

# Synthèse bibliographique sur le rôle de la biologie des populations dans l'étude des invasions végétales

Marie-Solange TIEBRE\*, Yves-Constant Yao ADOU, Justin N'Dja KASSI, Edouard Kouakou N'GUESSAN

*Laboratoire de Botanique, Centre National de Floristique, UFR Biosciences, Université Félix Houphouët-Boigny, 22 BP 582 Abidjan 22, Côte d'Ivoire.*

\*Author for corresponding: [tiebre.ms@skynet.be](mailto:tiebre.ms@skynet.be)

**Mots clés :** Biodiversité ; biologie des populations ; espèce non-indigène invasive ; invasion biologique ; renouées du Japon.

**Keywords:** Biodiversity, biological invasion, Japanese Knotweeds., non-native invasive species, population biology.

---

## 1 RÉSUMÉ

Les invasions biologiques sont considérées comme la deuxième cause de perte de la biodiversité après la fragmentation et la destruction des habitats. La gestion des plantes non-indigènes invasives demande de disposer de données biologiques, écologiques, génétiques et biogéographiques afin d'identifier les espèces potentiellement invasives, de prévoir la réaction de ces espèces face aux pratiques de gestion et de mettre en place des mesures préventives. Le rôle de l'étude de la biologie des populations est de plus en plus reconnu. Cet article met en lumière certaines orientations qu'a prises la recherche en biologie des invasions notamment la définition d'une espèce non-indigène invasive, les différentes étapes de l'invasion, les études sur les traits d'histoire de vie, les études de génétique et de biologie évolutive, les études sur l'écologie du paysage. Pour étayer nos propos, nous présentons des résultats concernant l'étude de la biologie des populations des renouées du Japon, espèces végétales non-indigènes et invasives.

The role of population biology in the study of plant invasion

## ABSTRACT

Biological invasions are considered as the second leading cause of biodiversity loss after fragmentation and habitat destruction. Management of non-native invasive plants have biological, ecological, genetic and biogeography data to identify potentially invasive species, predict the response of these species to management practices and implement preventive measures. The role of the study of population biology is increasingly recognized. This article highlights some guidance that has taken invasion biology research including the definition of an invasive non-native species, the different stages of the invasion, studies of life history traits, genetics, and evolutionary biology studies, landscape ecology studies. For this study, results concerning the study of population biology of Japanese Knotweeds, non-native and invasive plant species were presented.

---

## 2 INTRODUCTION

Les invasions biologiques sont considérées comme une composante majeure du changement global qui affecte notre planète (Vitousek *et al.* 1997, Wilcove 1998, Mack *et al.* 2000, Gurevitch and Padilla 2004, Didham *et al.* 2005). Le nombre d'espèces déplacés par l'homme à travers le monde a augmenté au cours des deux derniers siècles. Ces espèces sont déplacées de façon accidentelle ou volontaire pour des besoins de l'agriculture, de l'ornementation, de l'élevage, et pour stabiliser les berges des cours d'eau. Certaines de ces espèces non-indigènes sont devenues extrêmement abondantes et invasives dans leur nouvelle zone d'introduction et posent des problèmes environnementaux et économiques majeurs. Les espèces non-indigènes invasives sont aujourd'hui reconnues comme des agents d'altération des processus écosystémiques tels que la productivité primaire, les cycles biogéochimiques et les régimes de perturbation (Vitousek *et al.* 1997). Leurs impacts sur la diversité biologique ont été maintes fois démontrés (**Tableau 1**).

En effet, des études ont mis en évidence l'impact écologique causé par ces espèces sur les espèces indigènes et les communautés (Wilcove 1998, Mack *et al.* 2000, Didham *et al.*

2005). L'invasion par les espèces non-indigènes contribue à l'homogénéisation des biomes, à la prolifération des espèces opportunistes et à un accroissement du taux des espèces qui prospèrent dans les milieux perturbés par l'homme. De plus, il a été montré que les espèces invasives interagissent avec les autres composantes majeures du changement global comme la détérioration des habitats et les changements dans l'utilisation du sol (D'Antonio and Vitousek 1992, Vitousek *et al.* 1997). Ces impacts sont appelés à être de plus en plus sévères, touchant à tous les écosystèmes, compte tenu du nombre croissant d'espèces non-indigènes qui s'établissent et se répandent dans de nouvelles localités à travers le monde. Aux États Unis, par exemple, une étude récente a estimé à pas moins de 50000 le nombre d'espèces non-indigènes établies (Pimentel *et al.* 2000). En plus des dommages écologiques, l'impact économique causé par ces espèces est important à l'échelle mondiale. Pimentel *et al.* (2000) ont estimé à environ 137 milliards de dollars par an les pertes économiques causées par ces espèces aux États Unis. Des études ont aussi montré que les espèces introduites peuvent être des vecteurs de maladies humaines (Craven *et al.* 1988).

**Tableau 1** : Nombres d'espèces affectées par les différentes menaces responsables du déclin de la biodiversité (Gurevitch and Padilla 2004).

| Causes du déclin   | Toutes espèces (930) | Plantes (602) | Oiseaux (68) |
|--|----------------------|---------------|--------------|
| Destruction et fragmentation des habitats  | 497                  | 233           | 48           |
| Exploitation (chasse, pêche, collection) et piégeage                                   | 90                   | 19            | 11           |
| Feux et changements dans les régime des feux   | 102                  | 92            | 1            |
| Pollution (herbicides, pesticides, déversements d'huiles, etc.)                        | 32                   | 4             | 5            |
| Prédateurs non-indigènes invasifs et herbivores  | 131                  | 73            | 39           |
| <b>Plantes non-indigènes: compétition et effets indirect de l'habitat</b>              | <b>431</b>           | <b>410</b>    | <b>19</b>    |
| Compétition avec les animaux non-indigènes (exception animaux domestiques et sauvages) | 67                   | 0             | 14           |
| Cochons sauvages (herbivorie, prédation, compétition et/ou effets de l'habitat)        | 268                  | 257           | 8            |
| Pâturage, et/ou piétinement par le bétail domestique ou sauvage, les chèvres, etc.     | 327                  | 295           | 13           |
| Hybridation avec les espèces non-indigènes   | 22                   | 5             | 0            |
| Maladies (incluant les espèces non-indigènes et natives)                               | 33                   | 3             | 23           |
| Parasites (physiologique et comportement)  | 3                    | 0             | 2            |
| Autres causes ou non connues   | 169                  | 134           | 8            |

Face au problème des espèces non-indigènes invasives, la prévention, la gestion, et le contrôle sont devenus des enjeux majeurs auxquels les gestionnaires, les biologistes de la conservation et les biologistes de la restauration doivent faire face (Allendorf and Lundquist 2003). La gestion et la surveillance des populations d'espèces non-indigènes invasives demandent de disposer de données biologiques, écologiques, génétiques et biogéographiques afin d'identifier les espèces susceptibles d'être invasives, de prévoir le potentiel des espèces invasives à réagir aux pratiques de gestion et de mettre en place des mesures de prévention (Rejmánek 1995, Allendorf and Lundquist 2003, Simberloff 2003). La contribution de la recherche fondamentale dans l'étude des invasions biologiques et notamment celle de la biologie des populations des espèces invasives est de plus en plus reconnue (Sakai *et al.* 2001, Allendorf and Lundquist 2003, Simberloff 2003).

Les études de biologie des populations fournissent des données clés pour lutter contre les invasions biologiques à travers une meilleure compréhension des mécanismes écologiques et des processus génétiques qui favorisent les invasions et leurs impacts sur les espèces, les communautés et les écosystèmes indigènes (Silvertown and Charlesworth 2001). Cette discipline propose d'étudier les traits d'histoire de vie, les stratégies démographiques, la structure génétique et l'évolution des espèces aussi bien dans l'aire d'introduction que dans l'aire d'origine (Sakai *et al.* 2001, Allendorf and Lundquist 2003). L'étude des traits d'histoire de vie peut permettre de prédire les types

d'espèces non-indigènes susceptibles d'avoir des impacts significatifs, d'identifier les stades de vie critiques pendant lesquels le contrôle est plus efficace ou d'identifier la faisabilité d'une stratégie d'éradication comparée à un contrôle de l'extension de ces espèces. Les études de diversité génétique et du potentiel évolutif des espèces invasives fournissent des informations utiles sur les causes génétiques qui sous-tendent les invasions, la dynamique de colonisation et d'expansion. Les modèles démographiques ainsi que la modélisation spatiale des populations sont utilisés pour examiner et prédire l'expansion des espèces invasives et pour définir ou adapter les méthodes de contrôle et/ou de gestion (Sakai *et al.* 2001, Allendorf and Lundquist 2003).

Le présent article n'a pour ambition de présenter tous les aspects de la contribution de la biologie des populations dans l'étude des invasions biologiques. Il met en lumière un certain nombre de directions qu'a prises la recherche en biologie des invasions, en particulier : (1) la définition d'une espèce non-indigène invasive, (2) les processus d'envahissement ou les étapes que doivent franchir une espèce non-indigène pour devenir invasive et, (3) Le rôle joué par la biologie des populations dans l'étude des espèces non-indigènes invasives. Pour étayer nos propos, nous présentons des résultats, (4) concernant l'étude de la biologie des populations des renouées du Japon, espèces végétales non-indigènes invasives en Europe occidentale : *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decraene, *F. sachalinensis* (F. Schmidt Petrop.) Ronse Decraene ), *F. x bohémica* (Chrték et Chrtková) J.P. Bailey.

### **3 LA DÉFINITION D'UNE ESPÈCE NON-INDIGÈNE INVASIVE**

Différentes définitions des taxons non-indigènes invasifs ont été suggérées mais dans la plupart des cas, ces définitions ne sont pas complètes ou si elles le sont, elles ne sont pas élaborées de manière consistante (Davis and Thompson 2000). De nombreux essais de clarification de la terminologie des taxons invasifs ont été proposés (Williamson and Fitter 1996, Davis and Thompson 2000, IUCN 2000, Richardson *et al.* 2000, Falk-

Petersen *et al.* 2006, Pyšek and Richardson 2006). Selon l'auteur, un taxon sera désigné comme 'immigrant' (Bazzaz 1986), 'indigenous' (Sauer 1988), 'nonindigenous' (Pimentel *et al.* 2000), 'weedy' (Fox 1990), 'naturalized' (Hussey *et al.* 1992), 'alien' (Crawley *et al.* 1996), 'imported' (Williamson and Fitter 1996), 'colonizer' (Williamson 1996, Davis and Thompson 2000, Richardson *et al.* 2000), 'native' (Meyer and Florence

1996, Pimentel *et al.* 2000), 'non-native' (Davis *et al.* 2000), 'endemic' (Williamson 1996), 'exotic' (Green 1997), invasive (Daehler 1998, Davis and Thompson 2000), 'introduced' (Lonsdale 1999).

Dans le cadre de cette étude, la définition adoptée est celle de Pyšek et Richardson (2006). Le facteur déterminant pour distinguer un taxon non-indigène ou exotique d'un taxon indigène est de considérer si la présence de ce taxon dans une région donnée est liée à l'activité humaine. Cette définition exclut les taxons qui envahissent une région suite à une colonisation naturelle (exemple des colonisations postglaciaires). Ce type de colonisation est souvent désigné sous les termes de migration, expansion ou extension d'habitat. Cette définition exclut également les taxons qui accroissent leur distribution en colonisant de nouveaux habitats disponibles dans leur aire de distribution indigène.

En suivant cette approche, un taxon **indigène** est un taxon qui est originaire d'une région donnée sans l'intervention accidentelle ou intentionnelle de l'homme. Un taxon **non-indigène** (syn. **exotique, adventif, étranger, nouveau, introduit**) (Falk-Petersen *et al.* 2006) est un taxon qui occupe un territoire géographique donné et dont la présence est due à une introduction accidentelle ou intentionnelle de l'homme. Un taxon **naturalisé** est un taxon non-indigène qui se reproduit de façon consistante et maintient sa population à travers plusieurs cycles de vie sans l'intervention directe de l'homme. Il se reproduit et génère des descendants de façon sexuée ou végétative, souvent à proximité des plantes adultes et n'envahit pas nécessairement les écosystèmes naturels ou semi-naturels d'origine anthropique. Un taxon **invasif** (syn. **envahissant**) est un taxon naturalisé qui génère des descendants, souvent en très grand nombre, s'installant à des distances considérables des plantes

adultes et possédant de ce fait un potentiel de dispersion qui lui permet d'étendre son aire géographique (Richardson *et al.* 2000, Pyšek and Richardson 2006). Ainsi, deux critères permettent de définir le processus de l'invasion : le critère de participation humaine et le critère d'accroissement de l'aire géographique dans le nouvel environnement. Le succès reproductif étant un pré-requis pour toute invasion réussie.

Il faut aussi noter que certains auteurs prennent en compte la notion d'impact dans la définition des taxons non-indigènes invasifs (Davis and Thompson 2000, IUCN 2000). Pour ces auteurs, un taxon non-indigène invasif est un taxon naturalisé qui est un agent de changement et qui menace la biodiversité indigène. Dans le cadre de cette étude, la notion d'impact n'a pas été retenue à dessein car c'est un critère subjectif qui dépend souvent des valeurs individuelles. De plus, selon Daehler (2001) et Starfinger *et al.* (2003), l'évaluation des conséquences négatives qu'elles soient sociales ou économiques est toujours considérée par rapport à un objectif d'étude et une échelle donnée. En outre, Mooney et Hobbs (2000) ont montré que les espèces introduites n'ont pas toujours des impacts significatifs sur les écosystèmes de l'aire d'introduction. En conséquence, la prise en compte de la notion d'impact dans l'étude sur les espèces invasives a amené à l'utilisation des termes comme 'pest', 'weed', 'harmful species', 'problem plants' ou 'biological pollutants' (Falk-Petersen *et al.* 2006). Un taxon **nuisible** est donc un taxon invasif qui a des impacts négatifs directs ou indirects sur l'homme et qui est perçu comme un taxon indésirable en terme d'économie, de santé publique ou d'environnement. Cette définition de taxon nuisible a plus une base socio-économique qu'écologique et n'a donc pas été retenue dans le cadre de cette étude.

