



**Université de Bourgogne - Master STS – ETE**  
**Spécialité Biologie des Organismes et des Populations**

**Mémoire de stage de Master première année, année universitaire 2012-2013**

**Étude de la plasticité écologique d'une plante  
invasive : *Humulus japonicus* Siebold & Succ.**

**Par Amandine PINSTON**  
(Université de Bourgogne)



**Réalisé sous la direction de :**  
Guillaume FRIED (Anses-LSV)

**Financements :**  
SMAGE des Gardons, Anses

**Agence nationale de sécurité sanitaire (Anses)**

Laboratoire de la Santé des Végétaux (LSV) - Unité «Entomologie et Plantes Invasives»  
CBGP - Campus International de Baillarguet CS 3001634988 Montferrier-sur-Lez cedex

## **PRESENTATION DU LABORATOIRE DE LA SANTÉ DES VÉGÉTAUX**

Le Laboratoire de la Santé des Végétaux (LSV), anciennement Laboratoire National de la Protection des Végétaux rattaché au Ministère de l'Agriculture, a été intégré à l'Anses en 2011. L'Anses est une agence nationale sous tutelle de plusieurs Ministères (Agriculture, Santé, Travail, Environnement). Elle a pour rôle d'assurer la santé humaine, la sécurité sanitaire et environnementale, la protection des animaux et végétaux en relation avec l'Homme. Pour cela, elle effectue des travaux de recherche, des études d'évaluation des risques (maladies, ravageurs, plantes envahissantes...) et soumet régulièrement des rapports et avis aux différents Ministères.

En tant que Laboratoire National de Référence, le LSV a pour objectifs de rédiger et valider des méthodes officielles de détection des organismes de quarantaine, c'est-à-dire d'organismes nuisibles absents ou ayant une distribution limitée et pouvant présenter un risque pour l'Union Européenne. Il participe à leur identification lors du contrôle des marchandises importées. Il a également une mission de veille bibliographique afin de connaître les avancées scientifiques des autres structures de recherche françaises ou internationales pour détecter des problèmes phytosanitaires potentiels pour la France.

Le LSV est spécialisé dans la recherche sur les risques biologiques pour la santé des végétaux et l'identification d'organismes génétiquement modifiés ou invasifs interdits en France. Il comprend 6 unités spécialisées localisées dans différentes villes en France et en Outre-Mer. L'unité « Entomologie et Plantes Invasives » est située à Montferrier-sur-Lez (34). Elle intervient dans l'identification des insectes de quarantaine et dans l'évaluation des risques phytosanitaires liés aux insectes, acariens, phytopathogènes, auxiliaires naturels et plantes invasives en France.

## **PRÉSENTATION DU CADRE DU STAGE**

Mon stage de Master 1 au sein de l'Unité « Entomologie et Plantes invasives » du LSV s'insère dans une collaboration scientifique entre l'Anses et le Syndicat Mixte de l'Aménagement et de la Gestion Équilibrée (SMAGE) des Gardons menée entre 2013 et 2015. Le SMAGE des Gardons est un syndicat regroupant aujourd'hui 118 communes du bassin versant des Gardons et le Conseil général du Gard. Il constitue la structure porteuse du SAGE, du Contrat de rivière et du Plan de Prévention des Inondations (PAPI) sur les Gardons. Sa vocation est de se développer à l'échelle du bassin versant afin de mettre en œuvre des actions cohérentes de sensibilisation, des études et des travaux dans les domaines suivants : la prévention des inondations, la gestion de la ressource en eau, la préservation et la restauration des milieux naturels. Sa vocation est d'assurer également à l'échelle du bassin versant la cohérence de l'ensemble des actions dans le domaine de l'eau.

Depuis 2010, le SMAGE des Gardons a mis en place un plan de gestion globale contre une dizaine d'espèces végétales invasives. Pour les espèces dont la biologie est déjà relativement bien connue, la gestion se traduit déjà par des mesures visant à réduire le niveau de nuisances (espèces les plus répandues comme les renouées asiatiques ou les jussies) ou visant à l'éradication complète (espèce localisée comme la berce du Caucase). Pour deux espèces émergentes, le houblon du Japon (*Humulus japonicus* Siebold & Zucc.), nouveau pour la France, et la balsamine de l'Himalaya (*Impatiens glandulifera*), colonisant le bassin méditerranéen depuis quelques années seulement, le SMAGE des Gardons souhaite acquérir des connaissances plus fines en termes de biologie et/ou d'écologie afin de prendre les décisions les plus adéquates pour leur gestion.

Cette étude permettra donc d'enrichir les connaissances sur la biologie et l'écologie d'une espèce végétale émergente dans le Bassin du Gardon : *Humulus japonicus* Siebold & Succ. Cette plante, déjà invasive dans plusieurs pays, est susceptible de poser des problèmes phytosanitaires en France, d'où l'intérêt pour l'Anses de mener des recherches préliminaires. Dans le cadre de l'acquisition de connaissances, l'objectif de mon stage est d'identifier la réponse de *H. japonicus* face à un stress hydrique, de déterminer sa phénologie et de caractériser les communautés envahies.

# SOMMAIRE

PRESENTATION DU LABORATOIRE DE LA SANTÉ DES VÉGÉTAUX

PRÉSENTATION DU CADRE DU STAGE

INTRODUCTION..... 1

MATERIELS ET METHODES ..... 3

*Sites d'étude, matériels biologiques et conditions de croissance expérimentales..... 3*

*Traits et paramètres mesurés..... 4*

*Analyses statistiques..... 5*

RÉSULTATS ..... 6

*Caractérisation de la niche écologique et fonctionnelle de *H. japonicus*..... 6*

*Amplitude écologique et communautés colonisées par *H. japonicus**..... 6

*Caractérisation fonctionnelle des communautés* ..... 7

*Réponses de *H. japonicus* face à un stress hydrique. .... 9*

DISCUSSION ..... 11

*Amplitude écologique et distance fonctionnelle avec les espèces co-occurrentes ..... 12*

*Réponse au stress hydrique ..... 12*

REMERCIEMENTS

BIBLIOGRAPHIE

ANNEXES

## INTRODUCTION

Avec l'intensification des échanges internationaux au cours du XX<sup>ème</sup> siècle, le nombre d'espèces introduites hors de leur aire d'origine s'est fortement accru (Kowarick & Von der Lippe 2006). De nombreuses études ont été menées sur les invasions biologiques, considérées comme une des causes majeures d'altération de la biodiversité dans le monde (Callaway & Maron 2006 ; Colautti & MacIsaac 2004 ; Richardson et al. 2000 ; Sakai et al. 2001). Il a été montré qu'une bonne compétitivité, une croissance rapide, un taux de reproduction élevé et une large tolérance aux variations des paramètres physico-chimiques du milieu ont un impact positif non négligeable sur le succès d'une invasion (Pysek & Richardson 2006 ; Rejmanek & Richardson 1996). Du côté des communautés réceptrices, celles peu diversifiées semblent plus vulnérables face aux invasions car elles comporteraient moins d'interactions biotiques et d'avantage de niches écologiques vacantes (Kennedy et al. 2002).

Plus qu'une valeur particulière d'un trait, c'est la variabilité de celui-ci qui est importante dans le succès d'invasion. Cette variabilité correspond à la plasticité, définit comme la capacité de certains génotypes à produire plusieurs phénotypes en réponse à différentes conditions environnementales (Pigliucci 2005). La plasticité phénotypique est un trait pouvant renforcer le caractère invasif d'une espèce (Richards et al. 2006). Il est possible de distinguer différents cas de figure. Une espèce de type "Jack-of-all-trades" aura une niche écologique et une valeur sélective plus grande qu'une espèce native dans un milieu défavorable. A l'opposé, une espèce de type "Master-of-some" sera plus compétitive uniquement en milieu favorable. Enfin, une espèce de type "Jack-and-Master" sera plus compétitive qu'une espèce native quelque soit les conditions du milieu (Richards et al. 2006).

*Humulus japonicus* (synonyme : *H. scandens* (Lour) Merr), communément appelé houblon du Japon, est une liane annuelle rampante ou grimpante (2,5 à 5m) appartenant à la famille des Cannabaceae. Il est originaire d'Asie de l'Est et principalement rencontré dans des milieux humides tels que les bords de rivière (Balogh & Dancza 2008). Il a été introduit vers 1880 à Paris comme plante ornementale (Tournois 1914). Des populations naturelles sont établies depuis au moins 2004 dans le sud de la France vers Nîmes au niveau du bassin du Gardon (Brunel & Tison 2005). Il est répertorié comme envahissant aux Etats-Unis et dans plusieurs pays européens (Balogh & Dancza 2008 ; EPPO 2012). Le houblon du Japon, de par son caractère envahissant et son pollen hautement allergène pourrait causer des problèmes de santé publique importants, à l'image de son impact sanitaire dans sa zone d'origine (Park et

al. 1999).

Dans cette étude, deux aspects clefs du succès d'invasion de *H. japonicus* ont été analysés : (1) sa position écologique vis-à-vis des espèces végétales co-occurentes pouvant constituer un filtre biotique et (2) sa réponse à un facteur abiotique limitant. (1) Le succès d'une invasion biologique repose en partie sur ses interactions avec les organismes déjà établis. L'hypothèse de naturalisation de Darwin (Rejmánek, 1996) affirme que le succès d'invasion est corrélé positivement à l'éloignement phylogénétique entre l'espèce invasive et les espèces natives co-occurentes. Ce phénomène s'expliquerait par l'exploitation d'une niche écologique différente et une insensibilité aux ennemis naturels affectant les espèces indigènes. Une autre hypothèse propose à l'inverse qu'une espèce invasive proche des espèces natives réussira mieux car elle possède déjà les préadaptations requises pour s'établir dans ce milieu (Thuiller et al. 2010). Dans ce second cas, l'espèce invasive devra se montrer meilleure compétitrice pour exploiter les mêmes ressources que les espèces déjà établies. En étudiant *in situ* les caractéristiques des communautés végétales envahies, la phénologie et les caractéristiques biologiques de *H. japonicus*, **l'objectif de cette partie consiste à préciser la niche écologique du houblon du Japon et sa position par rapport aux autres espèces co-occurentes.** (2) Au-delà de ses capacités compétitives avec la flore indigène, un autre facteur limitant pour le succès invasif de *H. japonicus*, principalement présent à proximité immédiate de la rivière, pourrait être la ressource en eau. Ainsi, **l'objectif de cette seconde partie est de quantifier l'impact du stress hydrique sur *H. japonicus*** afin de déterminer ses capacités à résister et à s'adapter à des conditions hydriques différentes. Le facteur de disponibilité en eau est un paramètre d'autant plus limitant en zone méditerranéenne avec un impact important sur la distribution et l'expansion des espèces, qu'elles soient invasives ou non (Thuiller et al. 2005).

Cette étude permettra donc dans un premier temps de définir la plasticité écologique du houblon du Japon à travers la diversité des communautés végétales envahies et de déterminer ainsi quelles sont les habitats favorables ou non à son établissement. Dans un deuxième temps, une expérimentation en serre permettra de caractériser la plasticité phénotypique du houblon du Japon lors d'un stress hydrique et par conséquent, de tester sa capacité à envahir des milieux plus secs, plus éloignés du lit mineur de la rivière du Gardon (friche à *Elytrigia* spp., cultures non-irriguées, etc.). L'acquisition de données sur sa phénologie en conditions contrôlées (nombre de °C/j pour atteindre différents stades de développement) permettra à plus long terme d'estimer l'aire de distribution potentielle de *H.*

*japonicus* à l'échelle de l'Europe en lien avec les travaux de l'OEPP.

