



Université
de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du
DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivrée par :
Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)

Discipline ou spécialité :
ECOLOGIE

Présentée et soutenue par :
Marion BOTTOLLIER-CURTET

Le : 13 décembre 2010

Titre :
Conséquences des invasions végétales sur le fonctionnement
des écosystèmes riverains fluviaux

JURY

Regis CEREGHINO	Professeur, Université Toulouse 3
Jean-Yves CHARCOSSET	Chargé de recherche CNRS, Toulouse
Francine HUGHES	Reader at the Anglia Ruskin University
Jean-Claude LEFEUVRE	Professeur émérite au Muséum d'Histoire Naturelle
Grégory MAHY	Professeur à l'Université libre de Liège
Anne-Marie PLANTY-TABACCHI	Maître de conférences, Université Toulouse 3
Thomas SPIEGELBERGER	Chargé de recherche CEMAGREF, Grenoble
Eric TABACCHI	Chargé de recherche CNRS, Toulouse

Ecole doctorale :
Sciences de l'Univers, de l'Environnement et de l'Espace (SDU2E)

Unité de recherche :
EcoLab, UMR 5245 (CNRS-UPS-INPT)

Directeurs de thèse :
Eric TABACCHI & Anne-Marie PLANTY-TABACCHI

Rapporteurs :
Francine HUGHES, Jean-Claude LEFEUVRE & Grégory MAHY

À ma grand-mère,
À mes parents

« Il y a dans l'âme une passion voyage, indiscreète et curieuse qui, se couvrant du nom de science, nous pousse à la recherche des secrets cachés de la nature qui ne nous regardent point, qu'il est inutile de connaître, et que les hommes ne veulent savoir que pour le savoir seulement. »

Augustin d'Hippone



THÈSE

En vue de l'obtention du
DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivrée par :
Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)

Discipline ou spécialité :
ECOLOGIE

Présentée et soutenue par :
Marion BOTTOLLIER-CURTET

Le : 13 décembre 2010

Titre :
Conséquences des invasions végétales sur le fonctionnement
des écosystèmes riverains fluviaux

JURY

Regis CEREHINO	Professeur, Université Toulouse 3
Jean-Yves CHARCOSSET	Chargé de recherche CNRS, Toulouse
Francine HUGHES	Reader at the Anglia Ruskin University
Jean-Claude LEFEUVRE	Professeur émérite au Muséum d'Histoire Naturelle
Grégory MAHY	Professeur à l'Université libre de Liège
Anne-Marie PLANTY-TABACCHI	Maître de conférences, Université Toulouse 3
Thomas SPIEGELBERGER	Chargé de recherche CEMAGREF, Grenoble
Eric TABACCHI	Chargé de recherche CNRS, Toulouse

Ecole doctorale :
Sciences de l'Univers, de l'Environnement et de l'Espace (SDU2E)

Unité de recherche :
EcoLab, UMR 5245 (CNRS-UPS-INPT)

Directeurs de thèse :
Eric TABACCHI & Anne-Marie PLANTY-TABACCHI

Rapporteurs :
Francine HUGHES, Jean-Claude LEFEUVRE & Grégory MAHY

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier les personnes qui m'ont donné l'opportunité de réaliser ce travail, et à ce titre, Eric Tabacchi et Anne-Marie Planty-Tabacchi.

Je suis en particulier reconnaissante à Eric d'avoir eu la patience de me guider tout au long de ce travail et d'avoir participé à toutes les étapes de sa réalisation. Mes débuts d'enseignante n'auraient sans doute pas été aussi faciles sans l'aide d'Anne-Marie qui m'a proposé mes premières heures de cours, et m'a permis de participer à des enseignements variés, qu'ils aient lieu à l'université ou en sortie de terrain.

Je remercie Grégory Mahy, Francine Hughes et Jean-Claude Lefeuvre d'avoir accepté d'être les rapporteurs de ce travail et Régis Céréghino et Thomas Spiegelberger d'avoir accepté de faire partie du jury.

Ce travail a énormément bénéficié de notre collaboration avec Jean-Yves Charcosset. Outre ses apports scientifiques dans les domaines de la dégradation des litières, de la chimie et de la microbiologie, sa volonté de percer les secrets des plantes et des invasions et la pertinence de ses remarques au cours de nos nombreuses discussions ont considérablement amélioré et enrichi mon approche des différentes problématiques de cette thèse. Son aide au cours des nombreuses campagnes de terrain et lors du travail en laboratoire a également été précieuse. Enfin, j'ai eu autant de plaisir à discuter de philosophie, littérature et d'autres sujets encore qu'à travailler avec lui.

De nombreuses autres personnes ont facilité la réalisation de ce travail. Je tiens ici à remercier tous les « Ecolabiens » de Marvig pour ces trois années passées avec eux. En particulier, tous ont supporté avec bonne humeur mon « invasion » du hall du laboratoire. Je n'oublie pas que sans eux, les dizaines de cagettes envahissantes et surtout les plantes qu'elles contenaient auraient sans doute eu raison de mon courage. Je tiens en particulier à remercier Rémi Rudelle, Daniel Boutaud, Christiane Tertre, Didier Lambrigot et Sylvain Lamothe pour leur aide maintes fois répétée. Jérôme Sylvestre m'a, de plus, donné la possibilité d'utiliser une serre au cours de mes expérimentations. Ses conseils m'ont toujours été utiles.

Le jardin botanique Henri Gaussen a abrité les pots de mon expérimentation pendant 8 mois. Je remercie Dominique Mazau de m'en avoir donné l'opportunité, mais surtout Jean-Yves Marc, Thierry Camboulive et Paul Seimandi pour leur aide durant cette période.

Le parc de Portet-sur Garonne a été le cadre de plusieurs expérimentations de terrain. Merci à la mairie de la ville de nous en avoir autorisé l'accès, à moi et à ma voiture. Merci également à Jean Moro, gestionnaire du parc, pour son aide toujours accompagnée de bonne humeur.

J'ai passé, au cours de cette thèse, une partie de mon temps à enseigner à l'université Paul Sabatier et j'ai eu le plaisir de croiser durant cette activité de nombreuses personnes. Je souhaite notamment remercier Patricia Jargeat, Hervé Gryta et Laure Civeyrel pour leur gentillesse. Enseigner avec eux m'a vraiment été agréable.

Merci aussi à tous mes collègues thésards et post-docs pour tous ces moments partagés en particulier Benoît, Nabil, Mel, Mickaël, Anne, Clément et Clothier. Merci à Jérémy, pour s'être levé tôt avec moi, avoir supporté mes « coups de gueule » et mes découragements, mais aussi pour avoir partagé l'exaltation de certains moments, pour les pauses café nécessaires et les apéros indispensables. Je ne peux pas ne pas remercier Hélène (solidaires jusqu'au bout !), la coloc qui m'a si souvent nourrie quand je rentrais tard et que mon frigo était vide, Anne-So et Nico (et encore Hélène) pour les falaises vaincues ensemble, le Dub' et ses occupants. Merci également à tout ceux qui sont plus loin et qui ont patiemment supporté que je les délaisse un peu durant ces trois années.

Cette thèse n'est que le début d'une histoire, mais elle est également l'aboutissement de plusieurs années d'études. Je tiens à remercier mes parents qui m'ont permis de les réaliser dans une sérénité qui n'a pas de prix. J'espère qu'ils voient dans ce travail le résultat de leurs efforts également. Le soutien de ma famille, même devant l'incongruité d'aller plonger dans la Garonne au mois de mars, faire du bateau dans une forêt, cultiver les orties et mesurer toutes les tiges de toutes les plantes dans tous les pots (mais pourquoi !?) et j'en passe, me fut précieux. Ma grand-mère mérite ici une mention particulière, pour ses colis-surprises et sa façon toujours positive de voir les choses. J'espère un jour avoir sa force de caractère.

Merci à Juliette et Amélie, pour leur patience et parce qu'elles ont été les plus habiles à me rappeler que le travail, aussi passionnant soit-il, ne fait pas tout. Enfin, merci à Serge d'avoir traversé ces trois années avec moi. Je sais que les forêts de renouées et les champs d'orties ne t'ont pas séduit mais les apprivoiser est incontestablement plus agréable avec toi.

