



Université des Sciences et Techniques du Languedoc
Master « *Sciences et technologies* »
Mention "*Ecologie Biodiversité*"
Spécialité « *Biodiversité Evolution* »
Parcours « *Ecosystèmes* »

Projet de Recherche :

Le houblon du Japon (*Humulus japonicus*, Siebold & Zucc) une espèce locomotrice ou une simple passagère du train des changements ?

Par :

Mahaut Lucie, étudiante

Stage de M2

Réalisé sous la direction de :

Fried Guillaume, encadrant

Ingénieur de l'Agriculture de l'Environnement, Ph. D.

**Agence Nationale de Sécurité Sanitaire de l'Alimentation, de
l'Environnement et du Travail (ANSES)**
Laboratoire de la Santé des Végétaux
Equipe des plantes invasives

anses
agence nationale de sécurité sanitaire
alimentation, environnement, travail



SMAGE
des Gardons
www.les-gardons.com

Remerciements

Je tiens à remercier Jean Philippe Reygrobellet du SMAGE des Gardons pour nous avoir fourni de précieuses informations sur la répartition de *H. japonicus* sur les berges du Gardon et pour m'avoir permis de rencontrer les différents intervenants sur le site. Merci à Aurélien Belaud pour son soutien lors des parties de terrain éternuantes. Et merci à Guillaume Fried pour la qualité de son encadrement, la richesse de nos échanges et sa grande force de persuasion.

Contexte de l'étude

L'ANSES assure des missions de veille, d'expertise, de recherche et de référence sur un large champ couvrant la santé humaine, la santé et le bien-être animal et la santé végétale. C'est un établissement public à caractère administratif placé sous la tutelle des ministères chargés de la Santé, de l'Agriculture, de l'Environnement, du Travail et de la Consommation. L'Agence s'appuie sur un réseau de 11 laboratoires de référence et de recherche dont le Laboratoire de la Santé des Végétaux (LSV). Le LSV intervient sur les risques biologiques et sur les auxiliaires de la santé des végétaux, incluant les plantes invasives et l'identification d'organismes génétiquement modifiés interdits. La détection précoce des espèces végétales invasives et l'élaboration de clé permettant leur identification rapide font parties des missions du LSV. C'est à ce titre qu'une coopération a été réalisée avec le SMAGE des Gardons pour récolter des informations sur le houblon du Japon dont les premières populations naturalisées en France ont été détectées sur les berges du Gardon en 2005.

Table des matières

1. INTRODUCTION.....	1
2. MATERIEL ET METHODE	3
2.1 Matériel Biologique	3
2.2 Acquisition des données	3
2.2.1 Succès d'établissement du houblon du Japon	3
2.2.2 Plasticité phénotypique du houblon du Japon.....	4
2.2.3 Impacts sur les communautés végétales résidentes.....	4
2.3 Traitements statistiques	5
2.3.1 Succès d'établissement du houblon du Japon	5
2.3.2 Plasticité phénotypique du houblon du Japon.....	5
2.3.3 Impacts sur les communautés végétales résidentes.....	6
3. RESULTATS	6
3.1 Succès d'établissement du houblon du Japon	6
3.2 Plasticité phénotypique du houblon du Japon	7
3.3 Impacts sur les communautés végétales résidentes.....	8
3.3.1 Impacts sur la composition	8
3.3.2 Impact sur la diversité.....	8
4. DISCUSSION.....	9
4.1 Succès d'établissement du houblon du Japon.....	9
4.2 Plasticité phénotypique du houblon du Japon.....	10
4.3 Impact sur les communautés végétales résidentes	11
BIBLIOGRAPHIE.....	13
Annexe 1 : Cartographie de la zone d'étude.	16
Annexe 2 : Dispositif expérimental en serre.....	17
Annexe 3 : Poster préférence écologiques.....	18

1. INTRODUCTION

Avec l'accélération croissante de l'introduction d'espèces dans de nouveaux écosystèmes, les invasions¹ biologiques sont devenues un phénomène d'ampleur mondiale (Vitousek, 1994). L'écologie des invasions s'est développée pour structurer l'analyse des mécanismes sous-jacents aux invasions et leurs effets potentiels sur les écosystèmes naturels ou semi-naturels (Rejmanek et al., 2005). Cette discipline a permis d'établir que les invasions sont contextes-spécifiques (Gaetner et al., 2009 ; Vila et al., 2011). Ainsi, l'analyse des mécanismes menant à une invasion biologique doit prendre en compte les caractères intrinsèques aux communautés envahies et les caractères propres à l'espèce envahissante (Richardson et Pysek, 2006).

En écologie végétale, des règles d'assemblages des espèces ont été développées pour expliquer la composition des communautés. Ces règles sont liées d'une part aux historiques de migration et d'extinction des espèces et d'autre part aux contraintes écologiques qui restreignent la structure des communautés à une échelle locale (Richardson et Pysek, 2006 ; Götzenberger et al., 2011). Les contraintes écologiques regroupent i) les interactions biotiques existant au sein des communautés (filtre biotique), ii) les contraintes environnementales (filtre abiotique) et enfin iii) les capacités de dispersion des espèces (filtre de dispersion) (Götzenberger et al., 2011). Dans le cas des espèces invasives, les phénomènes de migration sont liés aux activités humaines responsables de leur introduction dans des aires géographiques différentes de leur aire d'origine (Vitousek, 1994 ; Richardson et Pysek, 2006). Ensuite, le succès de l'établissement de l'espèce végétale invasive dans les communautés réceptrices est contraint par i) la résistance ou filtre biotique de cette communauté (Maron et Marler, 2008, Catford et al., 2012, Bertollier-Curtet et al., 2013), ii) la disponibilité des ressources ou filtre abiotique (Tilman, 2004 ; Richardson et al., 2007) et iii) la pression de propagules de l'espèce invasive ou filtre de dispersion (Richardson et Pysek, 2006).

Enfin, la plasticité phénotypique² des traits fonctionnels liés à la fitness des espèces invasives est souvent mentionnée comme attribut favorisant leur succès d'établissement (Leishman et Thompson, 2005 ; Richards et al., 2006 ; Hulme, 2008, Drenovsky et al., 2012). Le lien entre plasticité phénotypique et succès d'une invasive est couramment expliqué par deux hypothèses i) la plasticité observée permet à l'organisme de se maintenir dans un large panel d'environnements - c'est l'hypothèse « Jack-of-all-Trades » ou ii) la plasticité permet d'augmenter significativement la fitness de l'invasive lorsque les conditions environnementales lui sont très favorables - c'est l'hypothèse « Master-of-Some » (Richards, 2006 ; Hulme, 2008). Ces deux stratégies ne sont pas exclusives et il existe des espèces invasives « Jack-and-Master » (Richards et al., 2006).

¹ Dans cette étude, la définition du terme invasion est celle développée par Richardson et al. en 2000 et reprise par Pysek et al. en 2004 qui est déconnectée de la notion d'impact. Une espèce invasive est une espèce naturalisée qui produit une descendance fertile dans de très grande proportion et dont le pouvoir de dissémination des propagules est très important (Richardson, 2000 ; Pysek et al., 2004).

² La plasticité phénotypique réfère à la capacité de certains traits d'un génotype à répondre à différentes conditions environnementales (Richards et al., 2006).

Une fois établie, la présence de l'espèce invasive peut avoir des effets, positifs ou négatifs, au sein de la communauté végétale réceptrice (Hulme et Bremner, 2006 ; Truscott et al., 2008b ; Hejda, 2012, Vila et al., 2011, Pysek et al., 2012). Ces impacts ont trait à la composition des communautés végétales, c'est-à-dire la nature des espèces, et/ou à la structure, soit l'abondance et l'équitabilité des espèces dans ces communautés (Hulme et Bremner, 2006 ; Truscott et al., 2008b ; Hejda, 2012). La plupart des études montrent une diminution de la diversité végétale sous couvert d'une invasive (Hulme et Bremner, 2006 ; Truscott et al., 2008b ; Gaetner et al., 2009 ; Hedja, 2012) mais dans de rares cas, une augmentation de la diversité a pu être observée (Hedja et al., 2009, Vila et al., 2011). D'autres effets sont aussi attendus sur le fonctionnement plus globale des écosystèmes (Vila et al., 2011, Pysek et al., 2012).

Le houblon du japon, *Humulus japonicus* Siebold & Zucc., est une liane annuelle hydrochore introduite en France pour des raisons ornementales au 19^{ème} siècle (Tournois, 1914). *H. japonicus* est une espèce invasive en Hongrie (Balogh & Dancza, 2008), en Italie (EPPO, 2014) et aux Etats-Unis (USDA, 2014). En France, des populations naturalisées ont été repérées dans le département du Gard (30) le long du Gardon en 2004 (Brunel et Tison, 2005) dans les communautés végétales rivulaires proche du *Bidention* (Pinston, 2013). Les habitats rivulaires sont connus pour être très vulnérables aux invasions (Cushman et Gaffney, 2010 ; Hood et Naiman, 2000 ; Richardson et al., 2007). La théorie des ressources fluctuantes (Davis et al, 2000) propose qu'une augmentation importante et rapide de la disponibilité des ressources soit le processus clé expliquant la vulnérabilité des habitats à l'invasion. Dans le cas des habitats rivulaires, les crues provoquent des changements abruptes de la disponibilité en eau et le dénuement du sol entraîné induit une augmentation de la disponibilité en lumière dans ces zones (Davis et al., 2000 ; Richardson et al., 2007). De plus, si la disponibilité des propagules de l'espèce invasive est synchronisée avec ces fluctuations, la synergie des deux facteurs augmente significativement la vulnérabilité des communautés à l'invasion (Richardson et Pysek, 2006). C'est le cas du système houblon du Japon-habitat rivulaire : les graines de *H. japonicus* germent au début du printemps, juste après le retrait de l'eau des berges (Balogh & Dancza, 2008). Le cours d'eau constitue aussi un véritable corridor qui permet la dispersion rapide des plantes hydrochores. Ainsi, le houblon du Japon pourrait coloniser rapidement la majeure partie du bassin versant du Gardon qui est un affluent du Rhône . Le grand pouvoir allergène de son pollen (Park et al., 1999) pourrait alors engendrer un problème sanitaire comparable à celui de l'ambroisie à feuilles d'armoise (Song et al., 2012).

Dans ce contexte, cette étude doit permettre d'élucider quels sont 1) les facteurs écologiques qui expliquent le succès d'installation du houblon dans les communautés végétales résidentes ; 2) les caractéristiques du houblon du Japon qui lui confèrent son pouvoir invasif et enfin 3) les éventuels effets de cette espèce sur les flores résidentes. L'analyse de ces questions nous permettra de dire si *H. japonicus* est une espèce locomotive des changements ou une simple passagère du train des changements. Les espèces « locomotives » dominent les communautés envahies grâce à l'importation dans ces communautés de nouveaux traits fonctionnels et ont un effet important sur les communautés et le fonctionnement des écosystèmes envahis. En revanche, les espèces « passagères » sont plus opportunistes et leur domination des communautés envahies est principalement due aux perturbations du milieu, souvent d'origines anthropiques (Gaetner et al., 2009 ; Powell et al., 2011 ; Hedja, 2012).

2. MATERIEL ET METHODE

2.1 Matériel Biologique

Humulus japonicus Siebold & Zucc., synonyme *Humulus scandens* (Lour.) Merr., est une Cannabaceae originaire d'Asie de l'Est où elle se développe dans les forêts caducifoliées et le long des cours d'eau (Balogh et Dancza, 2008). Cette liane annuelle à germination printanière a été importée aux Etats-Unis et en Europe au 19^{ème} siècle pour des raisons ornementales. Elle est maintenant naturalisée dans plusieurs Etats et a parfois un statut d'invasive, comme en Nouvelle Angleterre (IPANE, 2012), en Hongrie (Balogh et Dancza, 2008), en Italie (EPPO, 2014) et en France où les premières populations naturalisées ont été découvertes pour la première fois sur les berges du Gardon en 2004 (Brunel et Tison, 2005). Elle est connue des jardiniers pour avoir une croissance rapide et abondante, à la verticale comme à l'horizontale. Un pied peut atteindre plus de 5 m de long (Balogh et Dancza, 2008) voire plus de 8 m (G. Fried, com. pers.). La reproduction du houblon est exclusivement sexuelle (Tournois, 1914). Les graines sont dispersées le long des cours d'eau par l'eau et le vent (Pysek et Prach, 1994). En Hongrie, où elle est largement étudiée, la germination a habituellement lieu vers la mi-avril (Balogh et Dancza, 2008) mais en France méditerranéenne, nous avons observé des plantules dès février 2014 (com. pers.). Au moment de la floraison, en juillet-août, dans un environnement suffisamment ensoleillé, un pied peut recouvrir jusqu'à 50m² de surface au sol (Balogh et Dancza, 2008). La longévité des graines dans la banque de sol n'excéderait pas trois ans (Balogh et Dancza, 2008). Dans son aire de répartition originelle, *H. japonicus* est une plante prolifique qui pose de sérieux problèmes de santé publique son pollen étant hautement allergène (Park et al., 1999 ; Song U. et al., 2012).