*H. japonicus* étant un thérophyte annuel, il est adapté aux milieux perturbés. Parmi l'ensemble des habitats jouxtant les rivières (berges, terrasses avec friches à *Elytrigia* spp, forêts riveraines), les berges devraient donc être l'habitat principal d'établissement du houblon du Japon et les communautés envahies devraient être plutôt constituées en grande partie par des espèces aux types biologiques proches, elles même adaptées aux perturbations (crues automnales) subies par cet habitat.

La stratégie écologique des plantes LHS (Leaf-Height-Seed), explique qu'une plante allouera des quantités d'énergie variables dans ces trois axes au cours de son cycle de vie. Lors d'un stress, une diminution de la taille, de la surface foliaire, de la masse et du nombre des graines ou une augmentation du système racinaire peut être observée, traduisant un changement dans le métabolisme de la plante (Westoby 1998). Ainsi pour le houblon du Japon, une diminution de la taille, une phénologie plus lente, une surface foliaire plus faible peuvent être attendus en condition de fort stress hydrique (Guo, Zhang & Huang 2010 ; Morais & Freitas 2012).

## **MATERIELS ET METHODES**

### *Sites d'étude, matériels biologiques et conditions de croissance expérimentales*

Pour le suivi régulier de population de *H. japonicus* en milieu naturel, trois sites distants de 8 km environ ont été choisis au bord de la rivière du Gardon : en amont le site de Ners, le site de Brignon et le site de Russan le plus en aval (Annexe1). Les trois sites diffèrent par leur distance moyenne au lit mineur du cours d'eau (<5m à Ners, 10-50 m à Brignon et environ 150 m à Russan). Pour chacun des sites, des relevés floristiques de la strate herbacée ont été effectués à différentes dates (26 mars, 9 avril, 16 avril, 23 avril, 6 mai 2013) avec la méthode des quadrats. Ces relevés ont d'abord permis de caractériser les communautés colonisées par *H. japonicus* mais aussi, à travers leur répétition dans le temps, de définir sa position phénologique au sein de la communauté. Les quadrats avaient une taille de 4m<sup>2</sup> et cinq réplifications ont été réalisées pour chaque site (Annexe 2).

Ce dispositif a été complété par 4 transects de 8 quadrats, réalisés en partant de la berge jusque dans la ripisylve afin de caractériser le gradient écologique et les communautés associées (Annexe 2). La distance entre quadrats a été fixée, selon le transect, à 5m, 10m,

15m et 20m afin de disposer d'un maximum de points à des distances différentes du bord de la berge et optimiser ainsi la représentativité du gradient pour un nombre restreint de quadrats.

Pour la partie expérimentale en serre, les graines de *H. japonicus* ont été récoltées en septembre 2012 sur une population de Sainte Anastasie (Gard). Dans cette région, le climat est chaud et sec en été (18-30°C ; 25mm en juillet) et frais en hiver (2-10°C). Les précipitations sont concentrées en fin d'hiver et en automne (763mm annuel dont 128mm en octobre) entraînant des crues importantes. D'octobre à février, les graines ont été stockées en conditions ambiantes dans un endroit sec et à l'abri de la lumière. Puis, elles ont été placées dans du sable fin humidifié à 4°C pendant 3 semaines pour lever la dormance. Chaque graine a ensuite été semée dans un pot en plastique (longueur : 16cm, largeur : 16cm, hauteur : 24cm) contenant un terreau de type Humin-substrat N2 Neuhaus (Klasmann-Delmann, Geeste, Germany). Le taux de germination n'étant que de 25%, cette étude a été réalisée avec 23 plantules. Ceux-ci ont été disposés en serre afin que leurs croissances s'effectuent dans des conditions contrôlées (température entre 17°C la nuit et 25°C la journée, humidité d'environ 60%hr et une luminosité de 12h/j). Les plants ont été arrosés une fois par jour durant la période d'acclimatation de deux semaines après le semis.

A l'issue de cette période, les 23 plantules ont été réparties dans trois traitements en eau différents correspondant à un gradient de stress hydrique de W1 (2 arrosages/semaine, N=7) ; W2 (3 arrosages/semaine, N=8) et W3 (1 arrosage/jour, N=8). N correspond aux nombres d'individus par traitement. La hauteur initiale des plantes au début de l'expérience n'était pas significativement différente (ANOVA, F=0.95, ddl=2, p>0.05). Ce protocole d'arrosage a été suivi jusqu'au 31 mars puis le stress hydrique a été amplifié (un arrosage/semaine pour W1 et deux arrosages/semaine pour W2). 15 jours après le changement du protocole d'arrosage, le protocole initial a été réappliqué pour éviter la mort des houblons de W1 et donc la perte de données sur la fin de l'expérience. A chaque arrosage, les plants ont reçu environ 30cL d'eau du robinet.

#### *Traits et paramètres mesurés*

Pour le suivi *in situ* des populations, les relevées floristiques ont permis de déterminer les espèces co-occurentes avec le houblon du Japon, leur stade de développement et leur couverture. A partir des bases de données BiolFlor (Kühn, Durka & Klotz 2004), LEDA (Kleyer et al. 2008) et Baseflor (Julve 1998), une matrice comportant les caractéristiques fonctionnelles et morphologiques des espèces a pu être créée.



La hauteur (cm) et la phénologie ont été mesurées tous les jours pour les individus en serre. La phénologie correspond au suivi du stade de développement de la plante suivant un codage précis de 00 à 99 (FBRCAF, 2001) correspondant par exemple au nombre de paires de feuilles (de 11 à 19) (Annexe 3). La température maximale (°C) dans la serre a également été enregistrée. Le phyllochrone, correspondant au temps d'apparition entre deux paires de feuilles, exprimé en °C/jour a été calculé (avec une température de base de 4°C). Environ 9 semaines après la germination, la masse de matière fraîche et sèche des feuilles (mg), leur largeur et longueur (mm) ont été mesurées. La surface foliaire (mm<sup>2</sup>) a également été déterminée à l'aide d'un planimètre. Ces mesures ont été effectuées au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier. A partir de ces données, la surface foliaire spécifique (SLA) exprimée en mm<sup>2</sup>/mg et le rapport de la masse de matière sèche sur sa masse fraîche ou LDMC (Leaf dry matter content, sans unité) ont pu être calculée en suivant le protocole établi par Cornelissen et al. (2003).

Par ailleurs, dans le cadre de l'acquisition de données devant permettre une meilleure caractérisation morphologique des plantules de houblon du Japon, la longueur et la largeur des cotylédons ont été mesurées du 15 au 25 mars afin de pouvoir comparer ces traits morphologiques à ceux notamment du houblon indigène (*Humulus lupulus* L.) ou d'autres espèces à plantules semblables (Annexe 4).

### *Analyses statistiques*

Une Analyse Factorielle de Correspondance (AFC) a été réalisée sur les relevés floristiques des 3 sites d'études et des transects, suivi par la construction du graphique canonique (fonction "réci-procal scaling" du package ade4) (Thioulouse & Chessel 1992) permettant de caractériser l'amplitude écologique des espèces sur le gradient berge-ripisylve. Une analyse Hill & Smith (Hill & Smith 1976), équivalente d'une analyse en composante principale permettant de traiter des données qualitatives et quantitatives, suivi d'une classification ascendante hiérarchique (CAH) avec la méthode de Ward a été réalisée pour déterminer les groupes fonctionnels d'espèces avec le(s)quel(s) le houblon du Japon co-occure le plus souvent. Pour déterminer sa position phénologique par rapport à la communauté, la distribution des principaux stades phénologiques (stades BBCH 10 à 90) du houblon du Japon a été comparée à la distribution des stades phénologiques de l'ensemble de la communauté (somme des couvertures de l'ensemble des espèces pour les 9 stades) pour les différentes dates.

Une ANOVA a été effectuée pour caractériser l'effet du traitement sur la hauteur du houblon du Japon à deux dates clefs au cours de l'expérience. La date du 15 avril correspond à la date de réajustement du protocole d'arrosage et la date du 10 mai correspond à la fin de l'étude. Pour se faire, les données ont dû être transformées afin que les conditions d'application soit respectées (fonction Box Cox du package MASS). Un test *a posteriori* de Tuckey-Kramer, adapté à des échantillons de tailles différentes, a été utilisé à la suite d'une ANOVA significative ( $p < 0.05$ ) pour déterminer les moyennes significativement différentes entre elles. L'effet du traitement et du niveau de la paire de feuilles sur le phyllochrone, le SLA et le LDMC ont été analysés avec un test de Kruskal Wallis. Pour tout test significatif ( $p < 0.05$ ), un test à postériori de Kruskal Wallis (Kruskalmc) a été réalisé afin de déterminer quelles moyennes étaient significativement différentes deux à deux.

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R version 2.15.3 et principalement avec les packages suivant : ade4, vegan, FD. Les conditions d'applications ont été vérifiées, notamment la normalité des résidus (test de Shapiro-Wilk) et l'homocédasticité des variances (test de Bartlett).

## RÉSULTATS

### *Caractérisation de la niche écologique et fonctionnelle de H. japonicus*

#### Amplitude écologique et communautés colonisés par *H. japonicus*

L'AFC réalisée sur la matrice comprenant les 45 quadrats (issus du suivi régulier et des transects) et les 90 espèces détectées, identifie 2 axes principaux, expliquant respectivement 11.7% et 11.5% de l'inertie. L'axe 1 est associé à un gradient d'humidité édaphique opposant les sites en conditions humides à proximité des berges (avec des communautés relevant du *Bidention tripartitae*) et les sites en conditions plus sèches sur des terrasses surélevées plus distantes de la berge (avec des communautés relevant de friches à *Elytrigya* spp.). L'axe 2 oppose les sites en conditions de pleines lumières à proximité de la rivière (*Bidention tripartitae*) à des sites de la forêt riveraine (peupleraies et saulaies blanches riveraines relevant du *Populion albae*). La figure 1 représente l'amplitude écologique des espèces selon un gradient de distance (axe 2), allant de la berge (*Bidention tripartitae*) à la ripisylve (*Populion albae*).

*H. japonicus* est associé à des valeurs positives sur l'axe 1 et 2 (respectivement de

coordonnées 0.79 et 1.11), soit situé en conditions de pleine lumière à proximité directe de la rivière au sein des communautés de *Bidention tripartitae* (Figure 1). Le tableau 2 répertorie les 10 espèces les plus co-occurentes avec le houblon du Japon, ainsi que les dix qui ne co-occurrent jamais avec le houblon du Japon. L'amplitude écologique de *H. japonicus* est relativement faible sur l'axe 1 (var=0.03) et sur l'axe 2 (var=0.09, Figure 6).

