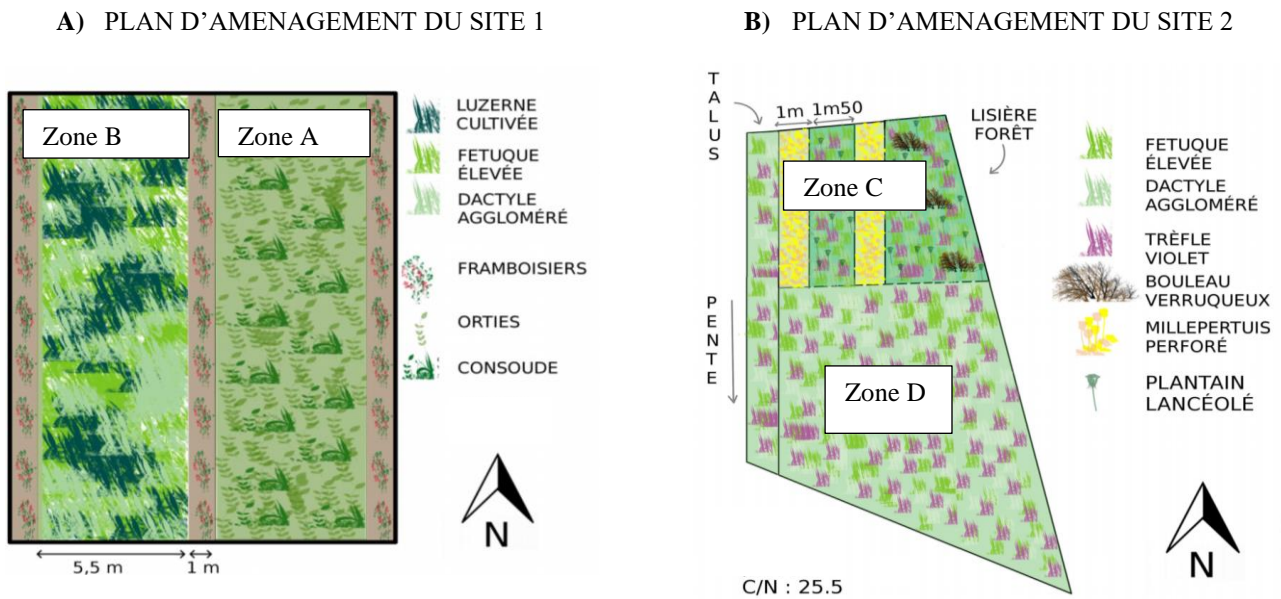
Deux méthodes de lutte combinées ont été testées sur le site d'étude : la fauche non-sélective répétée et la compétition par semis de mélanges d'espèces indigènes. A partir de 2012 et jusqu'en 2017, les sites, envahis par les renouées, ont été fauchés mensuellement du mois d'avril au mois d'août (2012 à 2014) ou de juillet (2015-2017), à l'initiative de l'association de botanique *Floraine* et de la commune de Laxou. A partir de 2018 de la fauche sélective ciblant uniquement *F. japonica* a remplacé la fauche non-sélective. Deux zones témoins ont également été suivies (**Tableau 2**) : un témoin non fauché (TNF) qui est une zone non semée et non fauchée à partir de 2015 et un témoin fauché (TF), qui est une zone non semée mais fauchée au même rythme que les zones A, B, C et D.

Tableau 2. Mélanges d'espèces semés sur les sites 1 et 2. F = Fabacée, P = Poacée.

Zone	A	B	C	D
Mélange d'espèces	Ortie dioïque : <i>Urtica dioica</i> Consoude hybride Bocking 14 : <i>Symphytum x uplandicum</i> Framboisiers : <i>Rubus idaeus</i> (en rangées)	Luzerne cultivée (F) : <i>Medicago sativa</i> Fétuque élevée (P): <i>Festuca arundinacea</i> Dactyle aggloméré (P) : <i>Dactylis glomerata</i> Framboisiers : <i>Rubus idaeus</i> (en rangées)	Trèfle violet (F) : <i>Trifolium pratense</i> Fétuque élevée (P): <i>Festuca arundinacea</i> Dactyle aggloméré (P): <i>Dactylis glomerata</i> Plantain lancéolé : <i>Plantago lanceolata</i> Millepertuis perforé : <i>Hypericum perforatum</i> (en rangées)	Trèfle violet (F) : <i>Trifolium pratense</i> Fétuque élevée (P): <i>Festuca arundinacea</i> Dactyle aggloméré (P): <i>Dactylis glomerata</i> Bouleau verruqueux : <i>Betula pendula</i>
Site	1	1	2	2

En mars 2015, un couvert végétal a été semé en parallèle des fauches afin de tester l'effet combiné de ces deux méthodes de luttés sur la restauration des milieux vis-à-vis de *F. japonica*. Quatre semis différents associés à des fauches ont ainsi été testés sur 4 zones réparties sur les sites 1 et 2 (**Tableau 2, Figure 1**). Des arbsutes (*Rubus idaeus*) et des arbres (*Betula pendula*) ont également été installés pour faire de l'ombre aux renouées. Le choix des espèces de restauration a été basé sur les conditions pédoclimatiques, leur résistance à la fauche et les probables capacités compétitrices de ces espèces face à la renouée. Certaines espèces prairiales sont des Fabacées afin de favoriser l'accumulation d'azote dans le sol car le cycle des nutriments peut être modifié par la présence de *F. japonica* (Dassonville et al, 2008). Les

Poacées ont également été favorisées car ce sont des espèces semées en milieu prairial et avec une productivité élevée. Les fauches mensuelles étaient non sélectives et détruisaient donc les renouées ainsi que le couvert végétal semé.



2. Mesures

A. Données biométriques

Les données ont été prélevées chaque veille de fauche (d'avril à juillet) de 2015 à 2017. Les mesures ont été faites sur les renouées du Japon dans chacune des six zones (A, B, C, D, TF, TNF) au sein de quatre quadrats de 0.25 m² distribués aléatoirement. Les cinq mesures suivantes ont été effectuées pour documenter différentes composantes de la réponse des renouées aux méthodes de lutte :

- Un trait fonctionnel permettant de suivre l'allocation des ressources :
 - *Surface foliaire spécifique (SLA)* : la surface foliaire (SF) est mesurée au planimètre, exprimée en cm². Les feuilles sont mises à l'étuve à 60°C pendant 72 heures et pesées (précision à 10⁻⁴ g). La SLA a été calculée ainsi :

$$\frac{\text{Surface foliaire en m}^2}{\text{Masse foliaire sèche en kg}}$$
, exprimée en m²/kg.
- Deux traits fonctionnels liés au développement :
 - *Accroissement moyen de la hauteur végétative par jour (ΔHj)* : la hauteur maximale a été mesurée de la base de la tige jusqu'à l'extrémité du bourgeon terminal, ou en

étirant la dernière feuille si elle se trouve plus haut que le bourgeon, à l'aide d'un mètre gradué (précision au cm près). Le taux d'accroissement végétatif moyen entre deux dates de fauche a été calculé ainsi : $\frac{\text{Hauteur temps 2} - \text{Hauteur temps 1}}{\text{Jour temps 2} - \text{Jour temps 1}}$, exprimé en cm/jour.

- **Accroissement moyen du diamètre des tiges par jour (ΔD_j)** : le diamètre au niveau du premier nœud a été mesuré à l'aide d'un pied à coulisse (précision au mm près). Le taux d'accroissement moyen du diamètre entre deux dates de fauche a été calculé ainsi : $\frac{\text{Diamètre temps 2} - \text{Diamètre temps 1}}{\text{Jour temps 2} - \text{Jour temps 1}}$, exprimé en mm/jour.

- Une mesure indiquant la propagation de *F. japonica* :
 - **Densité de tiges (Dm^2)** : nombre total de tiges dans le quadrat, multiplié ensuite par 4 pour extrapoler la densité au m^2 .

B. Relevés botaniques

Des relevés botaniques ont été effectués de 2015 à 2017 la veille de chaque jour de fauche, ainsi qu'en juin 2018 et juillet 2019, sur les zones A, B, C et D. Les zones témoins TF et TNF étaient entièrement colonisées par *F. japonica* qui y formait des monocultures et n'ont donc pas nécessité de relevé botanique. Six quadrats de $0,25m^2$ ont été disposés à emplacements fixes dans chaque zone semée. Toutes les espèces végétales présentes au sein de ces quadrats ont ensuite été déterminées. Le taux de recouvrement de chaque espèce a été estimé visuellement à 5% près, incluant la surface de sol nu. Ces relevés botaniques ont permis de calculer la richesse spécifique : le nombre d'espèces différentes présentes par zone. A chaque espèce ont ensuite été associés son type biologique de Raunkier et sa stratégie de Grime (C : compétitif ; S : stress-tolérant ; R : rudéral) grâce à la base de données *e-florasys* (<http://eflorasys.univ-lorraine.fr/>) du LAE (Laboratoire d'Agronomie et d'Ecologie). Ces relevés botaniques ont permis de calculer un indicateur de biodiversité la richesse spécifique : le nombre d'espèces différentes présentes par zone.

3. *Analyses statistiques*

Toutes les analyses statistiques présentées ci-dessous ont été réalisées à l'aide du logiciel R. Studio version 4.0.1 (R Core Team, 2020).

A. Données biométriques

Pour chaque donnée biométrique, j'ai réalisé des tests d'hypothèses pour estimer (i) les différences entre les moyennes de chaque zone au sein de la même année, (ii) les différences entre les moyennes de chaque année pour la même zone, (iii) les différences entre les moyennes de chaque zone pour la même date (mois x année) et enfin (iv) les différences entre les moyennes de chaque date (mois x année) pour la même zone.