2.2 Acquisition des données

2.2.1 Succès d'établissement du houblon du Japon

La vulnérabilité des communautés végétales à l'installation du houblon du Japon est analysée par la conception d'un modèle statistique prenant en compte des variables liées au filtre biotique, au filtre abiotique et au filtre de dispersion pour mesurer l'importance relative de ces trois facteurs dans le succès d'établissement du houblon. Le filtre biotique est matérialisé par la mesure du recouvrement des espèces Vivaces (hémicryptophytes et géophytes) et Thérophytes à Germination Hivernale (abrégiés VTGH) qui sont les végétaux déjà établis au moment de la germination du houblon du Japon. Il a été montré que *H. japonicus* est une espèce héliophile sensible à la sécheresse (Balogh et Dancza, 2008 ; Pinston, 2013). Le filtre abiotique est donc matérialisé par la disponibilité des ressources en eau et lumière. Enfin, le filtre de dispersion est estimé par le nombre de graines de *H. japonicus* ayant germé au mois de mars. Le nombre de germinations est supposé être proportionnel au nombre de graines arrivées sur le site et peut donc être considéré comme une bonne approximation de la pression de propagules.

H. japonicus est une plante émergente dans le Gard : tous les sites favorables à son installation ne sont pas encore colonisés. Pour être sûr d'analyser les relations entre conditions écologiques et succès d'établissement du houblon, des sites où le houblon est présent en début de saison et où son succès de développement varie sont choisis d'après les données récoltées en 2012 et 2013. Quinze quadrats de 4m² en 2013 et vingt-huit en 2014 sont disposés le long du Gardon entre Ners et Russan (Gard) de façon à recouvrir des conditions d'ensoleillement, de couverture du sol en début de saison et de distances à la berge variées (Annexe 1). Le succès d'établissement de *H. japonicus* correspond à son pourcentage de recouvrement au début du mois de Juin 2013 et à la fin du mois de mai 2014.

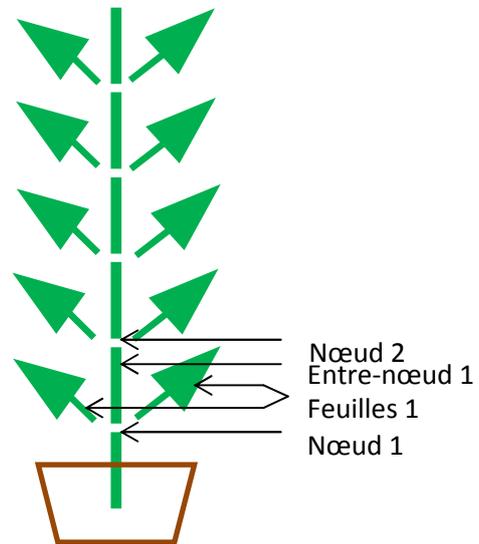


Schéma 1 : Numérotation des feuilles et des entre-nœuds récoltés sur les plants de *H. japonicus* et *G. aparine* à la fin de l'expérimentation en serre

Le calcul du recouvrement des VTGH est effectué durant ces mêmes périodes. La disponibilité en eau et en lumière est appréhendée par les indices d'Ellenberg pour l'humidité édaphique (HE) et la lumière (L). Un indice est affecté à chaque espèce végétale (Julve, 2014), excepté *H. japonicus*, et une moyenne pondérée est calculée par quadrat (Truscott et al., 2008a, Cuda et al., 2014). Des mesures directes de la disponibilité en eau et de l'ensoleillement seront envisagées ultérieurement puisqu'il a été montré que les modèles basés sur les mesures directes sont plus robustes (Cuda et al., 2014). Enfin, le nombre de plantules de *H. japonicus* est dénombré dans ces quadrats durant le mois de mars de chaque année.

2.2.2 Plasticité phénotypique du houblon du Japon

Le rôle de la plasticité dans le succès d'une invasion est élucidé par la comparaison entre la réponse des traits phénotypiques d'une espèce invasive et d'une espèce native co-occurrence à des variations environnementales (Daehler, 2003 ; Leishman et Thompson, 2005). Une expérimentation en serre est menée pour suivre des traits liés à l'acquisition des ressources dans le sol et à l'allocation de ces ressources dans la plante pour *H. japonicus* et pour l'espèce autochtone, *Galium aparine* L. subsp. *aparine*. *G. aparine* est une espèce annuelle au développement de type liane, comme *H. japonicus* et dont la germination s'étale de la fin de l'hiver au début du printemps. Elle se développe sur les berges du Gardon dans les mêmes zones que *H. japonicus*.

Des graines de *G. aparine* ont été récoltées sur le terrain et mises à germer début février 2014. Chaque graine a ensuite été plantée dans un pot en plastique (longueur : 16cm, largeur : 16cm, hauteur : 24cm) contenant un terreau de type Humin-substrat N2 Neuhaus (Klasmann-Delmann, Geeste, Germany). Des plantules de *H. japonicus* ont été prélevées le long du Gardon et transplantées en serre mi-février 2014 dans les mêmes conditions. La serre est maintenue à 25°C le jour, 17°C la nuit, sur un rythme circadien 12h/12h. Dans les communautés envahies par *H. japonicus*, le gradient hydrique est le principal gradient abiotique organisant les communautés végétales de la berge à la ripisylve (Truscott et al., 2008a ; Hedja, 2012). Les plants sont soumis donc à différents stress hydriques ainsi qu'à différentes concentration en azote du sol. Le traitement arrosage a trois niveaux : W1 (arrosage quotidien), W2 (trois arrosage par semaine) et W3 (deux arrosages par semaine), chaque arrosage représentant un apport d'environ 30mL d'eau. Pour l'azote, deux niveaux sont testés : N0 (pas d'apport supplémentaire) et N1 (10 billes d'un engrais azoté sont ajoutées). Six réplicats par espèce végétale sont réalisés (Annexe 2). Le suivi débute lorsque la première feuille des plants est déployée. Au bout de 19 jours de traitement, le stress hydrique est augmenté : W2 passe à deux arrosages par semaine et W3 à un arrosage par semaine. Au bout de 33 jours d'expérimentation, la hauteur des pieds est mesurée. Les plants sont ensuite découpés de façon à récolter 5 entre-nœuds et 10 feuilles par plants en prenant soin de noter pour chacun le niveau du nœud correspondant, comme illustré par le schéma 1. Ces organes sont pesés puis mis à sécher à l'air libre pendant une semaine. Le rapport masse sèche sur masse fraîche des feuilles (Leaf Dry Matter Content), masse sèche sur masse fraîche des tiges (Stem Dry Matter Content) et le rapport masse sèche souterraine sur masse sèche aérienne (Root Shoot Ratio) sont mesurés. Les traits suivis sont liés aux réponses des végétaux à la disponibilité des ressources dans le sol et à leur capacité compétitrice (Cornelissen et al., 2003). S'ils ne mesurent pas directement la fitness des végétaux, ces traits y sont cependant fortement corrélés (Richards et al., 2006).

Tableau 1 : Minima (min), moyenne et maxima (max) des variables utilisées dans le modèle de préférences écologiques du houblon. Ces valeurs correspondent aux mesures effectuées sur les quadrats de 4 m². Pour HE, les indices varient entre mésoxerophile (4) et hygrophile (7). Pour L, les indices varient entre intermédiaire (5) et héliophile (8) (Julve, 2014).

Variable	min	moyenne	max
recouvrement Houblon	0	28,6	100
nombre de Plantules	1	151	983
recouvrement VTGH	12	57,5	118
HE	4,13	6,4	7,06
L	5,04	6,9	8,04

2.2.3 Impacts sur les communautés végétales résidentes

Pour tester l'existence d'impacts directs d'une espèce exotique invasive sur les communautés végétales résidentes, les expérimentations basées sur la suppression de l'invasive sont largement recommandées (Hulme et Bremner, 2006 ; Truscott et al., 2008b ; Cushman et Gaffney, 2010 ; Heda, 2012). Ces expérimentations sont d'autant plus efficaces que la plante invasive est annuelle (Hulme et Bremner, 2006). Dans cette étude, la composition et la structure des communautés végétales résidentes sont suivies dans des placettes où *H. japonicus* est dominant, arraché ou absent. Pour ce faire, 20 quadrats de 1m² envahis par le houblon (E), 20 où *H. japonicus* est systématiquement supprimé (A) et 20 non envahis (NE) sont disposés le long du Gardon (cf. Annexe 1). Les quadrats E et A sont répartis sur deux sites, Ners et Brignon, très envahis et relativement homogènes (Hulme et Bremner, 2006). Les quadrats NE sont disposés en amont des zones colonisées par le houblon, sur un site choisi en fonction des communautés végétales et des conditions abiotiques *a priori* similaires aux zones envahies (Hedja, 2009). De cette façon, les quadrats NE sont considérés comme potentiellement colonisables par le houblon et représentatifs des communautés végétales avant colonisation. Pour le traitement A, les plantules du houblon sont arrachés en début de saison dans les quadrats et sur une bande de 25cm autour pour éviter l'effet bordure (Hulme et Bremner, 2006). La suppression régulière des jeunes plantules est considérée comme non perturbante pour le reste de la végétation (Hulme et Bremner, 2006 ; Truscott et al., 2008b). Toute tige de *H. japonicus* colonisant les quadrats A est ensuite régulièrement coupée au fil des saisons. Le pourcentage de recouvrement de toutes les espèces végétales est suivi au cours de trois sorties durant mon stage en mars, avril et mai, et continueront de l'être après.

2.3 Traitements statistiques

2.3.1 Succès d'établissement du houblon du Japon

L'analyse de la couverture du houblon du Japon au mois de mai est effectuée via l'ajustement d'un modèle linéaire mixte. Les variables 'recouvrement des VTGH', 'nombre de plantules', 'HE' et 'L' correspondent aux effets fixes tandis que l'année est considérée comme un facteur aléatoire. Une matrice de corrélation basée sur l'indice de Spearman est construite pour vérifier l'indépendance de ces variables. Une log-transformation du recouvrement du houblon permet de répondre à l'exigence de normalité. Le modèle est ajusté grâce à la fonction `lme{nlme}`. Un test de Fisher est effectué sur les résultats de ce modèle afin d'obtenir le niveau de significativité de chacune des variables explicatives testées.

2.3.2 Plasticité phénotypique du houblon du Japon

Il a été observé à la serre que les plants proches des bords du dispositif expérimental étaient plus petits que ceux situés au centre. Afin de prendre en compte cet effet, l'analyse de la hauteur, de la biomasse et du Root-Shoot-Ratio de chaque espèce est effectuée via l'ajustement d'un modèle mixte incluant le facteur aléatoire « Colonne » (correspondant à la position des pots dans le dispositif, cf. Annexe 2) et les facteurs fixes « Azote », « Eau » et leur interaction. Pour la hauteur, la normalité des données est respectée. Une transformation racine carré pour la biomasse et logarithmique pour le RSR permet de respecter l'hypothèse de normalité. Un test de Fisher est effectué sur les résultats de ces modèles afin d'obtenir le niveau de significativité de chacun des facteurs testés. La comparaison de la hauteur, de la biomasse et des RSR entre les deux espèces est effectuée par des tests de Kruskal-Wallis pour chaque niveau des facteurs retenus comme significatifs.