#### 4 LES DIFFÉRENTES ÉTAPES DE L'INVASION

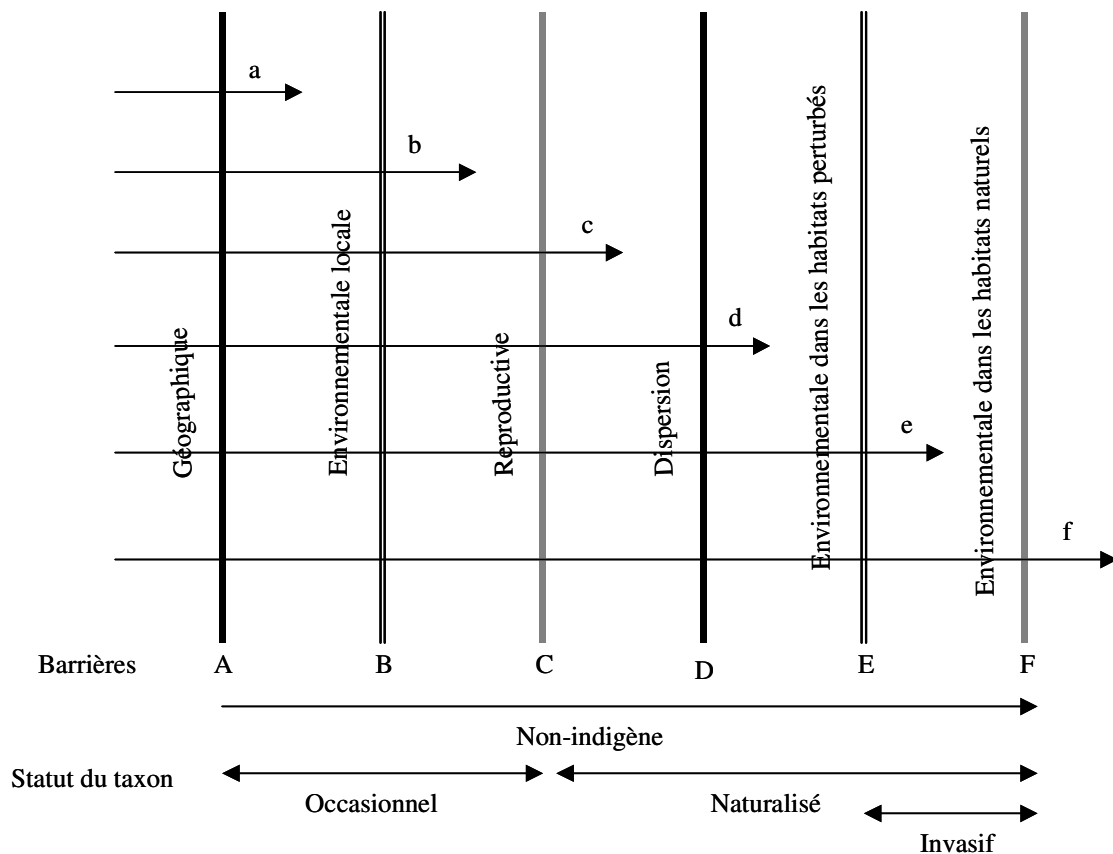
L'invasion biologique se produit lorsqu'un taxon non-indigène a franchi une succession de barrières biotiques et abiotiques (**Figure 1**). Ces barrières sont: (A) les barrières géographiques (intercontinentales ou

intracontinentales) sur une échelle approximative supérieure à des centaines de kilomètres; (B) les barrières environnementales (biotiques et abiotiques) dans l'aire d'introduction; (C) les barrières à la

reproduction (la prévention contre la production consistante et à long terme de descendants végétatifs ou sexués); (D) les barrières locales/régionales à la dispersion; (E) les barrières environnementales dans les habitats perturbés par l'homme; et (F) les barrières environnementales dans les habitats

naturels ou semi-naturels (Richardson *et al.* 2000, Kolar and Lodge 2001).

D'après Kowarik (1995), sur 1000 espèces non-indigènes introduites, 10 espèces arrivent à se naturaliser, 2 espèces forment des populations permanentes et 1 seule espèce acquiert le caractère invasif.



**Fig. 1** Représentation schématique des barrières majeures qui limitent la dispersion des plantes non-indigènes (Richardson *et al.* 2000).

De nombreuses hypothèses ont été émises pour expliquer le fait qu'une proportion des espèces non-indigènes devienne envahissante dans leur aire d'introduction. Parmi ces hypothèses, on peut en retenir trois le plus souvent citées dans la littérature. La première hypothèse est la présence de traits d'histoire de vie qui prédisposent les espèces à une expansion rapide. Baker (1965) a discuté des traits qui peuvent être associés aux plantes invasives. Parmi ceux-ci, nous pouvons citer la combinaison de la reproduction sexuée et asexuée, la croissance rapide du stade juvénile à l'âge adulte, l'adaptation au stress

environnemental et la plasticité phénotypique. Pyšek *et al.* (1995) ont montré que le succès invasif d'une espèce végétale non-indigène peut être corrélé à la taille de la plante, la forme de vie et l'aptitude compétitive. Daehler (1998) a montré pour sa part que le succès invasif des espèces non-indigènes peut être lié à la reproduction végétative, à l'absence de besoins en levée de dormance pour la germination des graines et à un caractère hermaphrodite. Bien que ce concept de « ideal weed » soit souvent cité à travers la littérature (Baker 1974, Newsome and Noble 1986, Williamson and Fitter 1996, Gaskin and



Schaal 2002), très peu d'études empiriques permettent d'étayer cette hypothèse (Kolar and Lodge 2001). Nous pouvons citer néanmoins les travaux de Rejmánek et Richardson (1996) sur les traits des espèces du genre *Pinus* qui favorisent leur invasion. Selon ces auteurs, la combinaison des trois variables (petite masse des graines, courte période juvénile et court interval entre la production de graines de grande taille) permet de prédire le succès invasif chez le genre *Pinus*. Nous pouvons aussi citer les travaux de Vilà et Weiner (2004) sur la supériorité compétitive des espèces non-indigènes invasives. De leur revue de la littérature, ces auteurs ont montré que l'effet des espèces non-indigènes invasives sur les espèces indigènes est souvent plus important que l'effet des espèces indigènes sur les espèces non-indigènes invasives. Toutefois ces deux auteurs ont démontré que dans la plupart des travaux, la sélection des espèces non-indigènes invasives et indigènes ne s'est pas faite au hasard et est souvent biaisée vers le choix d'espèces très hautement compétitives, alors que ces espèces sont représentées en faible fréquence comparée à la moyenne des espèces compétitrices. Nous pouvons aussi citer les récents travaux de Richards *et al.* (2006) sur le lien entre la plasticité phénotypique et le succès d'invasion. De leur revue de littérature, ces auteurs ont démontré que les espèces non-indigènes invasives présentent une plus grande plasticité en ce qui concerne les traits qui affectent la fitness comparées aux espèces indigènes ou non-indigènes non-invasives. Ces auteurs ont aussi mis en évidence le fait que la plupart de travaux publiés étaient biaisés en faveur de ceux qui montrent une grande plasticité et aucune étude ne rapportent le contraire.

La seconde hypothèse est l'absence d'ennemis naturels dans la zone d'introduction (ERH: enemy release hypothesis) (Maron and Vilà 2001, Keane and Crawley 2002). Cette hypothèse stipule que la capacité des plantes invasives à proliférer est due à la perte des compétiteurs d'origine, des herbivores spécialistes et des pathogènes lors de l'introduction. Une hypothèse additionnelle est l'évolution d'une capacité compétitive

accrue (EICA: evolution of increased competitive ability) (Blossey and Nötzold 1995). Blossey et Nötzold (1995) proposent que les plantes introduites libérées des ennemis naturels perdent les moyens de défense coûteux contre l'herbivorie et réallouent ces ressources préalablement dépensées à la défense à des traits qui renforcent la capacité compétitive comme l'accroissement de la taille ou la fécondité. L'hypothèse EICA prédit que les plantes introduites doivent être plus grandes ou plus fécondes que leurs congénères d'origine. Les tests sur l'hypothèse de l'évolution de la capacité compétitive accrue n'ont pas été très concluants (Willis *et al.* 2000, Thébaud and Simberloff 2001, Leger and Rice 2003, Maron *et al.* 2004, Bossdorf *et al.* 2005) et certains auteurs ont montré que le patron général d'accroissement de la vigueur des plantes invasives pourrait simplement résulter d'un échantillonnage biaisé du potentiel des invasives en faveur des traits qui montrent un accroissement de la vigueur dans la zone d'introduction (Simons 2003).

Un troisième ensemble d'hypothèses se rapporte aux processus évolutifs se déroulant lors de l'invasion biologique (Abbott 1992). L'évolution chez les espèces non-indigènes est maintenant reconnue comme un processus majeur en biologie de l'invasion (Baker 1974, Lee 2002, Maron *et al.* 2004). Les espèces non-indigènes introduites dans un nouvel environnement peuvent évoluer rapidement et des changements génétiques rapides peuvent intervenir avec des conséquences phénotypiques importantes (Lee 2002, Maron *et al.* 2004, Bossdorf *et al.* 2005). Les changements évolutifs peuvent s'opérer pour différentes raisons: ils peuvent résulter de l'évolution par dérive génétique et consanguinité des espèces fondatrices (Brown and Marshall 1981, Barrett and Husband 1990), de l'hybridation inter ou intraspécifique qui créent de nouveaux génotypes ayant un meilleur fitness dans les habitats envahis (Ellstrand and Schierenbeck 2000, Hails and Morley 2005, Mallet 2005, Bleeker *et al.* 2007) ou de changements drastiques dans les régimes de sélection qui créent des changements évolutifs adaptatifs

(Mooney and Cleland 2001, Sakai *et al.* 2001). De plus, il a été montré que les deux hypothèses précitées (ERH et EICA) peuvent être modifiées par l'évolution des espèces dans l'aire d'introduction. Les nouveaux génotypes formés peuvent ainsi être capables de dissuader les pathogènes et les herbivores

aussi bien et souvent mieux que les génotypes parentaux (Gaskin and Schaal 2002). En conséquence, les aspects évolutifs du phénomène de l'invasion biologique sont également à prendre en compte lors de l'étude des facteurs qui confèrent le succès invasif.

## **5 QUEL ROLE PEUT JOUER LA BIOLOGIE DES POPULATIONS DANS L'ETUDE DES PLANTES NON-INDIGENES INVASIVES ?**

Face au problème des plantes non-indigènes envahissantes, la prévention, la gestion, et le contrôle sont devenus des enjeux majeurs auxquels les gestionnaires, les biologistes de la conservation et les biologistes de la restauration doivent faire face (Allendorf and Lundquist 2003). La gestion et la surveillance des populations d'espèces invasives demande de disposer de données, biologique, écologique, génétique et biogéographique afin d'identifier les espèces susceptibles d'être invasives, de prévoir le potentiel des espèces invasives à réagir aux pratiques de gestion et de mettre en place des mesures de prévention (Rejmánek 1995, Allendorf and Lundquist 2003, Simberloff 2003).

La contribution potentielle de la recherche fondamentale dans l'étude des invasions biologiques et notamment de la biologie des populations des espèces invasives est de plus en plus reconnue (Sakai *et al.* 2001, Allendorf and Lundquist 2003, Simberloff 2003). Les études de biologie des populations peuvent fournir des données clés pour lutter contre les invasions biologiques à travers une meilleure compréhension des mécanismes écologiques et des processus génétiques qui favorisent les invasions et leurs impacts sur les espèces, les communautés et les écosystèmes indigènes (Silvertown and Charlesworth 2001). Cette discipline propose d'étudier les traits d'histoire de vie, les stratégies démographiques, la structure génétique et l'évolution des espèces aussi bien dans l'aire d'introduction que dans l'aire d'origine (Sakai *et al.* 2001, Allendorf and Lundquist 2003).

L'étude des traits d'histoire de vie peut permettre de prédire les types d'espèces non-indigènes susceptibles d'avoir des impacts significatifs, d'identifier les stades de vie critiques pendant lesquels le contrôle est plus

efficace ou d'identifier la faisabilité d'une stratégie d'éradication comparée à un contrôle de l'extension de ces espèces. Les études de diversité génétique et du potentiel évolutif des espèces invasives fournissent des informations utiles sur les causes génétiques qui sous-tendent les invasions, la dynamique de colonisation et d'expansion. Les modèles démographiques ainsi que la modélisation spatiale des populations sont utilisés pour examiner et prédire l'expansion des espèces invasives et pour définir ou adapter les méthodes de contrôle et/ou de gestion (Sakai *et al.* 2001, Allendorf and Lundquist 2003).

**5.1 Les études sur la biologie de la reproduction :** Comme la plupart des plantes vasculaires, les espèces invasives se reproduisent soit par voie sexuée soit par voie végétative. La reproduction sexuée présente l'avantage de produire des graines et de générer de la variabilité génétique, augmentant ainsi le potentiel d'évolution et d'adaptation des espèces dans le nouvel environnement. En outre en se dispersant, les graines peuvent fonder de nouvelles populations, échappant ainsi à la sénescence, aux pathogènes et aux effets délétères des mutations somatiques (Silander 1985). Les avantages de la reproduction végétative sont une propagation rapide et quasi illimitée des gènes favorables, une possibilité pour les génomes stériles de se multiplier, un potentiel de colonisation rapide des habitats favorables, une durée de vie potentiellement illimitée et une répartition des risques d'extinction des clones (Silander 1985).