Dans un premier temps, j'ai analysé la distribution des variables afin de vérifier les conditions d'applications des tests de d'hypothèses (fonction 'shapiro.test'). Lorsque les données suivaient une répartition normale (densité de tiges) j'ai réalisé une analyse de variance (ANOVA, fonction 'aov'), suivie d'une correction des probabilités critiques par la méthode de Tukey (fonction 'glht' du package 'multcomp' ; Hothorn et al. 2008). Quand les données ne suivaient pas une répartition normale (accroissement moyen de la hauteur, du diamètre et de la surface foliaire par jour, SLA) j'ai réalisé un test de comparaisons des moyennes non-paramétrique à comparaisons multiples (Kruskal-Wallis ; fonction 'kruskal.test') entre tous les traitements. J'ai ensuite réalisé un test de comparaisons des moyennes non-paramétrique pour deux échantillons entre chaque traitement (Wilcoxon-Mann-Whitney ; fonction 'pairwise.wilcox.test') suivi d'une correction des probabilités critiques par la méthode de Bonferroni. Tous les tests d'hypothèse ont été testés avec un risque de première espèce $\alpha=0.05$.

B. Relevés botaniques

Pour voir si la richesse spécifique variait entre les zones et les années j'ai réalisé un test de comparaisons des moyennes non-paramétrique à comparaisons multiples (Kruskal-Wallis ; fonction 'kruskal.test') entre tous les traitements. J'ai ensuite réalisé un test de comparaisons des moyennes non-paramétrique pour deux échantillons entre chaque traitement (Wilcoxon-Mann-Whitney ; fonction 'pairwise.wilcox.test') suivi d'une correction des probabilités critiques par la méthode de Bonferroni.

J'ai réalisé une Analyse en Composantes Principales (ACP) par an (2015, 2016, 2017) (fonction 'rda' du package 'vegan' ; Oksanen et al, 2019) afin d'analyser la dynamique de recouvrement des espèces présentes sur les zones A, B, C et D. Les variables de description sélectionnées sont les espèces présentes dans au moins un des quatre traitements (A, B, C, D) sur l'année analysée ainsi que le sol nu dont le recouvrement est estimé, comme pour les espèces végétales, en pourcentage.

RESULTATS

1. Données biométriques

A. Dynamiques interannuelles

Tableau 3. Impacts des traitements sur les variables testées sur trois années.

Un « + » signifie que le traitement fait significativement augmenter la variable, un « - » signifie que le traitement fait significativement diminuer la variable, un « = » signifie que le traitement n'impacte pas significativement la variable ($\alpha=0,05$). L'effet fauche s'appuie sur la comparaison entre les témoins fauchés et non fauchés. L'effet de chaque semis s'appuie sur la comparaison entre le semis et le témoin fauché. Les « * » indiquent le seuil de significativité : * : p-value < 0,05; ** : p-value < 0,01; *** : p-value < 0,001

			Effet fauche (TF / TNF)	Effet semis A (A / TF)	Effet semis B (B / TF)	Effet semis C (C / TF)	Effet semis D (D / TF)
Trait foliaire	SLA moyen (m ² /kg)	2015	+ **	- **	=	=	=
		2016	+ ***	=	=	=	=
		2017	+ **	=	=	=	+ *
Traits de développement	Accroissement moyen de la hauteur par jour (cm/jour)	2015	- ***	=	=	- **	- **
		2016	- ***	- *	=	- **	- ***
		2017	- ***	=	=	=	=
	Accroissement moyen du diamètre par jour (mm/jour)	2015	=	=	=	- *	- ***
		2016	=	- ***	- ***	- ***	- ***
		2017	=	=	=	=	- ***
Suivi de la colonisation par la renouée	Densité (individus/m ²)	2015	+ *	=	=	=	=
		2016	+ *	- *	- ***	- *	=
		2017	=	- *	- **	- *	=

a) Trait foliaire : suivi de l'allocation des ressources

SLA moyenne de *F. japonica* (Tableau 3)

Effet fauche : Tous les ans les valeurs de SLA sont plus élevées (2015 : $p = 0,01$; 2016 : $p < 0,001$, 2017 : $p = 0,002$) de 15 à 40% pour le TF comparé au TNF.

Effet semis : La SLA ne diffère pas entre les traitements (A, B, C, D) et le TF.

Évolutions temporelles : La SLA reste stable entre 2015 et 2017 pour les traitements A et le TNF. En revanche la SLA diminue de 11 à 20% entre 2015 et 2017 au sein des traitements B, C, D et TF.

b) Traits de croissance : suivi du développement

Accroissement moyen de la hauteur de *F. japonica* par jour (cm/j) (Tableau 3)

Effet fauche : Chaque année les valeurs de ΔH_j sont plus basses de 38 à 47% au sein du traitement TF que du TNF ($p < 0,001$).

Effet semis : Seuls les traitements C (2015 : $p = 0,01$; 2016 : $p = 0,003$) et D (2015 : $p = 0,002$; 2016 : $p < 0,001$) présentent des valeurs de ΔH_j plus faibles que celles du traitement TF sur plus d'une année. Les traitements A et B ne montrent aucune différence du ΔH_j par rapport au TF.

Évolutions temporelles : Au sein des traitements A, B, TF et TNF le ΔH_j diminue de 27 à 36% après trois années de restauration. En revanche le ΔH_j reste stable pour les traitements C et D : ils sont les deux seuls traitements modifiant la réponse du ΔH_j par rapport au TF mais aussi au TNF.

Accroissement moyen du diamètre de *F. japonica* par jour (mm/j) (Tableau 3)

Effet fauche : Pour les trois années les traitements TF et TNF ne présentent aucune différence pour les valeurs de ΔD_j .

Effet semis : Seuls les traitements C (2015 : $p = 0,04$; 2016 : $p < 0,001$) et D (2015, 2016, 2017 : $p < 0,001$) diffèrent du TF sur plus d'une année en présentant des valeurs de ΔD_j plus basses que celles du traitement TF.

Évolutions temporelles : Au sein des traitements A, TF et TNF le ΔD_j montre une diminution de 13 à 23% après trois années de restauration. En revanche le ΔD_j par jour reste stable pour les traitements B, C et D. Ces traitements modifient donc la réponse du ΔD_j .

c) La densité : suivi de l'occupation du sol/de la colonisation par les renouées

Densité au m^2 (Tableau 3)

Effet fauche : En 2015 et 2016 les valeurs de Dm^2 pour le traitement le TF diffèrent de celles du traitement TNF ($p=0,04$; $p=0,03$, respectivement). En 2015 et 2016 les Dm^2 au sein du TF sont de 95 et 136 individus au m^2 et de 46 et 83 au sein du TNF. Cela correspond à des valeurs plus élevées de 33 à 50% au sein du TF par rapport au TNF. En 2017 aucune différence n'est constatée entre le TNF et le traitement TF pour les valeurs de Dm^2 .

Effet semis : Les traitements A (2016 : $p = 0,03$; 2017 : $p = 0,02$), B (2016 : $p < 0,001$; 2017 : $p = 0,005$), et C (2016 : $p = 0,04$; 2017 : $p = 0,03$), présentent des Dm^2 plus basses que celles du traitement TF en 2016 et 2017. Le traitement B présente les valeurs de Dm^2 les plus basses par rapport à celles du traitement TF : -66% en 2016 et de -59% en 2017.

Évolutions temporelles : Pour tous les semis (A, B, C, D) ainsi que le TF la densité reste stable entre 2015 et 2017. En revanche la densité augmente de 71% au sein du TNF entre 2015 et 2017

B. Dynamiques intra-annuelles

a) *Traits foliaires : suivi de l'allocation des ressources*

SLA moyenne de F. japonica (Figure 2)

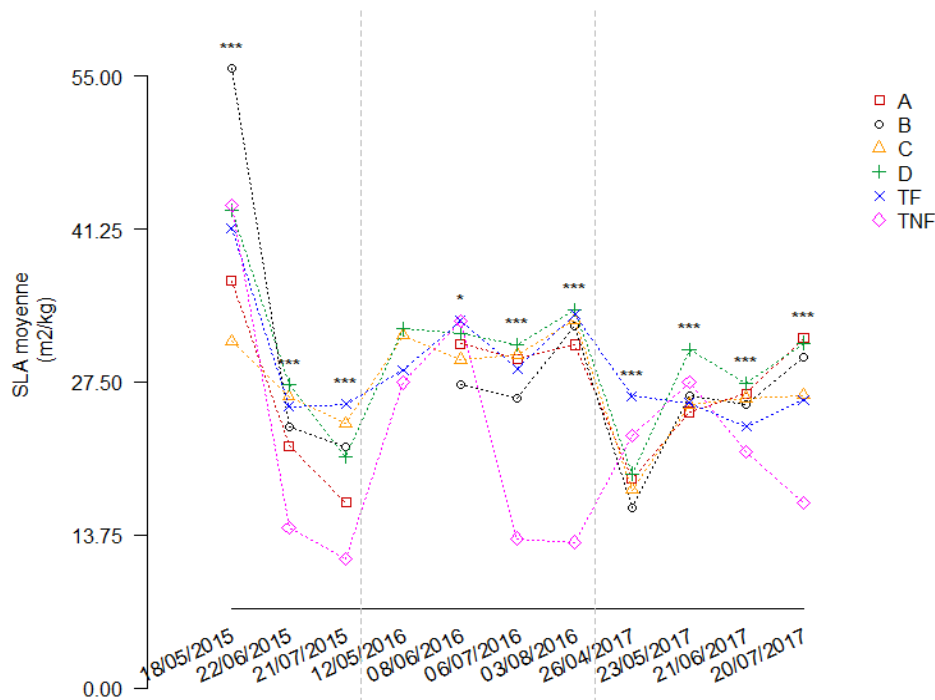


Figure 2. SLA moyenne des *F. japonica* selon la zone et l'année.

A, B, C, D : zones fauchées et semées ; TF: zone témoin fauché ; TNF : zone témoin non-fauchée.

Effet fauche : Pour les trois années, la SLA ne diffère entre le traitement TF et le TNF qu'en été : juin et juillet 2015 ($p < 0,001$), juillet et août 2016 ($p < 0,001$) et juillet 2017 ($p = 0,003$). Les valeurs de la SLA du TF sont plus élevées de 55 à 158% que celles du TNF.