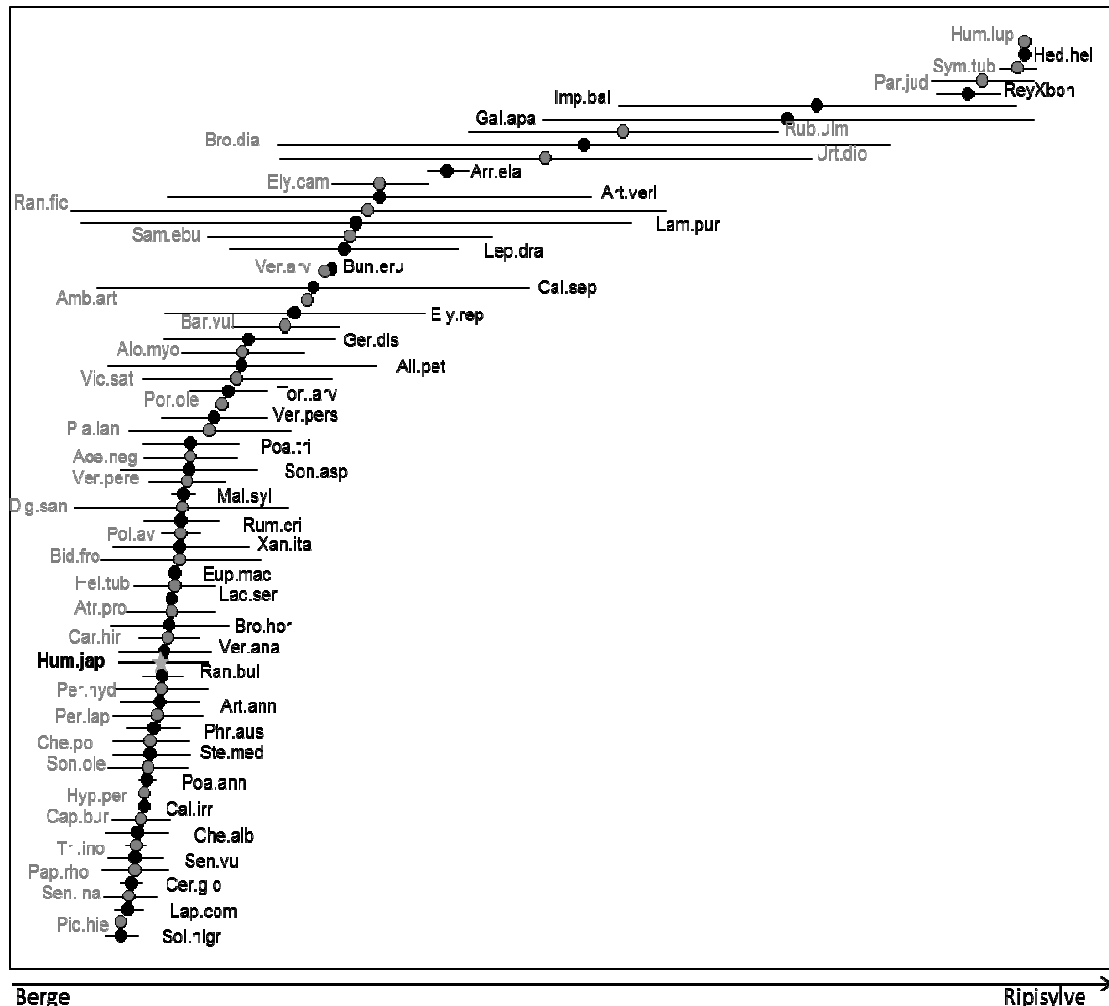


Figure 1 : Représentation de l'amplitude écologique des espèces suivant un gradient berge-ripisylve. *H. japonicus* est repérable par l'étoile et **Hum.jap**. Le point et le trait représentent respectivement la position moyenne et la variance des coordonnées des espèces sur l'axe 2 de l'AFC (gradient berge-ripisylve)-

### Caractérisation fonctionnelle des communautés

L'analyse Hill & Smith suivi par la CAH identifie 7 groupes fonctionnels (GF) dans la végétation des bords de rivière étudiés (Annexe 5). Les différences entre groupes sont principalement basées sur le type biologique des espèces ainsi que leur hauteur maximum potentielle et leur SLA dans une moindre mesure. Le **groupe fonctionnel 1**, regroupant les chaméphytes et phanérophytes (arbustes et arbres), est caractérisé par la hauteur et la taille des semences les plus importantes et le SLA le plus faible. A l'opposé, le **groupe fonctionnel 7**

est composé des thérophytes et il possède une hauteur et une taille des semences faibles mais le SLA le plus élevé (Tableau 1). D'après l'AFC, ce GF est associé aux sites ouverts (du *Bidention tripartitae* aux friches à *Elytrigya* spp.), quelque soit leur niveau d'humidité. Ces deux groupes sont clairement opposés dans leurs caractéristiques fonctionnelles. Au niveau des autres GF, les espèces vivaces composant les groupes 5 (hémicryptophyte) et 6 (géophyte) ont une taille plus grande que les espèces annuelles ou bisannuelles composant les groupes 2, 3 et 4, bien que le groupe 4 ait une taille relativement grande. En terme de SLA et de taille des semences, les différences sont moindres. La position du GF 4 sur l'AFC est clairement associée à des valeurs positives de l'axe 1 (proximité de la berge et humidité édaphique élevée) et de l'axe 2 (milieu ouvert).

Tableau 1 : Moyennes des valeurs des traits fonctionnels des sept groupes fonctionnels issus des espèces les composants.

GF	Typ.B	Taille (cm)	Floraison (mois)		Long.g	SLA	Fq (co-occurrence)
			Début	Durée			
1	CP	1120	5,7	1,9	11,3	18	0,12
2	Hbis/ros	78,8	5,4	3	2,6	28	0,24
3	Tver	70,2	4,6	2,8	3,8	25	0,08
<b>4</b>	<b>Test</b>	<b>116,5</b>	<b>6,4</b>	<b>3,4</b>	<b>3,6</b>	<b>26</b>	<b>0,47</b>
5	H	191,4	5,4	2,7	3,2	26	0,1
6	G	157,5	3,2	2,2	3,1	23	0,22
7	T	73,3	3,3	7,2	2,3	38	0,31

Légende : Typ.B : type biologique, CP : chaméphyte et phanérophyte, Hbis/ros : hémicryptophyte bisannuel/à rosette, Tver : thérophyte hivernal, Test : thérophyte estival, H : hémicryptophyte, G : géophyte, T : thérophyte, Long.g : longueur graine (mm), SLA ( $\text{mm}^2/\text{mg}$ ), fq : fréquence de co-occurrence avec *H. japonicus*

Le houblon du Japon étant un thérophyte estival à floraison tardive, il fait partie du GF 4. 47% des espèces qui co-occurrent avec *H. japonicus* appartiennent à ce même groupe fonctionnel (Tableau 1). Les GF 7, 2 et 6 co-occurrent également avec le houblon du Japon à hauteur de 31%, 24% et 22%. Par rapport aux espèces du GF 4, *H. japonicus* possède néanmoins une taille bien plus importante (jusqu'à 5m), un SLA moyen plus faible ( $18,9\text{mm}^2/\text{mg}$ ), des graines plus grosses (4,4mm) et une floraison légèrement plus tardive (juillet). D'après le tableau 2, les trois espèces co-occurrent le plus souvent avec le houblon du Japon (fréquence comprise entre 0.85 et 0.9), appartiennent aussi au même GF 4. Ces deux analyses indiquent donc que le houblon du Japon est présent majoritairement avec des espèces ayant des traits biologiques identiques ou proches. De plus, les espèces qui co-occurrent le plus avec le houblon du Japon, sont localisées uniquement à proximité de la berge (comme

*Atriplex prostrata* avec une amplitude écologique faible) (Tableau 2).

Tableau 2 : Tableau répertoriant les 10 espèces les plus co-occurentes avec *H. japonicus*.

Espèce	Typ.B	Taille (cm)	Floraison (mois)			Long.g	SLA	GF	Fq.	Var.
			Début	Durée						
<i>Humulus japonicus</i>	Test	500	7	3	4,4	18,9	4	1	0,02	
<i>Bidens frondosa</i>	Test	200	8	1	7,9	33,7	4	0,90	0,10	
<i>Atriplex prostrata</i>	Test	100	7	3	1,5	21,0	4	0,85	0,03	
<i>Xanthium italicum</i>	Test	100	7	2	18,5	12,7	4	0,85	0,06	
<i>Rumex crispus</i>	Hbis/ros	100	7	2	2,5	24,1	2	0,70	0,05	
<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	Hbis/ros	40	5	4	0,6	33,2	2	0,70	0,02	
<i>Artemisia annua</i>	Test	150	8	3	0,8	29,4	4	0,70	0,02	
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Test	120	8	1	2,8	29,3	4	0,65	0,40	
<i>Artemisia verlotiorum</i>	G	250	7	2	3,1	20,3	6	0,65	0,44	
<i>Ranunculus ficaria</i>	G	30	3	2	2,4	31,8	6	0,65	1,16	
<i>Veronica persica</i>	T	80	3	7	1,8	39,6	7	0,65	0,31	
<i>Poa annua</i>	T	30	1	11	2,9	39,9	7	0	0,04	
<i>Artemisia campestris</i>	G	100	8	1	1,2	16,3	6	0	0,00	
<i>Elytrigia campestris</i>	G	100	5	3	5,5	20,3	6	0	2,67	
<i>Phalaris arundinacea</i>	G	150	5	2	1,9	21,2	6	0	0,00	
<i>Reynoutria xbohemica</i>	G	300	8	1	3,5	18,5	6	0	0,02	
<i>Symphytum tuberosum</i>	G	40	4	2	3,5	29,9	6	0	0,004	
<i>Anthriscus sylvestris</i>	H	120	5	2	7,2	30,7	5	0	0,00	
<i>Arrhenatherum elatius</i>	H	150	5	3	3,8	30,1	5	0	0,08	
<i>Carex pendula</i>	H	180	5	2	1,8	13,3	5	0	0,00	
<i>Humulus lupulus</i>	H	1000	6	3	3,1	24,0	5	0	0,00	

Légendes : Typ.B : type biologique, CP : chaméphyte et phanérophyte, Hbis/ros : hémicryptophyte bisannuel/à rosette, Tver : thérophyte hivernal, Test : thérophyte estival, H : hémicryptophyte, G : géophyte, T : thérophyte, Long.g : longueur graine (mm), SLA (mm<sup>2</sup>/mg), fq. : fréquence de co-occurrence avec *H. japonicus*, var : amplitude écologique.

La phénologie de la végétation des bords de rivière augmentent de manière générale pour l'ensemble des stades BBCH avec le temps (Annexe 7a à e). Plus précisément, au 6 mai, les stades d'élongation de la tige principale (30) et des stades fleuris (60) ont plus que triplé (Annexe 7e). Le houblon du Japon suit également cette tendance, sa phénologie n'est pas décalée par rapport aux autres espèces de la communauté.

D'après l'annexe 7f, la distribution du nombre d'individu de *H. japonicus* suit approximativement une loi normale avec un pic principal d'abondance qui se déplace vers les stades supérieurs avec le temps. Cependant, des germinations nouvelles ont toujours lieu à la date du 6 mai 2013.