AVANT PROPOS

Ce manuscrit est présenté sous forme de publications complémentaires, chacune représentant une étape de la thèse. La problématique générale de l'étude est définie en introduction, et les résultats obtenus sont synthétisés et discutés en conclusion. La liste des publications soumises ou en cours de soumission est la suivante :

Bottollier-Curtet M., Planty-Tabacchi A.M., Tabacchi E. Are riparian invaders better competitors than native dominant species in disturbed habitats? An experimental evidence. *En preparation.*

Bottollier-Curtet M., Charcosset J.Y., Planty-Tabacchi A.M., Tabacchi E. Leaf litter degradation of riparian invasive plants: general and species specific effects. *Soumis à Freshwater Biology en janvier 2011.*

Bottollier-Curtet M., Charcosset J.Y., Poly F., Planty-Tabacchi A.M., Tabacchi E. Understory response to invasion of riparian forests by boxelder. *En preparation.*

Les contributions respectives des différents co-auteurs sont les suivantes : Eric Tabacchi et Anne-Marie Planty-Tabacchi ont initié et supervisé l'ensemble du travail ; Eric Tabacchi a effectué l'identification et le comptage des invertébrés ; Jean-Yves Charcosset m'a encadré pour la partie concernant la dégradation des litières et l'invasion par *Acer negundo* ; Franck Poly a pris en charge les analyses des activités microbiennes pour la partie concernant l'invasion par *Acer negundo*. Eric Tabacchi et Jean-Yves Charcosset ont en outre contribué par de nombreuses relectures à l'amélioration des différents manuscrits.

Afin d'alléger le texte et d'éviter d'inutiles répétitions, les références bibliographiques ont été regroupées à la fin du manuscrit.

La nomenclature des espèces suit celle donnée par DAISIE (2010) pour les espèces introduites envahissantes et celle donnée par Tela Botanica (2010) pour les autres espèces.

Cette thèse a été financée pendant trois ans à l'aide d'une allocation accordée par le Ministère de l'Education Nationale, de la Recherche et de la Technologie à M. Bottollier-Curtet. Ce financement a été prolongé par le CNRS pendant 2 mois.

TABLE DES MATIERES

RESUME	11
ABSTRACT	13
 CHAPITRE 1 : INTRODUCTION	 15
 I. LES INVASIONS, UN PROCESSUS MODELE	 17
I.1. UN PROCESSUS MENANT A UN ETAT DE DOMINANCE ?	17
I.2. LE STATUT ET L'ORIGINE DES ESPECES : ATOUTS OU ECUEILS ?	18
I.2.A. <i>ESPECES INTRODUITES ET ESPECES AUTOCHTONES</i>	18
I. CADRE BIOGEOGRAPHIQUE.....	18
II. UNE INTRODUCTION PAR L'HOMME ?	19
III. UNE ABSENCE DE COEVOLUTION	20
I.2.B. <i>ESPECES INTRODUITES ET ESPECES ENVAHISSANTES</i>	21
I. UN PORTRAIT ROBOT POUR LES ESPECES INTRODUITES ENVAHISSANTES ?	21
II. DES AVANTAGES LIES A L'ABSENCE DE COEVOLUTION.....	23
I.2.C. <i>ESPECES ENVAHISSANTES ET ESPECES DOMINANTES : ENTRE STATUT, PROCESSUS ET MECANISMES</i>	25
I.3. FACTEURS FACILITANTS : DES MILIEUX PLUS SENSIBLES QUE D'AUTRES ?	26
I.3.A. <i>CARACTERISTIQUES DES MILIEUX RECEPTEURS</i>	26
I. INFLUENCE DES PERTURBATIONS	26
II. DIVERSITE DES COMMUNAUTES	27
I.3.B. <i>LA DISPONIBILITE DES RESSOURCES : UNE THEORIE UNIFICATRICE ?</i>	28
I.3.C. <i>L'HOMME COMME FACTEUR EXPLICITE DU PROCESSUS</i>	30
 II. CONSEQUENCES DES INVASIONS : UN BILAN GENERAL	 31
II.1. CONSEQUENCES SUR LA BIODIVERSITE	31
II.1.A. <i>EXTINCTION D'ESPECES</i>	31
II.1.B. <i>STRUCTURE DES COMMUNAUTES</i>	32
II.1.C. <i>ÉCHANGES GENETIQUES</i>	33
II.2. CONSEQUENCES SUR LA STRUCTURE DES HABITATS ET DES PAYSAGES	33
II.3. CONSEQUENCES SUR LES FONCTIONS ECOSYSTEMIQUES ET LES SERVICES ASSOCIES	34
II.3.A. <i>CADRE THEORIQUE</i>	34
II.3.B. <i>CYCLES BIOGEOCHIMIQUES</i>	36
II.3.C. <i>REGIMES DE PERTURBATION</i>	38
II.3.D. <i>SERVICES ECOSYSTEMIQUES</i>	39
 III. LES ECOSYSTEMES RIVERAINS FLUVIAUX, UN SUPPORT MODELE	 40
III.1. « PILOTES » ET CONTRAINTES DE LA STRUCTURE DES CORRIDORS RIVERAINS	40
III.1.A. <i>CADRE PAYSAGER ET CONTRAINTES HYDROGEOLOGIQUES</i>	40
III.1.B. <i>VEGETATION RIVERAINE ET DIVERSITE BIOLOGIQUE</i>	41
III.1.C. <i>PRESSIION ANTHROPIQUE</i>	42
III.2. L'ORGANISATION DES COMMUNAUTES VEGETALES RIVERAINES	43
III.3. INCIDENCES DES CONTRAINTES ET DE LA STRUCTURE SUR LES FONCTIONS ECOLOGIQUES	46
III.4. ORIGINES ET INCIDENCES DES INVASIONS VEGETALES EN MILIEU RIVERAIN	48
III.4.A. <i>SENSIBILITE DES ECOSYSTEMES RIVERAINS TEMPERES</i>	48
III.4.B. <i>ESPECES INTRODUITES, ESPECES ENVAHISSANTES ET STRUCTURE DES COMMUNAUTES</i>	49

III.4.c. CONSEQUENCES DIRECTES ET INDIRECTES SUR LES PROCESSUS ECOLOGIQUES	51
IV. QUESTIONS ET HYPOTHESES DE TRAVAIL.....	52
IV.1. POURQUOI ANALYSER LES CONSEQUENCES D'UNE INVASION ?	52
IV.1.A. QUESTIONS FONDAMENTALES	52
IV.1.B. QUESTIONS DE GESTION ENVIRONNEMENTALE.....	53
IV.2. OBJECTIFS GENERAUX DE LA THESE ET LOGIQUE D'APPROCHE.....	54
IV.3. LE CHOIX DES MODELES BIOLOGIQUES ET DES INDICATEURS FONCTIONNELS	55
IV.3.A. LE SYSTEME RIVERAIN.....	55
IV.3.B. LES ESPECES MODELES.....	57
IV.3.C. LES PROCESSUS INDICATEURS.....	58
IV.4. ORGANISATION DE LA THESE.....	58
CHAPITRE 2 : PRODUCTION DE MATIERE ORGANIQUE EN INTERACTIONS MONOSPECIFIQUES ET BISPECIFIQUES	61
I. INTRODUCTION.....	66
II. MATERIALS AND METHODS.....	69
II.1. SELECTED SPECIES	69
II.2. EXPERIMENTAL DESIGN AND MEASURES	70
II.3. DATA ANALYSIS.....	72
III. RESULTS	73
III.1. MORTALITY	73
III.2. BIOMASS PRODUCTION PERFORMANCES	74
III.3. INTERSPECIFIC COMPETITION EFFECT	77
IV. DISCUSSION.....	79
IV.1. EXOTIC INVASIVE SPECIES PRODUCE MORE BIOMASS THAN NATIVE DOMINANTS.....	79
IV.2. EXOTIC SPECIES ARE BETTER COMPETITORS THAN NATIVE DOMINANTS	82
IV.3. IMPLICATIONS FOR INVASION PROCESS AND ECOSYSTEM FUNCTIONING	85
CHAPITRE 3 : RECYCLAGE DE LA MATIERE ORGANIQUE EN MILIEU RIVERAIN.....	87
I. INTRODUCTION.....	93
II. MATERIAL ET METHODS.....	95
II.1. STUDY SPECIES	95
II.2. EXPERIMENTAL SITES	96
II.3. LEAF LITTER BAGS EXPERIMENT	97
II.3.A. EXPERIMENTAL DESIGN	97
II.3.B. LITTER COMPOSITION.....	98
II.3.C. INVERTEBRATES PROCESSING.....	98
II.4. DATA ANALYSIS.....	98
III. RESULTS	100
III.1. LEAF LITTER BREAKDOWN RATES	100
III.2. LEAF LITTER QUALITY	103
III.3. SAPROPHYTIC INVERTEBRATE COMMUNITIES	106
IV. DISCUSSION.....	108
IV.1. LITTER BREAKDOWN RATES AND SPECIES ORIGIN.....	108
IV.2. SAPROPHYTIC INVERTEBRATE COMMUNITIES AND THEIR DRIVERS	109
IV.3. FAST LEAF LITTER BREAKDOWN AND RESOURCE DISCONTINUITY.....	111