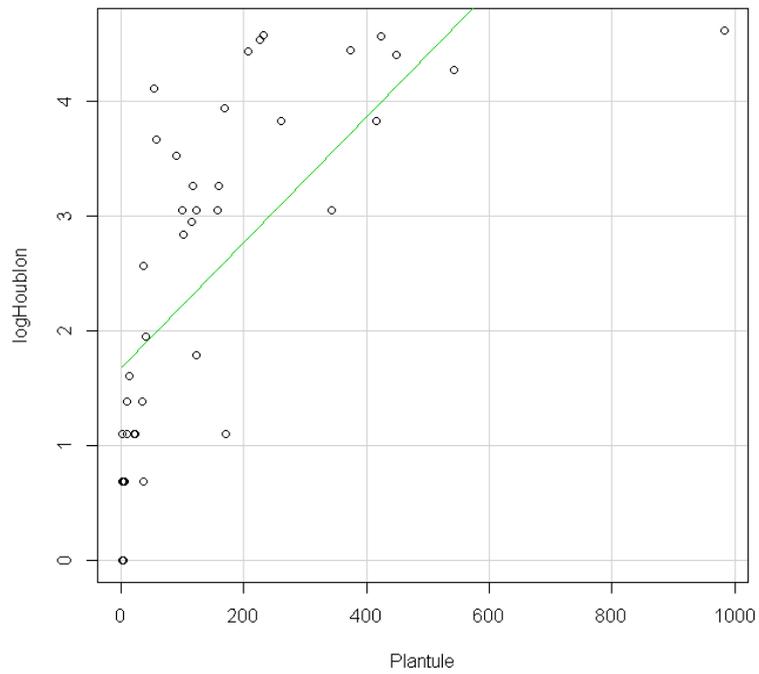


Figure 1 : Couverture de *H. japonicus* en fonction du nombre de plantules. La droite verte représente la ligne des moindres carrés.

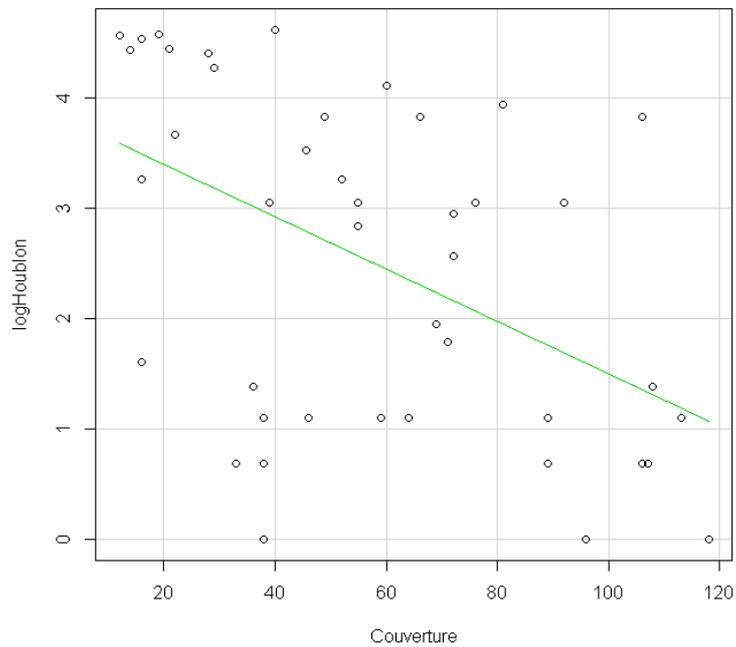


Figure 2 : Couverture de *H. japonicus* en fonction du recouvrement des VTGH(Couverture). La droite verte représente la ligne des moindres carrés.

L'analyse du LDMC et du SDMC est effectuée via l'ajustement d'un modèle mixte incluant les facteurs aléatoires « Nœud » niché dans « Individu » et les facteurs fixes « Azote », « Eau » et leur interaction. Une log-transformation du LDMC de *G. aparine* permet de vérifier l'hypothèse de normalité. La comparaison du LDMC et du SDMC entre les deux espèces est effectuée par des tests de Kruskal-Wallis pour chaque niveau des facteurs retenus comme significatifs.

2.3.3 Impacts sur les communautés végétales résidentes

2.3.3.1 Impact sur la composition

Pour analyser l'impact du traitement sur la composition floristique, une matrice de distance est calculée à partir des relevés floristiques entre tous les quadrats. L'indice de dissimilarité de Bray-Curtis est choisi car il permet de prendre en compte les abondances relatives de chaque espèce (Anderson, 2006 ; Ramula et Pihlaja, 2012 ; Fukami et al., 2013). A partir de cette matrice de distance, une analyse en coordonnées principales (PCO) est réalisée i) sur les relevés du mois de mars pour établir un état initial des communautés puis ii) sur les données du mois de mai pour mesurer l'impact des traitements. Suite à l'analyse PCO, une analyse multivariée PERMANOVA est réalisée. Cette méthode permet de tester l'effet du facteur traitement sur les indices de dissimilarité par un test de permutation (Ramula et Pihlaja, 2012). Bien que non paramétrique, l'analyse PERMANOVA est sensible à l'hétéroscédasticité. Il est donc conseillé de faire en parallèle une analyse type PERMDISP pour vérifier que les variances de l'indice de Bray-Curtis entre chaque traitement sont homogènes (Anderson, 2005).

2.3.3.2 Impact sur la diversité végétale

La diversité végétale est appréhendée par la richesse spécifique (R) et par l'indice d'équitabilité de Pielou (E) (Truscott et al., 2008b) tel que : $E = H' / \ln S$ où H' est l'indice de Shannon (Magurran, 1988) et S le nombre d'espèces par quadrat. On a $H' = -\sum p_i \ln p_i$ avec p_i la proportion d'individu, ici estimé via le pourcentage de recouvrement, de l'espèce i dans chaque quadrat (Magurran, 1988). *H. japonicus* est inclus dans nos calculs : nous étudions son effet sur les communautés résultant de son invasion.

La richesse spécifique est analysée par la construction d'un modèle linéaire mixte généralisé (GLMM) où les facteurs fixes correspondent aux facteurs « traitements », « date » et leur interaction tandis que le facteur « site » est considéré comme aléatoire (Guisan et Zimmerman, 2000 ; Hedja, 2012). La distribution de la richesse spécifique suit une loi de Poisson et le lien canonique associé est le logarithme. Un deuxième GLMM est construit en supprimant l'interaction date*traitement et un test de maximum de vraisemblance est réalisé afin de sélectionner le modèle qui explique le mieux la richesse spécifique. Cette technique nous permet de déterminer si cette interaction influe significativement sur la richesse spécifique.

Au vu de la distribution des indices de Pielou, un simple test de Kruskal-Wallis est effectué pour tester l'effet des traitements sur l'équitabilité des communautés végétales au mois de mai. Si le résultat du test est significatif, le test post-hoc de la fonction `kruskalmc{pgirmess}` est effectué pour déterminer entre quelles modalités du traitement les différences sont significatives.

3. RESULTATS

3.1 Succès d'établissement du houblon du Japon

Le Tableau 1 donne les minima, moyennes et maxima pour la variable à expliquer

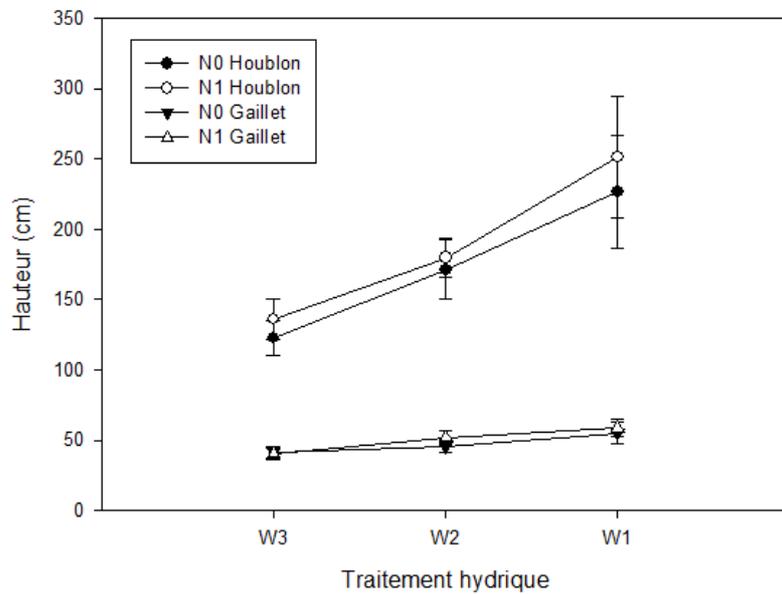


Figure 3 : Effet des traitements eau et azote sur la hauteur des plants de *G. aparine* et *H. japonicus*. Les barres représentent les écart-types.

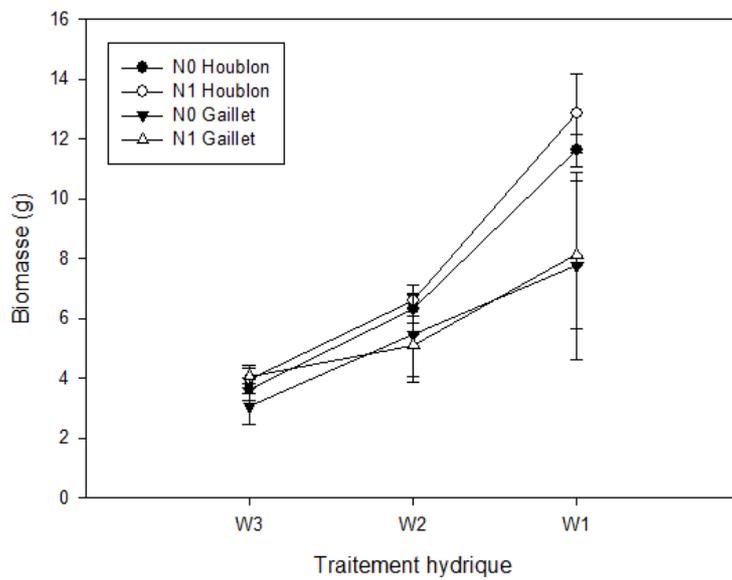


Figure 4 : Effet des traitements sur la biomasse des plants de *G. aparine* et *H. japonicus*. Les barres représentent les écart-types.

« recouvrement du houblon » et les variables explicatives « nombre de plantules », « recouvrement des VTGH », « HE » et « L ». D'après le modèle linéaire mixte ajusté, le recouvrement du houblon est largement tributaire du nombre de plantules dénombrés en début de saison ($F = 46.18$, $P < 0.0001$) (Figure 1). Aussi, plus le pourcentage de recouvrement des VTGH est grand, plus la couverture du houblon du Japon au mois de Mai est faible ($F = 4.17$, $P = 0.048$) (Figure 2). Notons que le nombre de plantules et le recouvrement des VTGH sont légèrement corrélées ($Rho = -0.36$). En revanche, les variations des indices d'Ellenberg pour l'eau et la lumière sont sans effet sur la couverture de *H. japonicus* (respectivement, $F = 2.93$, $P = 0.095$ et $F = 2.22$, $P = 0.144$).

3.2 Plasticité phénotypique du houblon du Japon

Le traitement « Azote » est sans effet significatif sur la hauteur de *G. aparine* et de *H. japonicus* (respectivement, $F_{4,1} = 1.24$, $P = 0.33$ et $F_{4,1} = 1.15$, $P = 0.34$). En revanche, la hauteur des plants de *G. aparine* et *H. japonicus* augmente significativement avec la fréquence des arrosages (respectivement, $F_{24,2} = 26.41$, $P < 0.0001$ et $F_{24,2} = 56.55$, $P < 0.0001$) (Figure 3). Quel que soit le traitement, *H. japonicus* est plus haut que *G. aparine* (pour W1, W2, W3, respectivement : Kruskal-Wallis, $X^2 = 17.29$, $ddl = 1$, $P < 0.0001$; Kruskal-Wallis test, $X^2 = 16.55$, $ddl = 1$, $P < 0.0001$; Kruskal-Wallis test, $X^2 = 15.06$, $ddl = 1$, $P < 0.0001$) (Figure 3).

La biomasse de *H. japonicus* augmente légèrement avec l'apport d'azote ($F_{4,1} = 7.09$, $P = 0.056$) (Figure 4). En revanche, le traitement « Azote » est sans effet sur la biomasse de *G. aparine* ($F_{3,1} = 0.16$, $P = 0.72$). La biomasse de *G. aparine* et *H. japonicus* augmente avec la fréquence d'arrosage (respectivement : $F_{16,2} = 81.08$, $P < 0.0001$; $F_{26,2} = 542.58$, $P < 0.0001$). En W1, la biomasse du houblon est significativement supérieure à celle du gaillet pour les niveaux N0 et N1 (respectivement, Kruskal-Wallis, $X^2 = 6.55$, $ddl = 1$, $P = 0.01$; Kruskal-Wallis, $X^2 = 7.5$, $ddl = 1$, $P = 0.006$). En W2, la biomasse du houblon est significativement supérieure à celle du gaillet uniquement au niveau N1 (Kruskal-Wallis, $X^2 = 4.8$, $ddl = 1$, $P = 0.03$). En W3, la biomasse des deux espèces est la même pour N0 (3.38g pour le gaillet et 3.59g pour le houblon, $P = 0.44$) et pour N1 (4.05g pour le gaillet et 3.79g pour le houblon, $P = 0.52$) (Figure 4).