*Réponses de H. japonicus face à un stress hydrique.*

Aux dates du 15 avril et du 10 mai 2013, les différences de taille entre les traitements

étaient significatives (avec respectivement  $F_{2,22}=43.23$ ,  $p<0.001$  et  $F_{2,22}=13.38$ ,  $p<0.001$ ). Le traitement appliqué a donc une influence sur la hauteur des plantes et plus le stress hydrique est important plus la taille des houblons du Japon est faible (Figure 2a). A la date du 10 mai, la différence de hauteur entre les traitements 2 et 3 ne sont plus significatifs (Figure 2a) contrairement à la date du 15 avril (cf légende de la figure 3). Le traitement et la position de la feuille sur la tige ont un effet significatif sur le SLA (respectivement  $K_{2,99}=43.6$ ,  $p<0.001$  et  $K_{8,99}=21.8$ ,  $p<0.01$ ). Le traitement le plus stressé W1 possède le SLA moyen le plus élevé (Figure 2b). Les feuilles de niveaux inférieurs semblent avoir un SLA plus important que les feuilles de niveaux supérieurs (Annexe 8). L'effet du traitement est significatif sur le LDMC ( $K_{2,99}=37.59$ ,  $p<0.001$ ) tandis que l'effet du niveau de la feuille ne l'est pas ( $K_{8,99}=15.38$ ,  $p>0.05$ ). Le LDMC est donc influencé négativement par le stress hydrique (Figure 2c).

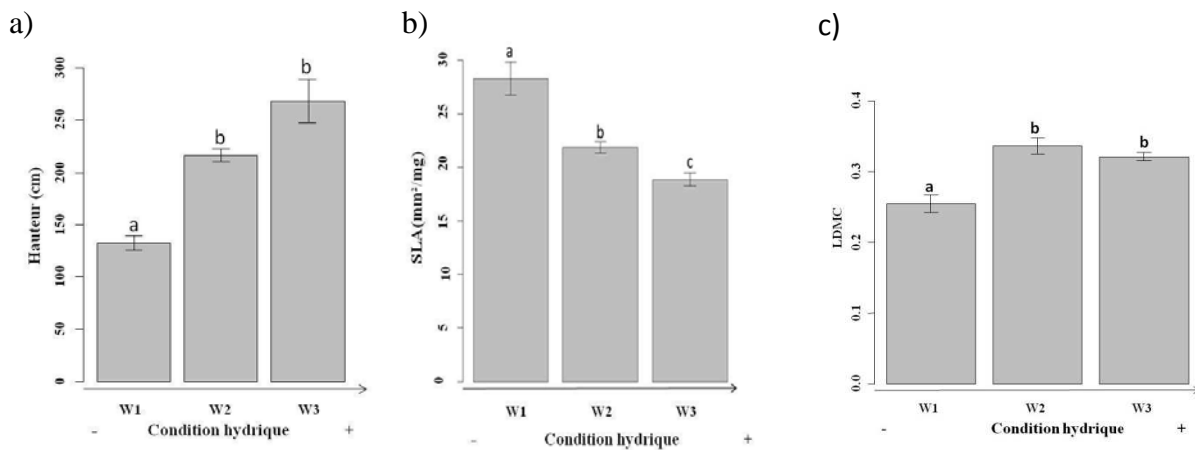


Figure 2 : Moyennes et écarts types (a) de la hauteur, (b) de la surface foliaire spécifique et (c) du LDMC en fonction des traitements W1 (N=7), W2 (N=8), W3 (N=8). Les lettres différentes représentent des valeurs significativement différentes ( $p<0.05$ ).

D'après la figure 3, les trois courbes suivent la même tendance en trois parties : a) croissance lente au départ (jusqu'à  $389,2^{\circ}\text{C}/\text{j}$ ), b) croissance rapide de la hauteur (d'une durée différente suivant les traitements) et c) ralentissement jusqu'à atteindre un plateau. De plus, au début de l'expérience les hauteurs sont similaires entre les traitements, puis ces différences s'amplifient bien qu'à la fin de l'expérience la hauteur moyenne du traitement W2 se rapproche de celle du traitement W3.

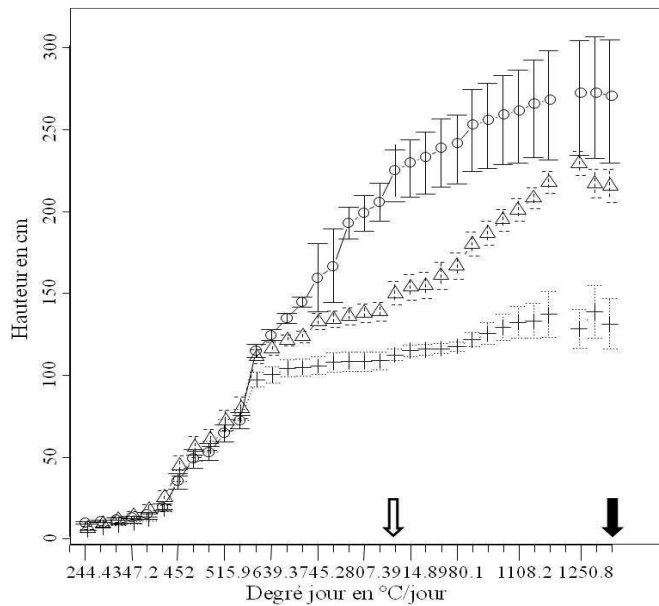


Figure 3 : Graphique représentant la hauteur des houblons du Japon en fonction du temps exprimé en °C/jour. Légendes : W3 : cercle, W2 : triangle, W1 : croix, la flèche vide indique la date du 15 avril ( $W1 = 132.4\text{cm} \pm 34.2$ ,  $W2 = 214.7\text{b} \pm 28.6$ ,  $W3 = 268.2\text{c} \pm 106.2$ ), la flèche pleine indique la date du 10 mai. Les lettres différentes représentent des valeurs significativement différentes ( $p < 0.05$ ).

Le temps d'apparition d'une nouvelle paire de feuilles moyen est d'environ  $59,7^\circ\text{C}/\text{jour}$  avec de fortes variations (écart type =  $41,3^\circ\text{C}/\text{j}$ ). Le phyllochrone de *H.japonicus* est influencé significativement par le niveau de la paire de feuille sur la tige ( $K_{21, 339}=55.28$ ,  $p < 0.001$ ) mais non par le traitement hydrique ( $K_{2, 339}=0.29$ ,  $p > 0.05$ ). Cependant, il y a une tendance à l'augmentation du phyllochrone avec le stress hydrique, avec  $51,2 \pm 26,4$  pour W3,  $64,6^\circ\text{C}/\text{j} \pm 37,5$  pour W2 et  $67,3^\circ\text{C}/\text{j} \pm 64$  pour W1. Aucune tendance graduelle dans l'évolution du phyllochrone suivant le niveau de la feuille n'est remarquable (Annexe 9). Seules des variations à la hausse sont observables sur quelques niveaux (2, 3, 6, 15, 21) où leur temps d'apparition est augmenté de 20 à  $40^\circ\text{C}/\text{j}$  par rapport à la moyenne.

## DISCUSSION

Cette étude doit permettre de déterminer la niche écologique de *H. japonicus*, caractériser les communautés envahies et de définir sa position fonctionnelle au sein des communautés. Elle permettra aussi de caractériser sa réponse lors d'un stress hydrique afin de savoir si *H. japonicus* est capable d'envahir d'autres habitats en plus des berges (bien alimentées en eau par des nappes souterraines très proches) où sa présence est déjà attestée. Il en ressort que *H. japonicus* a une niche écologique étroite et localisée aux berges des rivières, semble envahir des communautés végétales aux caractéristiques biologiques et fonctionnelles proches sans décalage dans la phénologie et possède un certain degré de tolérance à la

sécheresse.

### *Amplitude écologique et distance fonctionnelle avec les espèces co-occurentes*

La niche écologique réalisée de *H. japonicus* est limitée aux zones de berges caractérisées par des communautés de type *Bidention tripartitae*. Des deux hypothèses de naturalisations présentées, *H. japonicus* vérifie plutôt l'hypothèse de Thuiller et al. (2010) spécifiant qu'une espèce invasive avec des caractéristiques proches des espèces présentes possèdera les pré-adaptations requises pour ce milieu et verra son succès invasif augmenté. Le houblon du Japon co-occure à 47% avec des espèces de son même groupe fonctionnel (Tableau 1). Ces espèces ont également leurs niches écologiques proches du lit de la rivière et constituent les communautés de type *Bidention tripartitae*. A l'inverse la ripisylve est caractérisée par la communauté de *Populion albae* et les milieux ouverts par les friches à *Elytrigia* spp. Ces deux communautés sont composées d'espèces fonctionnellement différentes de *H. japonicus*, avec des tailles et des semences plus grandes. Lors de crues importantes, des graines de houblon sont certainement déposées jusqu'à ce type de milieu mais aucune germination n'a été observée à ce jour. L'éloignement fonctionnel des communautés présentes (indiquant XXX) et une compétition interspécifique plus forte seraient le facteur limitant à l'établissement de *H. japonicus* dans ces zones.

Au printemps, les jeunes individus de houblon du Japon issus des germinations du mois d'avril ont un faible taux de recouvrement (Annexe 7). Cependant, de par sa morphologie de type liane et sa rapidité de croissance, *H. japonicus* a un potentiel de recouvrement très élevé dans les zones envahies (Balogh & Dancza 2008 ; Song et al. 2012). D'après les observations des années précédentes en fin d'été durant la période de floraison et de fructification du houblon, la richesse spécifique de ces sites va tendre à diminuer et le recouvrement de *H. japonicus* s'intensifier jusqu'à obtenir des recouvrements quasi monospécifique (Fried 2010). De plus, le suivi phénologique régulier indique que le houblon ne bénéficie pas d'un décalage phénologique lui permettant d'exploiter les ressources à un autre moment dans le temps par rapport à la communauté. Cela suggère que *H. japonicus* possède un fort potentiel compétitif en milieu favorable, lui permettant de prendre le dessus sur les espèces natives comme *Persicaria lapathifolia* ou sur d'autres invasives comme *Bidens frondosa*.

### *Réponse au stress hydrique*



D'après la stratégie LHS (Westoby 1998), trois axes principaux : le SLA, la hauteur et la masse des graines peut résumer la stratégie (d'allocations des ressources) des plantes. La hauteur est considérée comme une bonne approximation de la compétitivité de la plante (Violle et al. 2009). La moyenne de la hauteur des houblons pour les individus suivant le traitement W1 est environ deux fois plus faible que ceux du traitement W3. En condition de stress hydrique, *H. japonicus* voit sa taille affectée négativement, il perdrait donc en compétitivité dans des milieux plus secs (Figure 2a).

D'après Garnier et al. (2001), une valeur haute du SLA est indicatrice d'une capacité de photosynthèse élevée et d'une croissance rapide. Le SLA moyen le plus élevé devrait donc être observé pour le traitement W3. Cette hypothèse n'est pas soutenue par les résultats puisque c'est au traitement W1 que le SLA est le plus grand (28,52 mm<sup>2</sup>/mg contre 18.84mm<sup>2</sup>/mg pour W3) (Figure 2b). Le SLA résulte du ratio de la surface foliaire par la masse de matière sèche (MS) de la feuille. Pour W3, la surface moyenne est 2.9 fois plus grande qu'en W1 mais la masse sèche est 4.2 fois plus grande que pour W1. En traitement optimale, *H. japonicus* alloue d'avantage de MS par mm<sup>2</sup> de feuille produite. A l'inverse, en condition de stress hydrique *H. japonicus* optimise sa capacité photosynthétique par sa surface foliaire, sa masse sèche est alors moins importante expliquant un SLA élevé. Toutefois, la surface foliaire est moindre en condition de stress, permettant de réduire l'évapotranspiration naturelle de la feuille, et donc de la perte d'eau (Li, Bae & Wu 2009).