V. CONCLUSIONS	112
CHAPITRE 4 : MODIFICATION DES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES PAR L'INVASION DES FORETS RIVERAINES PAR UN ERABLE AMERICAIN, ACER NEGUNDO	113
I. INTRODUCTION	119
II. MATERIALS AND METHODS	121
II.1. SELECTED SITES	121
II.2. STUDIED SPECIES	122
II.3. PLANT COMMUNITY COMPOSITION AND BIOMASS	123
II.4. PHYSICAL ENVIRONMENTAL FACTORS	124
II.5. SOIL CHEMISTRY AND BACTERIAL ACTIVITY	124
II.6. GREENHOUSE EXPERIMENT	125
II.7. DATA ANALYSIS.....	127
III. RESULTS	128
III.1. PLANT COMMUNITY COMPOSITION AND BIOMASS	128
III.2. PHYSICAL ENVIRONMENTAL FACTORS	130
III.3. SOIL CHEMISTRY.....	133
III.4. BACTERIAL ACTIVITY	133
III.5. GREENHOUSE EXPERIMENT.....	133
IV. DISCUSSION.....	136
IV.1. BOXELDER IMPACT ON UNDERSTORY COMMUNITY.....	136
IV.2. CORRELATED ENVIRONMENTAL CHANGES	137
IV.3. FORMAL IDENTIFICATION OF CAUSAL FACTORS.....	138
IV.4. CONCLUSIONS AND IMPLICATIONS FOR RIPARIAN AREAS	140
CHAPITRE 5 : CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	143
I. CONTEXTE DE LA SYNTHESE	145
II. EXISTE-T-IL UN PATRON GENERAL DES CONSEQUENCES DES INVASIONS SUR LE FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES ?	146
II.1. UN BILAN GENERAL DU CYCLE DE LA MATIERE ORGANIQUE	146
II.2. SIGNIFICATION DES CAS D'ESPECE	148
II.2.A. SOUS-ESTIMATION POSSIBLE DES CONSEQUENCES FONCTIONNELLES.....	148
II.2.A. SURESTIMATION POSSIBLE DES CONSEQUENCES FONCTIONNELLES	150
II.3. RELATIVITE DES CONSEQUENCES DES INVASIONS	151
II.3.A. IMPORTANCE DU REFERENTIEL « AUTOCHTONE ».....	151
II.3.B. IMPORTANCE DU MILIEU CONSIDERE.....	154
III. L'ORIGINE GEOGRAPHIQUE DES ESPECES EXPLIQUE-T-ELLE DES DIFFERENCES DANS LES MECANISMES DES PROCESSUS CONTROLANT LE FONCTIONNEMENT D'UN ECOSYSTEME ? .	157
III.1. DES MECANISMES SIMILAIRES... ..	157
III.2. ... MAIS DES PROCESSUS PLUS EFFICACES ?	158
REFERENCES	163
ANNEXES.....	203
ANNEXE 1 : HISTORIQUE DU CONCEPT DES INVASIONS ET MODELE GENERAL DU PROCESSUS .	205

ANNEXE 2 : TABLEAU RECAPITULATIF DES ETUDES TRAITANT DE LA DEGRADATION DES LITIERES D'ESPECE INTRODUITES ENVAHISSANTES EN MILIEUX TEMPERES.....	211
ANNEXE 3: CONCEPTS LIES A L'ECOLOGIE DES ECOSYSTEMES AQUATIQUES FLUVIAUX ET CONTRIBUTANT A LA COMPREHENSION DE LA STRUCTURE ET DU FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES RIVERAINS.....	217
ANNEXE 4 : PRINCIPALES CARACERISTIQUES BIOLOGIQUES ET ECOLOGIQUES DES ESPECES ETUDIEES.....	221
ANNEXE 5 : DEGRADATION DES ESPECES INTRODUITES ENVAHISSANTES ET DES ESPECES AUTOCHTONES DOMINANTES EN MILIEU RIVERAIN PERTURBE.....	223
ANNEXE 6 : CONSEQUENCES DE L'INVASION DES RYPISYLVES PAR LA RENOUÉE DU JAPON ...	229
TABLE DES FIGURES.....	241
TABLE DES TABLES.....	243

RESUME

Depuis la deuxième moitié du 20^{ème} siècle, les invasions par des espèces introduites par l'Homme sont considérées comme une menace générale pour la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Le processus d'invasion est défini comme le développement rapide des populations d'une espèce qui colonise de nouveaux habitats, et devient dominante dans les communautés au sein desquelles elle s'insère. Pour les espèces introduites, ce processus est réalisé en l'absence de coévolution avec les organismes des milieux récepteurs. Cette absence peut influencer les interactions biologiques et, par conséquent, les processus écologiques. Ainsi, au-delà de l'abondance locale des espèces envahissantes, leur origine géographique (*i.e.* introduite par opposition à autochtone) pourrait déterminer le fonctionnement des écosystèmes.

Dans ce contexte, l'objectif de ce travail est d'évaluer dans quelle(s) mesure(s) l'origine des espèces végétales conditionne le fonctionnement d'un écosystème en situation de dominance en analysant les conséquences d'un changement possible d'espèce dominante pour le fonctionnement de l'écosystème et les mécanismes qui sous-tendent ces conséquences. Les écosystèmes riverains fluviaux, connus pour être sensibles aux invasions ont servi d'écosystème-modèle à ce travail. Cinq paires d'espèces autochtones dominantes (*Agrostis stolonifera*, *Rubus caesius*, *Populus nigra*, *Urtica dioica* et *Salix alba*) et d'espèces introduites envahissantes co-occurentes (*Paspalum distichum*, *Fallopia japonica*, *Buddleja davidii*, *Impatiens glandulifera* et *Acer negundo*) ont été choisies selon un gradient de succession riveraine de maturité croissante. Ces espèces-modèles ont permis d'estimer le déterminisme imposé par l'origine des espèces dominantes sur les processus de production primaire, en situation d'interaction, et de dégradation des litières. Ces études générales ont été complétées par une analyse détaillée des conséquences de l'invasion des ripisylves à *S. alba* par *A. negundo*.

Les jeunes individus des espèces introduites envahissantes ont une production primaire plus élevée et sont plus compétitifs que ceux des espèces autochtones dominantes, en condition de ressources trophiques non limitantes et après perturbation. A l'opposé, la dégradation des litières est similaire entre les espèces introduites envahissantes et les espèces autochtones dominantes. La vitesse de dégradation est principalement contrôlée par la qualité primaire des litières, indépendamment de l'origine des espèces. La diversité et l'abondance des invertébrés saprophytes ne varient pas selon l'origine des espèces. L'analyse des conséquences de

l'invasion des ripisylves par *A. negundo* montre une importante modification de la structure des communautés végétales de sous-bois, identifiable par la quasi-disparition d'*U. dioica*. Cette modification est due à une interception lumineuse importante d'*A. negundo*, qui agit comme une espèce ingénieur de l'écosystème. Elle ne semble pas entraîner de conséquences fonctionnelles en termes de stocks d'azote et de phosphore, et de flux d'azote.

Nos résultats montrent que si les espèces introduites envahissantes peuvent être plus efficaces dans la réalisation de certains processus écologiques, l'absence de coévolution entre les espèces introduites et les organismes des milieux récepteurs n'a pas d'implication systématique pour le fonctionnement des écosystèmes. Ainsi, les mécanismes qui sous-tendent l'influence des espèces introduites envahissantes sur les processus écologiques sont, dans le cadre de ce travail, similaires à ceux identifiés pour les espèces autochtones dominantes. Contrairement aux idées reçues, il n'existe donc pas de patron général des conséquences fonctionnelles d'un remplacement d'espèce autochtone dominante par une espèce introduite envahissante sur le fonctionnement d'un écosystème. Ce travail nous a également permis de nous interroger sur la signification fonctionnelle de la dominance.