Effet semis : Au cours des trois années les traitements semés ont des effets contrastés. En 2015 pour les traitements A, B et D les valeurs de SLA sont plus basses que celles du traitement TF (A : juin et juillet $p < 0,001$; B : juin et juillet $p = 0,02$; D juillet : $p = 0,04$). Cependant en

2017 pour les traitements A et D les valeurs de SLA sont plus élevées que pour le traitement TF (A : juin $p = 0,03$, juillet : $p = 0,003$; D : juin et juillet : $p < 0,001$). Enfin, les valeurs au sein du traitement C pour toutes les dates et en 2016 pour tous les traitements ne montrent pas de différence avec les valeurs du TF pour la SLA.

b) Traits de croissance : suivi du développement

Accroissement moyen de la hauteur de *F. japonica* par jour (cm/ jour) (Figure 3.a)

Effet fauche : Sur les trois années le ΔH_j par jour ne présente pas de différence entre le traitement TNF et le traitement TF au printemps (*avril et mai*). Cependant en été (*juin, juillet, août*) le ΔH_j diffère toujours ($p < 0,001$) entre le traitement TNF et le traitement TF. Les valeurs du ΔH_j sont plus élevées de 27 à 71% au sein du TNF par rapport au traitement TF.

Effet semis : Sur les trois années l'effet semis ne présente pas de différence constante sur le ΔH_j . En effet, les traitements A, B et C diffèrent du traitement TF pour quelques dates, respectivement 5, 3 et 4 fois sur 11. De plus, ces différences ne suivent pas une dynamique saisonnière constante entre les années et elles sont tantôt dues à des valeurs plus élevées du ΔH_j chez les traitements semés que pour le traitement TF tantôt à des valeurs plus faibles. Le traitement D en revanche présente des différences par rapport au TF à 8 dates sur 11 se traduisant par des valeurs plus faibles du ΔH_j de l'ordre de 24 à 53%.

Accroissement moyen du diamètre de *F. japonica* par jour (mm/j) (Figure 3.b)

Effet fauche : Aucune date de 2015 et 2016 ne présente de différence entre le traitement TF et le TNF pour le ΔD_j , de même qu'en avril et juin 2017. Les valeurs du ΔD_j pour le TF sont plus élevées de 54% en mai 2017 ($p < 0,001$) et plus faibles de 27% en juin 2017 ($p = 0,04$) que celles du traitement TF.

Effet semis : Aucune date de 2015 ni de 2017 ne présente de différence entre les traitements A, B, C et D et le traitement TF pour le ΔD_j . En 2016 les valeurs du ΔD_j sont tous les mois plus faibles pour les traitements A, C et D ($p = ou < 0,001$) que pour le traitement TF (entre 32 et 61%), sauf en juin où seul le traitement D présente des valeurs plus faibles ($p = 0,02$) que celles du traitement TF.

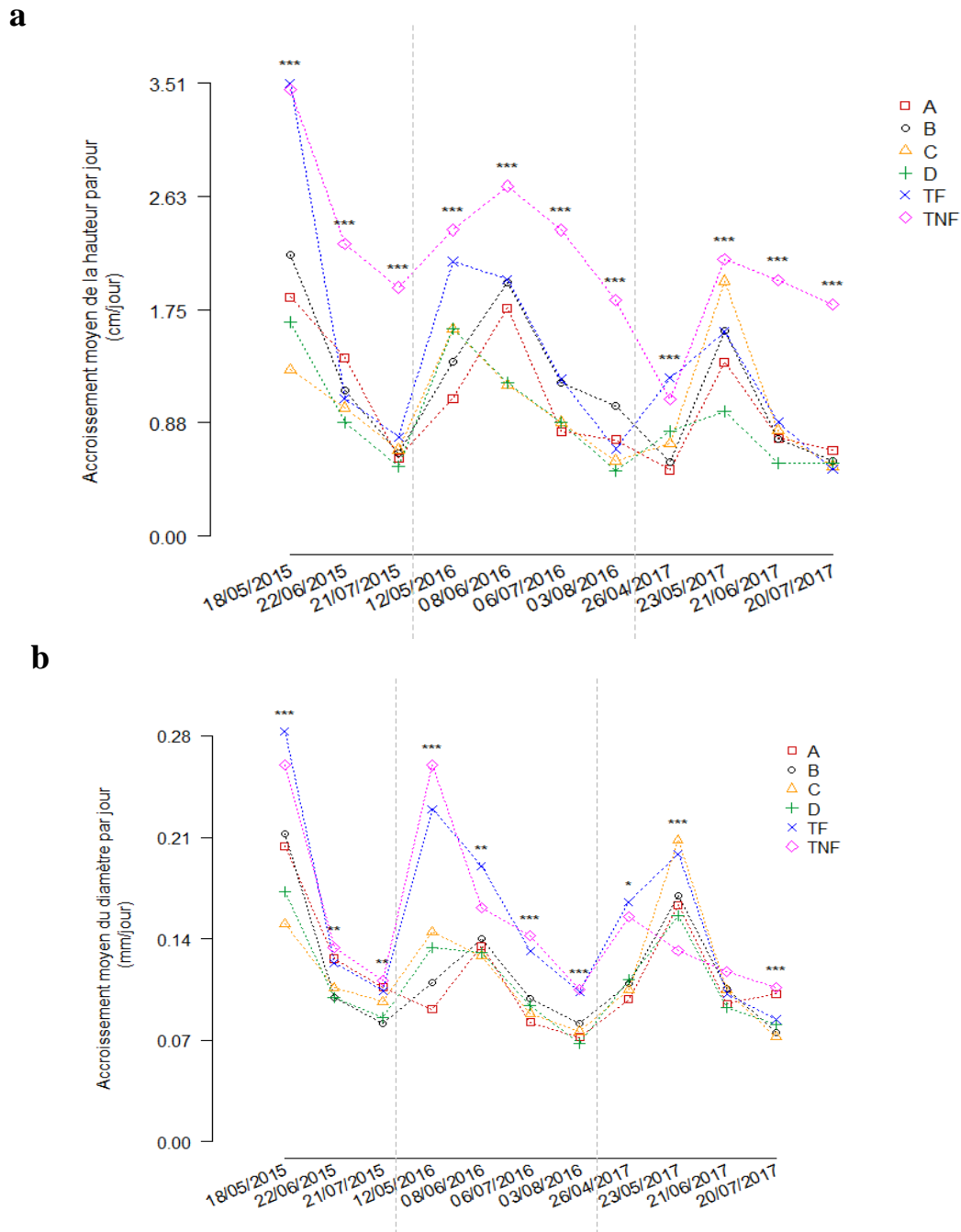


Figure 3. a) Accroissement moyen de la hauteur en cm par jour des *F. japonica* selon la zone et l'année **5. b)** Accroissement moyen du diamètre en mm² par jour des *F. japonica* selon la zone et l'année A, B, C, D: zones fauchées et semées ; TF: zone témoin fauché ; TNF : zone témoin non-fauchée.

c) La densité : suivi de l'occupation du sol/de la colonisation par les renouées

Densité au m²

Effet fauche : Aucune date ne présente de différence entre le traitement TF et le TNF pour la Dm².

Effet semis : Aucune date ne présente de différence entre les traitements A, B, C et D et le TF pour la Dm^2 . Cependant, bien qu'elles ne soient pas significativement différentes le traitement D atteint des valeurs de Dm^2 très élevées comparées aux autres traitements ainsi qu'au TF, notamment en juillet 2016 où la Dm^2 est de 187 pour le traitement D tandis que pour les traitements A, B, C elle s'élève à 105, 49 et 124 et à 131 pour le TF. De même en mai et juin 2017 la Dm^2 est plus élevée au sein du traitement D que dans le TF, bien que ces différences ne soient pas non plus significatives.

Cependant lorsque les traitements sont comparés tous ensemble il existe une différence entre les valeurs Dm^2 dans au moins un des traitements en juin 2015 ($p = 0,02$) et 2016 ($p = 0,04$), août 2016 ($p = 0,03$) et avril 2017 ($p = 0,04$).

2. Relevés botaniques

A. Richesse spécifique

Aucune différence significative en termes de richesse spécifique n'a été détectée entre les différents traitements durant la même année ni entre les différentes années au sein du même semis. Cependant, lorsque l'on s'intéresse aux pics de richesse spécifique (date où la richesse spécifique est la plus élevée) les traitements A et C ont une même tendance à l'augmentation progressive entre 2015 et 2018, et à la diminution en 2019. Au contraire le traitement B semble suivre une tendance à la diminution dès 2015 (**Figure 4**). Le traitement D présente quant à lui

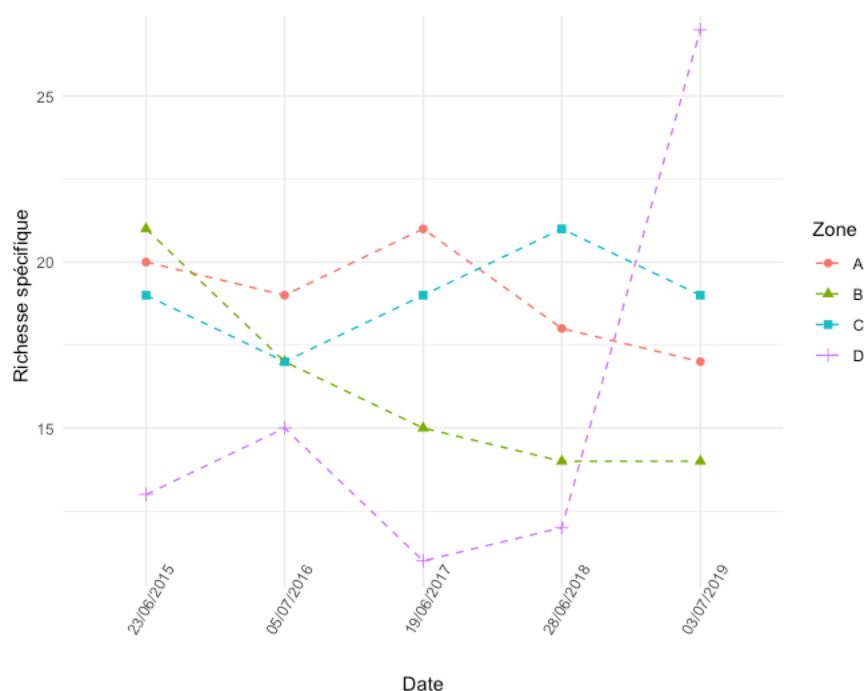


Figure 4. Suivi de la richesse spécifique sur les pics saisonniers par traitement et par date.

une tendance à l'augmentation entre 2015 et 2016, puis diminue ensuite jusqu'en 2018 mais réaugmente en 2019 de manière beaucoup plus marquée que les autres traitements. La richesse spécifique s'élevait au sein du traitement B à 14 espèces en juillet 2017 et à 12 en juin 2018 mais plafonne à 27 en juillet 2019, soit le double de la richesse spécifique du traitement B (14), et presque un tiers de plus que celles des traitements A et C (17, 19) en juillet 2019.