Morais et Freitas (2012) trouvent des résultats similaires avec *Acacia longifolia* expliquant cela comme une adaptation de la plante en réponse à un stress prolongé. Cependant ces résultats sont à nuancer car la position de la feuille a également un effet sur la SLA, et il a été montré qu'il y avait un excès de feuilles inférieures dans le traitement W1 et un déficit de ce type de feuilles dans le traitement W3 (Annexe 5). Il est à noter que l'échantillonnage n'a pu se faire autrement puisque les feuilles inférieures des houblons du Japon suivant W3 étaient dans un état de sénescence ne permettant pas de les prélever. De plus, il a été montré que l'évolution du SLA suivant le stress dépend de l'espèce mais aussi du stade de développement (Galmés et al. 2005). En résumé, dans des conditions de stress hydrique, il semblerait que *H. japonicus* alloue son énergie différemment au cours du temps avec une dynamique de croissance plus forte au début du développement de la plante.

Le LDMC est plus ou moins l'équivalent de 1/SLA (Cornelissen et al. 2003) mais il est considéré comme un meilleur indicateur de l'utilisation et de la conservation des ressources. Un LDMC élevé indique des feuilles à durée de vie plus importante et plus

résistante aux aléas (incluant l'herbivorie) du fait d'une proportion de MS plus élevée. Généralement, en milieu productif le LDMC est plus faible. Les résultats suivent les tendances inverses puisque le LDMC le plus petit est obtenu pour W1 qui est le moins productif et le plus stressé. Cela indique que les individus W3 auront *a priori* des feuilles à durée de vie plus élevée tandis que les feuilles des individus W1 vont se renouveler plus vite.

Une tendance à l'augmentation du phyllochrone est observée sans être toute fois significatif. D'après la littérature, le phyllochrone ne serait pas affecté par le stress hydrique ou serait allongé uniquement en cas de stress très prononcé (Cutforth, Jame & Jefferson 1992; Wilhelm & McMaster 1995). Cependant, il semble que le phyllochrone moyen du houblon soit plus court ( $59.7^{\circ}\text{C}/\text{j}$ ) que celui de graminées prairiales (entre 83 et  $253^{\circ}\text{C}/\text{j}$  selon l'espèce) (Duru 1993) ou d'*Ambrosia artemisiifolia* ( $138^{\circ}\text{C}/\text{j}$ ), une autre espèce invasive des bords de rivières (Drevon & Chauvel 2005). En condition de stress, *H. japonicus* montre une certaine capacité d'adaptation qui se traduit par une baisse de sa taille, une augmentation du SLA et du LDMC, qui permettrait de maintenir un développement stable (phyllochrone) permettant si possible d'arriver à maturité.

Des études complémentaires sur la tolérance à l'ombrage pourraient permettre de savoir si *H. japonicus* est capable de pénétrer à l'intérieur de la ripisylve ainsi qu'une comparaison plus poussée entre *H. japonicus* et une ou plusieurs espèces natives, invasives ou non, afin de déterminer précisément son type de plasticité phénotypique pour les différents traits étudiés ici.

Il est possible de conclure que la colonisation de nouveaux milieux par *H. japonicus* est contrainte par son mode de dispersion des graines dépendant des phénomènes de crues (Balogh & Dancza 2008). De plus, il s'adapte à un stress hydrique modéré (avec un seul arrosage par semaine, les plantes auraient péri) mais perd alors de la compétitivité (baisse de la taille). Des milieux plus secs pourraient être colonisés mais avec un développement bien moindre du houblon voire une incapacité à boucler son cycle. Les milieux vulnérables seraient donc principalement les berges et milieux à proximité direct bénéficiant d'une bonne alimentation en eau durant la période estivale. Aucune méthode de gestion n'a été mise au point pour gérer cette espèce mais un fauchage répété avant la floraison semble être la meilleure solution pour gérer les populations naturelle de houblon du Japon (Song et al. 2012) afin de limiter l'impact engendré par la dispersion de son pollen allergisant (Park et al. 1997).

## **REMERCIEMENTS**

Je tiens à remercier particulièrement Guillaume Fried pour m'avoir encadré, pour ses conseils et sa bonne humeur.

Merci également à Jean-Philippe Reygrobellet à l'initiative du projet et au SMAGE des Gardons qui a financé ce travail.

A Richard, Agathe, Paula et à tous les autres étudiants rencontrés durant mon stage pour l'avoir fait vivre au quotidien ainsi qu'à Angélique Deschaseaux pour ces remarques et son soutien.

A ma famille et à Andréas Jannel pour leurs encouragements.

## BIBLIOGRAPHIE

- Balogh, L. & Dancza, I.** 2008. *Humulus japonicus, an emerging invader in Hungary*. In : Plant invasions □: Human perception, ecological impacts and management (Ed. by B. Tokarska-Guzik, J. Brock, G. Brundu, L. Child, C. C. Daehler, & P. Pyšek), pp. 73–91. Leiden : Backhuys Publishers.
- Brunel, S. & Tison, J.M.** 2005. A method of selection and hierarchization of the invasive and potentially invasive plants in continental Mediterranean France. In : *Invasive Plants in Mediterranean Type Regions of the World. Proceedings of the International Workshop* (Ed. By Brunel S.), pp. 27–36. Meze, France : Council of Europe Publishing.
- Callaway, R. M. & Maron, J. L.** 2006. What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years ? *Trends in ecology & evolution*, **21**, 369–74.
- Colautti, R. I. & MacIsaac, H. J.** 2004. A neutral terminology to define “invasive” species. *Diversity and Distributions*, **10**, 135–141.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S. Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Steege, H.T., Morgan, H. D., Van der Heijden M. G. A., Pausas J. G. & Poorter, H.** 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335-380.
- Cutforth, H. W., Jame, Y. W. & Jefferson, P. G.** 1992. Effect of temperature, vernalization and water stress on phyllochron and final main-stem leaf number of HY320 and Neepawa spring wheats. *Canadian Journal of Plant Science*, **72**, 1141-1151.
- Drevon, A. & Chauvel, B.** 2005. Utilisation de l'azote lors des premiers stades de développement chez *Ambrosia artemisiifolia* L.
- Duru, M., Justes, E., Langlet, A. & Tirilly, V.** 1993. Comparaison des dynamiques d'apparition et de mortalité des organes de fétuque élevée, dactyle et luzerne (feuilles, tiges et tiges). *Agronomie*, **13**, 237-252.
- EPPO.** 2012. List invasive plant. [http://www.eppo.int/INVASIVE\\_PLANTS/ias\\_lists.htm](http://www.eppo.int/INVASIVE_PLANTS/ias_lists.htm)
- Fried, G.** 2010. *Impact of Humulus japonicus on riparian communities in the south of France*. In : 2nd International Workshop Invasive Plants in the Mediterranean Type Regions of the World (Ed. by Brunel, S. Uludag, A. Fernandez-Galiano, E. Brundu, G.). 2010-08-02/06, Trabzon, Turkey, pp. 338.
- Federal Biological Research Centre for Agriculture and Forestry (FBRCAF).** 2001. *Growth stages of mono-and dicotyledonous plants*. In : BBCH Monograph (Ed. by Uwe Meier).
- Galmés, J., Cifre, J. Medrano, H. & Flexas, J.** 2005. Modulation of relative growth rate and its components by water stress in Mediterranean species with different growth forms. *Oecologia*, **145**, 21–31.

**Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. & Laurent, G.** 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, **15**, 688–695.

**Hill, M. O. & Smith, A. J. E.** 1976. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon*, **25**, 249-255.

**Guo, X.-Y., Zhang, X.S. & Huang, Z.Y.** 2010. Drought tolerance in three hybrid poplar clones submitted to different watering regimes. *Journal of Plant Ecology*, **3**, 79–87.

**Kennedy, T., Naeem, S., Howe, K. M., Knops, J. M. H., Tilman, D. & Reich, P.** 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, **417**, 636–368.

**Kleyer, M., Bekker, R. M., Knevel, I. C., Bakker, J. P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Van Groenendael, J. M., Klimes, L., Klimesová, J., Klotz, S., Rusch, G. M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J. G., Jackel, A. K., Dannemann, A., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W. A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H. J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J. H., C. Eriksson, O., Garnier, E., Fitter, A. & Peco, B.** 2008. The LEDA Traitbase : A database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, **96**, 1266-1274.

**Kowarick, I. & Von der Lippe, M.** 2006. *Pathways in plant invasion*. In : Biological Invasions (Ed. W. Nentwig), pp. 29-48.

**Kühn, I., Durka, W. & Klotz, S.** (2004) BiolFlor, a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distributions*, **10**, 363-365.

**Julve, P.** 1998. Baseflor. *Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France*. <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>

**Li, F. L., Bao, W. K. & Wu, N.** 2009. Effects of water stress on growth, dry matter allocation and water-use efficiency of a leguminous species, *Sophora davidii*. *Agroforestry Systems*, **77**, 193–201.

**Morais, M. C. & Freitas, H.** 2012. The acclimation potential of *Acacia longifolia* to water stress : Implications for invasiveness. *Plant Science*, **196**, 77–84.

**Park, H. S., Nahm, D. H., Suh, C. H., Lee, S. M., Choi, S. Y., Jung, K. S., Lee, S. Y. & Park, K.** (1997). Evidence of Hop Japanese pollinosis in Korea : IgE sensitization and identification of allergenic components. *The Journal of allergy and clinical immunology*, **100**, 475–9.