Lors de l'étude des traits d'histoire de vie des espèces qui favorisent les invasions, différents auteurs ont montré qu'un mode de reproduction sexuée et/ou asexuée, une croissance rapide, une absence de besoins en

levée de dormance pour la germination des graines et des fleurs parfaitement hermaphrodites constituaient des traits reproductifs pouvant permettre d'expliquer le succès invasif (Baker 1974, Rejmánek 1995, Crawley *et al.* 1996). Aussi, l'étude des processus de recrutement incluant la production de graines, la dispersion spatiale et temporelle, la germination, l'établissement et la survie des plantules, la reproduction végétative est essentielle pour déterminer de façon précise les caractéristiques des espèces qui favorisent l'invasion, de mieux comprendre les mécanismes et la dynamique d'invasion afin de déterminer les actions préventives à mettre en œuvre pour stopper ou freiner ces invasions (Daehler and Strong 1994, Vilà *et al.* 2000, Grotkopp *et al.* 2002).

**5.2 Les études sur l'écologie du paysage :** Analyser la distribution spatiale des espèces exotiques invasives est une étape essentielle pour la mise en place des priorités de gestion pour le contrôle des invasions et la protection des habitats (Collingham *et al.* 2000, Marvier *et al.* 2004). Il a été démontré que les populations d'espèces sont structurées de façon spatiale à l'échelle du paysage et que les écosystèmes offrent différents niveaux de résistance à la dynamique et à la dispersion des individus des espèces. De ce fait, l'analyse de la distribution des espèces invasives à l'échelle du paysage permet de décrire les habitats colonisés par ces espèces, les habitats sensibles à l'invasion et de prédire et comparer les caractéristiques des sites qui favorisent les invasions. Ces estimations permettent d'établir des conclusions sur l'invasibilité des habitats et des écosystèmes (Williamson 1996, Lonsdale 1999).

L'écologie du paysage a pour but de comprendre comment la structure de l'espace influence les patrons et les processus écologiques dont la dynamique des populations (Forman and Godron 1986, Décamps 2004). Dans le cadre des invasions biologiques, différentes notions sont prises en compte en écologie du paysage: (1) le patron de distribution des espèces non-indigènes et les taux de survie dans les habitats, (2) la sélection des habitats dans le paysage et la prise en compte de leurs

fonctions, origines, tailles et formes, de même que le rôle des habitats corridors dans la dispersion des espèces, (3) le rôle de l'homme dans la gestion et le développement du paysage et (4) les échelles spatiales et temporelles d'observation et la notion de transposition des résultats d'une échelle à l'autre, voire même, la nécessité d'inscrire toute dynamique locale dans un espace plus vaste (Hanski and Gilpin 1991, Lonsdale 1999, Décamps 2004).

**5.3 Les études sur la génétique et la biologie évolutive :** Les études sur les espèces invasives font souvent référence à des changements évolutifs rapides dans la zone d'introduction (Abbott 1992, Vilà *et al.* 2000, Lee 2002). Les espèces exotiques constituent donc un excellent modèle pour étudier des phénomènes d'évolution en biologie des populations car les effets de fondation, l'hybridation intra et/ou interspécifique et l'adaptation au nouvel environnement induisent la plupart du temps des différenciations génétiques entre les populations d'origine et les populations introduites et peuvent parfois contribuer au succès de certaines espèces (Bossdorf *et al.* 2005). De plus, si des changements évolutifs existent, une connaissance de la vitesse et de la direction dans laquelle ils se produisent peut aider à améliorer les prévisions sur l'efficacité des mesures de contrôle et de gestion (Müller-Schärer *et al.* 2004).

Il a souvent été démontré que le potentiel d'adaptation dépend de la quantité de diversité génétique introduite (Brown and Marshall 1981, Barrett and Husband 1990). Toutefois, l'hybridation interspécifique est maintenant reconnue comme un mécanisme majeur d'évolution chez les plantes invasives (Abbott 1992). L'hybridation interspécifique, couplée à la polyploidie, permet aux espèces de diversifier leur génome par des réarrangements génomiques, leur conférant une plasticité adaptative (Richards *et al.* 2006). Elle permet aussi aux espèces d'augmenter leur taux d'hétérozygotie et de réduire l'incidence de la consanguinité (Sakai *et al.* 2001, Soltis *et al.* 2003, Hegarty and Hiscock 2005). Ce type d'hybridation peut conduire à des altérations génotypiques, résultant en un



accroissement de la diversité génétique (Bretagnolle *et al.* 1998, Soltis and Soltis 2000, Wendel 2000, Liu and Wendel 2003, Doyle *et al.* 2004, Soltis *et al.* 2004). Ces altérations génotypiques et génomiques peuvent stimuler la capacité d'invasion des nouveaux taxons formés en induisant une évolution rapide (Ellstrand and Schierenbeck 2000, Grosholz 2002, Allendorf and Lundquist 2003, Müller-Schärer *et al.* 2004). Les nouveaux génotypes formés vont servir de matériel pour la sélection naturelle qui va garder les phénotypes les plus adaptés aux niches écologiques rencontrées dans l'aire d'introduction (Hails and Morley 2005).

L'identification des hybrides sur la base morphologique n'est pas toujours aisée car le polymorphisme ainsi que les mutations peuvent intervenir sur un tout petit nombre de gènes qui ne sont pas toujours apparent chez les hybrides (Petit 2004, Hegarty and Hiscock 2005, Lopez *et al.* 2005). L'analyse par les marqueurs moléculaires constitue de ce fait un outil plus rigoureux pour étudier l'hybridation et l'introgession en biologie de l'invasion (Mallet 2005, Engel *et al.* 2006). De plus, de nombreuses études ont montré que l'analyse par les marqueurs moléculaires, couplée à la morphométrie, permet de tester rigoureusement les patrons d'hybridation et d'introgession et peut être un outil performant pour différencier les taxons dans des populations complexes (Fjellheim *et al.* 2001, Persson and Gustavsson 2001, Hänfling and Kollmann 2002, Cattell and Karl 2004, Petit 2004, Bossdorf *et al.* 2005, Paun *et al.* 2006).

Les méthodes génétiques traditionnellement utilisées pour étudier l'hybridation et l'origine des plantes invasives sont les allozymes (Ellstrand and Roose 1987, Widén *et al.* 1994, Soltis *et al.* 1995, Abbott 2000, Pfennig 2003), les RAPDs (random amplified polymorphic DNA) (Gabrielsen and Brochmann 1998, Fjellheim *et al.* 2001, Arafah *et al.* 2002) et les AFLPs (amplified fragment length polymorphism) (O'Hanlon *et al.* 1999, Maron *et al.* 2004, Paun *et al.* 2006). L'avantage de ces méthodes réside dans leur capacité à traiter un

très grand nombre d'échantillons et leur potentiel élevé pour trouver de la variation génétique (sauf dans le cas des allozymes). La méthode RAPD (random amplified polymorphic DNA) par exemple permet d'analyser l'ADN en utilisant la technique PCR (Polymerase chain reaction) et des marqueurs de petites tailles (10bp) choisis arbitrairement et qui amplifient l'ADN génomique de manière aléatoire. Au cours des dernières années cette méthode a été utilisée avec succès pour étudier la variation génétique et la différenciation intra et interspécifique (Esselman *et al.* 1999, Hansen *et al.* 2000, Persson and Gustavsson 2001, Hangelbroek *et al.* 2002, Rout *et al.* 2003, Torimaru *et al.* 2003, Artyukova *et al.* 2004). Malgré l'existence de certaines limitations (marqueur dominant, problème de répétitivité et sensibilité aux conditions de réaction) dont certaines peuvent être surmontées si les procédures expérimentales et la sélection de marqueurs sont réalisées de façon rigoureuse, l'analyse RAPD présente l'avantage de détecter du polymorphisme dans l'entièreté du génome et de fournir un nombre conséquent de marqueurs, condition essentielle pour élucider les relations entre les populations et les taxons de plantes.

D'autres méthodes comme les SSR (simple sequence repeat) permettent aussi d'identifier et de déterminer l'origine des plantes invasives, mais contrairement à celles précitées, elles ont été très peu utilisées à cause du manque de marqueurs mis au point et du coût élevé pour le traitement des échantillons (Vekemans and Jacquemart 1997, Cotrim *et al.* 2003). De plus, ces marqueurs séquentiels représentent seulement une petite partie du génome et les individus doivent être désignés sur la base de ces régions. Toutefois, avec l'avènement de marqueurs séquentiels ayant une plus grande résolution, de plus en plus de recherches s'orientent vers l'utilisation des marqueurs de séquence pour étudier l'identité et l'origine des plantes invasives (Gaskin and Schaal 2002, Poulin *et al.* 2005, Dong *et al.* 2006, Paun *et al.* 2006).

## 6 L'EXEMPLE DES RENOUÉES DU JAPON (*FALLOPIA JAPONICA*, *F. SACHALINENSIS*, *F. X BOHEMICA*) : ESPECES NON-INDIGENES INVASIVES

Le genre *Fallopia* Adanson sensu Holub (1971) appartient à la famille des Polygonaceae et comprend de nombreuses formes biologiques herbacées, annuelles et pérennes, ainsi que des taxons ligneux et des lianes. En Europe, il est représenté par deux espèces indigènes: *F. dumetorum* (L.) Holub, *F. convolvulus* (L.) À Löve, ainsi que l'hybride entre les deux espèces *F. x convolvuloides* (Brügger) Holub, toutes des lianes herbacées annuelles (Lambinon *et al.* 2004). Les espèces aujourd'hui rassemblées dans le genre autonome *Fallopia* ont autrefois été incluses dans le genre *Polygonum* et le genre *Reynoutria* (Bailey and Stace 1992). L'appellation commune «renouées du Japon» englobe, dans cette étude, l'ensemble des taxons de *Fallopia* non-indigènes, invasifs ou non, ainsi que leurs hybrides: *F. japonica* (Houtt.) Ronse Decraene (Syn. *Polygonum cuspidatum* Siebold & Zucc.), *F. sachalinensis* (F. Schmidt Petrop.) Ronse Decraene (Syn. *Polygonum sachalinense* F.Schmidt ex Maxim.), l'hybride entre les deux espèces *F. x bohémica* (Chrték et Chrtková) J.P. Bailey, *F. japonica* var. *compacta* (Hook. F.) J.P. Bailey, l'hybride *F. japonica* x *F. japonica* var. *compacta*, la liane pérenne *F. aubertii* (L. Henry) Holub (Syn. *F. baldschuanica* (Regel) Holub), et *F. x conollyana* J.P. Bailey, hybride entre *F. japonica* et *F. aubertii*, mais aussi tous les rétro-croisements entre les hybrides et les espèces parents (**Tableau 2**). La distinction botanique entre les différents taxons est souvent difficile et a probablement mené à une sous-estimation de la diversité taxonomique chez les renouées du Japon (Petit 2004, Bailey and Wisskirchen 2006).

Originnaire du Japon, de Corée, de Taiwan et du Nord de la Chine et croissant dans des milieux ensoleillés sur les collines, les hautes montagnes, le long des routes et des fossés, *F. japonica* a été introduit en Europe entre 1823 et 1825 à des fins ornementales, fourragères et pour la stabilisation des berges des cours d'eau (Child and Wade 2000, Kim and Park 2000, Bailey 2003a). Les premières plantes spontanées ont été constatées dans le milieu du 19<sup>e</sup> s et les premiers avis de naturalisation ont été rapportés à la fin du 19<sup>e</sup> s (**Figure 2**). *Fallopia sachalinensis* est originaire de l'île de Sakhalin, du Japon et de Corée et a été introduit en Europe entre 1863 et 1869. Très similaire à *F. japonica*, il possède néanmoins de plus grandes feuilles (jusqu'à 40 cm) et une plus grande taille (jusqu'à 5 m). L'hybride hexaploïde *F. x bohémica* a été signalé pour la première fois en 1997 au Japon. Dans la zone d'introduction, *F. x bohémica* a été décrit pour la première fois en 1983. Le manque de données relatives à sa distribution avant cette date serait dû à la difficulté des botanistes de la distinguer des espèces parentales *F. japonica* et *F. sachalinensis* (Bailey and Wisskirchen 2006) ou à une expansion récente de l'hybride non encore répertoriée dans les bases de données floristiques. *Fallopia aubertii* est originaire du centre de l'Asie et a été introduit en Europe à des fins ornementales. Bien qu'il ne soit pas à proprement parler une plante invasive, il est capable de s'hybrider avec *F. japonica* et a donc été inclus dans les renouées du Japon s.l. Il est connu comme une liane à croissance rapide

**Tableau 2** : Les renouées du Japon dans leur aire d'indigénat et leur aire d'introduction (Bailey 2003a).

| Taxon  | Catégorie                | Aire d'indigénat  | Nombre de chromosomes dans l'aire d'indigénat | Distribution dans l'aire d'introduction                           | Nombre de chromosomes dans l'aire d'introduction |
|--|--------------------------|---|---|---|--|
| <i>F. japonica</i>   | Espèce                   | Japon, Corée, Taiwan, Nord de la Chine                      | 2n = 44, 88                                   | Europe du Nord, Hongrie, USA, Canada, Australie, Nouvelle Zélande | 2n = 88  |
| <i>F. sachalinensis</i>                                      | Espèce                   | Japon, URSS, Corée  | 2n = 44, 102, 132                             | Europe du Nord, USA   | 2n = 44, 66                                      |
| <i>F. japonica</i> var. <i>compacta</i>                      | Variété                  | Japon   | 2n = 44                                       | UK, République tchèque  | 2n = 44  |
| <i>F. x bohémica</i> 8x                                      | Hybride                  | UK, République tchèque, France, Allemagne                   | 2n = 88                                       | UK, République tchèque, France, Allemagne                         | 2n = 88  |
| <i>F. x bohémica</i> 6x                                      | Hybride                  | Japon   | 2n = 66                                       | Europe du Nord, USA, UK, Australie, Nouvelle Zélande              | 2n = 66  |
| <i>F. x bohémica</i> 4x                                      | Hybride                  | UK, République tchèque                                      | 2n = 44                                       | UK, République tchèque  | 2n = 44  |
| <i>F. x conollyana</i>                                       | Hybride                  | UK, République tchèque, Allemagne, Hongrie, Norvège, France | 2n = 54                                       | UK, République tchèque, Allemagne, Hongrie, Norvège, France       | 2n = 54  |
| <i>F. japonica</i> x <i>F. japonica</i> var. <i>compacta</i> | Hybride intra-spécifique | UK, Allemagne   | 2n = 66                                       | UK, Allemagne   | 2n = 66  |
| <i>F. japonica</i> x <i>F. x bohémica</i> 6x                 | Rétro-croisement         | Pays de Galles  | 2n = 77-110                                   | Pays de Galles  | 2n = 77-110                                      |
| <i>F. x bohémica</i> (8x) x <i>F. sachalinensis</i>          | Rétro-croisement         | Pays de Galles  | 2n = 66                                       | Pays de Galles  | 2n = 66  |



**Figure 2 :** Photographies de a) *Fallopia japonica*, b) *Fallopia sachalinensis*, c) *Fallopia x bohémica*, d) *Fallopia aubertii*.