ABSTRACT

Biological invasions are considered as a threat for biodiversity and ecosystem functioning. Invasion corresponds to a rapid increase in population density from a species that colonises new habitats and therefore becomes dominant in the invaded community. Invasion process takes place in the context of a lack of coevolution between the invader and the organisms inhabiting the invaded area. This can have strong implications for biological interactions and consequently could modify ecosystem functioning. Thus, beyond the focus on local abundance of invasive species, their geographical origin could modify ecosystem functioning. In this context, the objective of this work is to evaluate the importance of plant species origin for the functional consequences of invasion by introduced species, through the analysis of the influence of different types of dominant plant species for ecosystem functioning, and the mechanisms which underlying these consequences. Riparian ecosystems are known to be very sensitive to invasions and they were used as model ecosystems for this work. Five pairs of native dominant species (*Agrostis stolonifera*, *Rubus caesius*, *Populus nigra*, *Urtica dioica* et *Salix alba*) and exotic invasive species (*Paspalum distichum*, *Fallopia japonica*, *Buddleja davidii*, *Impatiens glandulifera* et *Acer negundo*) were selected along a gradient of increasing successional maturity. These model species were used to estimate the influence of species origin on primary production when they are in interaction, and on litter degradation process. In addition, a more detailed analysis evaluates the consequences of *A. negundo* invasion in *S. alba* riparian forests.

Our results highlighted a higher primary productivity and competitive ability of young individuals of exotic invasive species, compared to native dominant ones, under non limiting resource conditions and following a physical disturbance event. Conversely, the litter degradation was similar between exotic invasive species and native dominant species. Litter breakdown rates were mainly controlled by litter primary chemical composition, with no significant effect of species origin. The analysis of the consequences of invasion by *A. negundo* showed important changes in understory community structure that can be mainly identified by a drastic decrease in *Urtica dioica* abundance. This was due to a lower light availability under *A. negundo* than under *S. alba*, and identify *A. negundo* as an ecosystem engineer. However, the changes in understory community seemed to induce low functional changes in terms of main nutrient stocks and nitrogen fluxes.

These results indicate that the lack of coevolution between exotic species and the organisms of recipient areas can have little implications for ecosystem functioning, even if exotic invasive species can be more efficient in some ecological processes. Thus, mechanisms underlying exotic invasive species influence on ecological processes are similar to those identified for native dominant species. Contrary to commonly thought, no general pattern can be drawn for functional consequences following native dominant species replacement by exotic invasive ones. This work provided an opportunity to discuss about the implications of ecological dominance for ecosystem functioning.

Chapitre 1



INTRODUCTION

Le processus et la problématique des invasions biologiques concernent la totalité des catégories d'organismes : microbiens, animaux et végétaux. Une partie des concepts présentés dans l'introduction de cette thèse est donc applicable à l'ensemble de ces types d'organismes, en particulier le statut des espèces (cf. I.2.) Cependant, dans un objectif de synthèse et afin de directement mettre en contexte les travaux effectués, l'approche de certains concepts et la littérature utilisée ont été centrés sur les organismes végétaux. La littérature est étendue aux autres types d'organismes lorsqu'à l'origine d'avancées théoriques importantes ou dans le cas d'exemples types.

I. Les invasions, un processus modèle

I.1. Un processus menant à un état de dominance ?

Le processus d'invasion peut être défini pour :

« toute espèce exprimant, à la suite de la disparition des obstacles naturels à sa prolifération¹, un avantage compétitif lui permettant de s'étendre rapidement et de conquérir de nouveaux espaces dans son écosystème au sein duquel elle devient une population dominante » (Valéry 2006; Valéry *et al.* 2008).

Une espèce est considérée comme dominante lorsqu'elle représente une part majeure du système considéré, une communauté ou un écosystème (Magurran 2004). La dominance d'une espèce² repose alors sur son abondance, de manière relative à la composition générale du système et sans préjuger de son rôle fonctionnel. Au cours des successions végétales, la quantité et la nature des ressources disponibles définissent le niveau de dominance d'une communauté (Tilman 1985; Huston & Smith 1987).

Cependant, s'il est admis que les espèces envahissantes sont dominantes dans les communautés qu'elles intègrent (Inderjit 2005; Valéry *et al.* 2008), toutes les espèces dominantes ne peuvent être considérées comme envahissantes. La distinction entre espèces dominantes et espèces envahissantes est alors à rechercher au sein des processus, respectivement succession et invasion, qui y aboutissent. La notion d'invasion se distinguerait ainsi par la **rapidité de la prise de dominance** (Mack *et al.* 2000; Valéry *et al.* 2008), associée à une expansion importante de l'aire géographique de l'espèce considérée à travers la **colonisation de nouveaux espaces** (Davis & Thompson 2000; Richardson *et al.* 2000b; Falk-Petersen *et al.* 2006; Valéry *et al.* 2008).

Selon les critères ici établis, rien ne s'oppose au fait d'appliquer le qualificatif d'envahissant à une espèce autochtone. La définition présentée ci-dessus est en accord avec ce raisonnement et fait suite à des travaux sur une espèce autochtone envahissante (Valéry 2006; Valéry *et al.* 2009b). Cette idée fait pourtant débat au sein de la communauté scientifique du domaine des invasions, dont la majorité considère l'introduction depuis un domaine biogéographique distinct comme une étape justifiant la restriction du qualificatif envahissant aux espèces

¹ Cette notion est reprise de Johnstone (1986) qui proposait que les invasions sont dues à la disparition d'une barrière qui excluait précédemment les espèces d'une aire donnée.

² Il s'agit en réalité de la population d'une espèce. Toutefois, le terme espèce sera employé au long de ce manuscrit afin de conserver l'analogie avec la notion d'espèce envahissante.

allochtones. (Annexe 1; Richardson *et al.* 2000b; Colautti & MacIsaac 2004; Falk-Petersen *et al.* 2006). D'autres réservent les termes de « pullulation » ou « prolifération » à une prise de dominance rapide lors de la colonisation de nouveaux espaces par les espèces autochtones (*e.g.* Beisel & Lévêque 2010).

Ce débat soulève alors plusieurs questions quant à :

- l'existence de particularités biologiques liées au caractère « étranger » des espèces introduites¹,
- le rôle de ces particularités dans le processus d'invasion,
- la pertinence de dissocier deux processus (invasion et prise de dominance lors des successions) sur la base de leurs mécanismes.

I.2. Le statut² et l'origine³ des espèces : atouts ou écueils ?

I.2.a. Espèces introduites et espèces autochtones

i. Cadre biogéographique

Les introductions d'espèces dans une région donnée, suite au franchissement d'une barrière géographique (océan, montagne...) se produisent naturellement et constituent un des moteurs de l'évolution. Lyell (1837), De Candolle (1855) et Darwin (1859) reconnaissaient déjà l'importance des transports de plantes par les vents, les courants marins, sur les blocs de glace mobiles, par les oiseaux (endo- ou exo-zoochorie) et autres animaux migrateurs. On sait par exemple aujourd'hui que les oiseaux migrateurs ont été et sont toujours d'importants vecteurs dans le transport des plantes de milieux humides, en particulier entre l'Europe et l'Afrique (Mummenhoff & Franzke 2007; Brochet *et al.* 2009). Cependant, le rythme de ces introductions, assurées par des mécanismes naturels indépendants des activités humaines, est toujours resté lent et aléatoire (1 établissement d'espèce tous les 10 ans pour une distance de 415 km selon Nathan 2006). L'expansion démographique des populations humaines, leurs déplacements, la domestication des espèces et le développement de l'agriculture ont singulièrement accéléré le rythme des introductions dans un premier temps (Di Castri 1989;

¹ Les termes « introduit », « étranger », « allochtone » et « exogène » seront utilisés dans ce travail pour qualifier une espèce transportée, par le biais des activités humaines, au-delà de barrières géographiques, dans une région où elle était absente auparavant.

² Le terme « statut » est littéralement défini par la « situation d'un individu par rapport à un groupe ». Dans notre cas, cette situation fait référence à une abondance et par conséquent à un niveau de dominance.

³ L'origine ou l'origine géographique des espèces feront référence tout au long de ce manuscrit au caractère autochtone ou introduit d'une espèce pour une aire géographique donnée.