B. Dynamique dans la composition spécifique des communautés végétales

De 2015 à 2017 les ACP permettent de mettre en lumière une différenciation progressive des communautés végétales en termes de présence et de recouvrement des espèces entre les 4 traitements (**Figure 5.a, 5.b, 5.c**). En 2015 les 4 traitements étaient peu différenciés (**Figure 5.a**) : le traitement A était chevauchant des trois autres et les traitements D et C se chevauchaient également. En 2016 les traitements commencent à se différencier (**Figure 5.b**) selon leurs compositions spécifiques : les traitements A et B sont chevauchants entre eux de même que C et D, mais les deux groupes sont en revanche bien différenciés. Enfin en 2017 la différenciation des traitements en termes de communautés végétales est achevée car plus aucun traitement n'est chevauchant (**Figure 5.c**). Les traitements C et D restent cependant plus proches entre eux que des deux autres traitements. Cet effet de différenciation est appuyé par le taux de variance expliquée totale des deux premières dimensions qui augmente avec les années : il s'élève à 28,15% en 2015, à 28,3% en 2016 et à 34,03% en 2017.

Les espèces-clés induisant la différenciation des communautés végétales au sein des quatre traitements diffèrent chaque année. Ces espèces sont en 2015 *Lolium multiflorum* (Ray-grass italien) et *Potentilla reptans* (Potentille rampante), en 2016 *Holcus lanatus* (Houlque laineuse), *Potentilla verna* (Potentille printanière), *Rumex acetosa* (Oseille commune), *Plantago lanceolata* (Plantain lancéolé) et *Symphytum x. uplandicum* (Consoude de variété Bocking 14) et en 2017 *P. reptans*, *S. x. uplandicum*, *F. japonica*, *Urtica dioica* (Ortie dioïque), *Geranium dissectum* (Géranium découpé) et *Elytrigia repens* (Chiendent officinal) (**Figure 5.d, 5.e, 5.f**). On constate donc qu'en 2015 (**Figure 5.d**) aucune des espèces semées n'est fortement corrélée avec une des deux premières dimensions. En effet, *U. dioica* et *P. lanceolata* ont été respectivement semées sur les traitements A et C, mais ne s'y sont pas implantées. En revanche ces espèces ont naturellement colonisé d'autres traitements : *U. dioica* s'est développée au sein du traitement B et *P. lanceolata* au sein du traitement A. La seule espèce semée fortement corrélée aux axes principaux est donc *S. x. uplandicum* (la consoude de variété Bocking 14),

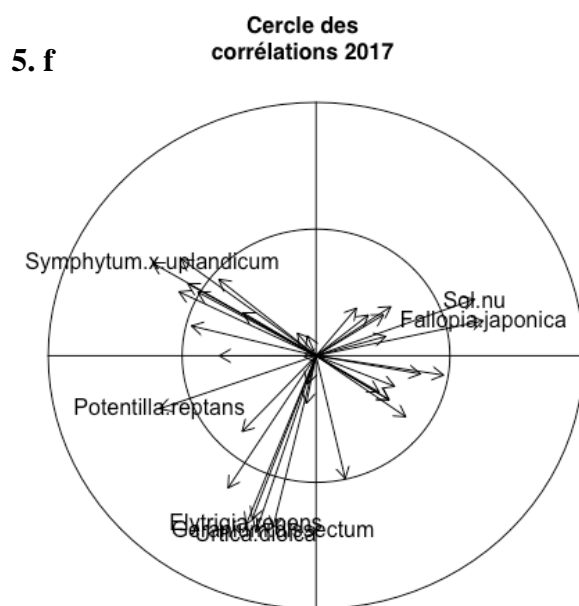
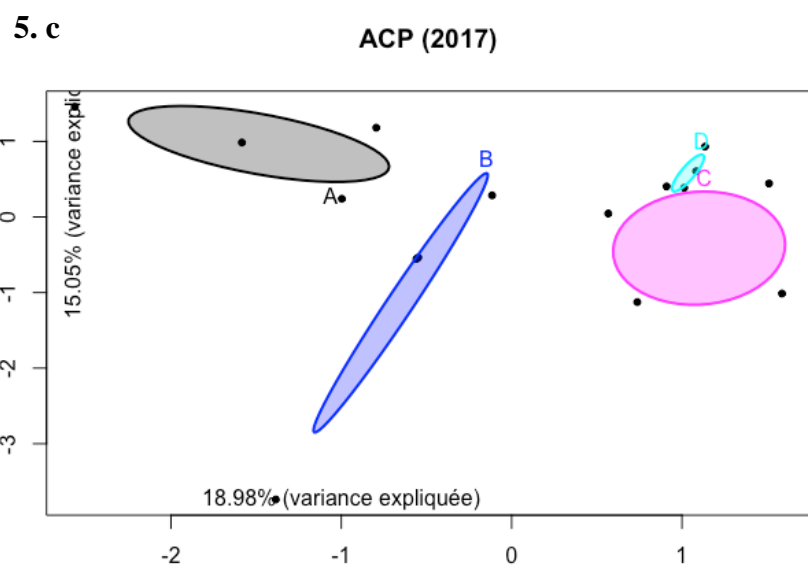
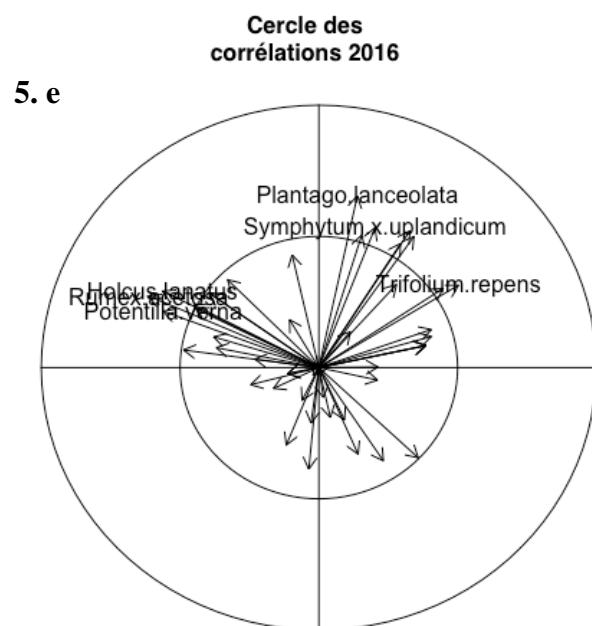
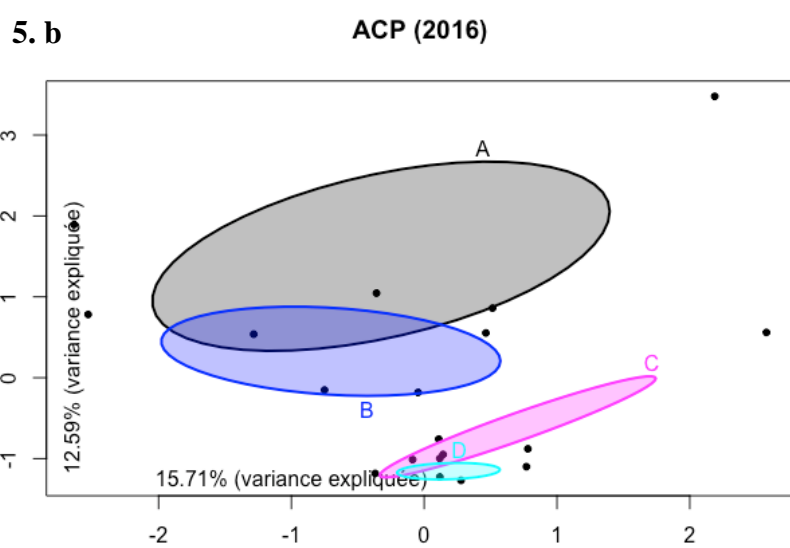
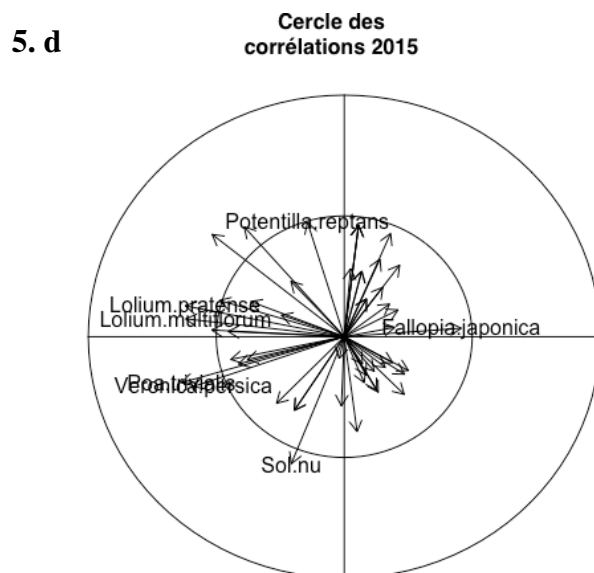
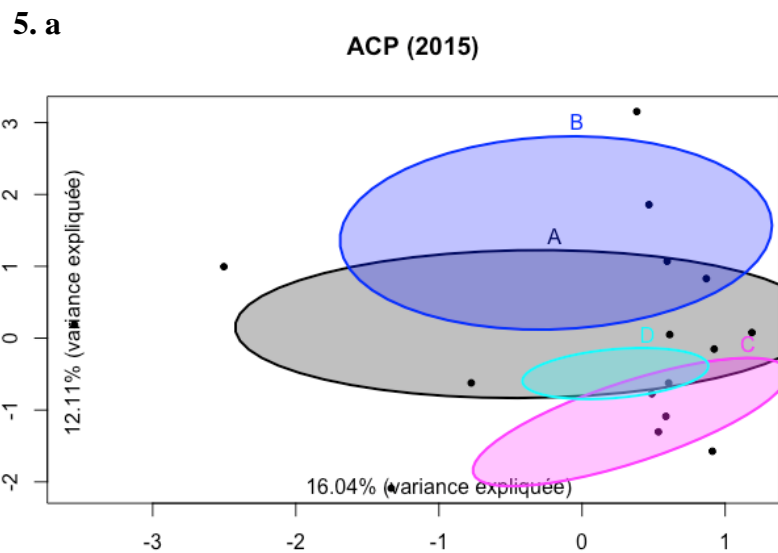


Figure 5. a, b, c : ACP des années 2015, 2016, 2017. Les ellipses représentent les regroupements par traitements (A, B, C, D).