Dans leur aire d'indigénat, les renouées du Japon croissent sur les bords des cours d'eau et les zones de pâturage avec de fortes teneurs en azote. Les plantes sont capables de survivre dans des conditions environnementales sévères comme les sols acides avec un  $\text{pH} < 4$ , des sols gelés pendant de longs mois ou des sols à forte teneur en soufre. Elles se reproduisent par graine et par rhizome et forment une composante naturelle de la végétation, concourant à la stabilisation des sols volcaniques et permettant ainsi aux autres espèces de s'établir (Child and Wade 2000). Dans la zone d'introduction, les renouées du Japon se sont échappées des jardins de culture et colonisent le bord des chemins de fer, des canaux, des rivières, des routes, les habitats rudéraux et les terrains vagues. Elles tolèrent une grande variété de  $\text{pH}$  (de 3.0 à 8.5) et une grande variété de sols (Beerling *et al.* 1994, Vanderhoeven *et al.*

2005). Elles seraient aussi tolérantes aux sols pollués en métaux lourds ou contenant une forte teneur en sel comme les zones côtières. Elles sont très peu trouvées dans les zones agricoles. Malgré la présence des renouées du Japon dans les habitats précités, l'expansion le long des cours d'eau a été le plus rapportée dans la littérature (Roblin 1988, Beerling 1991, Pyšek and Prach 1993, de Waal 1995, Boyer 2002, Saillard 2002, Voinot *et al.* 2002, Boyer 2005). Il peut s'agir d'un biais dû aux problèmes de conservation de la nature et de récréation causés par ces plantes dans ces zones (Child and Wade 2000). Quoiqu'il en soit, les renouées du Japon sont maintenant largement répandues dans les Iles britanniques et en Europe continentale et sont aussi devenues problématiques aux Etats Unis, au Canada, en Australie et en Nouvelle Zélande (Beerling *et al.* 1994, Child and Wade 2000). Elles seraient toutefois absentes des



régions méditerranéennes bien que des études récentes aient montré la présence de *F. x bohémica* dans ces régions (Figure 3), étendant ainsi la distribution spatiale des renouées en Europe (Bailey and Wisskirchen 2006). Elles sont classées dans le top 100 des espèces les plus invasives par l'IUCN.

Différentes méthodes de contrôle et d'éradication ont été appliquées. Les méthodes mécaniques comme la coupe, la fauche, l'arrachage, le pâturage, l'application de géotextile, la replantation et le bêchage ont été utilisées (Child *et al.* 1992, Gaillard *et al.* 2002, Saillard 2002, Boyer 2005). Les herbicides ont aussi été utilisés pour contrôler

ces espèces sur le long terme (Roblin 1988, Child *et al.* 1992, de Waal 1995), ainsi que différentes combinaisons des méthodes suscitées. Mais à ce jour, l'élimination totale des renouées n'est pas possible. Seule l'expansion des individus peut être empêchée. Des recherches sont menées pour l'utilisation de la lutte biologique mais ces recherches sont encore en cours d'investigation. Le DEFRA (Department for Environment food and Rural Affairs) au Royaume Uni a estimé à 1.56 milliards de livres sterling le coût pour l'éradication des renouées du Japon dans toutes les zones d'infestations en Grande Bretagne.

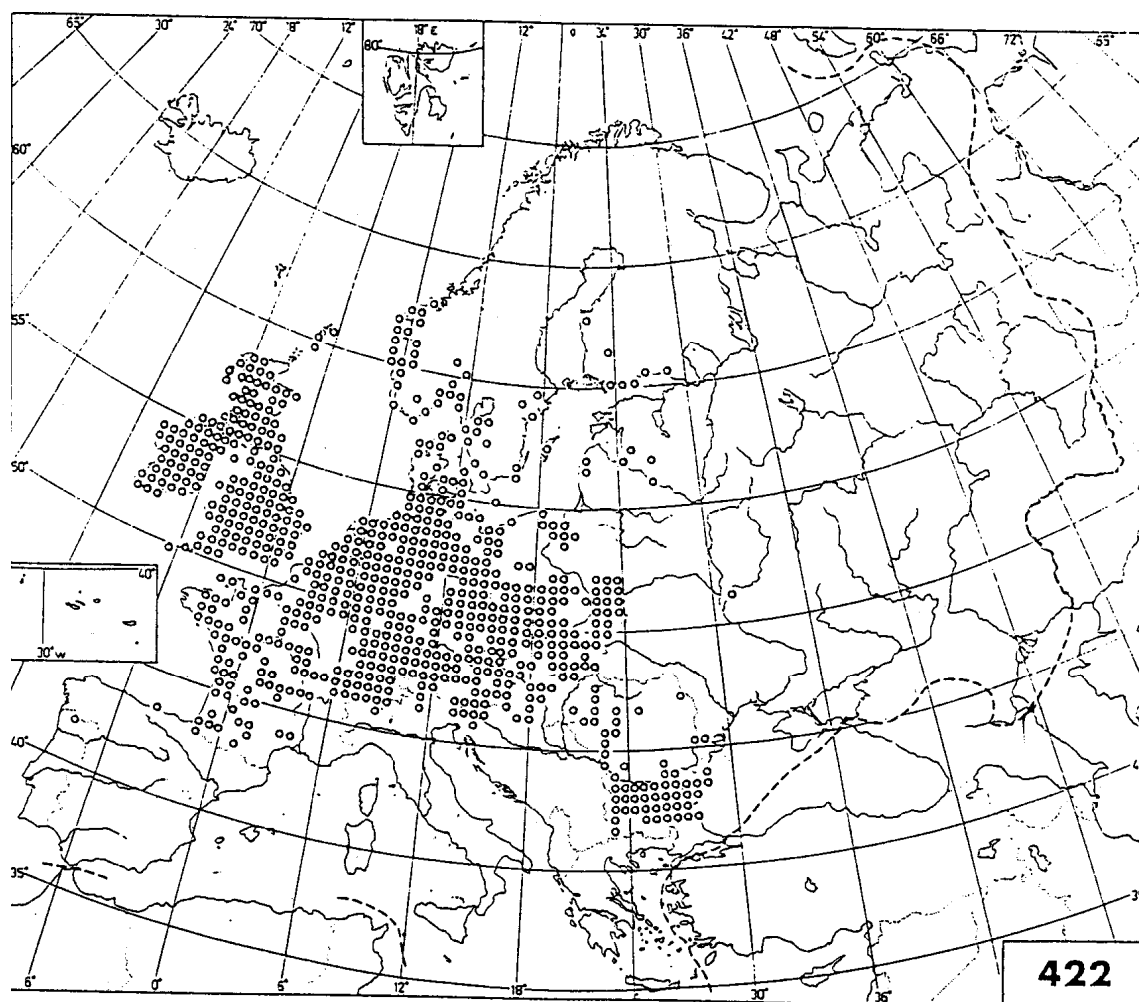


Fig. 3 La distribution de *Fallopia japonica* en Europe (Jalas and Suominen 1979)

De nombreux pays européens sont en train de rédiger une législation pour le contrôle de la détention et la plantation des renouées du Japon (Child and Wade 2000). Il devient nécessaire d'entreprendre des études

approfondies pour mieux comprendre les mécanismes écologiques et les processus évolutifs qui favorisent l'invasion des renouées de Japon et leurs effets sur les espèces indigènes et les communautés. Une



meilleure compréhension des facteurs intrinsèques et extrinsèques qui sous-tendent l'invasion est une étape importante pour mettre en place des priorités de gestion pour le contrôle de l'invasion et la protection des habitats et des communautés (Collingham *et al.* 2000). Des études de biologie des populations ont été entreprises afin de préciser le statut sexuel des taxons en présence, d'analyser le potentiel de reproduction sexuée et de dispersion par graines et de discuter de l'étendue de l'hybridation et ses conséquences évolutives. Que nous ont-elles révélées ?

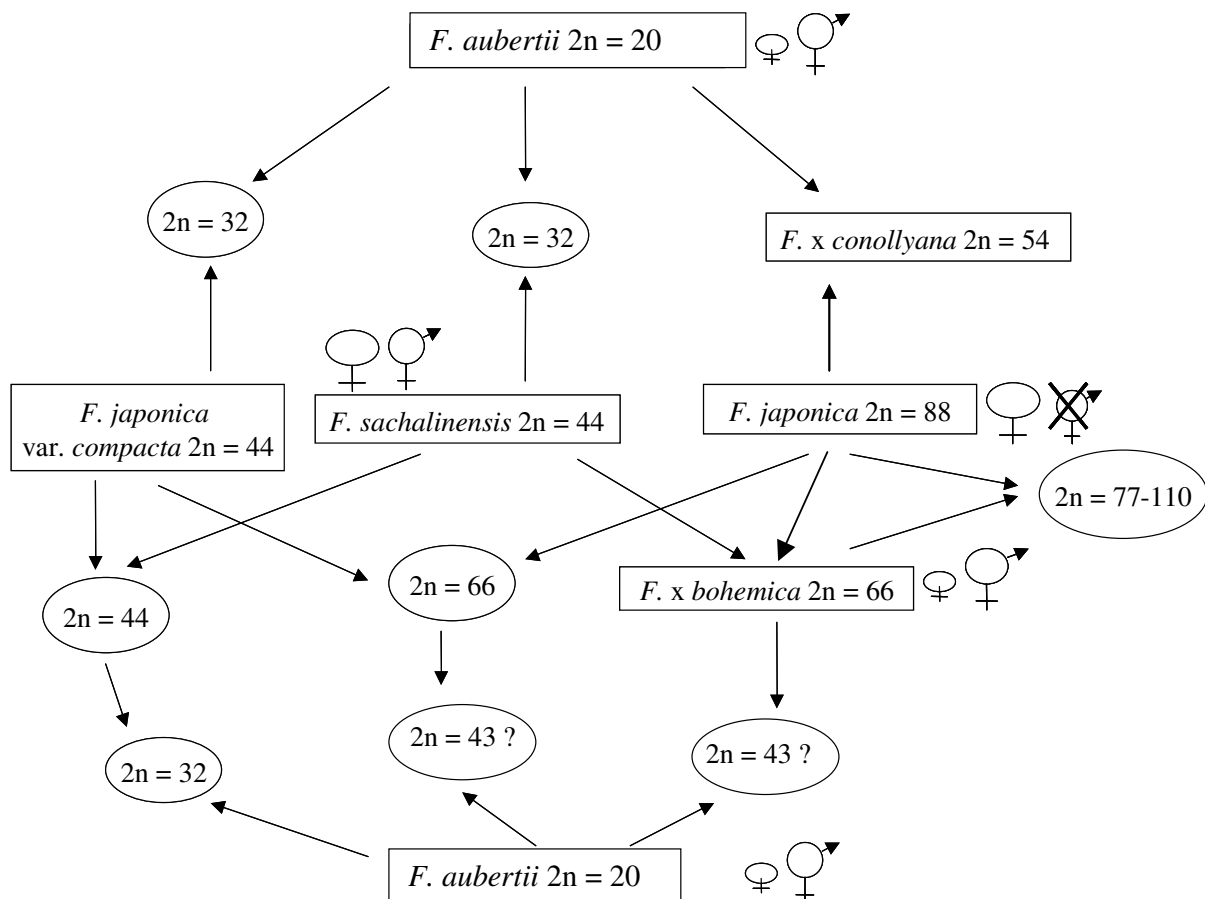
**6.1 Les études sur la génétique et la biologie reproductive des renouées du Japon :** Différents cas d'études ont établi le rôle de la génétique notamment de l'hybridation durant le processus d'invasion (Ellstrand and Schierenbeck 2000, Grosholz 2002, Hänfling and Kollmann 2002, Lee 2002, Müller-Schärer *et al.* 2004, Bleeker *et al.* 2007). Les exemples bien connus de création d'hybrides plus adaptés ayant une meilleure fitness sont *Spartina anglica* et *Senecio cambrensis*, tous deux originaires du Pays de Galles en Angleterre, *Senecio eboracensis*, originaire de la région de York en Angleterre, *Tragopogon mirus* et *T. miscellus*, tous deux originaires de l'Etat de Washington aux États Unis (Ferris *et al.* 1997, Ainouche *et al.* 2003, Abbott and Lowe 2004, Soltis *et al.* 2004, Salmon *et al.* 2005). L'hybridation est reconnue comme une force évolutive importante (Abbott 1992, Ellstrand and Schierenbeck 2000, Rieseberg and Wendel 2004). L'hybridation couplée à la polyploïdisation peut induire une diversification et une spéciation chez les plantes non-indigènes avec des conséquences génétiques, épigénétiques et phénotypiques importantes (Comai *et al.* 2000, Wendel 2000, Ozkan *et al.* 2001, Campbell 2004, Rieseberg and Wendel 2004, Soltis *et al.* 2004, Salmon *et al.* 2005). Il peut en résulter, notamment, des altérations génomiques dynamiques au niveau de la structure des chromosomes et de leur fonction (Wendel 2000, Liu and Wendel 2003) ; une augmentation de la diversité génétique avec la création de populations génétiquement et morphologiquement distinctes dans lesquelles les flux de gènes, les

assortiments chromosomiques et les recombinaisons peuvent produire de nouveaux génotypes et phénotypes (Ellstrand and Schierenbeck 2000, Doyle *et al.* 2004, Soltis *et al.* 2004, Hails and Morley 2005) ; des hybrides présentant une meilleure fitness que les espèces parentales dans le nouvel environnement (Barton 2001, Arnold *et al.* 2004, Lexer *et al.* 2004, Petit *et al.* 2004, Hails and Morley 2005).