Le traitement « Azote » est sans effet sur les RSR de *G. aparine* et de *H. japonicus* (respectivement, $F_{4,1} = 0.52$, $P = 0.51$; $F_{4,1} = 1.76$, $P = 0.25$). Le RSR de *G. aparine* diminue faiblement quand la fréquence d'arrosage augmente ($F_{23,2} = 3.30$, $P = 0.059$) (Figure 5) mais aucun effet du traitement hydrique n'est observé sur le RSR de *H. japonicus* ($F_{24,2} = 0.13$, $P = 0.88$). Enfin, le RSR de *G. aparine* et de *H. japonicus* ne sont jamais significativement différents (pour W1, W2 et W3, respectivement ; Kruskal-Wallis, $X^2 = 0.21$, $ddl = 1$, $P = 0.64$; Kruskal-Wallis, $X^2 = 1.15$, $ddl = 1$, $P = 0.22$; Kruskal-Wallis, $X^2 = 2.42$, $ddl = 1$, $P = 0.12$) (Figure 5).

Exactement les mêmes patrons sont observés pour le LDMC et le SDMC. Seuls les résultats pour le LDMC sont détaillés. Le LDMC de *G. aparine* et de *H. japonicus* diminue quand la fréquence d'arrosage augmente (respectivement, $F_{18,2} = 45.93$, $P < 0.0001$; $F_{30,2} = 55.53$, $P < 0.0001$) (Figures 6 et 7). De plus, pour *G. aparine*, il existe un effet de l'interaction Eau*Azote ($F_{18,2} = 4.01$, $P = 0.04$) : le LDMC en W3N1 de *G. aparine* est supérieur à celui en W3N0 (Kruskal-Wallis, $X^2 = 27.67$, $ddl = 1$, $P < 0.0001$). Entre les deux espèces, le LDMC de *H. japonicus* est supérieur à celui de *G. aparine* pour les niveaux W1 et W2 (respectivement, Kruskal-Wallis, $X^2 = 151.52$, $ddl = 1$, $P < 0.0001$; Kruskal-Wallis, $X^2 = 120.56$, $ddl = 1$, $P < 0.0001$). Pour le traitement W3N0, le LDMC de *H. japonicus* est légèrement supérieur à celui de *G. aparine* (Kruskal-Wallis, $X^2 = 3.54$, $ddl = 1$, $P = 0.059$). En revanche, la tendance s'inverse franchement en W3N1 où le LDMC de *G. aparine* est supérieur à celui de *H. japonicus* (Kruskal-Wallis, $X^2 = 54.95$, $ddl = 1$, $P < 0.0001$) (Figures 6 et 7).

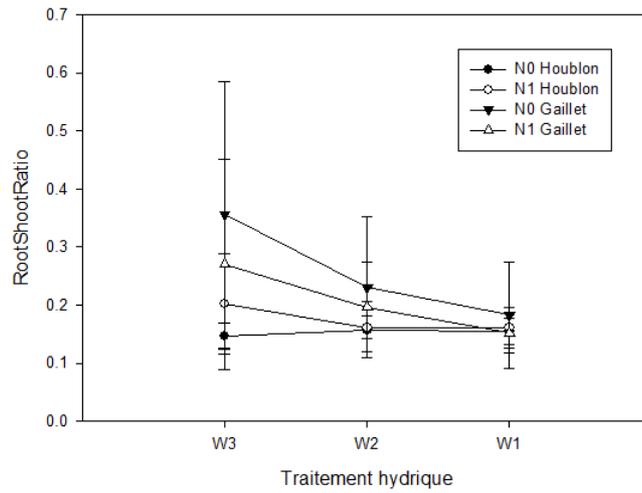


Figure 5 : Effet des traitements sur le RSR des plants de *G. aparine* et *H. japonicus*. Les barres représentent les écart-types.

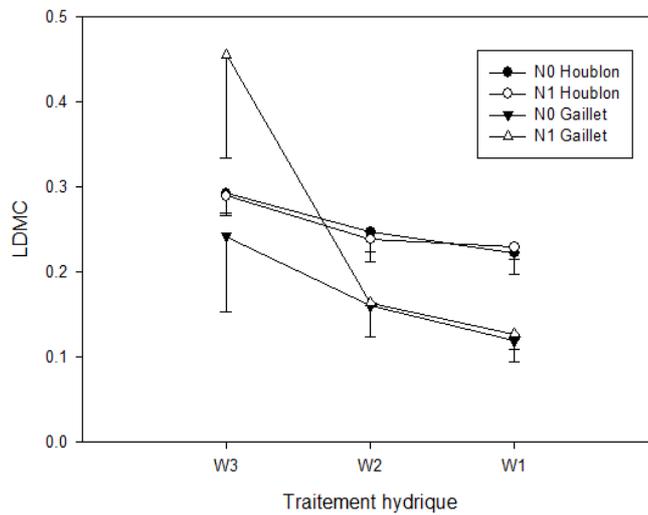


Figure 6 : Effet des traitements sur le LDMC des plants de *G. aparine* et *H. japonicus*. Les barres représentent les écart-types.

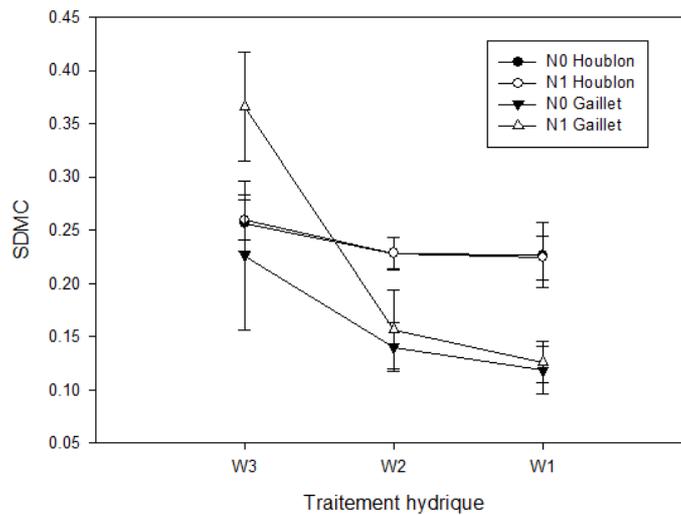


Figure 7 : Effet des traitements sur le SDMC des plants de *G. aparine* et *H. japonicus*. Les barres représentent les écart-types.

3.3 Impacts sur les communautés végétales résidentes

3.3.1 Impacts sur la composition

La PERMANOVA réalisée sur les données du mois de mars montre qu'il existe une différence significative des compositions floristiques en fonction des traitements ($F=3.28$, $P=0.001$). L'analyse PERMDISP montre que ce résultat est bien le fait d'une différence de composition et non de variance des indices de Bray-Curtis entre les traitements ($F=1.55$, $P=0.22$). D'après la Figure 8, l'axe 1 de la PCO porte majoritairement l'effet traitement tandis que l'axe 2 porte l'effet site. Les résultats de la PCO indiquent que les compositions floristiques des quadrats E et A sont similaires et différentes de la composition floristique des quadrats NE et ceux tous sites confondus.

La PERMANOVA réalisée sur les données du mois de mai montre que les traitements E, A et NE ont un effet sur la composition floristique ($F=6.82$, $P=0.001$). Cependant, l'analyse de variance montre que les indices de Bray-Curtis sont hétéroscédastiques entre les trois traitements ($F=7.32$, $P=0.001$). D'après la Figure 9, les quadrats E et A ont une variance plus élevée que celle des quadrats NE. L'axe 1 de la PCO porte majoritairement l'effet traitement tandis que l'axe 2 porte l'effet site (Figure 9). Les résultats de cette PCO indiquent que les compositions floristiques des trois traitements sont différentes les unes des autres. Le barycentre des quadrats A est plus proche de celui des NE alors qu'en mars, le barycentre des A était confondu avec celui des E.

3.3.2 Impact sur la diversité

La richesse spécifique, tous traitements confondus, est maximale en avril (Figure 10). L'effet de la date sur la richesse spécifique est significatif entre les mois de mars et d'avril ($Z=10.34$, $P<0.001$). Un fort effet du traitement sur la richesse spécifique est aussi mis à jour par le GLMM : la richesse spécifique est supérieure dans les quadrats NE que dans les E ($Z=-2.73$, $P=0.006$) ; supérieure dans les quadrats A que dans les E ($Z=-4.22$, $P<0.001$) et équivalente entre les quadrats NE et A ($Z=1.47$, $P=0.14$) (Figure 11).

La comparaison des deux GLMM comprenant ou non la variable date*traitement montre que l'influence des traitements sur la richesse spécifique varie au cours du temps (test du ratio des maximum de vraisemblance, $X^2=69.768$, $ddl=4$, $P<0.001$).

D'autre part, les traitements ont un effet sur l'indice de Pielou au mois de mai (test de Kruskal-Wallis, $X^2=33.17$, $ddl=2$, $P<0.001$). D'après le test post-hoc, l'indice de Pielou est significativement supérieur dans les quadrats A par rapport à E ($P<0.05$) et dans les quadrats NE par rapport à E ($P<0.05$) (Figure 12). Dans les quadrats envahis, la moyenne de l'indice de Pielou est de 0.3 : *H. japonicus* domine largement ces communautés et les autres espèces végétales ne sont représentées que dans une faible proportion. Dans les quadrats arrachés, la moyenne de l'indice de Pielou est de 0.6 : les disparités de recouvrement des espèces sont moins fortes. Enfin, dans les quadrats non envahis, la moyenne de l'indice de Pielou est de 0.8 : les espèces sont globalement équitablement représentées (Figure 12).

Enfin, d'après le Tableau 2, le houblon du Japon est dominant dans tous les quadrats E. Les espèces exotiques invasives *Artemisia annua* et *Helianthus tuberosus* sont celles qui profitent le plus du traitement arraché (respectivement 9 et 6 quadrats sur 18). En revanche, dans les quadrats NE, les espèces natives prédominent et seul 5 quadrats sur 20 sont dominés par une espèce exotique.

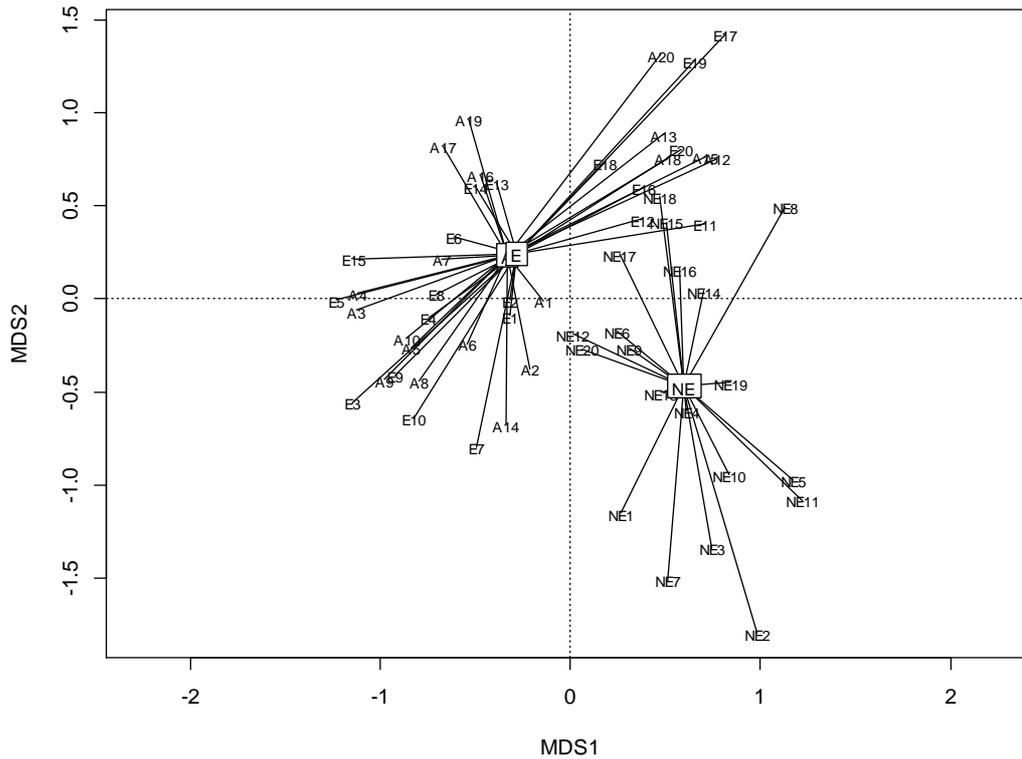


Figure 8 : Projection des coordonnées des quadrats selon les axes 1 et 2 de la PCO des relevés du mois de mars. L'axe 1 porte essentiellement l'information ayant trait aux traitements E : barycentre des quadrats envahis, A : barycentre quadrats arrachés, NE : barycentre quadrats non envahis.