Figure 5. d, e, f : Cercles des corrélations des variables aux dimensions 1 (abscisses) et 2 (ordonnées) des ACP des années 2015, 2016, 2017. Le cercle central représente une corrélation de 0,5, le cercle extérieur une corrélation de 1. Les variables représentées présentent une corrélation minimale de 0,5 avec une des 2 premières dimensions.

qui a été semée sur le traitement A. *S. x. uplandicum* montre une corrélation, en 2016, de 0,53 avec la dimension 2 et en 2017 de -0,61 avec la dimension 1.

F. japonica présente chaque année une corrélation non-négligeable avec une des deux premières dimensions : 0,46 avec la dimension 1 en 2015 (**Figure 5.d**), -0,35 avec la dimension 2 en 2016 et 0,63 avec la dimension 1 en 2017 (**Figure 5.f**). De plus, en 2016 et 2017, le sol nu était corrélé aux mêmes dimensions et dans des proportions comparables à celles de *F. japonica* : -0,38 avec la dimension 2 en 2016 et 0,59 avec la dimension 1 en 2017.

C. Recouvrement des espèces semées et de *F. japonica* au cours du temps

Espèces semées

***S. x. uplandicum* (Figure 6.a)**

La consoude bocking 14 s'implante dès 2015 sur le traitement mais son recouvrement reste en dessous de 10% jusqu'en 2017. Son recouvrement augmente ensuite pour atteindre 18% en 2018 et 24% en 2019.

***D. glomerata* (Figure 6.b)**

Le dactyle s'implante sur les zones B et C dès 2015 et sur la zone D en 2016. Il atteint son pic de recouvrement sur la zone B en avril 2017 (42%), et décroît par la suite (2017 : 30% ; 2018 : 24% ; 2019 : 9%). Le recouvrement reste stable sur la zone C entre 2015 et 2019 avec un pic entre 19 et 22%, sauf en 2018 où il n'est que de 10%. Enfin sur la zone D le recouvrement reste stable entre 2016 et 2018 avec un pic entre 27 et 30% mais décroît en 2019 où il n'est que de 2%.

***F. arundinacea* (Figure 6.c)**

La fétuque élevée ne s'implante qu'en juillet 2016 sur les zones B et C où elle atteint son pic (B : 24% ; C : 16%) mais décroît dès 2017 sur les deux zones. Elle disparaît de la zone B en 2018 et de la zone C en 2019. Elle s'implante à partir de juin 2016 sur la zone D avec un recouvrement de 7% mais décroît en 2017 et 2018 (moins de 1%) puis réapparaît en 2019 avec son pic de recouvrement au sein de cette zone : 10%.

***T. pratense* (Figure 6.d)**

Le trèfle violet s'implante dès 2015 dans les zones C et D et atteint son pic de croissance dans ces deux zones en mars 2016 (C : 53% ; D : 21%). Son recouvrement décroît par la suite et l'espèce disparaît de la zone D en 2018 et de la zone C en 2019.

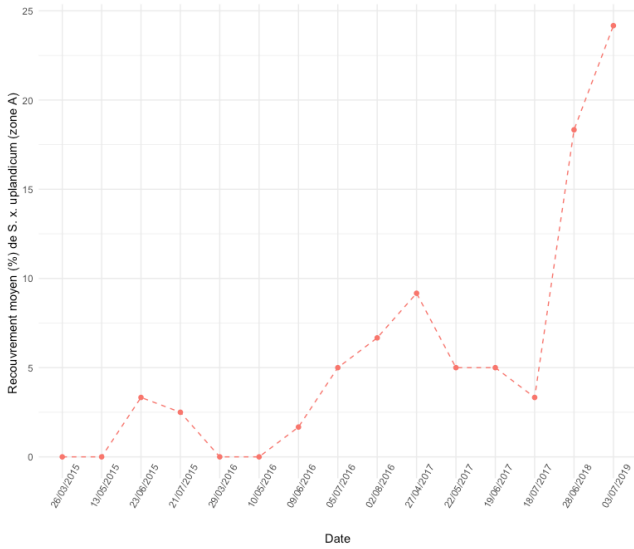
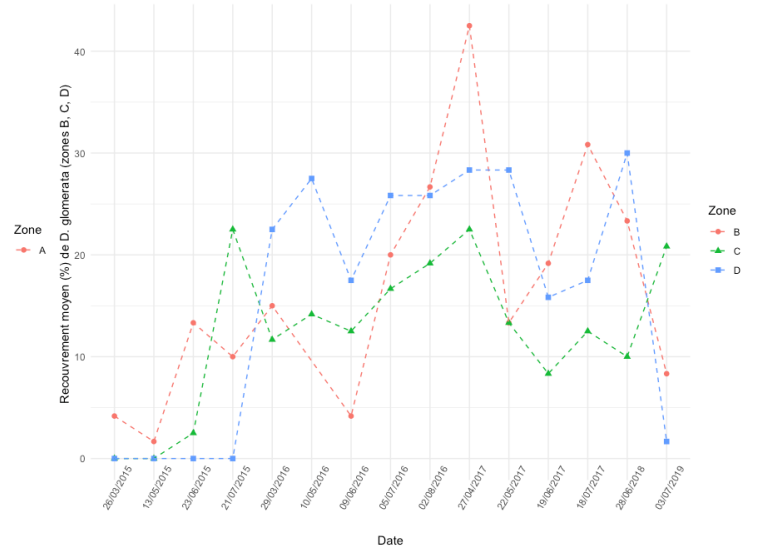
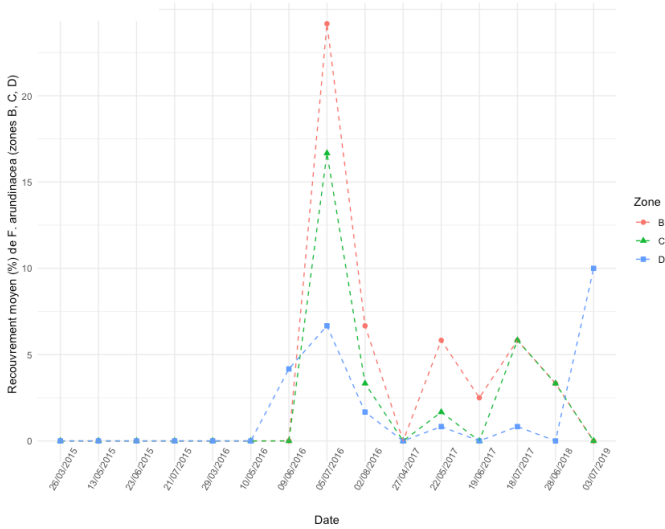
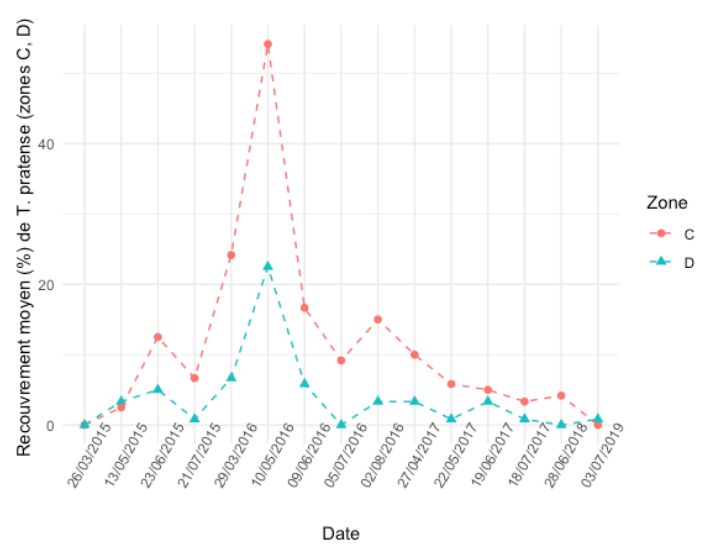
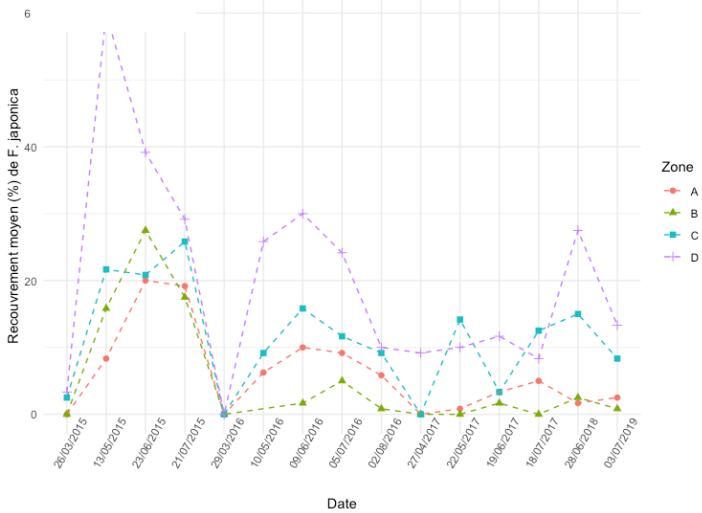
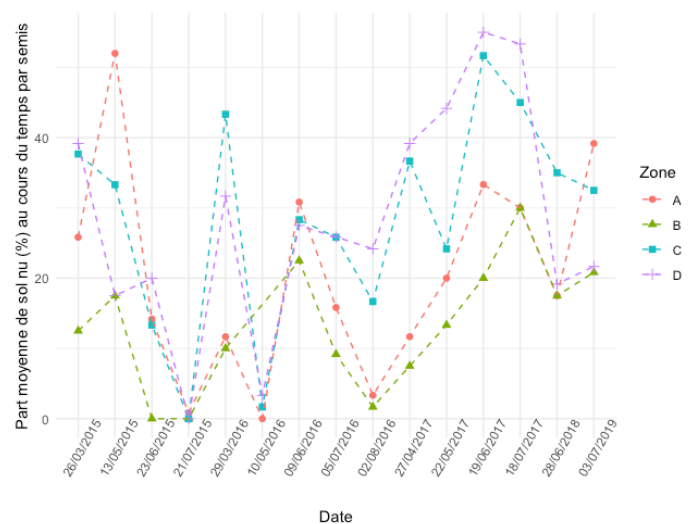
6.a**6.b****6.c****6.d****6.e****6.f**