Vitousek *et al.* 1996; Hodkinson & Thompson 1997; Ricciardi 2007). Les démarches d'exploration et les progrès technologiques ont ensuite stimulé les échanges commerciaux, les activités touristiques et industrielles, favorisant ainsi les échanges, volontaires ou non, d'espèces entre des régions toujours plus éloignées.

Les espèces allochtones potentielles pour un territoire géographiquement isolé sont, de manière cumulative, plus nombreuses que les espèces autochtones de ce territoire. Parallèlement, en raison de l'éloignement génétique qui découle de l'isolement géographique et par adaptation à des contraintes climatiques variées, la distribution des taxons et de leurs traits biologiques parmi ces territoires n'est pas uniforme (Thorne 1972). Ces constats impliquent que l'ensemble des espèces exogènes pour une région est toujours plus large et plus diversifié, génétiquement et écologiquement, que l'ensemble des espèces autochtones que cette région contient.

ii. Une introduction par l'homme ?

Au sein de la diversité des espèces allochtones possibles pour une région donnée, les espèces transportées involontairement par l'homme depuis leur(s) aire(s) d'origine vers leur(s) aire(s) d'accueil ne sont pas soumises à un processus de sélection direct. Cependant, statistiquement, ces espèces, se retrouvent en abondance importante là où les activités humaines sont les plus intenses (Thompson *et al.* 1995; Alpert 2006). Par ailleurs, elles possèdent statistiquement des traits biologiques favorisant leur dispersion par l'Homme (*e.g.* fécondité élevée, formes de fruits facilitant l'épizoochorie ; Thompson *et al.* 1995; Alpert 2006). Bien qu'il existe peu d'études comparant les espèces introduites et les espèces autochtones - celles-ci étant habituellement centrées sur les espèces envahissantes -, les espèces liées aux activités humaines sont en général de type rudéral, c'est-à-dire tolérantes aux perturbations et avec une grande capacité de dispersion (Prach *et al.* 2001; Lososová *et al.* 2006).

Les espèces végétales transportées volontairement pour l'agriculture font l'objet, consciemment ou non, d'une importante sélection aboutissant à la prédominance d'espèces et de variétés caractérisées par une importante productivité végétative et/ou reproductive (Glemin & Bataillon 2009), une faible dispersion des graines et une augmentation de leur taille (Fuller 2007), ainsi que par une fertilité et un pouvoir germinatif des graines élevés (Zohary 2004). À l'ensemble de ces traits biologiques regroupés sous le concept de « syndrome de domestication » (Harlan 1992) peut s'ajouter une relative résistance aux pathogènes et aux phytophages (*e.g.* Punja 2001; Pifanelli *et al.* 2004). Enfin, les espèces

importées pour l'ornement ont en général une croissance rapide, des fleurs plus grandes et plus colorées que leur ancêtre sauvage (Teixera da Silva 2004; Chandler & Lu 2005) et une résistance au stress et à la pollution élevée (Sæbø *et al.* 2005).

Ainsi, l'introduction par le biais des activités humaines peut constituer un filtre à travers lequel sont sélectionnées les espèces et les variétés dont les caractéristiques de rudérales, colonisatrices et/ou compétitrices sont exacerbées.

iii. Une absence de coévolution

Les implications écologiques d'une absence d'histoire évolutive commune entre les espèces introduites et les espèces autochtones sont variées. Elles découlent de deux principes :

- une espèce est rarement introduite avec son cortège d'organismes associés (prédateurs, symbiotes, pathogènes, compétiteurs...),
- les organismes du milieu d'accueil sont moins adaptés aux traits biologiques d'une nouvelle espèce qu'à ceux des espèces avec lesquelles ils ont coévolué.

Chaque espèce, lors de son introduction, intègre donc l'impossibilité de rétablir les interactions biologiques entretenues dans son aire d'origine, qui peuvent être facultatives (mutualisme) ou obligatoires (symbiose, parasitisme), et positives (mutualisme, symbiose, commensalisme) ou négatives (prédation, parasitisme, compétition) pour sa survie et son développement (Mitchell *et al.* 2006). En parallèle, si l'espèce introduite parvient à s'implanter dans les milieux naturels de son aire d'accueil, même de manière éphémère, elle développe, avec les organismes présents, de nouvelles interactions qui peuvent être de nature et/ou d'amplitude différentes (Richardson *et al.* 2000a; Parker & Gilbert 2007; Pringle *et al.* 2009). Catford *et al.* (2008) ont récemment synthétisé et discuté l'ensemble des hypothèses relatives aux interactions biologiques, dans le cadre des introductions d'espèces. Ils regroupent ces hypothèses en cinq catégories : interaction(s) avec des « ennemis », compétition(s), mutualisme(s), commensalisme(s) et interaction(s) au sein de cascades trophiques. Dans le contexte d'une absence de coévolution entre les organismes concernés, ces interactions sont le principal argument utilisé pour distinguer les espèces autochtones des espèces introduites (Wilson *et al.* 2009).

L'ensemble de ces particularités – une diversité plus grande à l'origine, une relative sélection (volontaire ou non) par l'Homme et une absence de coévolution avec les organismes du milieu d'accueil – conduit à distinguer, au moins partiellement, les espèces introduites des

espèces autochtones. L'identification du rôle de ces particularités dans le processus d'invasion pourrait alors permettre de déterminer à quel(s) niveau(x) et dans quelle mesure une invasion par une espèce introduite se différencie d'une invasion par une espèce autochtone.

I.2.b. Espèces introduites et espèces envahissantes

i. Un portrait robot pour les espèces introduites envahissantes ?

Fondés sur l'approche de Baker (1965) pour les « mauvaises herbes¹ », et sur l'hypothèse de l'existence d'un « envahisseur idéal² » déjà développée par Elton (1958), de nombreux travaux ont tenté d'identifier les traits biologiques caractéristiques des espèces envahissantes (*cf.* synthèse de Pyšek & Richardson 2007). Les résultats obtenus sont très variables et, pour être réellement informatifs, doivent être analysés en tenant compte du contexte environnemental (degré de perturbation, nutriments disponibles) et biologique (densité de couverture végétale, diversité des communautés). Un travail récent a également démontré que les traits biologiques représentatifs des espèces envahissantes varient en fonction de la forme de vie de ces espèces (Fenesi & Botta-Dukat 2010). Ainsi, les espèces herbacées pérennes envahissantes ont en commun : une dispersion possible par multiplication végétative, une dispersion par l'eau et une affinité pour les habitats urbains. Parallèlement, les espèces herbacées annuelles envahissantes se distinguent des espèces non envahissantes par des caractères de rudérales : une taille plus élevée, une autofécondation possible, une dispersion par les animaux (exozoochorie principalement) et un plus grand nombre de vecteurs possibles de dissémination. En dépit de ces variabilités, quelques traits largement étudiés, dans divers contextes environnementaux et avec un nombre et une diversité d'espèces importants, semblent corrélés au succès de l'invasion de manière robuste (Pyšek & Richardson 2007) (Fig. I1). Les espèces introduites ne deviennent pas envahissantes systématiquement sur la base des traits biologiques pour lesquels elles ont été sélectionnées au départ. Cependant, la majorité des traits corrélés au succès de l'invasion correspond à ceux sélectionnés, directement ou indirectement, lors de l'étape d'introduction par l'Homme (*cf.* I.2.a.ii., Fig. I2) et pourrait donc se retrouver plus fréquemment chez les espèces introduites.

¹ Le terme « mauvaise herbe » est employé par l'auteur pour désigner les espèces dont les populations se développent principalement suite à une perturbation d'origine anthropique (cultures, friches, remblais...).