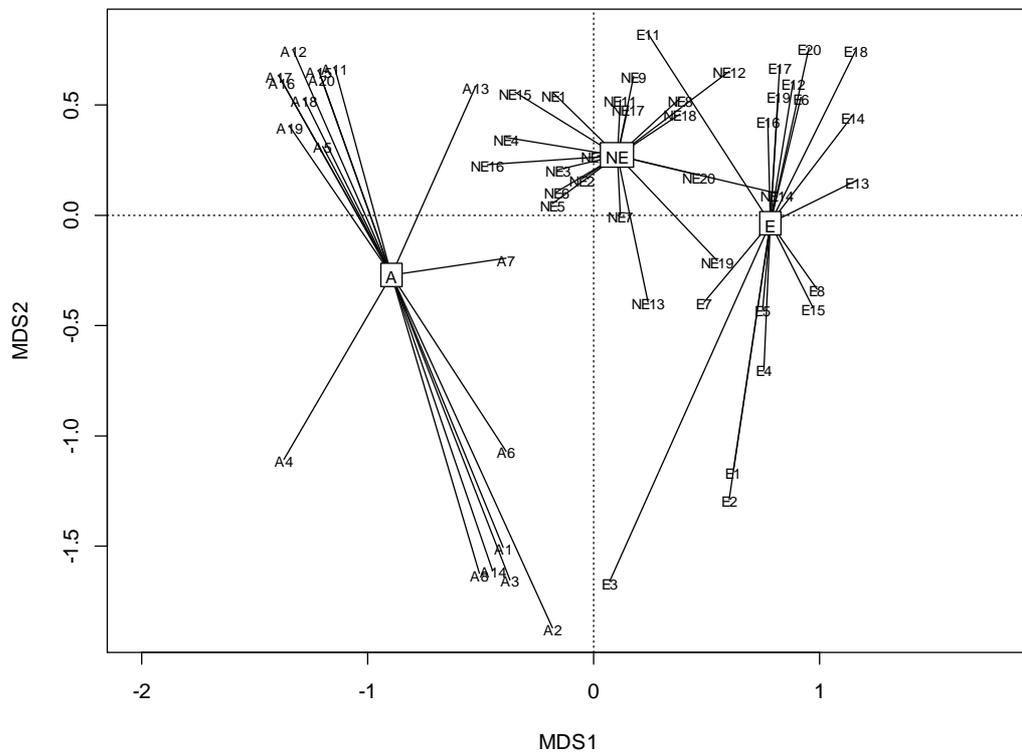


Figure 9 : Projection des coordonnées des quadrats selon les axes 1 et 2 de la PCO des relevés du mois de mai. L'axe 1 porte essentiellement l'information ayant trait aux traitements E : barycentre des quadrats envahis, A : barycentre des quadrats arrachés, NE : barycentre des quadrats non envahis. Sur cette Figure, l'axe 2 sépare les quadrats en fonction de leur site (Ners pour A/E de 1 à 10 ; Brignon pour A/E de 11 à 20)

4. DISCUSSION

4.1 Succès d'établissement du houblon du Japon

Le but de cette partie est de déterminer quels facteurs écologiques expliquent le succès d'établissement de *H. japonicus*.

La pression de propagule de *H. japonicus* est un attribut fort de son potentiel invasif. Le houblon étant une espèce hydrochore (Balogh et Dancza, 2008), les communautés végétales des berges du Gardon soumises aux crues et en aval des sites colonisées sont très susceptibles d'être envahies. Les caractéristiques intrinsèques aux communautés réceptrices, comme les capacités de compétition, peuvent aussi moduler le succès d'invasion d'une espèce exotique (Levine *et al.*, 2004 ; Richardson et Pysek, 2006). Nous avons mis à jour que le recouvrement des VTGH est inversement proportionnel au succès d'installation du houblon. Nous pourrions mettre cela sur le fait de phénomènes de compétition pour les ressources existant entre VTGH et *H. japonicus* (Catford *et al.*, 2012, Bottollier-Curtet *et al.*, 2013). Cependant, la couverture des VTGH et le nombre de plantules sont négativement corrélés. Cela implique soit que les communautés dominées par les VTGH reçoivent peu de propagules de houblon soit que ces communautés reçoivent autant de graines mais qui, sous l'effet de la compétition des VTGH, ont un taux de germination plus faible: nous ne pouvons donc pas conclure à l'effet de la compétition sur le succès d'installation du houblon au mois de mai.

En revanche, ces résultats nous permettent de confirmer le rôle du régime de perturbation dans le succès d'installation d'une espèce invasive (Davis *et al.*, 2000, Richardson *et al.*, 2007 ; Maron et Marler, 2008). Les zones hautement envahies par le houblon du Japon en mai 2014 correspondent aux berges inondées en hiver. Les crues hivernales arrachent les espèces vivaces, lessivent les germinations des espèces annuelles hivernales et inondent les sols. Ce faisant, elles entraînent un dénuement du sol, un apport massif de lumière, d'eau et de nutriments qui sont favorables à l'installation d'espèces invasives (Davis *et al.*, 2000 ; Hood et Naiman, Richardson *et al.*, 2007, Cushman et Gaffney, 2010). De plus, la levée des graines du houblon a lieu très rapidement après l'exondation, dès le mois de février 2014 (observation personnelle). Dans les zones où la pression de propagule est forte, cette germination précoce confère certainement un avantage compétitif à *H. japonicus*, comme il a été observée pour *M. guttatus* (Truscott *et al.*, 2008b).

Aucune préférence particulière du houblon du Japon pour des conditions abiotiques n'a pu être mise en évidence avec l'utilisation des indices d'Ellenberg. Dans les habitats suivis, les disponibilités en eau et en lumière ne sont que faiblement contrastées : des mesures directes des conditions abiotiques sont plus pertinentes pour mettre à jour ces légères différences (Cuda *et al.*, 2014). De plus, des effets de la sécheresse plus forts sont attendus aux mois de Juillet et Aout : il est possible que ce facteur ne discrimine pas encore suffisamment les couvertures de *H. japonicus* dans les différents sites au mois de mai. Un travail exploratoire sur un gradient plus large de conditions de lumière et de ressources (Annexe 3) indique toutefois que le houblon montre une préférence pour des conditions de pleine lumière et d'humidité édaphique élevée.

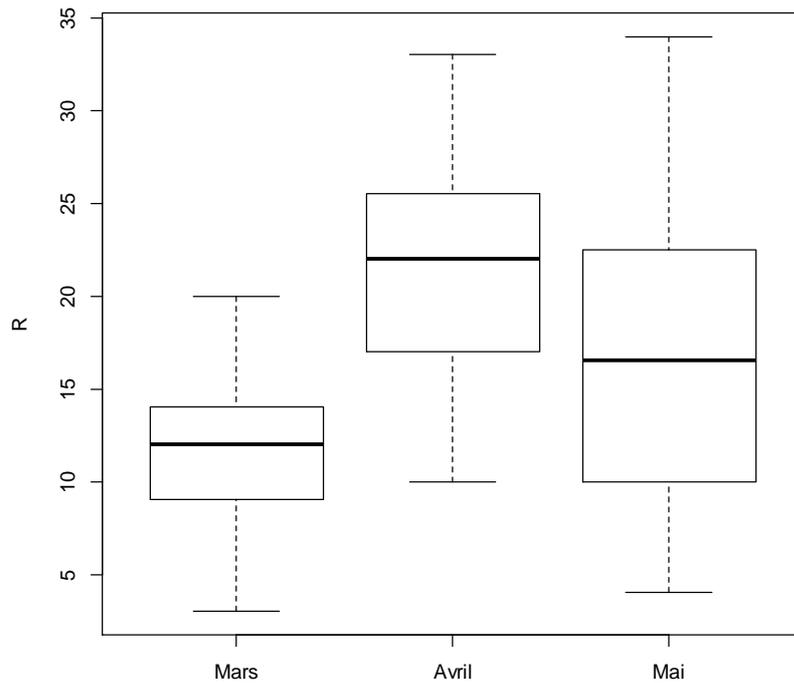


Figure 10 : Richesse spécifique tous traitements confondus en fonction de la date de relevé. Boxplots représentant la médiane (trait épais), les quartiles 0.25 et 0.75 et les barres d'erreurs représentent 1.5 fois la distance interquartile

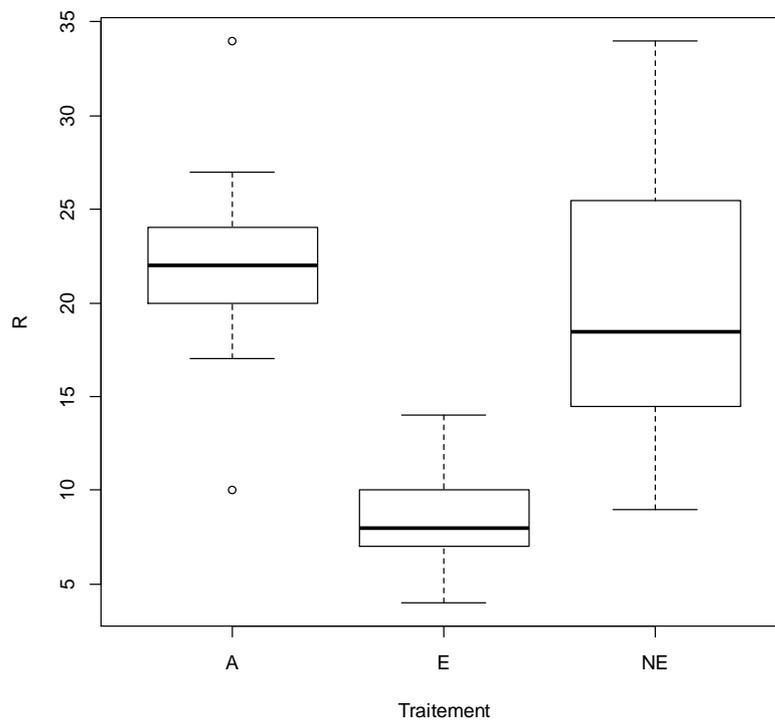


Figure 11 : Richesse spécifique en fonction du traitement, résultats du mois de mai. Boxplots représentant la médiane (trait épais), les quartiles 0.25 et 0.75 et les barres d'erreurs représentent 1.5 fois la distance interquartile. A : arraché, E : envahi, NE : Non Envahi

Ainsi, le modèle établi permet de confirmer que le succès d'établissement de *H. japonicus* est lié à une pression de propagule élevée et aux perturbations du milieu, ici le régime des crues. Ce résultat corrobore la théorie des ressources fluctuantes comme processus déterminant la vulnérabilité des habitats à l'établissement d'espèces exotiques invasives (Davis et al., 2000, Catford et al., 2012).

4.2 Plasticité phénotypique du houblon du Japon

L'objectif de cette partie est de déterminer si le succès de développement de *H. japonicus* est lié à sa capacité de maintenir sa fitness en conditions défavorables, c'est l'hypothèse « Jack-of-all-Trades » ou si son succès est plus lié à sa capacité à augmenter largement sa fitness en conditions favorables, c'est l'hypothèse « Master-of-Some » (Richards et al., 2006).