Figure 6. Pourcentage de recouvrement par date de :
a. *Symphytum x uplandicum* (zone A) **b.** *Dactylis glomerata* (zones B, C, D) **c.** *Festuca arundinacea* (zones B, C, D) **d.** *Trifolium pratense* (zones C et D) **e.** *Fallopia japonica* (zones A, B, C, D) **f.** Sol nu (zones A, B, C, D)

***F. japonica* (Figure 6.e)**

Le pic annuel de recouvrement moyen de *F. japonica* se situe pour les traitements A et B entre juin et juillet et pour les traitements C et D entre mai et juillet, selon l'année concernée (Figure 6). Ce pic diminue continuellement entre 2015 et 2019 au sein de chaque traitement (Figure 6). Il en 2015 à 20% de recouvrement moyen pour le traitement A, 27,5% pour le B, 21,67% pour le C et 60% pour le D. Il diminue ensuite continuellement pour atteindre, en 2019 2,5% pour le traitement A, 0,83% pour le B, 8,33% pour le C et 13,33% pour le D. Cela correspond à une diminution du recouvrement moyen de *F. japonica* de 87,5% pour le traitement A, 97% pour le traitement B, 62% pour le traitement C et 78% pour le traitement D. *F. japonica* a donc presque disparu des traitements A et B et a connu une très forte réduction avec les traitements C et D, ce dernier présentant en 2015 un recouvrement moyen de *F. japonica* 2 à 3 fois supérieur à celui des trois autres traitements.

Sol nu (Figure 6.f)

Le pic de sol nu atteint toujours au minimum, pour toutes les zones et toutes les années, 20% de recouvrement. Il montre une tendance à la diminution pour la zone A entre 2015 et 2018 (2015 : 51% ; 2016 : 31% ; 2017 : 32% ; 2018 : 19%) mais ré-augmente à 39% en 2019. Il augmente légèrement ou reste stable pour les zones B, C et D entre 2015 et 2019.

D. Stratégies de Grime

Tous les ans et dans chaque zone les stratégies à dominance compétitive ont le recouvrement le plus élevé (*minimum* : 41% traitement D en 2017 ; *maximum* : 80% traitement B en 2018).

DISCUSSION

1. *L'épuisement de F. japonica : une étape nécessaire à la restauration*

A. La réallocation des ressources est nécessaire pour compenser la fauche via la reconstitution de la surface foliaire

Sur les trois années de mesures, lorsque *F. japonica* est soumise à une perturbation répétée de fauche, nos résultats montrent que cette plante invasive investit majoritairement dans la réallocation des ressources vers les feuilles. En effet, dès juin 2015 la SLA, qui est corrélée positivement avec la photosynthèse et le taux de croissance relatif (Cornelissen, 2003), est plus élevée pour les renouées soumises à la fauche que pour les renouées témoins et le sera pour tous les mois d'été des trois années. On constate que la surface foliaire suit d'ailleurs la même tendance. La reconstitution des surfaces foliaires pour la photosynthèse semble prioritaire dans l'allocation au carbone de *F. japonica* qui est une espèce à la phénologie précoce (Beerling, 1994) et dont la capacité à accéder à la lumière explique en partie les grandes capacités d'invasion (Dommanget et al, 2013). La combinaison entre fauche et semis de restauration atténue cette ré-allocation des ressources vers les feuilles, au moins pour la première année de restauration. En 2015, la SLA des renouées soumises à la compétition en plus de la fauche est plus basse que celle des renouées seulement fauchées. Cette observation pourrait résulter d'un compromis entre la compétition pour la lumière et la compétition pour les ressources souterraines dans les zones semées. Cet effet s'estompe cependant en 2016 et 2017, possiblement parce que la renouée est une bonne compétitrice sous-terrainne ou parce que l'émission de composés allélochimiques permet à la renouée d'échapper à la compétition pour les ressources (Dommanget et al, 2014 ; Serniak et al, 2015). L'atténuation de l'impact des semis sur les variables foliaires peut également être dû à une réponse de *F. japonica* à d'autres facteurs. La densité de végétation crée une modification de la composition spectrale du rayonnement (notamment le rapport des radiations Rouge Clair/Rouge Sombre) perçu par la plante via les phytochromes, conduisant à des modifications de l'architecture de la plante (Casal et Smith, 1989). Cela a pu déjà être constaté lorsque *F. japonica* est mise en association avec *Salix vicinalis* (saule des vanniers) : sa SLA augmente par rapport à de la monoculture de renouées (Dommanget et al, 2019).

B. La fauche et le semis altèrent la croissance en hauteur de *F. japonica*

Cet investissement majeur dans les ressources foliaires semble entraîner un compromis chez *F. japonica* avec sa croissance en hauteur. En effet, l'accroissement en hauteur par jour est beaucoup moins élevé chez les renouées fauchées que chez les renouées témoins, ce qui suggère que l'investissement majeur de *F. japonica* sur les feuilles se fait au détriment de la croissance verticale des tiges. La fauche semble épuiser les ressources des renouées ce qui se traduit par une incapacité pour la plante à grandir en hauteur. Cette tendance est encore plus prononcée suite à la compétition des autres espèces. En effet on constate une tendance à la baisse de cet accroissement en hauteur sur les traitements semés par rapport à la fauche seule. Encore une fois, quand la renouée a été mise en compétition avec *S. vicinalis*, elle a montré le même comportement : une réduction de l'accroissement en hauteur (Dommanget et al, 2019). Cet accès limité à la lumière induit par la réduction de la croissance peut cependant être compensé par l'augmentation de la SLA provoquée par la fauche mais aussi par le fait que la fauche homogénéise l'accès de la communauté entière à la lumière en maintenant une ouverture élevée du milieu. Ce compromis pourrait donc impacter relativement peu *F. japonica* dans le contexte de fauches régulières car l'accès à la lumière reste aisé malgré une croissance en hauteur réduite.

En revanche, la croissance radiale n'est pas impactée par la fauche. Il semble que ce trait ne soit pas sensible à la fauche et peu à la compétition, les semis provoquant rarement une diminution de la croissance en diamètre. Cela peut être lié au fait que la croissance radiale de *F. japonica* est moins impactée par les facteurs environnementaux et que l'investissement en ressources dans cette partie de la plante reste constant. Les ressources acquises grâce au surinvestissement dans les ressources foliaires peuvent être allouées, indifféremment du contexte environnemental, à la croissance radiale. Malgré le fait que d'autres auteurs ont pu montrer que ce trait peut être impacté par la fauche (Schnitzler et Müller, 1998), nous n'en avons pas trouvé d'impact dans notre expérience. On voit donc apparaître ici un autre compromis, entre la croissance en hauteur et la croissance radiale, au profit de cette dernière.

Enfin, on constate également une augmentation de la densité de la renouée, qui est plus élevée en 2015 et 2016 dans la zone fauchée. Il peut s'agir encore une fois d'un compromis avec la croissance en hauteur, qui peut être lié à l'utilisation des ressources présentes dans les rhizomes par *F. japonica* pour se réimplanter en permettant la levée des bourgeons en dormance, créant de nouvelles tiges (Schnitzler et Müller, 1998). Ainsi, dans les premières années de la restauration, la densité de renouées augmente considérablement. Cependant cette

densité cesse d'augmenter en 2017, suite probablement à l'épuisement des bourgeons en dormance et à l'épuisement progressif de *F. japonica*. On note également que les semis A, B et C induisent une baisse de la densité par rapport à la fauche seule, cela peut encore une fois être un effet de la compétition interspécifique.

2. La reconstitution d'un couvert végétal sur les zones envahies

A. Les semis facilitent la diversification spécifique

L'un des effets délétères des espèces invasives, l'homogénéisation des écosystèmes des zones envahies (McKinney et al, 1999), est ici très présent avant la restauration. Cependant, en trois ans de restauration avec fauche et semis, les quatre communautés végétales se diversifient progressivement. Cette diversification observée ne concerne jamais plus de 35% de la variance, mais cela peut être dû en partie au fait que les sites soient très proches en composition. L'épuisement de la renouée et son accès limité à la lumière a permis de réduire sa capacité à recoloniser (Siemens et Blossey, 2007) et a donc permis la réinstallation d'autres espèces. Nous faisons ici l'hypothèse que la présence des semis a provoqué un phénomène de facilitation permettant le retour de successions végétales naturelles. Ainsi, la diversification des communautés ne repose pas uniquement sur les espèces semées. En effet, parmi elles, seule *Symphytum. X. uplandicum* et *D. glomerata* se sont durablement installés et présentent un recouvrement important encore en 2019. Cependant, ces espèces semées ont pu occuper le sol après la fauche, empêchant *F. japonica* de recoloniser et permettant indirectement à la banque de graines souterraines ainsi qu'aux autres espèces arrivées sur le site de se développer. On peut penser que cela a été dû par exemple au *T. pratense* qui est présent au début de la restauration mais disparaît après 2017. *T. pratense* est une espèce prairiale pionnière qui ne survit pas au-delà de quatre ans (Sakanoue, 2002) ; cependant sa présence a pu permettre de modifier les conditions édaphiques fortement perturbées par *F. japonica* (Dassonville et al, 2008) et de les rendre plus favorables à d'autres espèces, probablement par un ré-enrichissement du sol en azote provoqué par cette légumineuse.