² « Ideal Weed Hypothesis » (Elton 1958; Rejmanek & Richardson 1996; Sutherland 2004; Pyšek & Richardson 2007)

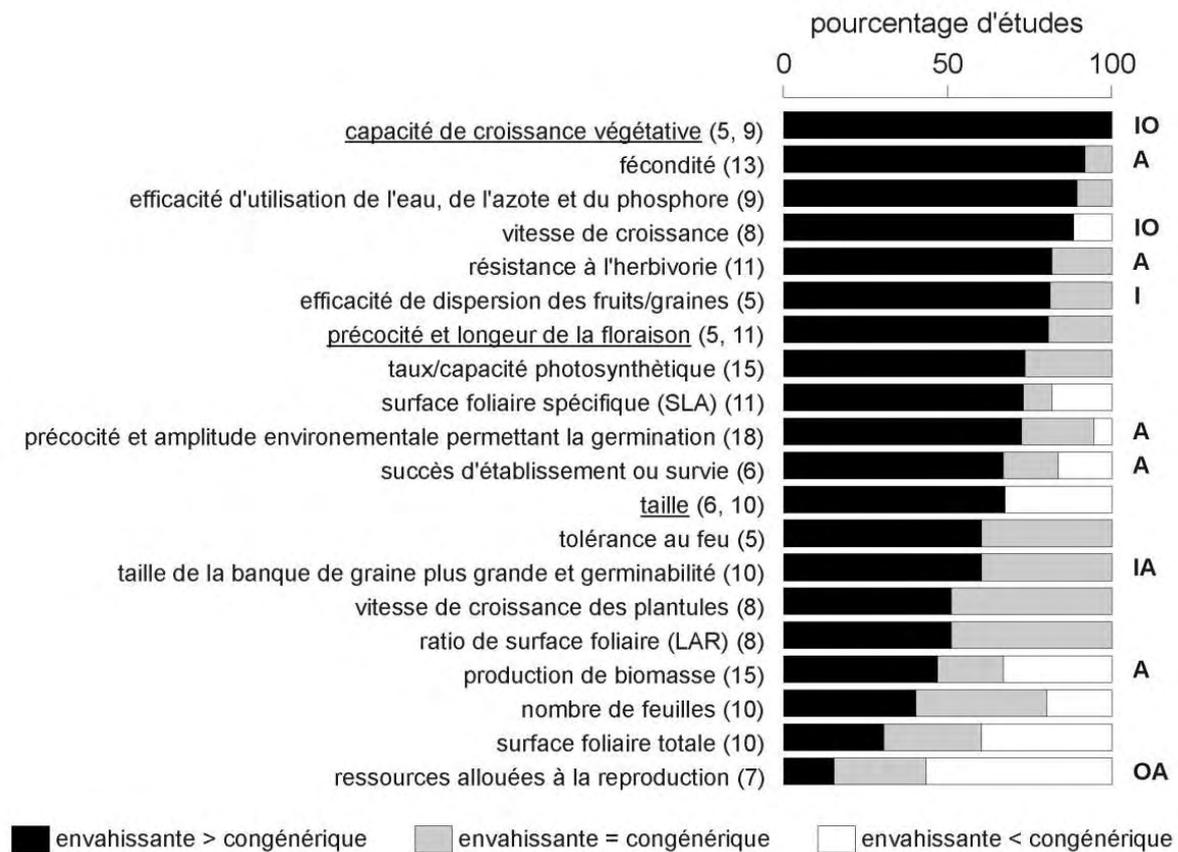


Figure 11 : Comparaison des traits écologiques des espèces introduites envahissantes et des espèces non envahissantes congénériques (espèces identiques mais comparaison dans l'aire d'origine vs. l'aire d'accueil, espèces introduites envahissantes vs. espèces non envahissantes congénériques (autochtones ou introduites) dans l'aire d'accueil). Les traits soulignés sont ceux pour lesquels les mêmes résultats sont obtenus par synthèse des études comparatives sans critère de sélection phylogénétique. Pour les traits non soulignés, le nombre d'études disponibles n'est pas suffisant pour conclure. Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'études considérées pour le trait correspondant. Lorsque deux chiffres sont donnés, le premier concerne les études avec des espèces congénériques, et le deuxième, les études sans critère de sélection phylogénétique. Les lettres sur la gauche indiquent les traits sélectionnés par l'étape d'introduction par l'Homme : I, involontairement ; A, pour l'agriculture ; O, pour l'ornement (*cf.* I.2.a.ii.). Modifié d'après Pysek & Richardson (2007).

Dans une approche plus mécanistique, intégrant l'importance des contextes abiotique et biologique, certains chercheurs ont suggéré que les espèces introduites auraient d'autant plus de succès en tant qu'envahissantes qu'elles possèdent des traits biologiques éloignés de ceux des espèces autochtones des communautés d'accueil. Développée sous le nom de « similarité limitée¹ » (MacArthur & Levins 1967; Emery 2007), cette hypothèse est à relier à celle des

¹ « Limiting similarity hypothesis » (MacArthur & Levins 1967; Emery 2007)

« niches écologiques disponibles¹ » (Shea & Chesson 2002) et de la « fluctuation des ressources » (Davis *et al.* 2000 ; cf. I.3.b.) . Ainsi, une espèce introduite aura d'autant plus de facilité à envahir un milieu qu'elle y occupe une niche écologique ou consomme des ressources peu utilisées par les espèces autochtones. En lien avec cette hypothèse, Cappuccino & Arnason (2006) montrent que les espèces introduites envahissantes produisent des composés métaboliques secondaires plus originaux² que les espèces introduites non-envahissantes. De manière similaire, les surfaces foliaires des espèces introduites non envahissantes sont intermédiaires entre celles des espèces autochtones et celles des espèces introduites envahissantes (Lake & Leishman 2004). Enfin, et bien que ces cas d'espèces ne permettent aucune généralisation, le développement d'une espèce fixatrice d'azote au sein de communautés où ce groupe fonctionnel est absent est un exemple type du succès de l'invasion d'espèces introduites (*e.g. Myrica faya*, Vitousek & Walker 1989; *Acacia* sp., Musil 1993). Une telle dissimilarité entre espèces autochtones et espèces introduites pourrait être doublement favorisée par le cadre biogéographique particulier des introductions. Celui-ci fournit en effet un nombre et une diversité d'espèces allochtones possibles potentiellement plus grands que celui des espèces autochtones, et un isolement géographique, moteur partiel de l'évolution des espèces (*cf.* I.2.a.i. et I.2.a.iii.).

ii. Des avantages liés à l'absence de coévolution

Plusieurs études comparatives aboutissent à la conclusion qu'une espèce envahissante est plus grande, produit plus de matière végétale et de graines dans son aire d'accueil que dans son aire d'origine (*e.g.* Crawley 1987; Willis & Blossey 1999; Jakobs *et al.* 2004; Ebeling *et al.* 2008). Crawley (1987) attribue ces différences à une diminution de la pression d'herbivorie, due à l'absence des phytophages naturels de l'espèce dans la région d'accueil. Prenant pour base l'existence de compromis dans l'allocation des ressources entre la croissance, la défense et la reproduction (Coley *et al.* 1985), Blossey & Nötzold (1995) reprennent cette hypothèse sous le nom d' « Evolution of Increased Competitive Ability (EICA) ». Ils suggèrent que la réduction de la pression due aux herbivores peut entraîner la sélection de génotypes allouant moins de ressources à la défense, mais d'avantage à la croissance et à la reproduction. Récemment, une vision plus globale de l'effet d'une diminution de la pression des ennemis naturels a abouti à la formulation de l'« Enemies Release Hypothesis (ERH) » (Williamson

¹ « Empty niche hypothesis » (Shea & Chesson 2002; MacDougall *et al.* 2009)

² Les auteurs entendent par originaux non produits par les espèces autochtones.

1996; Keane & Crawley 2002). Celle-ci suppose un effet immédiat par la diminution de la régulation des espèces ayant développé peu de défenses. Elle peut impliquer à plus long terme une réallocation des ressources allouées à la synthèse de mécanismes de défense vers la croissance et la reproduction (Colautti *et al.* 2004). L'avantage compétitif ainsi induit chez certaines plantes introduites les distingue des plantes autochtones, et peut être à l'origine du succès de leur invasion (*e.g.* Wolfe 2002; voir Colautti *et al.* 2004 pour synthèse).

Le rôle des composés allélopathiques dans le succès des invasions de certaines espèces exotiques a été très tôt suggéré (*e.g.* Osvald 1948; Fletcher & Renney 1963). Rabotnov (1982) y introduit le premier la notion de coévolution. Partant du principe que les plantes peuvent évoluer en réponse à une pression allélopathique, il propose que les espèces se retrouvant naturellement dans les mêmes communautés que la plante produisant des composés allélopathiques seront mieux adaptées et moins sensibles à ces composés que les espèces nouvellement mises en contact avec eux. Une étude charnière dans la validation de cette hypothèse met en évidence un effet plus important des exsudats racinaires produits par *Centaurea maculosa* sur des espèces appartenant aux communautés envahies que sur des espèces des communautés originelles de *C. maculosa* (Callaway & Aschehoug 2000). Par la suite, Callaway & Ridenour (2004) ont formulé l'hypothèse sous-jacente, « Novel Weapons hypothesis », qui met en avant un potentiel impact négatif direct des composés allélopathiques sur les espèces végétales des communautés envahies, et un effet indirect possible à travers la modification de la relation entre les espèces végétales des communautés envahies et les microorganismes du sol. La diminution de la compétition pour les ressources qui en découle favoriserait alors la croissance des espèces envahissantes.