H. japonicus est toujours plus haut que *G. aparine* et sa hauteur augmente significativement plus que celle du gaillet quand les conditions hydriques sont favorables (Figure 3). Le houblon investit fortement dans la croissance de ces parties aériennes. Cependant, en condition hydrique défavorable, la biomasse du houblon n'est pas différente de celle du gaillet. Associé aux valeurs des L/S-DMC en conditions hydriques défavorables, nos résultats montrent que la quantité de matière organique sèche est relativement faible dans les feuilles et dans les tiges de houblon. De plus, contrairement au gaillet, le houblon n'alloue pas plus de ressources à son système racinaire en conditions de stress hydrique. La non plasticité du RSR du houblon et les faibles valeurs des L/S-DMC sont des signes d'un manque d'aptitude à la compétition en condition de stress (Cornelissen et al., 2003). En écologie, l'existence d'un compromis entre les capacités de colonisation et de compétition est souvent mentionné (Catford et al., 2012). Dans ce contexte, *H. japonicus* semble plus apte à la colonisation via l'acquisition rapide de ressources quand les conditions lui sont favorables qu'à la compétition en conditions moins favorables. Au regard de ces traits, la fitness du houblon est largement tributaire de la disponibilité en eau dans le sol.

Contrairement à ce qu'ont trouvé Leishman et Thompson (2005), l'apport d'azote n'a que faiblement impacté les réponses des traits fonctionnels par rapport au traitement hydrique. Une explication plausible est que dans notre expérimentation, au vu de la taille des pots et du terreau utilisé, l'eau est le facteur limitant plus que l'azote.

Nos résultats montrent donc que le houblon du Japon est une espèce opportuniste, plus proche de l'hypothèse « Master-of-Some » puisqu'il profite des conditions abiotiques favorables mais qu'il est peu capable de résister aux différents stress appliqués par rapport à l'espèce autochtone *G. aparine*. Ces résultats sont contraires à ceux de Bottollier-Curtet et al. (2013) qui trouvaient notamment que l'espèce invasive *I. glandulifera* étaient plus compétitives que l'espèce autochtone *U. dioica* mais avaient des capacités de colonisation plus faibles (haute mortalité des graines). Bien que nous n'ayons pas de traitement témoin à proprement parler (Leishman et Thompson, 2005), le traitement hydrique W3 (un arrosage par semaine) est celui qui se rapproche le plus des conditions climatiques méditerranéennes en été. Le caractère opportuniste du houblon et sa faible adaptation au stress hydrique semble donc limiter le risque d'invasion plus large (dans des milieux mésophiles à xérophiles) en région méditerranéenne. Ainsi, le succès d'établissement du houblon dans les communautés végétales est notamment lié à sa capacité de colonisation des zones dénudées, le plus souvent proche de la berge, où l'humidité édaphique est élevée, et à une forte capacité à croître dans ces conditions de ressources favorables.

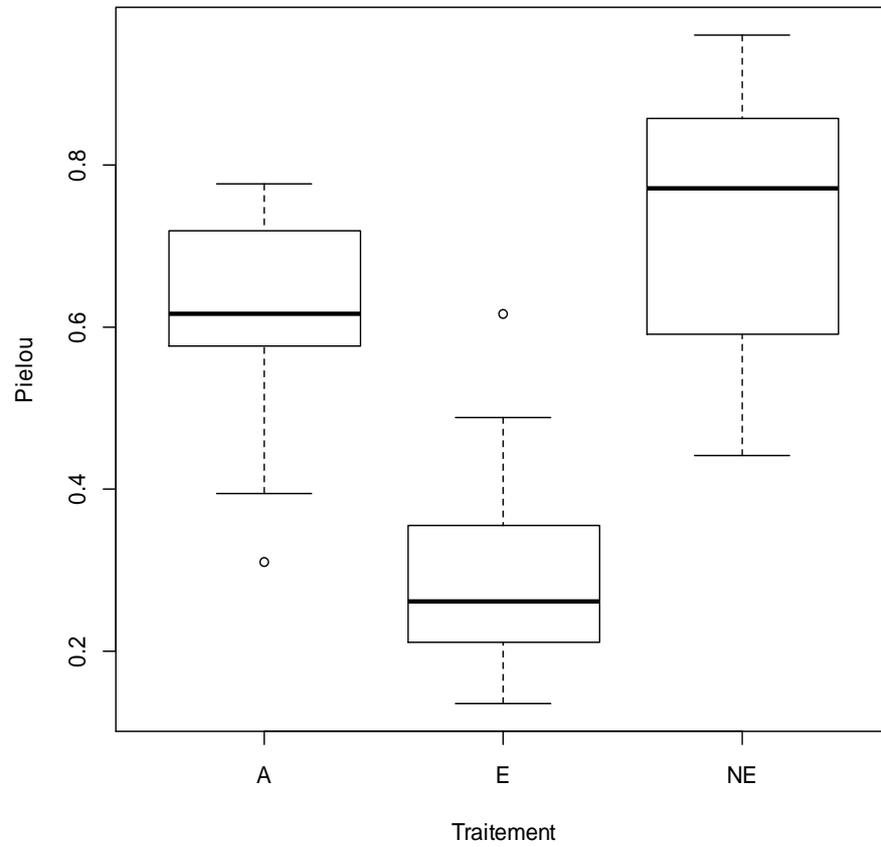


Figure 12 : Indices de Pielou au mois de Mai en fonction du traitement. Boxplots représentant la médiane (trait épais), les quartiles 0.25 et 0.75 et les barres d'erreurs représentent 1.5 fois la distance interquartile. A : arraché, E : Envahi, NE : Non Envahi

Dans le système rivulaire des berges du Gardon, ces conditions sont favorisées par les perturbations engendrées par les crues (Davis et al. 2000, Hood et Naiman, 2000).

4.3 Impact sur les communautés végétales résidentes

Cette analyse porte sur les effets du houblon du Japon sur les communautés végétales résidentes hautement envahies à l'échelle du quadrat.

La comparaison des quadrats envahis et arrachés au mois de mai 2014 permet de mettre à jour une diminution de la richesse spécifique de 55% due au houblon du Japon. Entre les quadrats envahis et non envahis, cette diminution est de 50 % (Figure 11). La méta-analyse de Vilà et al. (2011) montre que la diversité végétale diminue en moyenne de 50.7 % en présence d'une espèce invasive. Dans des milieux proches de la même région, les deux espèces annuelles *Ambrosia artemisiifolia* et *Impatiens balfourii* n'ont pas d'impact significatif avec une baisse de 7 et 18% respectivement (Fried et al., 2014). Avec un dispositif expérimental plus proche du notre, Hulme et Bremner (2006) trouvent une diminution de 32% de la richesse spécifique entre les quadrats envahis par *I. glandulifera* et arrachés. L'impact de *H. japonicus* sur la richesse spécifique est légèrement supérieur à ces valeurs, comme le sont souvent les impacts causés par des lianes invasives (Gaetner et al., 2009). Ces effets demeurent cependant faibles comparés à celui de *Reynoutria sachalinensis* qui entraîne une diminution de près 90% de la richesse spécifique entre quadrats envahis et non envahis (Hedja et al., 2009). Nos résultats indiquent cependant que les lianes annuelles ont un impact plus proche de celui des vivaces que des espèces annuelles à port dressé (Hedja et al., 2009 ; Fried et al., 2014). A l'échelle du quadrat, la baisse de la richesse spécifique sous couvert d'une invasive est principalement due à la diminution du recrutement des espèces natives plutôt qu'à une réelle disparition de ces dernières (Hulme et Bremner, 2006 ; Gaetner et al., 2009). L'arrachage du houblon en début de saison permet le rétablissement des espèces natives : la banque de graines du sol ne semble pas modifiée par la présence du houblon (Cushman et Gaffney, 2010 ; Gioria et al., 2012). Dans le système de rivière, les végétaux ont de fortes capacités de dispersion le long des berges grâce aux crues et les banques de graines du sol sont régulièrement rechargées par des graines issues de stations en amont (Hulme et Bremner, 2006). Des analyses sur le long terme de la banque de graine sous des couverts stables de *H. japonicus* nous permettrait de suivre l'évolution de cette hypothèse dans le temps (Gioria et al., 2012).

Les résultats de notre étude montre qu'à l'heure actuelle, l'arrachage du houblon permet de rétablir des valeurs de richesse spécifique équivalente à celles obtenues dans les quadrats NE. Nous gardons en mémoire que *H. japonicus* est une espèce émergente sur les berges du Gardon et que les effets des espèces invasives présentent souvent une grande inertie (Gaetner et al., 2009).

Dans les quadrats envahis par *H. japonicus*, l'indice de Pielou est significativement plus faible que dans les quadrats NE et A. Les espèces qui se maintiennent sous le couvert du houblon sont faiblement représentées. La diminution de l'indice de Pielou entre les communautés E et NE est corrélée avec la différence de hauteur existant entre les espèces natives dominantes et les invasives (Hedja et al., 2009). Les effets de *H. japonicus* sur les communautés sont donc dus en partie à son type biologique (liane aux tiges prostrées >3m) et des effets sur la productivité primaire de l'écosystèmes sont envisageables (Vilà et al., 2011).

Tableau 2 : Nature et statut des espèces dominantes dans les quadrats Envahis (E), Arrachés (A) et Non Envahis (NE)

Traitement	Espèce dominante	Statut	nombre de quadrats
E	<i>H. japonicus</i>	invasive	18
A	<i>A. annua</i>	invasive	9
	<i>G. aparine</i>	native	1
	<i>P. trivialis</i>	native	2
	<i>H. tuberosus</i>	invasive	6
NE	<i>A. negundo</i>	invasive	1
	<i>A. petiolata</i>	native	3
	<i>A. stolonifera</i>	native	3
	<i>A. verlotiorum</i>	invasive	1
	<i>B. sterilis</i>	native	1
	<i>G. aparine</i>	native	2
	<i>M. aquatica</i>	native	1
	<i>P. trivialis</i>	native	2
	<i>R. caesus</i>	native	2
	<i>V. anagallis-aquatica</i>	native	1
	<i>X. italicum</i>	invasive	3

L'arrachage du houblon permet de rétablir des valeurs de l'indice de Pielou comparables à celle obtenues dans les quadrats non envahis et synonyme d'une meilleure répartition de l'abondance des espèces dans ces communautés.

Malgré les effets positifs du traitement A sur la richesse spécifique et l'indice de Pielou, les communautés végétales A et NE demeurent séparées dans l'espace multivarié (Figures 8 et 9). Cette différence de composition est notamment due à la nature de l'espèce invasive entre les quadrats NE et A. En effet, dans les zones non envahies, les espèces dominantes sont majoritairement des espèces natives tandis que dans les quadrats A, les dominantes sont majoritairement des espèces exotiques invasives comme *Helianthus tuberosus* ou *Artemisia annua* (Tableau 2). *H. japonicus* se développe donc dans des zones déjà envahies par d'autres espèces invasives : son impact sur la composition des communautés en est amoindri. Notre choix de positionner les quadrats NE dans des zones un peu éloignées de celles où sont placés les quadrats E et A peut aussi expliquer une partie de la différence observée entre la composition des communautés A/E et NE (Hedja et al., 2009). Nous avons voulu profiter du contexte de rivière en plaçant nos quadrats NE en amont des zones envahies pour être sûr que *H. japonicus* ne s'y était jamais établi. Nous considérons que ces communautés représentant un stade ante-invasion est qu'elles sont relativement similaires à celles des zones envahies (Hedja et al., 2009). En effet, entre la Figure 8 et la Figure 9, le barycentre des communautés A s'est rapproché de celui des NE. Il serait intéressant de suivre l'effet du traitement arraché sur une plus longue période pour voir comment évolue cette tendance (Truscott et al., 2008b ; Hedja, 2012).

Pour conclure, nos résultats nous permettent d'avancer que les principaux mécanismes à l'origine du succès d'établissement de *H. japonicus* et de son impact sur la diversité sont 1) une forte pression de propagule (en moyenne 38 plantules/m²), 2) une germination précoce après l'exondation des berges et 3) l'importation dans les communautés résidentes d'une espèce de type liane à tiges très longues et prostrées dont un pied peut recouvrir jusqu'à 50m² (Balogh et Dancza). De par son caractère opportuniste, *H. japonicus* est une espèce principalement passagère du train des changements. Elle profite des perturbations naturelles pour s'implanter massivement dans les communautés végétales résidentes. Sans doute aussi les berges du Gardon sont-elles perturbées par des activités anthropiques comme le témoigne la présence d'autres espèces végétales invasives et la présence de plusieurs carrières d'extraction de granulats. Les impacts mesurés sur la diversité végétale sont relativement important pour une espèce annuelle mais nous rappelons que notre étude d'impact a été réalisée à l'échelle du quadrat où les effets sont plus forts qu'à l'échelle du paysage (Gaetner et al., 2009 ; Powell et al., 2011). De plus, les impacts mesurés dans cette étude sont restreints aux zones où *H. japonicus* occupe un très fort recouvrement (de 70 à 100% dans nos quadrats). Des investigations sur l'existence d'un effet seuil sont à mener (Maron et Marler, 2008 ; Gooden et al., 2009). Par la méthode de l'arrachage, nous avons montré que les effets de *H. japonicus* sur la diversité des communautés étaient réversibles mais il n'est pas à exclure que ces impacts augmentent avec le temps et que *H. japonicus* deviennent une espèce plus « locomotrice » des changements (Gaetner et al., 2009). D'un point de vue écologique, la gestion de *H. japonicus* ne semble pas forcément pertinente. Son arrachage risque d'engendrer de nouvelles perturbations qui peuvent s'avérer bénéfiques pour d'autres espèces invasives. Des travaux sur l'impact sanitaire de *H. japonicus* en tant qu'espèce allergène doivent être menés pour justifier de telles actions.