B. Une diversification en nombre d'espèces mais pas en recouvrement

Malgré cette différenciation accrue en termes d'espèces, on note que la part de recouvrement occupée par les espèces végétales (autres que *F. japonica*) augmente peu. Elle passe de 56% de recouvrement par des espèces locales en 2015 à 60% en 2019. En revanche, la part relative du sol nu et de *F. japonica* dans le recouvrement a beaucoup changé. En effet, au début de la restauration l'espèce invasive et le sol nu étaient présents dans les mêmes proportions. A la fin de la restauration, le sol nu est beaucoup plus présent que *F. japonica*. En effet, le recouvrement moyen de *F. japonica* en 2019 est compris entre 0,83% de recouvrement (zone B) et 13% de recouvrement (zone D) tandis que le sol nu occupe 21% (zone B) à 39% (zone A). Notons d'ailleurs que la part de sol nu ré-augmente sensiblement à partir de 2017 avec la mise en place de la fauche sélective. Le sol nu semble faciliter le retour de *F. japonica* et le fait que sa part reste importante dans les zones restaurées est à surveiller. En effet le retour d'espèces locales ne garantit pas le succès durable de la restauration car la renouée peut réapparaître même après avoir semé et fauché pendant plusieurs années (Skinner, 2012). Cette part importante de sol nu même lorsque la renouée est presque absente peut être liée aux modifications des conditions édaphiques par *F. japonica*, rendant le milieu peu favorable à certaines espèces (Dassonville, 2008 ; Stoll, 2012), et un temps plus long sans la présence de renouées pourrait être nécessaire pour permettre la réinstallation d'une communauté végétale recouvrante. Ce recouvrement de faible intensité des espèces végétales peut aussi être dû aux conditions naturelles des sites, qui présentent des sols de remblai, avec beaucoup de cailloux, qui se situent en bord de route et sont donc peu fertiles.

3. Les implications pratiques du couplage de la fauche et des semis : recommandations aux gestionnaires

Cette étude suggère qu'en croisant des approches d'écophysiologie, *via* le suivi de traits fonctionnels, et des approches d'écologie des communautés, *via* les suivis botaniques des populations, une meilleure compréhension des capacités invasives de *F. japonica* est possible et donc amène de nouvelles perspectives de restauration écologique. Cette expérience a permis de confirmer qu'une restauration sur le long terme, trois ans au minimum, est nécessaire pour affaiblir considérablement *F. japonica* (Baker, 1988 ; Price et al, 2002), mais aussi pour permettre une diversification des espèces présentes. Ce point est nécessaire à prendre en compte

dans les futurs projets de gestion par la fauche de zones envahies par *F. japonica* : sans un investissement important en termes d'années, la fauche, même mensuelle, ne peut pas être suffisante pour épuiser la renouée et l'empêcher de recoloniser le milieu. Nous avons aussi vu que faucher la renouée une fois par mois durant la période printanière et estivale semble une fréquence adéquate pour réduire sa présence de manière efficace. En effet, la renouée ayant une bonne capacité de régénération de ses ressources pendant la période de dormance hivernale (Schnitzler et Müller, 1998), les effets des fauches des années précédentes sont peu visibles en début de saison. On le constate sur les variables biométriques étudiées, qui ne diminuent qu'à partir du mois de juin. Coupler cet investissement en termes d'années et de répétitions du nombre de fauches dans l'année est nécessaire pour épuiser *F. japonica* de manière durable. Cette nécessité de répéter les fauches dans l'année est conforme avec d'autres études (Dommanget et al, 2013 ; Baker et al, 1988).

A cette pratique de fauche s'ajoute maintenant une nouvelle, celle de semis de restauration pour lutter à la fois contre *F. japonica* mais aussi contre les zones de sol nu. Ainsi le semis d'espèces coloniales, compétitives et résilientes a probablement été la clé de la réussite et de la réimplantation d'espèces locales. Il semble que coupler ces deux méthodes puisse permettre un retour plus rapide et plus durable que de séparer ces étapes, d'abord en épuisant la renouée puis en semant, comme cela a déjà été testé (Skinner et al, 2012). Cela permet d'éviter la présence de sol nu trop importante juste après l'épuisement de la renouée qui favorise son retour, mais aussi de mettre *F. japonica* en compétition, accroissant la pression qu'elle subit par la fauche. Enfin, la mise en place d'une fauche sélective ciblant uniquement la renouée après plusieurs années de restauration peut permettre aux successions végétales naturelles de prendre place et de favoriser des espèces qui n'auraient pas pu se développer avec une pression de fauche régulière. Par exemple, apparaissent sur les sites en 2018 et 2019 *Centaurea jacea* (Centaurée jacée), *Bellis perennis* (Pâquerette vivace), *Geranium molle* et *pyrenaicum* (Géraniums mou et des Pyrénées) ou encore *Rubus idaeus* (Framboisier), probablement issus des semis de 2015. Toutes ces espèces ont besoin de fauche tardive, voire d'aucune fauche, pour se développer et la pression de fauche mensuelle à laquelle les sites étaient soumis auparavant rendait impossible leur installation. Il est donc très important de poursuivre la fauche de *F. japonica* au-delà des trois premières années de restauration afin diminuer continuellement son recouvrement, et passer à une fauche sélective permet donc de diversifier les communautés végétales présentes sur les sites restaurés.

4. Limites de cette étude et perspectives futures

Les résultats de cette étude sont très encourageants, notamment, en combinant fauche et un semis de consoude de variété Bocking14 (traitement A), et fauche et un semis de fétuque élevée et de dactyle aggloméré (traitement B), qui ont permis de faire disparaître quasiment entièrement *F. japonica*. La combinaison fauche et semis de trèfle violet, fétuque élevée et dactyle aggloméré, s'est également révélé très efficace (traitement D) car bien que la renouée soit toujours présente elle a considérablement été affaiblie par rapport à son recouvrement en 2015. Cependant plusieurs points restent encore à étudier et notamment la question de l'extrapolation de ces résultats. En effet les résultats obtenus sur les zones restaurées peuvent être dus en partie à d'autres facteurs que les semis. Les conditions édaphiques et topographiques diffèrent entre les sites, de même que le recouvrement de renouées, qui dès le départ de l'expérience différait de manière non-négligeable entre les différentes zones testées. De plus, l'expérience a été menée sur une surface relativement réduite et les traitements n'ont pas pu être répétés, ce qui aurait pu permettre de différencier clairement les effets des semis de ceux des conditions extérieures.

Ainsi il apparaît maintenant pertinent de mener une expérience testant un semis contenant les espèces qui ont le mieux permis d'induire une recolonisation naturelle, *S.x. uplandicum*, *D. glomerata*, *F. arundinacea* et *T. pratense* en conditions contrôlées et répétables, afin de permettre une plus grande puissance statistique pour comprendre exactement le rôle des semis sur *F. japonica*. Cette expérience en conditions contrôlées pourrait aussi être menée en conditions naturelles afin d'étudier également les successions végétales et la facilitation provoquées par ce semis, induisant la recolonisation par les espèces locales.

BIBLIOGRAPHIE

- Abgrall, C et al. « Invasion by *Fallopia Japonica* Alters Soil Food Webs through Secondary Metabolites ». *Soil Biology and Biochemistry* 127 (décembre 2018): 100-109.
- Aguilera, A et al. « Impacts of the Invasive Plant *Fallopia Japonica* (Houtt.) on Plant Communities and Ecosystem Processes ». *Biological Invasions* 12, n° 5 (mai 2010): 1243-52.
- Andersen, J et al. « Widespread Hybridization among Native and Invasive Species of Operophtera Moths (Lepidoptera: Geometridae) in Europe and North America ». *Biological Invasions* 21, n° 11 (novembre 2019): 3383-94.
- Aubin, V et S, Bibeau. « Comprendre la prolifération de la renouée du Japon sur les rives du Saint-Laurent ». *Le Naturaliste canadien* 140, n° 2 (2 juin 2016): 19-25.