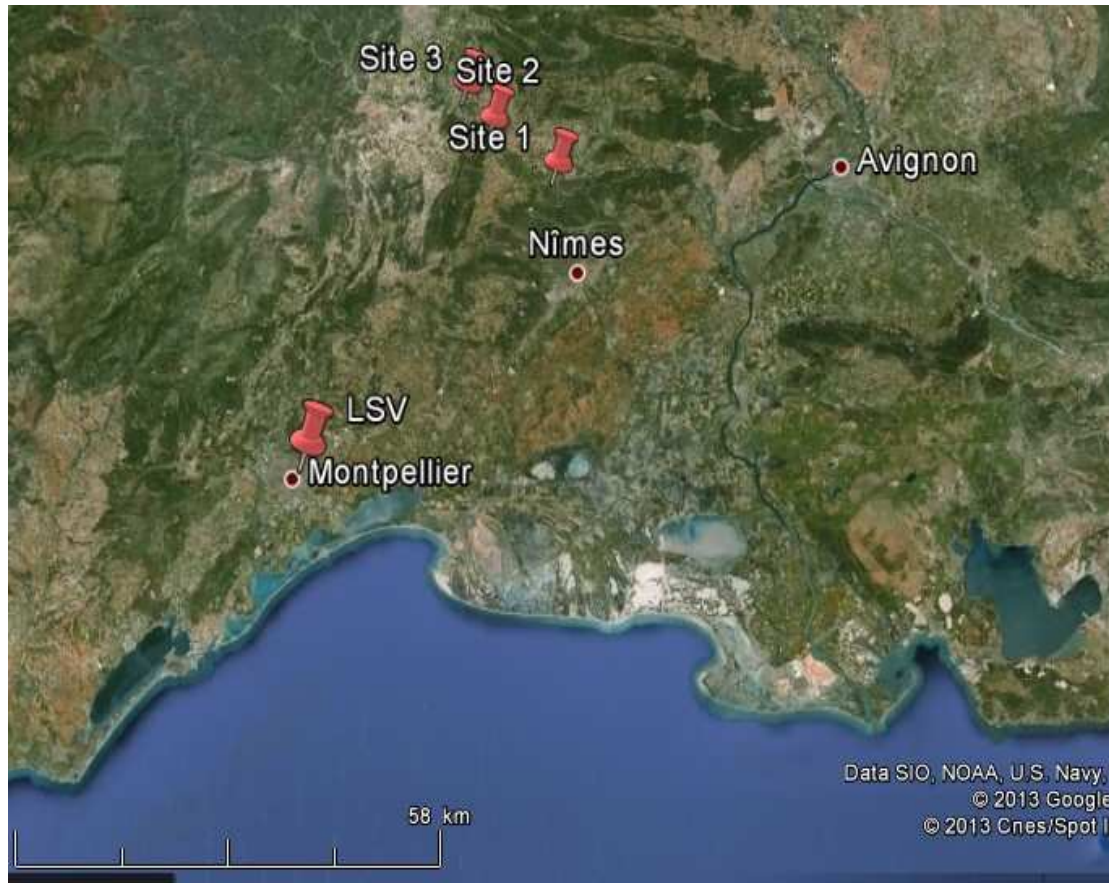
**Park, J. W., Ko, S. H., Kim, C. W., Jeoung, B. J. & Hong, C. S.** 1999. Identification and characterization of the major allergen of the *Humulus japonicus* pollen. *Clinical and experimental allergy*, **29**, 1080–1086.

**Pigliucci, M.** 2005. Evolution of phenotypic plasticity : where are we going now ? *Trends in ecology & evolution*, **20**, 481–486.

- Pysek, P. & Richardson, D. M.** 2006. Traits associated with invasiveness in alien plants □: where do we stand □? In : *Biological Invasions* (Ed. by W. Nentwig), pp. 97–126.
- Rejmanek, M. & Richardson, D. M.** 1996. What attributes make some plant species more invasive □? *Ecology*, **77**, 1655–1661.
- Richards, C. L., Bossdorf, O., Muth, N. Z., Jessica, G. & 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., Pysek, 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**, 93–107.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, M., Molofsky, K. A. W., Baughman, S., Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., Mccauley, D. E., Neil, P. O., Parker, I. M., Thompson, J. N. & Weller, S. G.** 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 305–332.
- Song, U., Mun, S., Ho, C. H. & Lee, E. J.** 2012. Responses of two invasive plants under various microclimate conditions in the Seoul metropolitan region. *Environmental management*, **49**, 1238-1246.
- Thioulouse, J. & Chessel D.** 1992. A method for reciprocal scaling of species tolerance and sample diversity. *Ecology*, **73**, 670–680.
- Thuiller, W., Richardson, D. M., Pysek, P., Midgley, G. F., Hughes, G. O. & Rouget, M.** 2005. Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, **11**, 2234–2250.
- Thuiller, W., Gallien, L., Boulangeat, I., De Bello, F., Münkemüller, T., Roquet, C. & Lavergne, S.** 2010. Resolving Darwin’s naturalization conundrum : a quest for evidence. *Diversity and Distributions*, **16**, 461–475.
- Tournois, J.** 1914. Etude sur la sexualité du houblon. Ph.D thesis, University of Paris.
- Violle, C., Garnier, E., Lecoœur, J., Roumet, C., Podgeur, C., Blanchard, A. & Navas, M. A.** 2009. Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia*, **160**, 747-755.
- Westoby, M.** 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, **199**, 213-227.
- Wilhelm, W. & McMaster, G. S.** 1995. Symposium on the phyllochron : Importance of the Phyllochron in Studying Development and Growth in Grasses. *Crop Science*, **35**.

## ANNEXES

**Annexe 1** : Carte indiquant les 3 sites du suivi in situ : Site 1 : Russan, Site 2 : Brignon, Site 3 : Ners et localisant le Laboratoire de la Santé des Végétaux (LSV). D'après GoogleEarth.



**Annexe 2** : Géolocalisation des quadrats échantillonnés lors du suivi régulier (en jaune) et des transects (en vert). Site de Russan : a, Site de Brignon : b, Site de Ners : c, Site de Dions : d.

a)



b)





c)



d)



**Annexe 3** : Fiche explicative des stades BBCH pour les mauvaises herbes utilisées comme référence pour décrire la phénologie de *Humulus japonicus* (FBRCAF, 2001).

□ **Weed species** Hess et al., 1997

**Phenological growth stages and BBCH-identification keys of weed species**

D = Dicotyledons,  
G = Gramineae,  
M = Monocotyledons,  
P = Perennial plants,  
V = Development from vegetative parts or propagated organs.

No code letter is used if the description applies to all groups of plants.

Code	Description
------	-------------

**Principal growth stage 0: Germination, sprouting, bud development**

00	Dry seed
V	Perennating or reproductive organs during the resting period (tuber, rhizome, bulb, stolon)
P	Winter dormancy or resting period
01	Beginning of seed imbibition
P, V	Beginning of bud swelling
03	Seed imbibition complete
P, V	End of bud swelling
05	Radicle (root) emerged from seed
V	Perennating or reproductive organs forming roots
06	Elongation of radicle, formation of root hairs and/or lateral roots
07	Coleoptile emerged from caryopsis
D, M	Hypocotyl with cotyledons or shoot breaking through seed coat
P, V	Beginning of sprouting or bud breaking
08	Hypocotyl with cotyledons or shoot growing towards soil surface
V	Shoot growing towards soil surface
09	Emergence: Coleoptile breaks through soil surface
D, M	Emergence: Cotyledons break through soil surface (except hypogeal germination);
V	Emergence: Shoot/Leaf breaks through soil surface
P	Buds show green tips

**Principal growth stage 1: Leaf development (main shoot)**

10	G, M	First true leaf emerged from coleoptile
	D	Cotyledons completely unfolded
	P	First leaves separated
11		First true leaf, leaf pair or whorl unfolded
	P	First leaves unfolded
12		2 true leaves, leaf pairs or whorls unfolded
13		3 true leaves, leaf pairs or whorls unfolded
1.		Stages continuous till ...
19		9 or more true leaves, leaf pairs or whorls unfolded

**Principal growth stage 2: Formation of side shoots / tillering**

21		First side shoot visible
G		First tiller visible
22		2 side shoots visible
G		2 tillers visible
23		3 side shoots visible
G		3 tillers visible
2.		Stages continuous till ...
29		9 or more side shoots visible
G		9 or more tillers visible

Code	Description
------	-------------

**Principal growth stage 3: Stem elongation /shoot development (main shoot)**

30		Beginning of stem elongation
G		Beginning of shooting
31		1 visibly extended internode
G		1 node stage
32		2 visibly extended internode;
G		2 node stage
33		3 visibly extended internode
G		3 node stage
3.		Stages continuous till ...
39		9 or more visibly extended internodes
G		9 or more nodes

**Principal growth stage 4: vegetative propagation /booting (main shoot)**

40	V	Vegetative reproductive organs begin to develop (rhizomes, stolons, tubers, runners, bulbs)
41	G	Flag leaf sheath extending
42	V	First young plant visible
43	G	Flag leaf sheath just visibly swollen (mid-boot)
45	G	Flag leaf sheath swollen (late-boot)
47	G	Flag leaf sheath opening
49	V	Constant new development of young plants; vegetative reproductive organs reach final size
G		First awns visible

**Principal growth stage 5: Inflorescence emergence (main shoot) /heading**

51		Inflorescence or flower buds visible
G		Beginning of heading
55		First individual flowers visible (still closed)
G		Half of inflorescence emerged (middle of heading)
59		First flower petals visible (in petalled forms)
G		Inflorescence fully emerged (end of heading)

**Principal growth stage 6: Flowering (main shoot)**

60		First flowers open (sporadically)
61		Beginning of flowering: 10% of flowers open
63		30% of flowers open
65		Full flowering: 50% of flowers open, first petals may be fallen
67		Flowering finishing: majority of petals fallen or dry
69		End of flowering: fruit set visible

**Principal growth stage 7: Development of fruit**

71		Fruits begin to develop
G		Caryopsis watery ripe
79		Nearly all fruits have reached final size normal for the species and location

**Principal growth stage 8: Ripening or maturity of fruit and seed**

81		Beginning of ripening or fruit coloration
89		Fully ripe

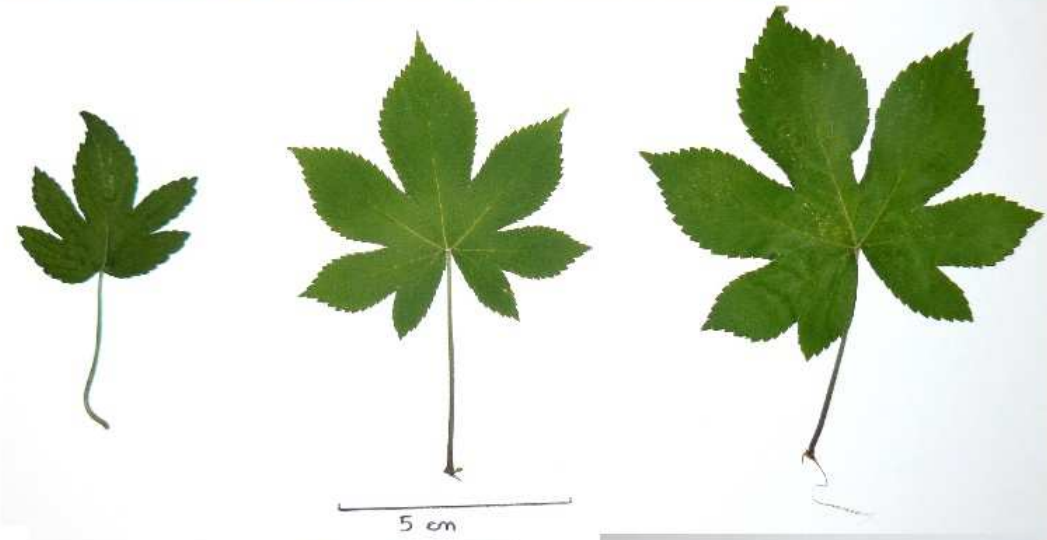
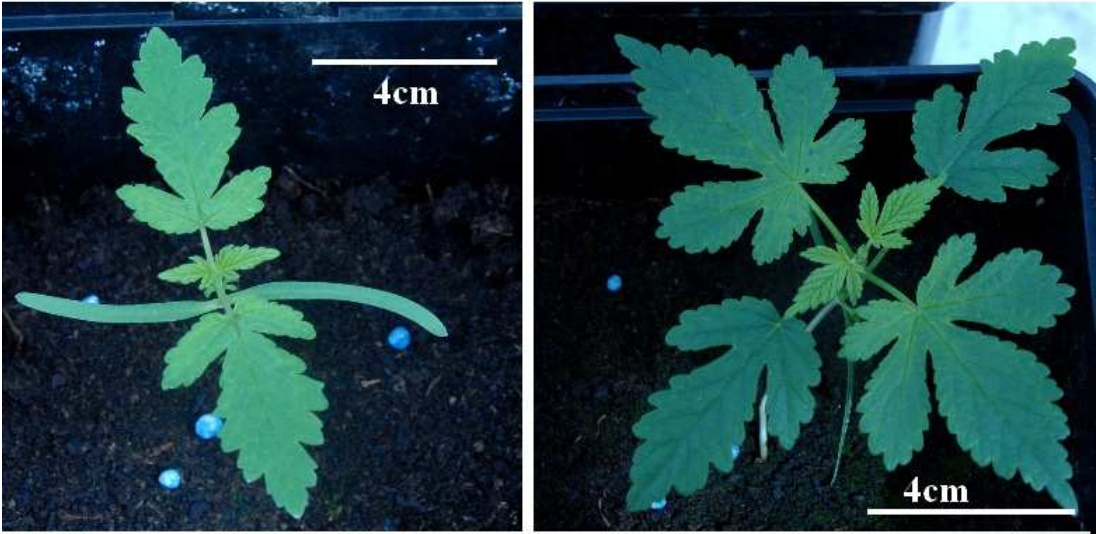
**Principal growth stage 9: Senescence, beginning of dormancy**