Le manque de recul temporel sur les invasions et l'évolution rapide de quelques espèces envahissantes (*e.g.* Maron *et al.* 2004) limitent notre compréhension à long terme de ces hypothèses. Celles-ci supposent cependant au départ que plus les plantes introduites sont éloignées morphologiquement et physiologiquement des espèces autochtones qu'elles côtoient, moins elles seront attaquées par les herbivores et pathogènes spécialistes des espèces autochtones, plus les composés allélopathiques seront efficaces et plus elles auront de probabilité de devenir envahissantes. Ces déductions sont en accord avec l'hypothèse de similarité limitée déjà évoquée (*cf.* I.2.B.ii.) et sont supportées par quelques exemples expérimentaux (*e.g.* Cappuccino & Arnason 2006).

I.2.c. Espèces envahissantes et espèces dominantes : entre statut, processus et mécanismes

En général, les études portant sur les espèces introduites distinguent les espèces envahissantes des non-envahissantes. Peu d'études en revanche intègrent une telle distinction des statuts écologiques pour les espèces autochtones lorsqu'elles sont comparées aux espèces introduites. Dans ce contexte, l'identification des traits biologiques caractérisant les espèces introduites envahissantes constitue d'avantage une mise en évidence des traits liés aux espèces dominantes en général. Elle ne permet donc pas a priori de distinguer clairement quelles sont les spécificités écologiques dues à l'origine étrangère des espèces au sein du processus d'invasion. En accord avec ce raisonnement, les rares travaux qui prennent clairement en compte les statuts écologiques des espèces introduites et des espèces autochtones aboutissent aux conclusions suivantes :

- les traits biologiques caractérisant les espèces introduites envahissantes ne sont pas uniques, mais également partagés par les espèces autochtones dominantes (Thompson *et al.* 1995; Smith & Knapp 2001) et les espèces autochtones envahissantes (van Kleunen *et al.* 2010),
- en corollaire, les espèces envahissantes, qu'elles soient introduites ou autochtones, présentent des traits biologiques différents des espèces non envahissantes (Thompson 1994).

Par ailleurs, dans des conditions environnementales similaires, les traits biologiques des espèces autochtones dominantes (*e.g.* Prach & Pyšek 1999; Grime 2002) et des espèces introduites envahissantes (Pyšek *et al.* 1995) sont comparables : ces espèces présentent notamment des vitesses de croissance plus élevées et des morphologies plus développées (taille plus grande, densité de feuilles plus importante) que les espèces autochtones non dominantes.

Face aux similitudes biologiques et fonctionnelles des espèces envahissantes introduites et autochtones, la vision de Valéry *et al.* (Valéry *et al.* 2008 ; Valéry *et al.* 2009b) semble être objective et adaptée (*cf.* II). La définition d'une espèce envahissante proposée par ces auteurs, ne rejette aucunement la possibilité de considérer, parmi les mécanismes et les conséquences des invasions, les spécificités des espèces introduites, en particulier celles liées à l'absence de coévolution. Elle encourage cependant l'intégration des espèces autochtones dans le concept des invasions. Cette position rejoint l'approche intuitive de Clements (1928) qui, sur la base de ses travaux sur les successions végétales, considérait qu'une espèce pouvait être envahissante sans préjuger de son origine géographique. L'étude des invasions permettrait

ainsi de tester certaines hypothèses relatives à l'organisation et aux rôles fonctionnels des communautés (Encadré 1).

Encadré 1 : Les invasions, l'opportunité d'une expérimentation ?

Alors que les espèces dominantes, que ce soit au cours d'une succession ou suite à une invasion, partagent de nombreux traits biologiques et apparaissent fonctionnellement similaires (Thompson *et al.* 1995; Smith & Knapp 2001), le processus d'invasion se distingue de celui de la succession par la colonisation de nouveaux habitats et par sa rapidité. La rapidité du processus d'invasion permet son suivi depuis l'établissement de l'espèce introduite, jusqu'à sa domination dans la communauté. Les invasions apparaissent ainsi comme un cadre empirique idéal pour l'analyse des relations entre le niveau de dominance des communautés et l'incidence de cette dominance sur leur structuration et sur le fonctionnement des écosystèmes. Une telle approche diachronique est toutefois soumise à une identification précoce du processus, avant que l'espèce envahissante n'ait atteint un niveau de dominance élevé.

Le stade final de dominance de l'espèce envahissante est en revanche, clairement identifiable, ce qui permet la mise en place d'approches synchroniques, fondées sur la comparaison de communautés envahies et de communautés non-envahies, considérées comme référence. Dans ce contexte, si la communauté de référence est elle-même dominée par une espèce, l'invasion dans son stade final peut alors permettre d'analyser l'importance du processus (succession *vs.* invasion) par lequel une espèce devient dominante et l'influence des caractéristiques biologiques de l'espèce dominante, pour la structuration des communautés et le fonctionnement des écosystèmes.

I.3. Facteurs facilitants : des milieux plus sensibles que d'autres ?

I.3.a. Caractéristiques des milieux récepteurs

i. Influence des perturbations

Dès les années 80, les scientifiques ont relevé de nombreux exemples d'invasions à la suite d'une perturbation physique du milieu (*e.g.* Bridgewater & Backshall 1981; Forcella & Harvey 1983), si bien que Johnstone (1986), sans l'avoir directement testé, intègre la perturbation comme mécanisme à part entière dans le processus d'invasion, et induisant une

vulnérabilité des milieux aux invasions. Se fondant sur les théories développées en écologie des communautés et sur l'importance des perturbations dans les changements de végétation (Watt 1947), Johnstone (1986) propose la perturbation comme un mécanisme permettant la création d'ouvertures au sein des communautés en place. Celles-ci se traduisent par la mise à disposition de sol nu, la réduction de la compétition et/ou l'augmentation locale des ressources disponibles qui facilitent l'installation et le développement de nouvelles espèces au sein des communautés (Hobbs 1989; Tilman 1990; Hobbs & Huenneke 1992). Des études expérimentales ont par la suite démontré que si la perturbation peut faciliter l'établissement des espèces introduites, leur développement est souvent favorisé par la mise à disposition simultanée de ressources nutritives supplémentaires (Hobbs & Atkins 1988; Burke & Grime 1996; Thompson *et al.* 2001). Certains de ces travaux (Hobbs & Atkins 1988; Burke & Grime 1996) montre en outre que l'augmentation du niveau de ressources sans perturbation est suffisante pour observer un établissement et un développement des espèces introduites similaire aux situations combinant une augmentation des ressources et une perturbation.

Si l'influence des perturbations sur l'établissement des espèces introduites a fait l'objet de nombreuses études (Hobbs & Atkins 1988; Burke & Grime 1996; Thompson *et al.* 2001), son rôle dans le maintien de la dominance des espèces envahissantes reste peu connu. Certains traits biologiques caractérisant les espèces envahissantes (*e.g.* capacité de croissance végétative, *cf.* I.2.b.ii.) laissent supposer une résilience importante des populations suite aux perturbations, en particulier à travers une grande capacité de régénération végétative et une banque de graines de taille importante. Cependant, aucune étude n'a, à ma connaissance, formellement comparé le maintien de l'état d'invasion, avec des conditions de perturbations récurrentes et avec uniquement une perturbation initiale. On peut cependant supposer que des conditions de perturbations récurrentes pourraient aboutir à la sélection d'espèces envahissantes dont la résilience est élevée et rapide.

ii. Diversité des communautés

La richesse spécifique des communautés a été proposée comme un facteur favorisant la résistance des communautés aux invasions (Elton 1958). De nombreuses études ont ensuite essayé de valider cette théorie, avec des résultats très variables (Levine & D'Antonio 1999). Les études expérimentales tendent à confirmer l'hypothèse, en observant une installation (Tilman 1997) et un développement (*e.g.* Knops *et al.* 1999; Levine 2000; Naeem *et al.* 2000) plus importants d'une ou de plusieurs espèces introduites envahissantes lorsque la richesse

spécifique des assemblages d'espèces dans lesquels elles sont implantées est faible. A l'inverse, de nombreuses observations de terrain montrent une absence de relation, ou une corrélation positive entre le nombre d'espèces autochtones et le nombre d'espèces introduites (Planty-Tabacchi *et al.* 1996; Stohlgren *et al.* 1999; Stohlgren *et al.* 2003). Ces contradictions ne sont pourtant qu'apparentes. En effet, les observations de terrain sont souvent réalisées à une échelle régionale, pour laquelle une richesse spécifique d'espèces autochtones élevée est souvent le reflet d'une grande diversité d'habitats. Or, cette diversité est également disponible pour les espèces introduites. Par ailleurs, ces approches de terrain sont souvent centrées sur les espèces introduites en général, dont la majorité ne sont pas envahissantes. Lorsque les observations sont réalisées à l'échelle locale, la corrélation négative entre diversité des communautés autochtones d'une part, et établissement et développement des espèces introduites d'autre part est, en général, retrouvée (*e.g.* Levine 2000; Alvarez & Cushman 2002; Aguilera *et al.* 2010).