L'étude, grâce aux marqueurs morphologiques, cytologiques et génétiques du patron d'hybridation et de la variation génétique et morphologique au sein des populations de *Fallopia* non-indigènes et invasifs (Krebs *et al.* 2010 ; Tiébré *et al.* 2007a) a permis d'apporter des informations sur l'étendue de l'hybridation et la diversité génotypique et morphologique au sein de ce complexe d'espèces. Il a été démontré l'occurrence d'hybridations interspécifiques et de polyploïdisation, une restauration de la reproduction sexuée et la création d'hybrides génétiquement et morphologiquement distincts des espèces parentales qui présentent une variation génotypique élevée. Au moins quatre taxons avec différents niveaux de ploïdie participent au processus d'invasion: *F. japonica* ( $2n = 88$ ), *F. sachalinensis* ( $2n = 44$ ), *F. aubertii* ( $2n = 20$ ) et l'hybride *F. x bohémica* ( $2n = 44$  à  $88$ , l'hexaploïde  $2n = 66$  est le plus fréquent) (**Figure 4**). L'espèce non-indigène *Fallopia japonica* est octoploïde et seul le clone mâle-stérile a été introduit. Il est représenté par un seul et même clone et présente une diversité génotypique faible (Tiébré *et al.* 2007a). Cette situation a aussi été observée dans les populations de Grande Bretagne (Hollingsworth *et al.* 1998, Hollingsworth and Bailey 2000b) et de République tchèque (Mandák *et al.* 2005). Dans les autres régions d'Europe continentale comme la France (Schnitzler 2002), les données existent en ce qui concerne le niveau de ploïdie ( $2n = 88$ , également), mais aucune étude moléculaire n'a été entreprise en vue de statuer sur la variation génotypique et la nature clonale exceptionnelle de cette espèce. En Allemagne et en Suisse, l'étude du patron d'hybridation et de ses conséquences pour la variation morphologique et génétique (Krebs *et al.*

2010) montrent que *F. japonica* est également octoploïde et monoclonal. Si cela s'avère exact, l'on serait en présence d'un taxon géant à l'échelle européenne. Des études de diversité génétique entreprises aux États Unis ont montré que, contrairement à l'Europe, *F. japonica* présente des niveaux modérés de diversité génétique (index de diversité de Simpson D varie entre 0.69 et 0.88), avec des individus mâles-fertiles et femelles et les populations semblent provenir d'un mélange de reproduction sexuée et végétative (Gammon *et al.* 2007, Grimsby *et al.* 2007). *Fallopia japonica* présente toutefois des individus ayant une grande variabilité morphologique. Les coefficients de variation des caractères morphologiques calculés (CV

se situent entre 8 % et 268 % (Tiébré *et al.* 2007a). Le caractère qui présente la plus grande variabilité (CV = 268 %) est la hauteur de la corde (hauteur située entre la base de feuille et le point d'insertion du pétiole); Le ratio de la largeur basale sur la hauteur de la feuille est le caractère qui présente une variation morphologique beaucoup moins importante (CV = 8 %). Etant donné la diversité génotypique faible observée, la variation morphologique observée peut par conséquent s'expliquer soit par une plasticité environnementale soit par une variation génétique insignifiante affectant un petit nombre de locus qui détermine l'apparence des individus.



**Figure 4 :** Les différentes possibilités d'hybridation entre les renouées du Japon (Child et Wade 2000).

*Fallopia japonica* est capable de s'hybrider en tant qu'espèce parentale mère avec d'autres

taxons non-indigènes en présence comme *F. aubertii* pour donner un hybride *F. x conollyana*

à  $2n = 54$  chromosomes, *F. sachalinensis* pour donner l'individu hexaploïde *F. x bohémica* et l'hybride *F. x bohémica* pour générer des individus ayant un nombre chromosomique variant entre 77 et 110 chromosomes (Tiébré *et al.* 2007a ; Saad *et al.* 2011). Cette situation a aussi été décrite en Grande Bretagne (Bailey 1988, Bailey *et al.* 1996, Bailey 2001). Child et Wade (2000) ont rapporté que *F. japonica* est aussi capable de s'hybrider avec *F. japonica* var. *compacta* pour donner un hybride à  $2n = 66$  chromosomes.

*Fallopia sachalinensis* est tétraploïde et est représenté par deux clones : un clone mâle-fertile et un clone mâle-stérile (Tiébré *et al.* 2007b). Une situation similaire observée en Grande-Bretagne (Pashley *et al.* 2007). Ce taxon présente une diversité génotypique faible (Tiébré *et al.* 2007a). La diversité génotypique faible observée est en accord avec celle observée en Grande Bretagne (Hollingsworth and Bailey 2000b, Pashley *et al.* 2007). Les travaux de Pashley *et al.* (2007) ont mis en évidence 8 génotypes sur 31 individus examinés, mais 2 génotypes dominant l'échantillon. En République tchèque, Mandák *et al.* (2005) ont trouvé une diversité génotypique plus élevée (16 génotypes sur 50 individus) avec une contribution plus équilibrée sur la base de marqueurs moins polymorphes (les isozymes). Cette situation laisse à penser que l'on serait en présence d'un gradient Est-Ouest de diversité génotypique avec le nombre de clones qui augmente en allant de la Grande-Bretagne vers la République tchèque. L'espèce *F. sachalinensis* est capable de s'hybrider avec *F. japonica* pour donner l'hybride hexaploïde *F. x bohémica* et avec *F. aubertii* pour donner un hybride avec 32 chromosomes. Cela a aussi été prouvé en Angleterre (Bailey 1988, Bailey *et al.* 1996, Bailey 2001). Child et Wade (2000) ont rapporté que ce taxon est capable de s'hybrider avec *F. japonica* var. *compacta* pour donner un hybride tétraploïde à  $2n = 44$  chromosomes. Le clone mâle-stérile de *F. sachalinensis* est le plus représenté. De ce fait, malgré qu'il puisse être un donneur de pollen pour les autres espèces de renouées non-indigènes, l'influence de *F. sachalinensis* dans le

processus d'hybridation et d'invasion au sein de ce complexe de plantes est actuellement limitée. Toutefois, son rôle ne doit pas être sous-estimé (Child et Wade 2000).

*Fallopia aubertii* est diploïde et est représenté par un seul clone hermaphrodite. Ce taxon présente aussi une diversité génotypique faible. L'analyse de la diversité génotypique chez cette espèce a constitué une première estimation du genre car aucune étude moléculaire n'avait été entreprise dans ce domaine à ce jour (Tiébré *et al.* 2007a). Cette analyse suggère que *F. aubertii* résulte probablement de multiplications clonales par les horticulteurs. *Fallopia aubertii* est un donneur de pollen pour *F. sachalinensis*, ce qui donne un hybride à 32 chromosomes. Il est également un donneur de pollen pour *F. japonica* avec lequel il forme l'hybride *F. x conollyana* à 54 chromosomes (Tiébré *et al.* 2007a ; Saad *et al.* 2011). L'hybride *F. x conollyana* est très fréquent dans les échantillons de graines prélevés sur *F. japonica*. En Grande Bretagne, la majorité des graines prélevées sur *F. japonica* sont aussi des graines de *F. x conollyana* (Bailey 1988, Bailey *et al.* 1996, Bailey 2001) et Child et Wade (2000) ont rapporté que *F. aubertii* est capable de s'hybrider avec *F. japonica* var. *compacta* et d'être rétro-croisé avec les hybrides issus de ces trois taxons. Les graines issues de ces croisements sont viables mais le rôle de *F. aubertii* dans le processus d'invasion est encore limité car les plantules issues de l'hybridation n'arrivent pas à s'établir dans la nature (Tiébré *et al.* 2007b ; Saad *et al.* 2011) ; une situation similaire a été observée en Angleterre (Bailey 2001, 2003b).

La variété *compacta* est décrite comme une plante ornementale rare (Lambinon *et al.* 2004). Dans le cadre des travaux de Tiébré *et al.* (2007a), le statut sexuel et la variation génotypique et morphologique de ce taxon n'ont pas été étudiés. Le seul individu identifié au départ comme tel s'est avéré être probablement un hybride *F. x bohémica*. Néanmoins, des études conduites en Grande Bretagne (Bailey and Stace 1992, Bailey 1994, Child and Wade 2000) ont montré que *F. japonica* var. *compacta* est capable de s'hybrider avec *F. japonica*, *F. aubertii* et *F. sachalinensis* et

d'augmenter ainsi la variation génotypique et le succès invasif des renouées non-indigènes. Ces auteurs suggèrent que son rôle dans le patron d'hybridation ne doit pas être négligé. Comme nous pouvons le constater, le potentiel d'hybridation interspécifique et d'évolution des renouées du Japon est élevé. Cependant, les investigations n'ont mis en évidence qu'une seule forme hybride à l'état adulte sur le terrain (Tiébré *et al.*, 2008). Il s'agit de *Fallopia x bohémica*. Cet hybride présente différents niveaux de ploïdie qui varient du tétraploïde à l'octoploïde. En Belgique, il est représenté par des clones mâles-fertiles et présente une grande variation morphologique et génotypique. Une diversité génotypique élevée a également été observée dans les populations de *F. x bohémica* en Grande-Bretagne et en République tchèque (Hollingsworth *et al.* 1998, Hollingsworth and Bailey 2000b, Mandák *et al.* 2005). En Grande-Bretagne, cinq génotypes ont été détectés sur 23 plants analysés (Hollingsworth and Bailey 2000b) et en République tchèque, Mandák *et al.* (2005) ont trouvé 33 génotypes sur 88 plants. L'analyse par les tests d'assignation entreprise (Tiébré *et al.* 2007a) a montré que la majorité de ces hybrides forment des clones génétiquement distincts des espèces parentales putatives (*F. japonica* et *F. sachalinensis*) et que les autres génotypes paraissent issus de rétro-croisements avec les espèces parentales car ils présentent différents degrés de mélange de pool génique avec une contribution importante du pool génique individualisé de *F. x bohémica* (Tiébré *et al.* 2007a).

Deux hypothèses ont été avancées pour expliquer la différenciation génétique des hybrides par rapport aux espèces parents. La première est de considérer que les génotypes hybrides ont été introduits indépendamment des espèces parentales. Dans ce cas, les flux de gènes et les rétro-croisements ont pu produire de nouveaux génotypes et augmenter la diversité génotypique chez *F. x bohémica*. La deuxième hypothèse est de considérer qu'en plus de la possibilité d'introduction multiple, la multiplication sexuée par hybridation peut être à l'origine de cette diversité génotypique et morphologique.

Des études récentes ont montré que l'hybridation chez les individus polyploïdes est souvent accompagnée de changements rapides dans la structure des chromosomes avec dans le cas des marqueurs dominants une perte de fragments parentaux et une addition de nouveaux fragments (Ozkan *et al.* 2001, Salmon *et al.* 2005). Dans le cadre de l'étude de Tiébré *et al.* (2007a), l'hypothèse des changements rapides dans la structure des chromosomes semble la plus probable pour expliquer la différenciation observée chez *F. x bohémica* car 16% des bandes RAPD observées sont spécifiques aux hybrides *F. x bohémica* (Tiébré *et al.* 2007). Des études complémentaires doivent être menées pour vérifier ces deux hypothèses. Des changements évolutifs rapides ont également été observés chez les populations de blé du groupe Aegilops-Triticum (Ozkan *et al.* 2001) et chez *Spartina anglica* (Salmon *et al.* 2005). Chez cette dernière, les études entreprises sur des populations synthétiques ont montré que trois fragments du génome parental étaient absents chez les hybrides et 11 nouveaux fragments ont été trouvés. En ce qui concerne le groupe Aegilops-Triticum, deux types de mutation ont été observés : d'une part les auteurs ont observé une perte de séquence du génome d'un des deux parents et, plus rarement, un gain de nouveau fragment non détecté dans les espèces parentales. Les auteurs ont conclu que les gains de bandes résulteraient de modifications épigénétiques.

## **6.2 La contribution de l'hybridation au succès d'invasion des renouées du Japon**

Le succès d'invasion des plantes non-indigènes a été directement associé aux traits d'histoire de vie de ces espèces végétales et plus particulièrement à leur mode de reproduction et leur capacité de dispersion (Tiébré *et al.* 2007). Les plantes invasives ont communément une grande capacité reproductive et un potentiel de régénération végétative élevé (Baker 1974, Kolar and Lodge 2001). Les théories suggèrent que la grande variabilité génotypique engendrée par l'hybridation et les interactions entre génotype et environnement contribuent à l'adaptation et au succès invasif des hybrides formés (Song



*et al.* 1995, Comai *et al.* 2000, Ellstrand and Schierenbeck 2000, Ozkan *et al.* 2001, Petit *et al.* 2004, Rieseberg and Wendel 2004, Hails and Morley 2005). Bien que reconnue comme importante, il existe très peu d'études qui ont exploré la génétique notamment l'hybridation comme une voie pour la création de nouvelles adaptations et l'accroissement du succès invasif des espèces non-indigènes (Vilà *et al.* 2000, Abbott and Lowe 2004, Hails and Morley 2005, Bleeker *et al.* 2007).