97		End of leaf fall, plants or above ground parts dead or dormant;
P, V		Plant resting or dormant

**Annexe 4** : Fiche comparative descriptive de deux espèces proches : *Humulus japonicus* et *Humulus lupulus* et illustrations (Planche 1 : *Humulus japonicus* et Planche 2 : *Humulus lupulus*, Planche 3 : Photographie d'un habitat envahi).

<b>Nom scientifique :</b>	<i>Humulus japonicus</i> Siebold & Zucc., 1846	<i>Humulus lupulus</i> L., 1753
<b>Synonyme :</b>	<i>H. scandens</i> (Lour.) Merr.	
<b>Nom vernaculaire :</b>	Houblon du Japon	Houblon grimpant
<b>Famille :</b>	Cannabaceae	Cannabaceae
<b>Genre :</b>	Humulus	Humulus
<b>Statut en France :</b>	<b>Invasive introduite</b> originaire d'Asie orientale	<b>Indigène</b>
<b>Type biologique :</b>	Thérophyte estivale	Hémicryptophyte érigé – liane
<b>Habitat :</b>	Bord de rivière, friches	Haies, sous-bois
<b>Sexualité :</b>	Dioïque	Dioïque
<b>Description :</b>	Plante <b>annuelle</b> à germination printanière de 2.5 à 6m	Plante <b>vivace</b> à germination printanière pouvant atteindre 10m
<b>Taille cotyledon :</b>	Entre 4.0 et 5.0 cm de long.	Entre 1.5 et 2.0 cm de long.
<b>Feuille :</b>	Opposée longuement pétiolée, palmi-lobées à <b>5-7</b> voire 9 lobes.	Opposée à pétiole court, feuilles palmi lobées de <b>3 à 5</b> lobes.
<b>Phyllochrone :</b>	Moyenne : 59.7°C/j	
<b>Inflorescence :</b>	Fleurs mâles érigées en panicule ramifié, fleurs femelles pédonculées en grappe pendante de cônes ovoïdes	Fleurs mâles en grappe et fleurs femelles pédonculées, opposé en cônes ovoïdes pendants
<b>Floraison :</b>	Juin à septembre	Juin à septembre
<b>Pollinisation :</b>	Anémogame	Anémogame
<b>Dissémination :</b>	<b>Barochore</b>	<b>Anémochore</b>
<b>Fruit :</b>	Akène	Akène recouvert de glandes jaunes aromatiques, glande à lupuline
<b>Caractéristique :</b>	Pollen allergène, 1 <sup>ère</sup> paire de feuille à 3 lobes.	Glande à lupuline utilisé pour la fabrication de la bière

Planche 1 :



Photographies : A. PINSTON

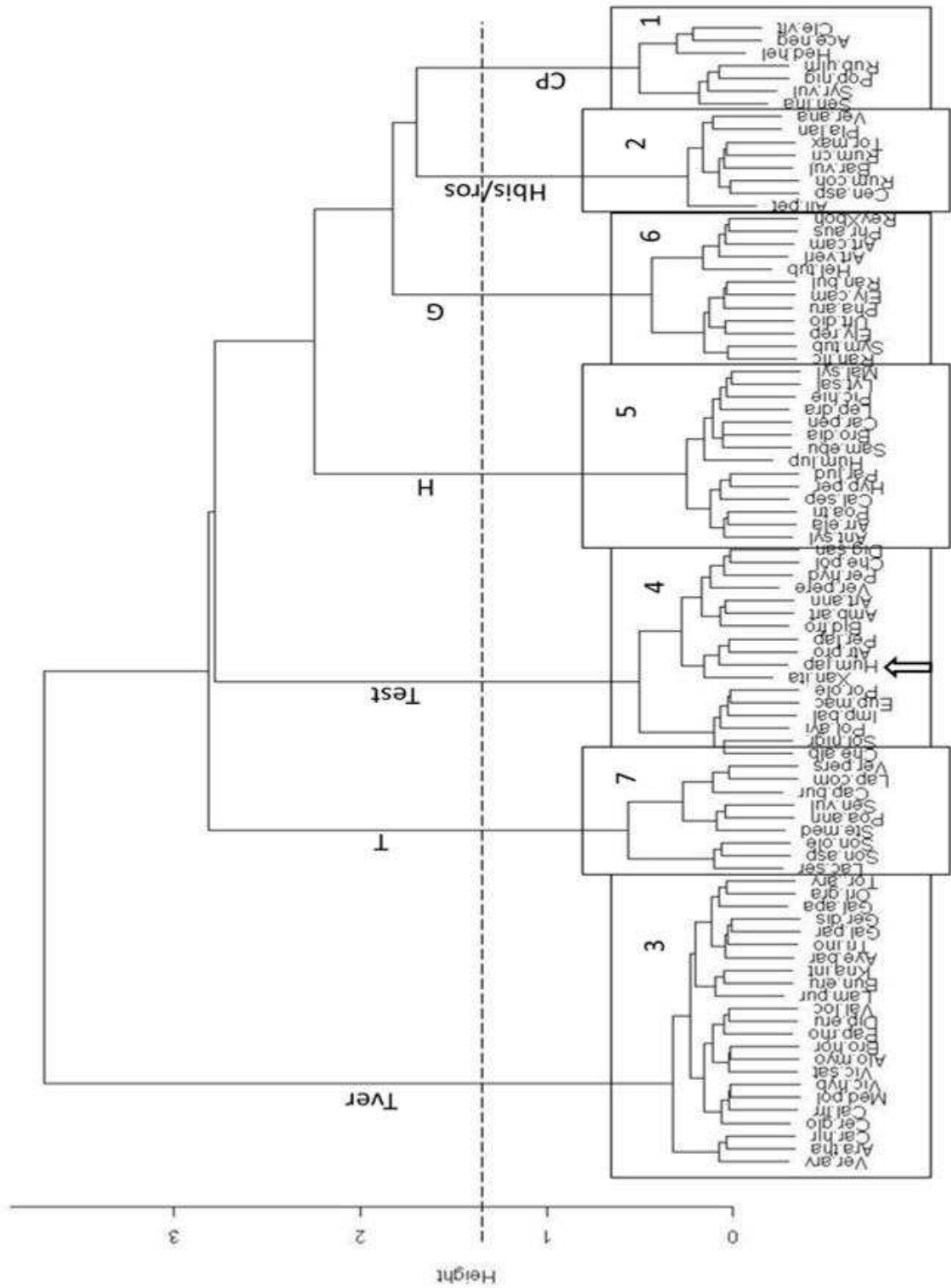
Planche 2 :



**Planche 3 :**



**Annexe 5 :** Cladogramme représentant les groupes fonctionnels à l'issu de l'ACP. Les nombres (de 1 à 7) indiquent le numéro du groupe fonctionnel et le type biologique est indiqué le long de la branche du groupe correspondant (Hbis/ros ect). La légende des espèces et des types biologiques est donnée en annexe 6.



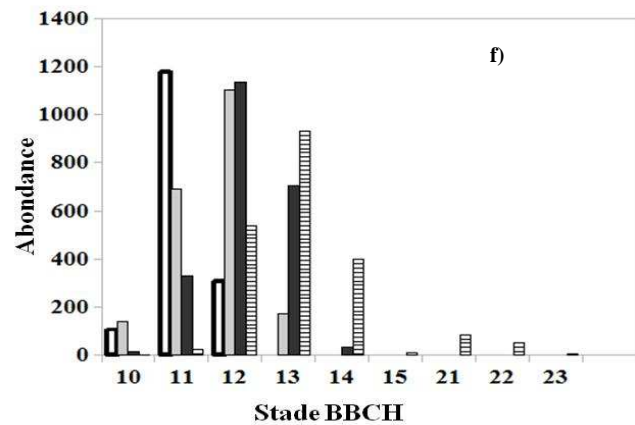
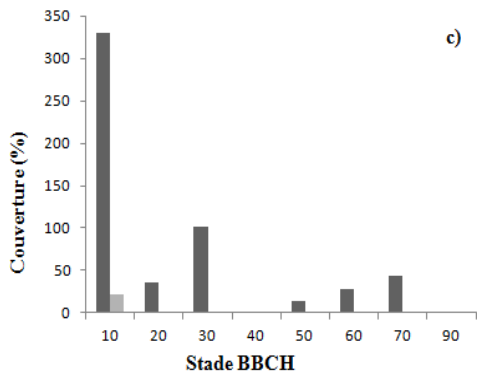
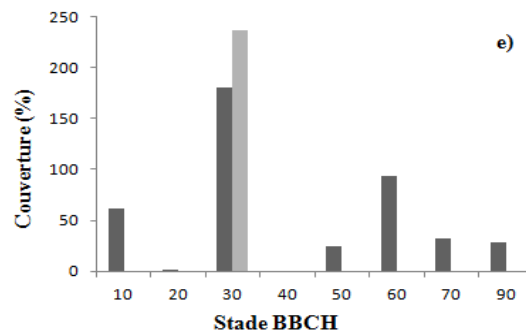
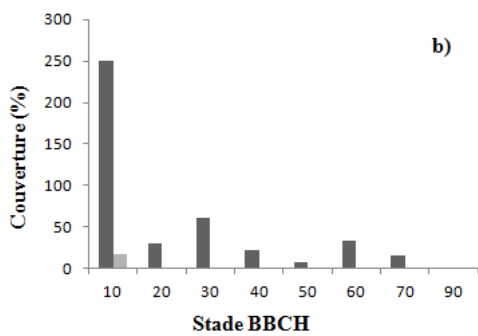
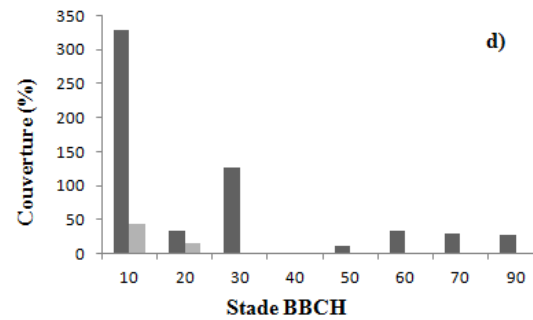
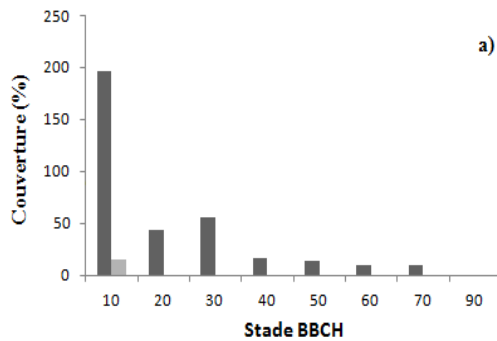
**Annexe 6** : Tableaux des correspondances entre les abréviations des espèces et leur nom scientifique complet et correspondance entre les abréviations utilisées pour les types biologiques et leur nom complet (2).