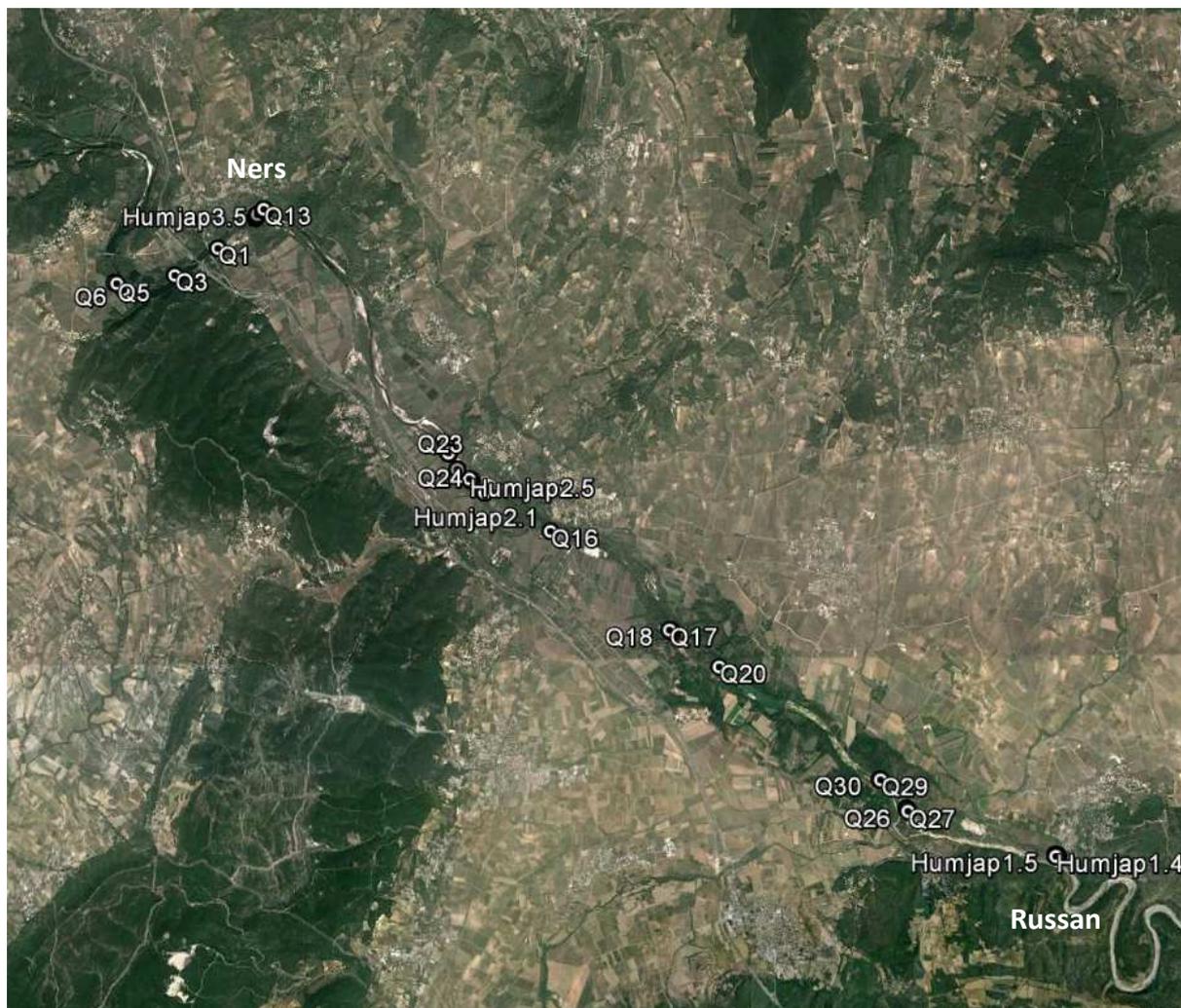
BIBLIOGRAPHIE

- Anderson, M. J. (2005). Permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics University of Auckland.
- Anderson, M. J. (2006). Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics*, 62(1), 245-253. doi:10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x
- Balogh, L., & Dancza, I. (2008). *Humulus japonicus*, an emerging invader in Hungary. In *Plant invasions : human perception, ecological impact and management* (Backhuis Publishers, Leiden, The Netherlands., p. 73-91). Tokarsha-Guzik, J.H. Brock; G. Brundu, L. Child, C.C. Daelher et P. Pysek.
- Bottollier-Curtet, M., Planty-Tabacchi, A.-M., & Tabacchi, E. (2013). Competition between young exotic invasive and native dominant plant species: implications for invasions within riparian areas. *Journal of Vegetation Science*, 24(6), 1033–1042. doi:10.1111/jvs.12034
- Brunel, S., & Tison, J. M. (2005). Invasive Plants in Mediterranean Type Regions of the World. Council of Europe.
- Catford, J. A., Daehler, C. C., Murphy, H. T., Sheppard, A. W., Hardesty, B. D., Westcott, D. A., Hulme, P. E. (2012). The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(3), 231-241. doi:10.1016/j.ppees.2011.12.002
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvitch, D. E., & Reich, P. B. (2003). Impact of invasive plants in Mediterranean habitats: disentangling the effects of characteristics of invaders and recipient communities. *Australizn Journal of Botany*, 51, 335-380.
- Čuda, J., & Skálová, H. (2014). Habitat requirements, short-term population dynamics and coexistence of native and invasive *Impatiens* species: a field study. *Biological Invasions*. doi:10.1007/s10530-013-0512-1
- Cushman, J. H., & Gaffney, K. A. (2010). Community-level consequences of invasion: impacts of exotic clonal plants on riparian vegetation. *Biological Invasions*, 12(8), 2765-2776. doi:10.1007/s10530-009-9682-2
- Daehler, C. C. (2003). Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants : Implications for Conservation and Restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 183-211.
- Davis, M. A., Grime, J. P., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88(3), 528–534. doi:10.1046/j.1365-2745.2000.00473.x
- Drenovsky, R., Grewell, B., D'Antonio, C., Funk, J., James, J., Molinari, N., ... Richards, C. (2012). A functional trait perspective on plant invasion. *Annals of Botany*, 110, 141-153.
- EPPO. (2014). List of Alien Invasive Plants.
- Fried, G., Laitung, B., Pierre, C., Chagué, N., & Panetta, F. D. (2014). Impact of invasive plants in Mediterranean habitats: disentangling the effects of characteristics of invaders and recipient communities. *Biological Invasions*, in press.
- Fukami, T., Bellingham, P. J., Peltzer, D. A., & Walker, L. R. (2013). Non-Native Plants Disrupt Dual Promotion of Native Alpha and Beta Diversity. *Folia Geobotanica*, 48(3), 319-333. doi:10.1007/s12224-013-9175-z
- Gaetner, M., Den Breeyen, A., Hui, C., & Richardson, D. M. (2009). Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: a meta-analysis. *Progress in Physical Geography*, 33, 319-338. doi:10.1177/0309133309341607
- Gioria, M., Pyšek, P., & Moravcova, L. (2012). Soil seed banks in plant invasions promoting species invasiveness and long-term impact on plant community dynamics. *Preslia*, 84, 327-350.

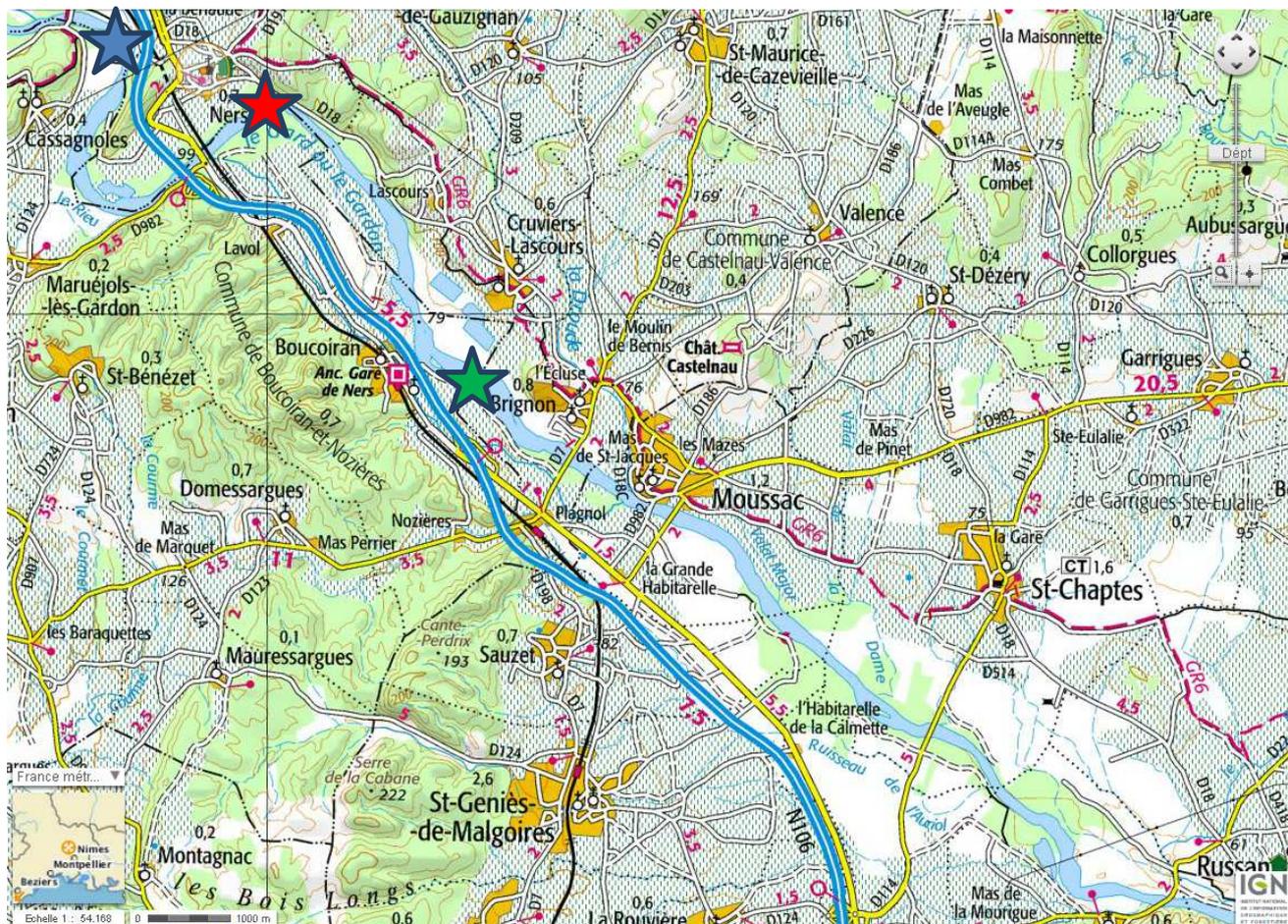
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bräthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., ... Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities--approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 87(1), 111-127. doi:10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x
- Guisan, A., & Zimmerman, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147-186.
- Hejda, M. (2012). What Is the Impact of *Impatiens parviflora* on Diversity and Composition of Herbal Layer Communities of Temperate Forests? *PLoS ONE*, 7(6), e39571. doi:10.1371/journal.pone.0039571
- Hejda, M., Pyšek, P., & Jarošík, V. (2009). Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology*, 97(3), 393-403. doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01480.x
- Hood, G., & Naiman, R. J. (2000). Vulnerability of riparian zones to invasion by exotic vascular plants. *Plant Ecology*, 148, 105-114.
- Hulme, P. E. (2008). Phenotypic plasticity and plant invasions: is it all Jack? *Functional Ecology*, 22, 3-7.
- Hulme, P. E., & Bremner, E. T. (2006). Assessing the impact of *Impatiens glandulifera* on riparian habitats: partitioning diversity components following species removal. *Journal of Applied Ecology*, 43(1), 43-50. doi:10.1111/j.1365-2664.2005.01102.x
- Invasive Plant Atlas of New England (IPANE). (2014). IPANE Species. Consulté à l'adresse <http://www.eddmaps.org/ipane/ipanespecies/herbs.htm>
- Julve, P. (2014). CATMINAT, Baseflore (Version 2014). Consulté à l'adresse <http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm>
- Leishman, M. R., & Thompson, V. P. (2005). Experimental evidence for the effects of additional water nutrients and physical disturbance on invasive plants in low fertility Hawkesbury Sandstone soils, Sydney, Australia. *Journal of Ecology*, 93, 38-49.
- Levine J.M., Adler P.B. & Yelenik S.G. (2004). A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasion. *Ecology Letters*, 7, 975-989.
- Magurran, A. E. (1988). Diversity indices and species abundance models. In *Ecological Diversity and its Measurement* (p. 7-46). Princeton University press.
- Maron, J. L., & Marler, M. (2008). Effects of native species diversity and resource additions on invader impact. *The American Naturalist*, 172 Suppl 1, S18-33. doi:10.1086/588303
- Park, J. W., Ko, S. H., Kim, C. W., Jeoung, B. J., & Hong, S. H. (1999). Identification and characterization of the major allergen of the *Humulus japonicus* pollen. *Clinical and experimental allergy*, 29, 1080-1086.
- Pinston, A. (2013). *Étude de la plasticité écologique d'une plante invasive : Humulus japonicus Siebold & Succ.* (Rapport de stage M1) (p. 1-12). Montpellier: LSV-ANSES.
- Powell, K. I., Chase, J. M., & Knight, T. M. (2011). A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales. *American Journal of Botany*, 98(3), 539-548. doi:10.3732/ajb.1000402
- Pyšek, P., Jarosik, V., Hulme, P. E., Pergl, J., Hejda, M., Schaffner, U., & Vila, M. (2012). A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology*, 18(5), 1725-1737. doi:10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x
- Pyšek, P., & Prach, K. (1994). How important are rivers for supporting plant invasions? In *Ecology and management of invasive riverside plants* (Wiley & Sons., p. 19-26).
- Pyšek, P., Richardson, D. M., Rejmánek, M., Webster, G. L., Williamson, M., Kirschner, J., ... Rejmanek, M. (2004). Alien Plants in Checklists and Floras: Towards Better Communication between Taxonomists and Ecologists. *Taxon*, 53(1), 131. doi:10.2307/4135498
- Ramula, S., & Pihlaja, K. (2012). Plant communities and the reproductive success of native plants after the invasion of an ornamental herb. *Biological Invasions*, 14, 2079-2090.