L'hybride *Fallopia x bohémica* a toujours été considéré comme rare en Belgique et décrit comme un hybride d'origine horticole (Lambinon *et al.* 2004). Toutefois, l'analyse de la distribution spatiale de *F. x bohémica*, basée sur les données cytologiques et moléculaires (Tiébré *et al.* 2007a ; Tiébré *et al.* 2008), a permis de démontrer que cet hybride est maintenant largement répandu en Europe et que sa fréquence d'occurrence dépend des régions. Dans certaines régions, il représente le taxon dominant et dans d'autres, il est très peu représenté (Meerts et Tiébré 2007). Une distribution étendue de *F. x bohémica* a aussi été rapporté en Grande Bretagne (Bailey *et al.* 1996, Bailey et Wisskirchen 2006) et en République tchèque (Mandák *et al.* 2004). Dans les autres pays comme la France, l'Allemagne, l'Italie, la Pologne et la Suède, les données de distribution existent mais elles sont incomplètes et sont souvent limitées à une région donnée ((Bailey et Wisskirchen 2006). En République tchèque, les travaux de Bímová *et al.* (2003) ont montré que l'hybride *F. x bohémica* présente un taux de multiplication végétative élevé comparé aux espèces parentales. Selon Pyšek *et al.* (2003), cette grande capacité de régénération végétative, couplée à la nature hybride, peut expliquer le succès d'invasion de *F. x bohémica* à l'échelle régionale. Deux hypothèses ont été émises pour expliquer le succès d'invasion des renouées hybrides. La première hypothèse est de considérer que l'hybride a toujours été présent mais la difficulté des botanistes à l'identifier sur le terrain a peut être amené à le confondre avec *F. japonica*. Cette hypothèse est en accord avec les résultats de l'analyse statistique réalisée sur les données morphologiques des renouées du Japon

(Tiébré *et al.* 2007a). Cette étude a relevé qu'aucune confusion n'est possible sur le terrain en ce qui concerne *F. sachalinensis* et *F. auberti*. Ces deux taxons sont parfaitement distinguables, l'un pour ses très grandes feuilles poilues et l'autre pour ses très petites feuilles et sa morphologie grimpante. *Fallopia x bohémica*, quant à lui, est très proche morphologiquement de *F. japonica*. Seul le caractère cordiforme à la base des feuilles de *F. x bohémica* et la présence de poils courts sur la face extérieure permettent de différencier ces deux taxons. L'hypothèse d'une mauvaise identification des hybrides a aussi été avancée par Bailey et Wisskirchen (2006). Dans une étude de la distribution de *F. x bohémica* à l'échelle européenne, ces deux auteurs ont remarqué que des données de distribution étaient manquantes dans certaines régions. Ils ont argumenté cette disparité par une évolution différentielle des hybrides en fonction des régions ou une incapacité des naturalistes à identifier ce taxon sur le terrain. Seules des études moléculaires portant sur les échantillons d'herbiers peuvent apporter sans doute des éléments de réponse.

La deuxième hypothèse est de considérer que nous sommes en présence d'une invasion récente de *F. x bohémica* non encore documentée dans la flore. Cette hypothèse est très difficile à argumenter. En effet, il a été démontré, d'une part, que les événements de recrutement (germination de graines et établissement de plantules) ne sont pas observés dans la nature (Tiébré *et al.* 2007b), la banque de graine des renouées du Japon, transitoire, ne permet pas de maintenir un potentiel de colonisation par les individus hybrides à long-terme et la dynamique de distribution de *F. x bohémica* dans le paysage, i.e. le taux d'accroissement des individus dans les taches d'habitats colonisés et le taux de colonisation de nouvelles taches d'habitats, est inférieure à la dynamique de distribution de *F. japonica* (Tiébré *et al.* 2008), malgré la pression de propagules hybrides élevée (Tiébré *et al.* 2007b). D'autre part, la présence d'hybrides *F. x bohémica* génétiquement distincts des espèces parentales dans la nature et qui présentent une diversité génotypique élevée, suggèrent que des établissements de



plantules ont bien lieu (Tiébré *et al.* 2007b). Ces arguments, mis en ensemble, laissent à penser que la germination des graines et l'établissement des plantules sont rares dans la nature et se produisent à très faible fréquence, comparés à la pluie de graines importante (Tiébré *et al.* 2007b). Ce faible recrutement de plantules est toutefois suffisant pour permettre une expansion rapide de *F. x bohémica*. L'hypothèse d'une invasion récente de *F. x bohémica*, suite à l'hybridation et à un rare recrutement de plantules dans la nature, a aussi été adoptée en République tchèque (Pyšek *et al.* 2003, Mandák *et al.* 2004, Mandák *et al.* 2005). Des études complémentaires doivent être menées pour connaître les conditions optimales de germination et d'établissement des plantules de *F. x bohémica*. Soltis *et al.* (2004) ont observé des taux de mortalité élevés chez les plantules hybrides de *Tragopogon mirus* et *T. miscellus*. Une situation similaire a été rapportée chez les plantules hybrides de *Senecio cambrensis* (Abbott and Forbes 2002). Trois arguments ont été avancés pour expliquer les taux de mortalité élevés des nouveaux hybrides formés.

Le premier argument stipule que les plantules qui ne sont pas écologiquement différenciées des plantes-mères ne peuvent pas être assez compétitives à cause de l'abondance de ces dernières dans la zone de dispersion (Levin 2000). Un argument complémentaire stipule que le nombre élevé de descendants générés par les individus parents mis en relation avec l'infériorité compétitive des hybrides ne permet pas à ces derniers de coloniser des sites ouverts dans la zone de dispersion. Dans cette étude, l'analyse de la pluie de graines observée chez deux clones de *F. japonica* (Tiébré *et al.* 2007b) a montré que la majorité des graines hybrides se dispersent au pied des plantes-mères. En accord avec les hypothèses émises, cette situation peut expliquer le fait que nous n'ayons pas trouvé de preuve d'établissement de plantules issues de la germination des graines autour des clones de renouées du Japon dans la nature. Le deuxième argument suggère que les rétro-croisements entre les hybrides polyploïdes et les individus parents génèrent souvent des descendants qui présentent une fitness peu

élevée et infertiles (Levin 1975, Felber 1991). Cela a été démontré chez *Senecio cambrensis* où les hybrides qui sont issus de rétro-croisements avec *S. squalidus* sont infertiles et ceux issus de rétro-croisements avec *S. vulgaris* présentent un taux de fructification bas (Ingram and Noltie 1995, Lowe and Abbott 2004). L'étude entreprise par Tiébré *et al.* (2007b) a montré que l'hybride *F. x bohémica* présente un taux de fructification nul et que la majorité des graines prélevées sur *F. japonica* et qui présentent une fitness peu élevée, proviennent de rétro-croisements avec *F. x bohémica*. Le troisième argument émis pour expliquer la mortalité des plantules formées est l'occurrence de perturbations démographiques et environnementales qui empêchent l'établissement des plantules hybrides (Shaffer 1987, Lande 1988). En effet, l'augmentation du nombre et de la taille des populations est un pré-requis pour l'établissement et la dispersion de nouveaux taxons. Abbott and Forbes (2002) ont analysé la dispersion des populations d'hybride *Senecio cambrensis* dans la région d'Edinburgh en Angleterre. Ces auteurs ont montré que les sites favorables à la dispersion de ce taxon ont été perturbés au cours des huit années d'investigation et que ces perturbations ont probablement participé à l'extinction de ce taxon dans la région. L'analyse spatiale de la distribution et de dynamique de colonisation des populations de renouées du Japon entreprise par Tiébré *et al.* (2008) a montré que les habitats perturbés, zones de prédilection des renouées du Japon, ont connu de nombreuses perturbations avec la construction de nouveaux bâtiments commerciaux et d'habitation et des déplacements de sol. Toutes ces perturbations ont pu créer des conditions défavorables à l'installation et/ou à la survie des plantules hybrides *Fallopia x bohémica* sur le terrain. Des essais de germination qui prennent en compte la compétition, les perturbations démographiques et environnementales pourront mettre en évidence les conditions optimales qui favorisent la germination et l'établissement des plantules hybrides dans le paysage.

### 6.3 Quelles sont les implications de l'évolution des renouées du Japon sur les priorités de gestion et les mesures préventives :

Les études susmentionnées ont montré que la mise en commun de deux espèces asiatiques apparentées mais géographiquement isolées dans leur aire d'indigénat et se reproduisant principalement par voie végétative, un mâle-stérile *Fallopia japonica* et un hermaphrodite *F. sachalinensis*, a probablement créé un hybride, *F. x bohémica*. En moins d'un demi-siècle (Verloove 2006), *F. x bohémica* a augmenté son nombre de populations et est aujourd'hui largement répandu en Europe (Bailey and Wisskirchen 2006 ; Tiébré *et al.* 2007a) et aux États Unis (Child and Wade 2000). Cet hybride possède une grande diversité morphologique et génotypique et un pouvoir de régénération végétatif plus élevé que les espèces parents (Bímová *et al.* 2003), ce qui rend le contrôle chimique et mécanique difficile (Bímová *et al.* 1999). Les différences entre hybrides (*F. x bohémica* dans notre cas) et les taxons parents (*F. japonica* et *F. sachalinensis*) peuvent être à l'origine de la résistance des populations aux pratiques de gestion et de contrôle. Malheureusement à ce jour, aucune carte de distribution de l'hybride *F. x bohémica* n'a été éditée et l'on dispose de peu d'informations sur les facteurs qui influencent la stabilité et l'expansion de *F. x bohémica*. Il apparaît donc qu'avant de faire des essais de gestion des renouées du Japon s.l., il faut identifier et cartographier les hybrides *F. x bohémica* et ensuite étudier comment l'hybridation influence l'efficacité des mesures de contrôle chimique, mécanique et biologique. Il a également été démontré que l'hybride *F. x bohémica* est capable de se retro-croiser avec les espèces parentes. En effet, la majorité des graines produites par l'individu mâle-stérile *F. japonica* sont issues de rétro-croisements avec l'hybride *F. x bohémica* (Tiébré *et al.* 2007b). Cela a permis la restauration de la reproduction sexuée qui manquait chez l'individu mâle-stérile *F. japonica* et la diversité

génotypique qui manquaient chez les espèces parentales. En outre, les graines formées sont capables de se disperser à plus de 16 m, laissant la possibilité de fonder de nouvelles populations génétiquement distinctes (Tiébré *et al.* 2007b). De fait, l'hybride *F. x bohémica* est devenu une composante majeure de la reproduction sexuée et du succès invasif des renouées du Japon. Des mesures préventives doivent être prises pour empêcher la floraison chez les renouées du Japon et chez *F. x bohémica* en particulier. Les investigations n'ont pas permis d'identifier des plantules issues de la germination des graines sur le terrain. Les taux de germination des graines hybrides sont significativement réduits après passage au froid et la banque de graine n'est pas permanente (Tiébré *et al.* 2007b). Dans la perspective du réchauffement climatique, des hivers doux pourraient favoriser la germination des plants hybrides sur le terrain. Il est donc important de tenir compte du facteur environnemental et surtout du réchauffement climatique dans l'élaboration de stratégies de gestion. Enfin, l'analyse spatiale de la distribution des renouées du Japon fournit également des indications pour la gestion à l'échelle du paysage (Tiébré *et al.* 2008). Les résultats de la sélection d'habitats montrent que les habitats perturbés par l'homme comme les terrains vagues, les habitats rudéraux, les abords des zones linéaires (routes, chemins de fer et cours d'eau) et des forêts sont préférés par les hybrides *F. x bohémica* et les autres renouées du Japon (Tiébré *et al.* 2008). Ceci implique de gérer les habitats perturbés pour prévenir l'invasion par les renouées du Japon. Les résultats ont également montré que la dynamique d'expansion des individus existants dans les taches d'habitats est élevée et la dynamique de colonisation de nouvelles taches d'habitats est basse. Ces résultats suggèrent de limiter les clones existants et de gérer en priorité les habitats envahis par les renouées du Japon.

## 7 CONCLUSION ET PERSPECTIVES

La prévention, la gestion et le contrôle des espèces non-indigènes invasives sont devenus

des enjeux importants. Gérer et surveiller les populations d'espèces invasives demande de

disposer de données, biologique, écologique, génétique et biogéographique afin de développer des stratégies de gestion intégrée. Le rôle de l'étude de la biologie des populations est maintenant reconnue comme essentielle pour mieux comprendre les espèces non-indigènes invasives. Par conséquent, les mesures de gestion et de contrôle doivent prendre en compte la variabilité des caractères entre morphotypes et le rôle que joue la reproduction dans le

succès invasif des taxons. Bien que loin d'être exhaustives, les connaissances développées dans cette synthèse bibliographique devraient permettre de comprendre certains mécanismes de l'invasion et de fournir des pistes de réflexion pour les stratégies de contrôle et/ou de gestion qui prennent en compte aussi bien les modes de reproduction que les interactions génotype x environnement.

## 8 REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé par la Politique Scientifique Fédérale et fait partie du projet INPLANBEL : « les plantes envahissantes en Belgique: tendances, processus et contrôle » (contrat EV/11/27C). Nous tenons à remercier John Bailey pour son aide concernant l'identification cytologique de nos échantillons références, Béatrice Lagrange

pour l'assistance technique sur le terrain, et deux relecteurs anonymes pour leurs suggestions utiles. Nous tenons également à remercier le Ministère de L'Education et la Recherche Scientifique de la République de Côte d'Ivoire pour le financement de la recherche de M.-S. Tiébré.