- Ayres D, et al "Extinction of a Common Native Species by Hybridization with an Invasive Congener," *Weed Technology* 18(sp1), 1288-1291, (1 December 2004).
- Beerling, D et al. « Fallopia Japonica (Houtt.) Ronse Decraene ». *The Journal of Ecology* 82, n° 4 (décembre 1994): 959.
- Bottollier-Curtet, M et al. « Degradation of Native and Exotic Riparian Plant Leaf Litter in a Floodplain Pond: Leaf Litter Degradation of Invasive Riparian Plants ». *Freshwater Biology* 56, n° 9 (septembre 2011): 1798-1810.
- Carboni, M et al. « Functional Traits Modulate the Response of Alien Plants along Abiotic and Biotic Gradients ». *Global Ecology and Biogeography* 27, n° 10 (octobre 2018): 1173-85. -
- Carlton, J. « Pattern, Process, and Prediction in Marine Invasion Ecology ». *Biological Conservation* 78, n° 1-2 (octobre 1996): 97-106
- Casal, J. J., et H. Smith. « The Function, Action and Adaptive Significance of Phytochrome in Light-Grown Plants ». *Plant, Cell and Environment* 12, n° 9 (décembre 1989): 855-62.
- Christian, J, et S, Wilson. « LONG-TERM ECOSYSTEM IMPACTS OF AN INTRODUCED GRASS IN THE NORTHERN GREAT PLAINS » 80, n° 7 (1999): 11.
- Cornelissen, J et al. « A Handbook of Protocols for Standardised and Easy Measurement of Plant Functional Traits Worldwide ». *Australian Journal of Botany* 51, n° 4 (2003): 335.
- Dassonville, N et al. « Impacts of Alien Invasive Plants on Soil Nutrients Are Correlated with Initial Site Conditions in NW Europe ». *Oecologia* 157, n° 1 (août 2008): 131-40.
- Dommanget, F et al. « État de l'art des techniques de génie végétal pour contrôler les renouées ». *Sciences Eaux & Territoires* Numéro 27, n° 1 (2019): 74.
- Dommanget, F et al. « Light Availability Prevails Over Soil Fertility and Structure in the Performance of Asian Knotweeds on Riverbanks: New Management Perspectives ». *Environmental Management* 52, n° 6 (décembre 2013): 1453-62.
- Dufresnes, C et al. « Introgressive Hybridization of Threatened European Tree Frogs (*Hyla Arborea*) by Introduced *H. Intermedia* in Western Switzerland ». *Conservation Genetics* 16, n° 6 (décembre 2015): 1507-13.
- Gaertner, M et al. « Impacts of Alien Plant Invasions on Species Richness in Mediterranean-Type Ecosystems: A Meta-Analysis ». *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* 33, n° 3 (juin 2009): 319-38.
- Gallien, L, et M, Carboni. « The Community Ecology of Invasive Species: Where Are We and What's Next? » *Ecography* 40, n° 2 (février 2017): 335-52. -
- Hajzlerová, L, et J, Reif. « Bird Species Richness and Abundance in Riparian Vegetation Invaded by Exotic *Reynoutria* Spp. » *Biologia* 69, n° 2 (1 janvier 2014).
- Herpigny, B et al. « Variation of Growth and Functional Traits of Invasive Knotweeds (*Fallopia* Spp.) in Belgium ». *Plant Ecology* 213, n° 3 (mars 2012): 419-30.
- Huxel, G.R. « Rapid Displacement of Native Species by Invasive Species: Effects of Hybridization ». *Biological Conservation*, 1999, 10.
- Keller, R et al. « Invasive Species in Europe: Ecology, Status, and Policy ». *Environmental Sciences Europe* 23, n° 1 (décembre 2011): 23.
- Lavoie, C. « The Impact of Invasive Knotweed Species (*Reynoutria* Spp.) on the Environment: Review and Research Perspectives ». *Biological Invasions* 19, n° 8 (août 2017): 2319-37.
- Lavorel, S., et E. Garnier. « Predicting Changes in Community Composition and Ecosystem Functioning from Plant Traits: Revisiting the Holy Grail ». *Functional Ecology* 16, n° 5 (octobre 2002): 545-56.
- Liao, C et al. « Altered Ecosystem Carbon and Nitrogen Cycles by Plant Invasion: A Meta-Analysis ». *New Phytologist* 177, n° 3 (février 2008): 706-14.
- Lockwood, J et al. « The Role of Propagule Pressure in Explaining Species Invasions ». *Trends in Ecology & Evolution* 20, n° 5 (mai 2005): 223-28.
- Maerz, J et al. « Green Frogs Show Reduced Foraging Success in Habitats Invaded by Japanese Knotweed ». *Biodiversity and Conservation* 14, n° 12 (novembre 2005): 2901-11.

- Maron, J., et M. Vila. « When Do Herbivores Affect Plant Invasion? Evidence for the Natural Enemies and Biotic Resistance Hypotheses ». *Oikos* 95, n° 3 (décembre 2001): 361-73.
- Mayfield, MM., et JM. Levine. « Opposing Effects of Competitive Exclusion on the Phylogenetic Structure of Communities: Phylogeny and Coexistence ». *Ecology Letters* 13, n° 9 (septembre 2010): 1085-93.
- McKinney, ML, et JL Lockwood. « Biotic Homogenization: A Few Winners Replacing Many Losers in the next Mass Extinction ». *Trends in Ecology & Evolution* 14, n° 11 (novembre 1999): 450-53.
- Meyerson, L.A et al. « Hybridization of Invasive Phragmites Australis with a Native Subspecies in North America ». *Biological Invasions* 12, n° 1 (janvier 2010): 103-11.
- Muller, S. (coord.), (2004). Plantes invasives en France. Muséum d'Histoire naturelle, Patrimoines naturels, 62, Paris, France
- Pagad, S, et al. « IUCN SSC Invasive Species Specialist Group: Invasive Alien Species Information Management Supporting Practitioners, Policy Makers and Decision Takers ». *Management of Biological Invasions* 6, n° 2 (juin 2015): 127-35.
- Price E.A.C. et al. (2002) Seasonal patterns of partitioning and remobilization of ¹⁴C in the invasive rhizomatous perennial Japanese knotweed (*Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decraene). In: Stuefer J.F., Erschbamer B., Huber H., Suzuki JI. (eds) Ecology and Evolutionary Biology of Clonal Plants.
- Pujalon, S, et al. « Dispersion par les cours d'eau des propagules végétatives et sexuées du complexe d'espèces Reynoutria ». *Sciences Eaux & Territoires* Numéro 27, n° 1 (2019): 34.
- Pyšek, P, et DM. Richardson. « Invasive Species, Environmental Change and Management, and Health ». *Annual Review of Environment and Resources* 35, n° 1 (21 novembre 2010): 25-55.
- Quilodrán, CS et al. « Modelling Interspecific Hybridization with Genome Exclusion to Identify Conservation Actions: The Case of Native and Invasive *Pelophylax* Waterfrogs ». *Evolutionary Applications* 8, n° 2 (février 2015): 199-210.
- Richardson, DM., et M Rejmánek. « Trees and Shrubs as Invasive Alien Species - a Global Review: Global Review of Invasive Trees & Shrubs ». *Diversity and Distributions* 17, n° 5 (septembre 2011): 788-809.
- Sakanoue, S. « Seedling Appearance, Survival and Flowering of *Trifolium Pratense* in a Cutting Meadow ». *Japan Agricultural Research Quarterly: JARQ* 36, n° 4 (2002): 235-41.
- Schnitzler et Muller, 1998, ECOLOGIE ET BIOGÉOGRAPHIE DE PLANTES HAUTEMENT INVASIVES EN EUROPE : LES RENOUÉES GÉANTES DU JAPON (FALLOPIA JAPONICA ET F. SACHALINENSIS)
- Simberloff, D., Von Holle, B. Positive Interactions of Nonindigenous Species: Invasional Meltdown?. *Biological Invasions* 1, 21–32 (1999).
- Skinner, R.H et al. « Planting Native Species to Control Site Reinfestation by Japanese Knotweed (*Fallopia Japonica*) ». *Ecological Restoration* 30, n° 3 (1 septembre 2012): 192-99.
- Stohlgren, T J, et al. « The Myth of Plant Species Saturation ». *Ecology Letters* 11, n° 4 (avril 2008): 313-22.
- Stoll, R et al. « Response of Plant and Gastropod Species to Knotweed Invasion ». *Basic and Applied Ecology* 13, n° 3 (mai 2012): 232-40.
- Thuiller, W et al. « INTERACTIONS BETWEEN ENVIRONMENT, SPECIES TRAITS, AND HUMAN USES DESCRIBE PATTERNS OF PLANT INVASIONS ». *Ecology* 87, n° 7 (juillet 2006): 1755-69.
- Traveset, A, et D Richardson. « Biological Invasions as Disruptors of Plant Reproductive Mutualisms ». *Trends in Ecology & Evolution* 21, n° 4 (avril 2006): 208-16.
- Tucker Serniak, L. « Comparison of the Allelopathic Effects and Uptake of *Fallopia Japonica* Phytochemicals by *Raphanus Sativus* ». Édité par Karen Bailey. *Weed Research* 56, n° 2 (avril 2016): 97-101.
- Vilà, M et al. « Competition Experiments on Alien Weeds with Crops: Lessons for Measuring Plant Invasion Impact? » *Biological Invasions* 6, n° 1 (2004): 59-69.
- Violle, C et al. « Let the Concept of Trait Be Functional! » *Oikos* 116, n° 5 (mai 2007): 882-92.
- Xie, W et al. « Hybridization with Natives Augments the Threats of Introduced Species in *Sonneratia* Mangroves ». *Aquatic Botany* 160 (janvier 2020): 103166.

ABSTRACT

La renouée du Japon (*Fallopia japonica*) est une espèce végétale invasive qui est présente dans de nombreuses régions du monde (Europe, Amérique du Nord) et qui pose de grandes menaces pour la biodiversité autochtone des zones envahies. Une zone prairiale de bord de route à Laxou (54) envahie par *F. japonica* a été choisie afin de tester la combinaison de deux méthodes de restauration écologique : la fauche mensuelle et le semis d'espèces végétales locales. La fauche mensuelle a déjà prouvé qu'elle permettait d'affaiblir efficacement *F. japonica* tandis que la compétition avec des espèces locales dans une optique de restauration a été peu testée sur *F. japonica*. Le couplage de ces deux méthodes est inédit. Quatre zones semées avec quatre mélanges d'espèces différents ont été suivies durant cinq ans en mesurant des traits de *F. japonica* permettant de suivre son évolution (accroissement en hauteur, en diamètre et SLA), ainsi que la densité de tiges et en effectuant des relevés botaniques mensuels. La fauche permet d'affaiblir efficacement *F. japonica* et les semis permettent une différenciation progressive des communautés végétales des quatre zones testées, bien que la richesse spécifique et le recouvrement des espèces végétales (autres que *F. japonica*) n'augmentent pas au cours des cinq années.

The japanese knotweed (*Fallopia japonica*) is an invasive plant species. This species is present in several regions of the world (Europe, North America), threatening the indigenous biodiversity in invaded regions. In Laxou (54) an invaded meadow, located near the road, has been chosen to try two coupled restoration methods : monthly mowing and local species sowing. Monthly mowing has already showed its efficiency in weakening *F. japonica*, whereas competition with local species was rarely tested to restore *F. japonica* invaded zones. Coupling both methods is unpublished. Four zones sowed with four different mixes were studied for five years by measuring *F. japonica* traits (height increase, diameter increase, SLA), stem density and by recording plant diversity. Mowing effectively weakens *F. japonica* and sowing allows a progressive differentiation between vegetal communities of the four tested zones. However the specific richness and the covering of the other vegetal species do not increase during the five years of the study.