Espèces	Abréviation	Espèces	Abréviation	Espèces	Abréviation
Acer negundo	Ace.neg	Diploaxis erucoides	Dip.eru	Poa annua	Poa.ann
Alliaria petiolata	All.pet	Elytrigia campestris	Ely.cam	Poa trivialis	Poa.tri
Alopecurus myosuroides	Alo.myo	Elytrigia repens	Ely.rep	Polygonum aviculare	Pol.avi
Amaranthus sp	Ama.sp	Euphorbia maculata	Eup.mac	Populus nigra	Pop.nig
Ambrosia artemisiifolia	Amb.art	Galium aparine	Gal.apa	Portulaca oleracea	Por.ole
Anthriscus sylvestris	Ant.syl	Galium parisiense	Gal.par	Ranunculus bulbosus	Ran.bul
Arabidopsis thaliana	Ara.tha	Geranium dissectum	Ger.dis	Ranunculus ficaria	Ran.fic
Arrhenatherum elatius subsp. elatius	Arr.ela	Hedera helix	Hed.hel	Reynoutria X bohemica	ReyXboh
Artemisia annua	Art.ann	Helianthus tuberosus	Hel.tub	Rubus humulifolius	Rub.ulm
Artemisia campestris	Art.cam	Helminthotheca echioides	Hel.ech	Rumex conglomeratus	Rum.con
Artemisia verlotiorum	Art.verl	Humulus japonicus	Hum.jap	Rumex crispus	Rum.cri
Atriplex prostrata	Atr.pro	Humulus lupulus	Hum.lup	Sambucus ebulus	Sam.ebu
Avena barbata	Ave.bar	Hypericum perforatum	Hyp.per	Sanguisorba minor	San.min
Barbarea vulgaris	Bar.vul	Impatiens balfourii	Imp.bal	Senecio inaequidens	Sen.ina
Bidens frondosa	Bid.fro	Knautia integrifolia	Kna.int	Senecio vulgaris	Sen.vul
Bromus diandrus	Bro.dia	Lactuca serriola	Lac.ser	Solanum nigrum	Sol.nigr
Bromus hordeaceus	Bro.hor	Lamium purpureum	Lam.pur	Sonchus asper	Son.asp
Bunias erucago	Bun.eru	Lapsana communis	Lap.com	Sonchus oleraceus	Son.ole
Calepina irregularis	Cal.irr	Lepidium draba	Lep.dra	Stellaria media	Ste.med
Calystegia sepium	Cal.sep	Lolium perenne	Lol.per	Symphytum tuberosum	Sym.tub
Capsella bursa-pastoris	Cap.bur	Lythrum salicaria	Lyt.sal	Syringa vulgaris	Syr.vul
Cardamine hirsuta	Car.hir	Malva sylvestris	Mal.syl	Tordylium maximum	Tor.max
Carex pendula	Car.pen	Medicago arabica	Med.ara	Torilis arvensis	Tor.arv
Centaurea aspera	Cen.asp	Medicago polymorpha	Med.pol	Tripleurospermum inodorum	Tri.ino
Cerastium glomeratum	Cer.glo	Orlaya grandiflora	Orl.gra	Urtica dioica	Urt.dio
Chelidonium majus	Che.maj	Papaver rhoeas	Pap.rho	Valerianella locusta	Val.loc
Chenopodium album	Che.alb	Parietaria judaica	Par.jud	Veronica anagallis-aquatica	Ver.ana
Chenopodium polyspermum	Che.pol	Persicaria hydropiper	Per.hyd	Veronica arvensis	Ver.arv
Clematis vitalba	Cle.vit	Persicaria lapathifolia	Per.lap	Veronica peregrina	Ver.pere
Datura stramonium	Dat.str	Phalaris arundinacea	Pha.aru	Veronica persica	Ver.pers
Daucus carota	Dau.car	Phragmites australis	Phr.aus	Vicia hybrida	Vic.hyb
Digitaria sanguinalis	Dig.san	Picris hieracioides	Pic.hie	Vicia sativa subsp. nigra	Vic.sat
		Plantago lanceolata	Pla.lan	Xanthium italicum	Xan.ita

Abréviation	Type biologique
CP	Chaméphyte, Phanérophyte
G	Géophyte
H	Hémicryptophyte
Hbis/ros	Hémicryptophyte bisannuelle/à rosette
T	Thérophyte
Test	Thérophyte estivale
Tver	Thérophyte vernale



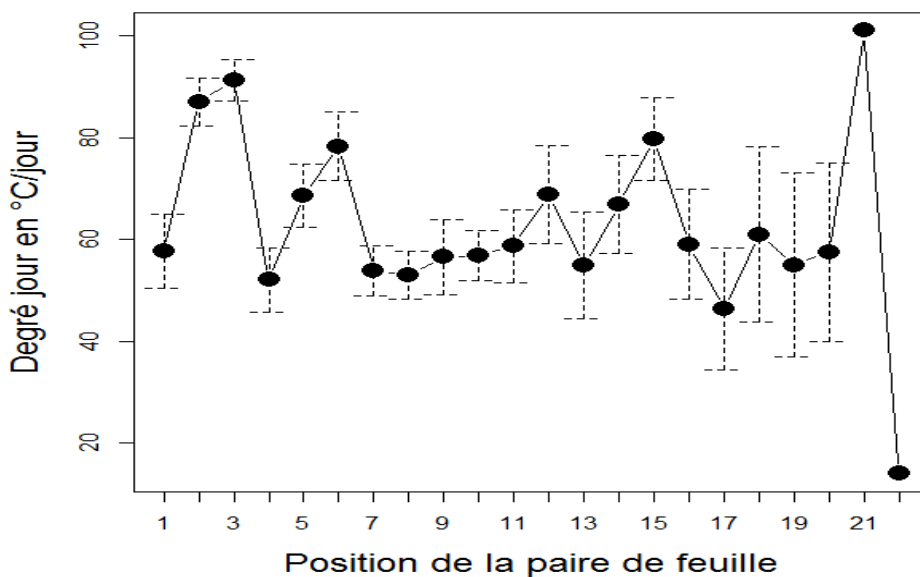
**Annexe 7 :** Somme des couvertures de l'ensemble de la végétation (toutes espèces confondues exceptées *H. japonicus*) pour chaque stade BBCH à la date du 26 mars 2013 (a), 09 avril 2013 (b), 16 avril 2013 (c), 23 avril 2013 (d) et au 6 mai 2013 (e) et la distribution de l'abondance de *H. japonicus* en fonction des stades pour les 5 cinq dates (f). Légende : communauté : gris foncé, *H. japonicus* en gris clair pour a, b, c, d et e. Pour f) ; 26 mars : encadré noir, 9 avril : gris clair, 16 avril : noir, 23 avril : hachures horizontales



**Annexe 8** : Moyenne du SLA par traitement et par niveau des feuilles sur la tige (entre parenthèses le nombre de feuilles utilisées par traitement et par niveau). *Les lettres différentes représentent des valeurs significativement différentes ( $p < 0.05$ ).* Test exact de Fisher sur la distribution des niveaux à l'intérieur des traitements significatif ( $p = 0.039$ ).

Niveau	Traitements			Moyenne
	W1	W2	W3	
<b>R4</b>	37,72 (4)			<b>37,72</b> <sup>a</sup>
<b>R5</b>	40,25 (5)	22,67 (4)	17,07 (1)	<b>26,66</b> <sup>ab</sup>
<b>R6</b>	26,10 (7)	21,84 (7)	19,47 (4)	<b>22,47</b> <sup>ab</sup>
<b>R7</b>	24,34 (10)	22,22 (10)	18,49 (5)	<b>21,68</b> <sup>ab</sup>
<b>R8</b>	24,41 (8)	20,48 (11)	17,99 (4)	<b>20,96</b> <sup>b</sup>
<b>R9</b>	28,23 (1)	23,16 (6)	19,14 (3)	<b>23,51</b> <sup>ab</sup>
<b>R10</b>	18,58 (1)	23,11 (2)	17,72 (2)	<b>19,8</b> <sup>b</sup>
<b>R11</b>			18,92 (4)	<b>18,92</b> <sup>b</sup>
<b>R12</b>			21,94 (2)	<b>21,94</b> <sup>ab</sup>
<b>Moyenne</b>	<b>28,52</b> <sup>a</sup>	<b>22,24</b> <sup>b</sup>	<b>18,84</b> <sup>c</sup>	

**Annexe 9** : Phyllochrone moyen en fonction de la position de la paire de feuilles (niveau) sur la plante avec les écarts types en barre d'erreur



## RESUME

L'établissement et le développement d'une espèce invasive dans un nouveau milieu dépend de sa tolérance face aux changements des conditions abiotiques et biotiques. Dans le Bassin Méditerranéen, la période sécheresse est un des facteurs les plus limitants. *Humulus japonicus* est une espèce végétale annuelle, répertoriée comme invasive dans plusieurs pays. Les objectifs de cette étude sont d'identifier les communautés végétales envahies, la niche écologique et fonctionnelle et la réponse face à un stress hydrique de *H. japonicus*.

Trois sites localisés au bord de la rivière du Gardon (Gard) ont été suivis régulièrement. Des relevés floristiques (espèces, couverture et stade de développement) ont été effectués pour les 5 quadrats de 4m<sup>2</sup> de chaque site. Un inventaire des espèces et de leur couverture a été réalisé le long de quatre transects allant de la berge à la ripisylve. En serre, des plants de *H. japonicus* ont été soumis à trois traitements hydriques. La taille et le stade de développement ont été relevés quotidiennement. Le SLA (Specific Leaf Area) et le LDMC (Leaf Dry Matter Content) ont été mesurés 9 semaines après la germination.

*H. japonicus* a une niche écologique restreinte aux berges et co-occure d'avantage avec des espèces proches fonctionnellement. La taille corrélée à la compétitivité et le LDMC sont diminués alors que le SLA est augmenté en cas de stress hydrique.

En condition favorable, *H. japonicus* a une croissance rapide et importante témoignant d'une forte compétitivité et se traduisant *in situ* par des recouvrements monospécifique allant jusqu'à 500m<sup>2</sup>. Cependant, une niche écologique étroite et une compétitivité diminuée lors d'un stress hydrique prolongé peuvent laisser supposer que les milieux proches de rivières sont les plus vulnérables à l'invasion de *H. japonicus*. Des études complémentaires pourraient être menées pour déterminer les risques d'invasions pour les autres milieux.