## 9 BIBLIOGRAPHIE

- Abbott RJ: 1992. Plant invasions, interspecific hybridization and the evolution of new plant taxa. *Trends in Ecology and Evolution* 7:401-405.
- Abbott RJ: 2000. Hybrid origin of the Oxford Ragwort, *Senecio squalidus* L. *Watsonia* 23:123-138.
- Abbott RJ. and Forbes DG: 2002. Extinction of the Edinburgh lineage of the allopolyploid neospecies, *Senecio cambrensis* Rosser (Asteraceae). *Heredity* 88:267-269.
- Abbott RJ. and Lowe AJ: 2004. Origins, establishment and evolution of new polyploid species: *Senecio cambrensis* and *S. eboracensis* in the British Isles. *Biological Journal of the Linnean Society* 82:467-474.
- Ainouche ML, Baumel A, Salmon A. and Yannic G: 2003. Hybridization, polyploidy and speciation in *Spartina* (Poaceae). *New phytologist* 161:165-172.
- Allendorf FW. and Lundquist LL: 2003. Introduction: population biology, evolution and control of invasive species. *Conservation Biology* 17:24-30.
- Arafeh RMH, Sapir Y, Shmida A, Iraki N, Fragman O. and Comes HP: 2002. Patterns of genetic and phenotypic variation in *Iris haynei* and *I. atrofusca* (*Iris* sect. *Oncocyclus* = the royal irises) along an ecogeographical gradient in Israel and the West Bank. *Molecular Ecology* 11:39-53.
- Arnold ML, Bouck AC. and Cornman RS: 2004. Verne Grant and Louisiana irises: is there anything new under the sun? *New phytologist* 161:143-149.
- Artyukova EV, Kholina AB, Kozyrenko MM. and Zhuravlev YN: 2004. Analysis of genetic variation in rare endemic species *Oxytropis chankaensis* Jurtz. (Fabaceae) using RAPD markers. *Russian Journal of Genetics* 40:710-716.
- Bailey JP: 1988. Putative *Reynoutria japonica* Houtt. x *Fallopia baldschuanica* (Regel) Holub hybrids discovered in Britain. *Watsonia* 17:163-164.
- Bailey JP: 1994. Reproductive biology and fertility of *Fallopia japonica* (Japanese knotweed) and its hybrids in the British Isles. Pages 141-158 in L. C. De Waal, L. E. Child, P. M. Wade, and J. H. Brock, editors. *Ecology and*

- management of invasive riverside plants. John Wiley and Sons, Chichester, England.
- Bailey JP: 2001. Fallopiya x conollyana the railway-yard knotweed. *Watsonia* 23:539-541.
- Bailey JP: 2003a. Japanese Knotweed s. l. at home and abroad. Pages 183-196 in L. Child, J. H. Brock, G. Brundu, K. Prach, P. Pyšek, M. Wade, and M. Williamson, editors. Plant invasions: ecological threats and management solutions. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Bailey JP: 2003b. New records for Fallopiya x conollyana: is it truly such a rarity? *Notes Watsonia* 24:451-453.
- Bailey JP, Child L. and Conolly AP: 1996. A survey of the distribution of Fallopiya x Bohemica (Chrték & Chrtkova) J. Bailey (Polygonaceae) in the British Isles. *Watsonia* 21:187-198.
- Bailey JP. and Stace CA: 1992. Chromosome number, morphology, pairing, and DNA values of species and hybrids in the genus Fallopiya (Polygonaceae). *Plant Systematics and Evolution* 180:29-52.
- Bailey JP. and Wisskirchen R: 2006. The distribution and origins of Fallopiya x bohemica (Polygonaceae) in Europe. *Nordic Journal of Botany* 24:173-199.
- Baker HG: 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. Pages 147-169 in Baker HG. and Stebbins GL, editors. The genetics of colonizing species. Academic, New York, USA.
- Baker HG: 1974. The evolution of weeds. *Annual review of ecology and systematics* 5:1-24.
- Barrett SCH. and Husband BC: 1990. Genetics of plant migration and colonization. Pages 254-277 in Brown AHD, Clegg MT, Kahler AL. and Weir BS, editors. Plant population genetics, breeding, and genetic resources. Sinauer, Sunderland.
- Barton NH: 2001. The role of hybridization in evolution. *Molecular Ecology* 10:551-568.
- Bazzaz FA: 1986. Life history of colonizing plants: Some demographic, genetic, and physiological features. Pages 96-110 in Mooney HA. and Drake JA, editors. Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. Springer-Verlag, New York.
- Beerling DJ: 1991. The effect of riparian land use on the occurrence and abundance of Japanese knotweed Reynoutria japonica on selected rivers in South Wales. *Biological Conservation* 55:329-337.
- Beerling DJ, Bailey JP. and Conolly AP: 1994. Biological flora of the British Isles. Fallopiya japonica (Houtt.) Ronse Decraene. *Journal of Ecology* 82:959-979.
- Bímová KBE, Mandák B. and Pyšek P: 1999. Experimental control of Reynoutria: a comparative study of three congeners. in Brundu G, editor. Proceedings 5th International Conference on the Ecology of Invasive Alien Plants, Sardinia.
- Bímová KBE, Mandák BBC. and Pyšek P: 2003. Experimental study of vegetative regeneration in four invasive Reynoutria taxa (Polygonaceae). *Plant ecology* 166:1-11.
- Bleeker W, Schmitz U. and Ristow M: 2007. Interspecific hybridization between alien and native plant species in Germany and its consequences for native biodiversity. *Biological Conservation* 137:248-253.
- Blossey B. and Nötzold R: 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* 83:887-889.
- Bossdorf O, Auge H, Lafuma L, Rogers WE, Siemann E. and Prati D: 2005. Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia* 144:1-11.
- Boyer M: 2002. Cartographie des renouées du Japon sur le réseau hydrographique du bassin Rhone-Méditerranée-Corse (Hors Saone-Doubs). in Journées



- techniques nationales "renouées". Association Echel, Besançon, France.
- Bretagnolle F, Felber F, Calame FG. and Küpfer P : 1998. La polyploïdie chez les plantes.
- Brown AHD. and Marshall DR: 1981. Evolutionary changes accompanying colonization in plants. Pages 351-363 in Scudder GGE. and Reveal JL, editors. *Evolution today*. Carnegie-Mellon University, Pittsburg.
- Cattell MV. and Karl SA: 2004. Genetics and morphology in a *Borrchia frutescens* and *B. arborescens* (Asteraceae) hybrid zone. *American Journal of Botany* 91:1757-1766.
- Child L. and Wade M: 2000. The Japanese knotweed manual. Packard Publishing Limited, Chichester, West Sussex.
- Child LE, De Waal LC, Wade M. and Palmer JP: 1992. Control and management of Reynoutria species (knotweed). *Aspects of Applied Biology* 29:295-307.
- Collingham YC, Wadsworth RA, Huntley B. and Hulme PE: 2000. Predicting the spatial distribution of non-indigenous riparian weeds: issues of spatial scale and extent. *Journal of Applied Ecology* 37 (Suppl. 1):13-27.
- Comai L, Tyagi AP, Winter K, Holmes-Davis R, Reynolds SH, Stevens Y. and Byers B: 2000. Phenotypic instability and rapid gene silencing in newly formed Arabidopsis allotetraploids. *The Plant Cell* 12:1551-1567.
- Cotrim HC, Chase MW. and Pais MS: 2003. *Silene rothmaleri* P. Silva (Caryophyllaceae), a rare, fragmented but genetically diverse species. *Biodiversity and Conservation* 12:1083-1098.
- Craven RB, Eliason DA, Fancy DB, Reiter P, Campos EG, Jakob WL, Smith GC, Bozzi CJ, Moore CG, Maupia GO. and Monath TP: 1988. Importation of *Aedes albopictus* and other exotic mosquito species into the United States in used tires from Asia. *Journal of the American Mosquito Control Association* 4:138-142.
- Crawley MJP, Harvey PH. and Purvis A: 1996. Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351:1251-1259.
- Daehler CC: 1998. The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants: ecological insights and comparison to agricultural weeds. *Biological Conservation* 84:167-180.
- Daehler CC: 2001. Two ways to be an invader, but one is more suitable for ecology. Pages 101-102 in The Ecological Society of America 86th annual meeting. Bulletin of the Ecological Society of America, Monona Terrace Madison Wisconsin.
- Daehler CC. and Strong DR: 1994. Variable reproductive output among clones of *Spartina alterniflora* (Poaceae) including San Francisco Bay, California: the influence of herbivory, pollination and establishment rate. *American Journal of Botany* 81:307-313.
- D'Antonio CM. and Vitousek PM: 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass-fire cycle, and the global change. *Annual review of ecology and systematics* 23:63-87.
- Davis MA. and Thompson K: 2000. Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *The Ecological Society of America* 81:101-102.
- de Waal LC: 1995. Treatment of *Fallopia japonica* near water - a case study. Pages 203-212 in Pyšek P, Prach K, Rejmánek M. and Wade M, editors. Plant invasions - general aspects and special problems. SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands.
- Décamps H : 2004. L'écologie du paysage ou l'ambition paysagère de l'écologie. *La Lettre de l'IFB* 5:2pp.
- Didham RK, Tylianakis JM, Hutchison MA, Ewers RM. and Gemmill NJ : 2005. Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology and Evolution* 20:470-474.



- Dong M, Bao-Rong L, Zhang H-B, Chen J-K. and Li B: 2006. Role of sexual reproduction in the spread of an invasive clonal plant *Solidago canadensis* revealed using intersimple sequence repeat markers. *Plant Species Biology* 21:13-18.
- Doyle J J, Doyle JL, Rauscher JT. and Brown AHD: 2004. Diploid and polyploid reticulate evolution throughout the history of the perennial soybeans (*Glycine* subgenus *Glycine*). *New phytologist* 161:121-132.
- Ellstrand NC. and Roose ML: 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *American Journal of Botany* 74:123-131.
- Ellstrand NC. and Schierenbeck KA: 2000. Hybridisation as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? In variation and evolution in plants and microorganisms: toward a new synthesis 50 years after Stebbins. *Proceedings National Academy of Sciences* 97:7043-7050.
- Engel CR, Daguin C and Serrão EA: 2006. When is a hybrid a hybrid? A counter-reply to Wallace *et al.* *Molecular Ecology* 15:3481-3482.
- Esselman EJ, Jianqiang L, Crawford DJ, Windus JL. and Wolfe AD: 1999. Clonal diversity in the rare *Calamagrostis porteri* ssp. *insperata* (Poaceae): comparative results for allozymes and random amplified polymorphic DNA (RAPD) and intersimple sequence repeat (ISSR) markers. *Molecular Ecology* 8:443-451.
- Falk-Petersen J, Bohn T. and Sandlund OT: 2006. On the numerous concepts in invasion biology. *Biological invasions* 8:1409-1424.
- Felber F: 1991. Establishment of a tetraploid cytotype in a diploid population: effect of the relative fitness of the cytotypes. *Journal of Evolutionary Biology* 4:195-207.
- Ferris C, King RA. and Gray AJ: 1997. Molecular evidence for the maternal parentage in the hybrid origin of *Spartina anglica* C.E. Hubbard. *Molecular Ecology* 12:2033-2043.
- Fjellheim S, Elven R. and Brochmann C: 2001. Molecules and morphology in concert. II. The *Festuca brachyphylla* complex (Poaceae) in Svalbard. *American Journal of Botany* 88:869-882.
- Forman RTT. and Godron M: 1986. Landscape Ecology. John Wiley and Sons, New York.
- Fox MD: 1990. Mediterranean weeds: exchanges of invasive plants between the five Mediterranean regions of the world. in Di Castri F, Hansen AJ. and Debussche M, editors. Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands.
- Gabrielsen TM. and Brochmann C: 1998. Sex after all: high levels of diversity detected in the arctic clonal plant *Saxifraga cernua* using RAPD markers. *Molecular Ecology* 7:1701-1708.
- Gaillard V, Voinot JB. and Solviche A : 2002. Expérimentation de méthodes de régulation non chimique des renouées du Japon. in Journées techniques nationales "renouées". Association Echel, Besançon, France.
- Gammon MA, Grimsby JL, Tsirelson D. and Kesseli RV: 2007. Molecular and morphological evidence reveals introgression in swarms of the invasive taxa *Fallopia japonica*, *F. sachalinensis*, and *F. x bohemica* (Polygonaceae) in the United States. *American Journal of Botany* 94:948-956.
- Gaskin JF. and Schaal BA: 2002. Hybrid *Tamarix* widespread in U.S. invasion and undetected in native Asian range. *Proceedings National Academy of Sciences* 99:11256-11259.
- Green RE: 1997. The influence of numbers released on the outcome of attempts to introduce exotic bird species to New Zealand. *Journal of Animal Ecology* 66:25-35.
- Grimsby JL, Tsirelson D, Gammon MA. and Kesseli RV: 2007. Genetic diversity and clonal vs. sexual reproduction in

- Fallopia spp. (Polygonaceae). *American Journal of Botany* 94:957-964.
- Grosholz E. 2002. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17:22-27.
- Grotkopp E, Rejmánek M. and Rost T: 2002. Towards a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *American Naturalist* 159:396-419.
- Gurevitch J. and Padilla D: 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution* 19:470-474.
- Hails RS. and Morley K: 2005. Genes invading new populations: a risk assessment perspective. *Trends in Ecology and Evolution* 20:245-252.
- Hänfling B. and Kollmann J: 2002. An evolutionary perspective of biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17:545-546.
- Hangenbroek HH, Ouborg NJ, Santamaría L. and Schwenk K: 2002. Clonal diversity and structure within a population of the pondweed *Potamogeton pectinatus* foraged by Bewick's swans. *Molecular Ecology* 11:2137-2150.
- Hansen KT, Elven R. and Brochmann C: 2000. Molecules and morphology in concert: tests of some hypotheses in arctic *Potentilla* (Rosaceae). *American Journal of Botany* 87:1466-1479.
- Hanski I. and Gilpin M: 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:3-16.
- Hegarty M J. and Hiscock SJ: 2005. Hybrid speciation in plants: new insights from molecular studies. *New phytologist* 165:411-423.
- Hollingsworth ML. and Bailey JP: 2000a. Evidence for massive clonal growth in the invasive weed *Fallopia japonica* (Japanese knotweed). *Botanical Journal of the Linnean Society* 133:463-472.
- Hollingsworth ML. and Bailey JP: 2000b. Hybridisation and clonal diversity in some introduced *Fallopia* species (Polygonaceae). *Watsonia* 23:111-121.
- Hollingsworth ML, Hollingsworth PM, Jenkins GI, Bailey JP. and Ferris C: 1998. The use of molecular markers to study patterns of genotypic diversity in some invasive alien *Fallopia* spp. (Polygonaceae). *Molecular Ecology* 7:1681-1691.
- Holub J: 1971. *Fallopia* Adans. 1763 instead of *bilderdykia* Dum. *Folia Geobotanica and Phytotaxonomica* 6:171-177.
- Hussey BMJ, Anderson D. and Loney S: 1992. A checklist of plants found growing in a native or naturalized state on Culeenup Australia. *West Australian Naturalist* 19:35-43.
- Ingram R. and Noltie HJ: 1995. *Senecio cambrensis* Rosser, Biological Flora of the British Isles. *Journal of Ecology* 83:537-546.
- IUCN: 2000. IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss caused by alien invasive species. IUCN, Gland 24.
- Keane RM. and Crawley MJ: 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17:164-170.
- Kim JY. and Park CW: 2000. Morphological and chromosomal variation in *Fallopia* section *Reynoutria* (Polygonaceae) in Korea. *Brittonia* 52:34-48.
- Kolar CS. and Lodge DM: 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* 16:199-204.
- Kowarik I: 1995. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In: Pysek P, Prach K, Rejmanek M. and Wade MJ, eds. Plant invasions: general aspects and special problems. Amsterdam, The Netherlands: SPB Academic Publishing.
- Krebs C, Mahy G, Matthies D, Schaffner U., Tiébré M-S. and Bizoux J-P: 2010. Taxa distribution and RAPD markers