- Rejmánek, M. (2005). Invasive plants: what we know and what we want to know. *American Journal of Botany*, 92(6), 901-902. doi:10.3732/ajb.92.6.901
- Richards, C., Bossdorf, O., Muth, N., Gurevitch, J., & Pigliucci, M. (2006). Jack of all trades, master of some ? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9, 981-993.
- Richardson, D. M., Holmes, P. M., Esler, K. J., Galatowitsch, S. M., Stromberg, J. C., Kirkman, S. P., ... Hobbs, R. J. (2007). Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions*, 13(1), 126–139. doi:10.1111/j.1366-9516.2006.00314.x
- Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2006). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30(3), 409-431.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93-107. doi:10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x
- Song, U., Mun, S., Ho, C.-H., & Lee, E. J. (2012). SongResponses of Two Invasive Plants Under Various Microclimate Conditions in the Seoul Metropolitan Region. *Environmental Management*, 49, 1238-1246.
- Tilman D. (2004). Niche tradeoffs, neutrality and community structure : a stochastic theory of resource competition, invasion and community assembly. *PNAS*, 101(30),10854-10861. Doi : 10.1073/pnas.0403458101
- Tournois, J. (1914). *Etudes sur la sexualité du houblon*. Masson, Paris.
- Truscott, A.-M., Palmer, S. C. F., Soulsby, C., & Hulme, P. E. (2008a). Assessing the vulnerability of riparian vegetation to invasion by *Mimulus guttatus*: relative importance of biotic and abiotic variables in determining species occurrence and abundance. *Diversity and Distributions*, 14(2), 412–421. doi:10.1111/j.1472-4642.2007.00449.x
- Truscott, A.-M., Palmer, S. C., Soulsby, C., Westaway, S., & Hulme, P. E. (2008b). Consequences of invasion by the alien plant *Mimulus guttatus* on the species composition and soil properties of riparian plant communities in Scotland. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 10(4), 231-240. doi:10.1016/j.ppees.2008.04.001
- United States Department of Agriculture (USDA). (2014). Plant profile for *Humulus japonicus*. Consulté à l'adresse <http://plants.usda.gov/core/profile?symbol=HUJA>
- Vila, M., Espinar, J., Hejda, M., Hulme, P., Jarošík, V., Maron, J. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 14(7). doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x
- Vitousek, P. M. (1994). Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology*, 75(7), 1861-1876. doi:10.2307/1941591

**Annexe 1 : Cartes de la zone zone d'étude : Le Gardon entre Ners et Russan
(30)**



Carte 1 : Localisation des 20 + 28 quadrats de 4m² suivis respectivement en 2013 et en 2014 pour établir le succès d'établissement de *H. japonicus* dans le bassin versant du Gardon



Carte 2 : Localisation des 60 quadrats de l'étude d'impact de *H. japonicus* sur les communautés végétales des berges du Gardon

Légende



Site « amont », quadrats Non Evahis



Site de Ners, 10 quadrats Envahis et 10 quadrats Arrachés



Site de Brignon, 10 quadrats Envahis et 10 quadrats Arrachés

Annexe 2 : Plan du dispositif expérimental dans la serre.

	Humulus japonicus						Galium aparine					
W1	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	A11	A12
	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	B8	B9	B10	B11	B12
W2	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C12
	D1	D2	D3	D4	D5	D6	D7	D8	D9	D10	D11	D12
W3	E1	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8	E9	E10	E11	E12
	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10	F11	F12

Schéma 2: Dispositif expérimentale pour tester la plasticité phénotypique de *H. japonicus* par rapport à celle de *G. aparine*. W1 : un arrosage quotidien ; W2 : 3 puis 2 arrosages par semaine ; W3 : 2 puis 1 arrosage par semaine. En rose : traitement azote N0 ; en bleu : traitement azote N1 (apport de 10 billes d'engrais azoté)



Photographie 1 : Dispositif expérimentale pour tester la plasticité phénotypique de *H. japonicus* comparée à celle de *G. aparine*

Annexe 3 : Analyse des préférences écologiques de *H. japonicus*

Preliminary study on the ecological requirements and establishment success of *Humulus japonicus* Siebold & Zucc. in France

Mahaut L.^{1,3}, R; Reygrobellet J. P.², Fried G.³

¹Université de Montpellier II ; ² SMAGE des Gardons ; ³ANSES, Laboratoire de la Santé des Végétaux.



Introduction

- *Humulus japonicus* is an annual vine from Eastern Asia introduced to Europe and to the USA for ornamental purposes
- Highly invasive in Hungary and USA
- In France : emergent with recently naturalized populations on the banks of the river Gardon

Aim

Analysing its ecological requirements to identify most vulnerable habitats to its invasion

Question

- What is the influence of dispersal, abiotic and biotic factors on the establishment success of *H. japonicus* ?



Results

- 1) Detrended Correspondance Analysis (Fig.1 et Table 1):
 - Axis 1 correlated to HE, V and S
 - Axis 2 correlated to L and NT

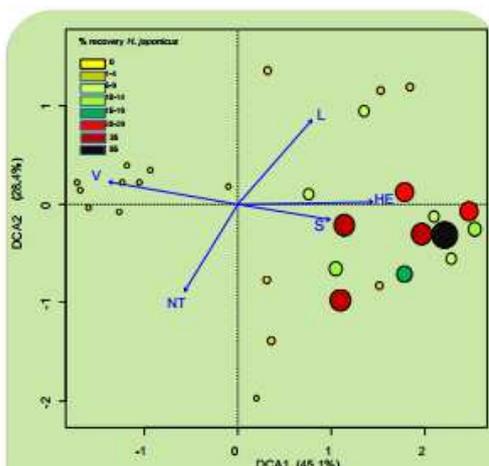


Fig. 1 : Representation of the Detrended correspondence analysis, axis 1 and 2 with % cover of *H. japonicus* as a supplementary variable.

Material and Methods



March/April 2013

- 30 plots 4m² along the river banks of Gardon
- Count number of seedlings (S),
- dispersal filter cf. Photo 1

May 2013

- Cover of *H. japonicus*
 - response variable cf. Photo 2
- Cover of established species (V)
 - biotic filter
- Mean Ellenberg score per plot
 - soil moisture (HE)
 - light availability (L)
 - nutrient (NT)



- 2) High densities of *H. japonicus* are correlated to :
 - Low cover of other plants (Spearman correlation test, S=7128, P<0,001)
 - Strong soil moisture (Spearman correlation test, S=918, P<0,001)
 - High number of seedling (Spearman correlation test, S=435, P<0.001)

Table 1 : Permutation test's results from envfit (vegan)

	DCA1	DCA2	r2	Pr(>r)
V	-0.98675	0.16222	0.7148	0.001 ***
L	0.67981	0.73339	0.4974	0.001 ***
HE	0.99986	0.01686	0.7605	0.001 ***
NT	-0.54297	-0.83975	0.4081	0.002 **
S	0.98705	-0.16042	0.3651	0.003 **

Discussion

- Dispersal and abiotic factors enhancing *H. japonicus*' establishment success are favored by floods. The optimal values of biotic and abiotic factors are found in **annual river mud communities**, while drier or more densely vegetated communities of the river bed appear less at risk.
- To prevent Japanese hop establishment in the Gardon river's banks, the biotic filter can be used by **protecting the riparian vegetation**

To go farther...

In 2014, a more comprehensive sampling has been carried. Associated with a statistical model (GLM), it should allow figuring out more precisely the relative importance of each of those factors.

Acknowledgements: this study has been funded by the Smage des Gardons and Anses

4th International Symposium on Environmental Weeds and Invasive Plants, Montpellier, 19-23th 2014

anses.fr

Etude réalisée avec les données 2013. Poster réalisé à l'occasion du 4^{ème} symposium international sur les plantes invasives (Montpellier SUPAGRO, mai 2014)

Résumé

H. japonicus est une espèce invasive récemment établie sur les berges du Gardon. L'ampleur de son extension et ses impacts éventuels sont à préciser. En ce sens, le but de cette étude est d'analyser les mécanismes qui lui confèrent son succès d'établissement et de mesurer ses effets sur les communautés végétales résidentes. Des mesures *in situ* et en serre ont permis d'analyser la plasticité phénotypique et le succès d'installation du houblon. Nos résultats montrent que *H. japonicus* est une espèce opportuniste qui profite mieux d'un niveau élevé de ressources qu'une des espèces indigènes dominantes co-occurentes. Son succès d'installation est essentiellement lié à une forte pression de propagules et aux perturbations laissant les berges sans végétation concurrente en début de saison. Son impact sur la diversité végétal est relativement important pour une espèce annuelle mais demeure réversible. L'évolution de ces impacts est à envisager par une étude de plus long terme.

Mots clés : plante exotique invasive, succès d'établissement, communauté rivulaire, impact.

Summary

H. japonicus is an emergent invasive species in France on the river banks Gardon. The scale of its extension and its possible impacts are to be specified. The purpose of this study is to analyze mechanisms which confer its success of establishment and to measure its effects on the resident communities. Measures *in situ* and in greenhouse allowed to analyze the phenotypic plasticity and the establishment success of the hop. Our results show that *H. japonicus* is an opportunist species which takes advantage better of a high level of resources than one of the dominant native co-occurentes species. Its establishment success is essentially connected to a strong pressure of propagules and to disturbances leaving banks without rival vegetation in the beginning of season. Impacts on diversity are relatively important for an annual species but are still reversible. The evolution of these impacts is to be envisaged by a longer term study.

Key words: alien invasive plant, establishment success, riparian community, impact.