- indicate different origin and regional differentiation of hybrids in the invasive *Fallopia* complex in central-western Europe. *Plant Biology* 12 : 215-223.
- Lambinon J, Delvosalle L. and Duvigneaud J : 2004. Nouvelle flore de la Belgique, du grand-duché de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermaphytes). Jardin Botanique National de Belgique, Meise, Belgique.
- Lande R : 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241:1455-1460.
- Lee CE : 2002. Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution* 17:386-391.
- Leger EA. and Rice KJ: 2003. Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition. *Ecology Letters* 6:257-264.
- Levin DA: 1975. Minority cytotype exclusion in local plant populations. *Taxon* 24:35-43.
- Levin DA: 2000. The origin, expansion and Demise of plant species. Oxford University Press, Oxford.
- Lexer C, Lai Z. and Rieseberg LH: 2004. Candidate gene polymorphisms associated with salt tolerance in wild sunflower hybrids: implications for the origin of *Helianthus paradoxus*, a diploid hybrid species. *New phytologist* 161:225-233.
- Liu B. and Wendel JF: 2003. Epigenetic phenomena and the evolution of plant allopolyploids. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29:365-379.
- Lonsdale WM: 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80:1522-1536.
- Lopez MG, Wulff AF, Poggio L. and Xifreda CC: 2005. Chromosome numbers and meiotic studies in the species of *Senecio* (Asteraceae) from Argentina. *Botanical Journal of the Linnean Society* 148:465-474.
- Lowe AJ. and Abbott RJ: 2004. Reproductive isolation of a new hybrid species, *Senecio eboracensis* Abbott & Lowe (Asteraceae). *Heredity* 92:386-395.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M. and Bazzaz FA 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Issues in Ecology* 5:1-20.
- Mallet J: 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology and Evolution* 20:229-237.
- Mandák BBC, Bímová KBE, Pyšek P, Štěpánek J. and Placková I: 2005. Isoenzyme diversity in Reynoutria (Polygonaceae) taxa: escape from sterility by hybridization. *Plant Systematics and Evolution* 253:219-230.
- Mandák BBC, Pyšek P. and Bímová KBE: 2004. History of the invasion and distribution of Reynoutria taxa in the Czech Republic: a hybrid spreading faster than its parents. *Preslia, Praha* 76:15-64.
- Maron JL. and Vilà M: 2001. When do herbivores affect plant invasions? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95:361-373.
- Maron JL, Vilà M, Bommarco R, Elmendorf S. and Beardsley P: 2004. Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs* 74:261-280.
- Marvier M, Kareiva P. and Neubert MG: 2004. Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. *Risk Analysis* 24:869-878.
- Meerts P. and Tiébré M-S: 2007. *Fallopia × bohémica* est beaucoup plus répandu que *F. sachalinensis* dans la région de Bruxelles. Dumotiera.
- Meyer JY. and Florence J: 1996. Tahiti's native flora endangered by the invasion of *Miconia calvescens* DC. (Melastomaceae). *Journal of Biogeography* 23:775-781.
- Mooney HA. and Cleland EE: 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings National Academy of Sciences* 98:5446-5451.

- Mooney HA. and Hobbs RJ: 2000. Invasive species in a changing world. Island Press, Washington, USA.
- Müller-Schärer H, Schaffner U. and Steinger T: 2004. Evolution in invasive plants: implications for biological control. *Trends in Ecology and Evolution* 19:417-422.
- Newsome AE. and Noble IR: 1986. Ecological and physiological characters of invading species. Pages 1-20 in R. H. Groves and J. J. Burdon, editors. Ecology of biological invasions. Cambridge University Press, Cambridge.
- O'Hanlon PC, Peakall R. and Briese DT: 1999. Amplified fragment length polymorphism (AFLP) reveals introgression in weedy *Onopordum* thistles: hybridization and invasion. *Molecular Ecology* 8:1239-1246.
- Ozkan H, Avraham A. and Feldman M: 2001. Allopolyploidy-induced rapid genome evolution in the wheat (*Aegilops*–*Triticum*) Group. *The Plant Cell* 13:1735-1747.
- Pashley CH, Bailey JP. and Ferris C: 2007. Clonal diversity in British populations of the alien invasive giant knotweed, *Fallopia sachalinensis* (F. Schmidt) Ronse Decraene, in the context of European and Japanese plants. *Watsonia* 26:359-371.
- Paun O, Stuessy TF. and Hörandl E: 2006. The role of hybridization, polyploidization and glaciation in the origin and evolution of the apomictic *Ranunculus cassubicus* complex. *New phytologist* 171:223-236.
- Persson HA. and Gustavsson BA: 2001. The extent of clonality and genetic diversity in lingonberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) revealed by RAPDs and leaf-shape analysis. *Molecular Ecology* 10:1385-1397.
- Petit RJ: 2004. Biological invasions at the gene level. *Diversity and Distributions* 10:159-165.
- Petit RJ, Bodénès C, Ducouso A, Roussel G. and Kremer A: 2004. Hybridization as a mechanism of invasion in oaks. *New phytologist* 161:151-164.
- Pfennig KS: 2003. A test of alternative hypotheses for the evolution of reproductive isolation between spadefoot toads: support for the reinforcement hypothesis. *Evolution* 54:2174-2175.
- Pimentel D, Lach L, Zuniga R, and Morrison D: 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience* 50:53-65.
- Poulin J, Weller SG. and Sakai AK: 2005. Genetic diversity does not affect the invasiveness of fountain grass (*Pennisetum setaceum*) in Arizona, California and Hawaii. *Diversity & Distributions* 11:241-247.
- Pyšek P, Brock JH, Bímová K, Mandák B, Jarosík V, Koukolíková I, Pergl J. and Stepánek J: 2003. Vegetative regeneration in invasive Reynoutria (*Polygonaceae*) taxa: the determinant of invasibility at the genotype level. *American Journal of Botany* 90:1487-1495.
- Pyšek P. and Prach K: 1993. Plant invasions and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe. *Journal of Biogeography* 20:413-420.
- Pyšek P, Prach K. and Smilauer P: 1995. Relating invasion success to plant traits: an analysis of the Czech alien flora. in Pyšek P, Prach K, Rejmánek M. and Wade M, editors. Plant invasions-general aspects and special problems. SPB Academic, Amsterdam, The Netherlands.
- Pyšek P. and Richardson DM: 2006. The biogeography of naturalization in alien plants. *Journal of Biogeography* 33:2040-2050.
- Rejmánek M: 1995. What makes a species invasive? Pages 3-13 in Pyšek P, Prach K. and Wade M, editors. Plant invasions: general aspects and special problems. SPB Academic Publishing, Amsterdam.



- Rejmánek M. and Richardson DM: 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77:1655-1661.
- Richards C, Bossdorf O, Muth N, Gurevitch J. and 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 DM, Pyšek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta FD. and West CJ: 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity & Distributions* 6:93-107.
- Rieseberg LH. and Wendel JF: 2004. Plant speciation - rise of the poor cousins. *New Phytologist* 161:3-8.
- Roblin E: 1988. Chemical control of Japanese knotweed (*Reynoutria japonica*) on riverbanks in South Wales. *Aspects of Applied Biology* 16:201-207.
- Rout GR, Bhattacharya D, Nanda RM, Nayak S. and Das P: 2003. Evaluation of genetic relationships in *Dalbergia* species using RAPD markers. *Biodiversity and Conservation* 12:197-206.
- Saad L, Tiébré M-S, Hardy OJ, Mahy G. and Vanderhoeven S: 2011. Patterns of hybridization and hybrid survival in the invasive alien *Fallopia* complex (Polygonaceae). *Plant Ecology and Evolution* 144 : 12-18.
- Saillard J : 2002. Lutte expérimentale contre la renouée du Japon sur l'Allier. In Journées techniques nationales "renouées". Association Echel, Besançon, France.
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA, Baughman S, Cabin RJ, Cohen JE, Ellstrand NC, McCauley DE, O'Neil P, Parker IM, Thompson JN. and Weller SG : 2001. The population biology of invasive species. *Annual review of ecology and systematics* 32:305-332.
- Salmon A, Ainouche ML. and Wendel JF: 2005. Genetic and epigenetic consequences of recent hybridization and polyploidy in *Spartina* (Poaceae). *Molecular Ecology* 14:1163-1175.
- Sauer JD: 1988. Plant migration: the dynamics of geographic patterning in seed plant species. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- Schnitzler A: 2002. Les renouées géantes en Europe. in Echel, editor. Actes des journées techniques nationales "Renouées". Direction régionale de l'environnement Franche-Comté, Besançon - France.
- Shaffer M: 1987. Minimum viable populations: coping with uncertainty. Pages 69-86 in M. Soulé, editor. Viable populations for conservation. Cambridge University Press, Cambridge.
- Silander JA: 1985. Microevolution in clonal plants. Pages 107-152 in Jackson JBC, Buss LW. and Cook RE, editors. Population biology and evolution of clonal organisms. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Silvertown J. and Charlesworth D: 2001. Plant population biology, fourth edition. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Simberloff D: 2003. How much information on population biology is needed to manage introduced species? *Conservation Biology* 17:83-92.
- Simons AM: 2003. Invasive aliens and sampling bias. *Ecology Letters* 6:278-280.
- Soltis DE, Soltis PS, Pires JC, Kovarik A, Tate JA. and Mavrodiev E : 2004. Recent and recurrent polyploidy in *Tragopogon* (Asteraceae): cytogenetic, genomic and genetic comparisons. *Biological Journal of the Linnean Society* 82:485-501.
- Soltis DE, Soltis PS. and Tate JA : 2003. Advances in the study of polyploidy since plant speciation. *New phytologist* 161:173-191.
- Soltis PS, Plunkett GM, Novak SJ. and Soltis DE: 1995. Genetic variation in *Tragopogon* species: additional origins of the allotetraploids *T. mirus* and *T. miscellus* (Compositae). *American Journal of Botany* 82:1329-1341.



- Soltis PS. and Soltis DE: 2000. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proceedings National Academy Sciences of the United States of America* 97:7051-7057.
- Song K, Lu P, Tang K. and Osborn TC: 1995. Rapid genome change in synthetic polyploids of Brassica and its implications for polyploid evolution. *Proceedings National Academy of Sciences* 92:7719-7723.
- Starfinger U, Kowarik I, Rode M. and Schepker H: 2003. From desirable ornamental plant to pest to accepted addition to the flora? - the perception on an alien tree species through the centuries. *Biological Invasions* 5:323-335.
- Thébaud C. and Simberloff D: 2001. Are plants really larger in their introduced ranges? *American Naturalist* 157:231-236.
- Tiébré M-S, Bizoux J-P, Hardy OJ, Bailey JP. and Mahy G: 2007a. Hybridization and morphogenetic variation in the invasive alien Fallopia (Polygonaceae) complex in Belgium (Western Europe). *American Journal of Botany*.
- Tiébré M-S, Vanderhoeven S, Saad L. and Mahy G: 2007b. Hybridization and sexual reproduction in the invasive alien Fallopia (Polygonaceae) complex in Belgium. *Annals of Botany* 99:193-203.
- Tiébré M-S, Saad L. and Mahy G: 2008. Landscape dynamics and habitat selection by the alien invasive Fallopia (Polygonaceae) in Belgium. *Biodiversity and Conservation* 17 : 2357-2370.
- Torimaru T, Tomaru N, Nishimura N. and Yamamoto S: 2003. Clonal diversity and genetic differentiation in Ilex leucoclada M. patches in an old-growth beech forest. *Molecular Ecology* 12:809-818.
- Vanderhoeven S, Dassonville N. and Meerts P: 2005. Increased topsoil mineral nutrient concentrations under exotic invasive plants in Belgium. *Plant and Soil* 275:169-179.
- Vekemans X. and Jacquemart AL : 1997. Use of molecular markers in plant population biology. *Belgian Journal of Botany* 129:91-100.
- Verloove F: 2006. Catalogue of neophytes in Belgium. National Botanic Garden, Meise, Belgium.
- Vilà M, Weber E. and D'Antonio CM: 2000. Conservation implications of invasion by plant hybridization. *Biological Invasions* 2:207-217.
- Vilà M. and Weiner J: 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? - evidence from pair-wise experiments. *Oikos* 105:229-238.
- Vitousek PM, D'antonio CM, Loope LL, Rejmánek M. and Westbrooks R: 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21:1-16.
- Voinot JB, Gaillard V. and Solviche A.. 2002. Distribution géographique de la renouée du Japon sur la tête du bassin versant Rhone-Méditerranée-Corse. Elaboration de stratégies de régulation. In Journées techniques nationales "renouées". Association Echel, Besançon, France.
- Wendel JF: 2000. Genome evolution in polyploids. *Plant Molecular Biology* 42:225-249.
- Widén B, Cronberg C. and Widén M: 1994. Genotypic diversity, molecular markers and spatial distribution of genets in clonal plants, a literature survey. *Folia Geobotanica and Phytotaxonomica* 7:245-263.
- Wilcove DS: 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* 48:607-615.
- Williamson M: 1996. Biological invasions. Chapman and Hall, London.
- Williamson M. and Fitter A: 1996. The varying success of invaders. *Ecology* 77:1661-1666.
- Willis AJ, Memmott J. and Forrester RI: 2000. Is there evidence for the post-invasion evolution of increased size among invasive plant species? *Ecology Letters* 3:275-283.