D'avantage que la richesse spécifique, il semble que la diversité fonctionnelle des espèces puisse expliquer la vulnérabilité des communautés aux invasions (Crawley *et al.* 1999; Symstad 2000; Dukes 2001). Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse de similarité limitée déjà évoquée (*cf.* I.2.b.ii., Emery 2007). Plus précisément, certains auteurs montrent que les espèces dominantes ont tendance à prévenir les invasions par des espèces introduites fonctionnellement similaires (Burke & Grime 1996; Foster *et al.* 2002; Emery & Gross 2006). Enfin, la vulnérabilité des communautés aux invasions peut aussi être influencée par les interactions entre espèces introduites. Ainsi, Simberloff & Von Holle (1999) ont formulé l'hypothèse « Invasional Meltdown » qui propose la facilitation d'une invasion par une ou plusieurs espèces introduites. Cette facilitation peut être effectuée par une espèce végétale ou une espèce animale et être directe (dispersion des graines, Woodward *et al.* 1990; pollinisation, Barthell *et al.* 2001) ou indirecte (modification physique de l'habitat, Hughes *et al.* 1991).

I.3.b. La disponibilité des ressources : une théorie unificatrice ?

Le principe de l'influence de la disponibilité des ressources sur la vulnérabilité d'invasion d'une communauté a été développé simultanément par Tilman (1999), Sher & Hyatt (1999) et Davis *et al.* (2000). Chacun de ces auteurs suggère qu'un milieu sera d'autant plus vulnérable aux invasions que les ressources disponibles (physiques ou nutritionnelles), au sens de non utilisées, seront importantes (Fig I2).

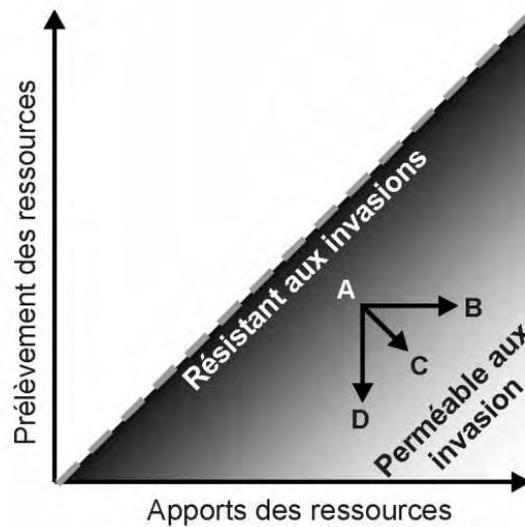


Figure I2 : Théorie de la fluctuation de la disponibilité des ressources. La droite en pointillés gris matérialise l'égalité entre les prélèvements et les apports de ressources. La disponibilité des ressources dans le milieu peut augmenter suite à l'augmentation des apports (A→B), la diminution des prélèvements (A→D), ou les deux (A→C). D'après Davis et al. (2000).

Cette théorie s'appuie sur la nécessité pour une espèce d'avoir accès à des ressources pour pouvoir s'implanter, et sur l'hypothèse que plus la quantité de ressources disponibles est importante, moins la compétition pour ces ressources est intense (Davis *et al.* 1998) et plus la croissance des espèces implantées est favorisée. Ces raisonnements sont cohérents avec le modèle triangulaire de Grime (1974) sur les stratégies écologiques des plantes¹, qui prévoit que la compétition est moins intense dans les environnements perturbés, au sein desquels les espèces résidentes ne séquestrent plus l'ensemble des ressources disponibles, favorisant par là même l'installation de nouvelles espèces. L'hypothèse de Davis est également en accord avec le modèle des équilibres dynamiques de Huston (1979). Ce dernier prédit une diversité maximale lorsque la vitesse d'accroissement des populations est en équilibre avec le niveau de perturbation, les deux facteurs influençant l'intensité de la compétition pour les ressources. La théorie de la fluctuation de la disponibilité des ressources rejoint ainsi les théories établies dans le champ de l'écologie des communautés. En particulier, elle est une reformulation de l'hypothèse du « ratio des ressources » de Tilman (1985) dans le cadre des invasions. Ainsi, la dominance des espèces, qu'elle s'établisse à travers les successions, ou à travers les invasions est régie par la quantité et la nature des ressources disponibles dans le milieu.

¹ Le modèle de Grime permet de répartir les stratégies écologiques des plantes selon un triple gradient en accord avec leurs capacités compétitrices (C), de tolérance au stress (S) et/ou colonisatrices (R).

La théorie de la fluctuation des ressources a été récemment englobée dans une formulation plus large de l'effet de l'hétérogénéité environnementale, spatiale et temporelle, sur l'invasibilité des milieux (Melbourne *et al.* 2007). Elle est ainsi liée aux théories concernant la coexistence des espèces, telles que la similarité limitée (MacArthur & Levins 1967; Emery 2007) et la disponibilité des niches (Shea & Chesson 2002; MacDougall *et al.* 2009). Ces théories permettent d'affiner celle de Davis *et al.* (2000), et notamment de considérer les cas d'invasion dûs à l'exploitation d'une ressource sous-utilisée par les espèces de la communauté résidente (hypothèse des niches vacantes, Hierro *et al.* 2005; MacDougall *et al.* 2009). Cette hypothèse est en général liée à une spécialisation importante des espèces introduites considérées (Catford *et al.* 2008). Tous les milieux peuvent alors se révéler temporairement et périodiquement susceptibles d'être envahis. Il semble cependant que certains écosystèmes, de par leurs caractéristiques fonctionnelles, puissent être plus sensibles que d'autres à ce processus (Encadré 2, Alpert *et al.* 2000).

I.3.c. L'Homme comme facteur explicite du processus

Plus que les conditions climatiques et les caractéristiques des espèces envahissantes ou des milieux récepteurs, ce sont la densité des populations humaines et l'intensité des activités anthropiques qui permettent de prédire la quantité d'espèces introduites à l'échelle des pays (Pysek *et al.* 2010). Celles-ci influencent en premier lieu la pression de propagules, c'est-à-dire la quantité d'individus introduits et la fréquence de leurs introductions (Davenport & Davenport 2006). Elles peuvent également faciliter la dispersion naturelle des espèces en créant des « voies de passage » physiques, telles que les voies de communications (routes, canaux...; Parendes & Jones 2000). Les activités humaines sont également responsables de la modification d'un grand nombre d'habitats (Vitousek 1997). De la même façon que les perturbations naturelles, les perturbations physiques d'origine anthropique peuvent faciliter l'établissement des espèces introduites (Hobbs & Huenneke 1992; Parker *et al.* 1993). Par ailleurs, la modification des cycles biogéochimiques, en particulier du cycle de l'azote, aboutit à l'eutrophisation des milieux à l'échelle mondiale et locale (Vitousek *et al.* 1997; Smith *et al.* 1999; Galloway *et al.* 2004), augmente les ressources disponibles pour les espèces et peut ainsi favoriser les invasions (Valéry 2006). Ce rôle prépondérant de l'Homme dans l'expression du phénomène des invasions conduit certains scientifiques à reformuler la problématique des invasions biologiques et à considérer les espèces envahissantes, aussi bien comme des indicatrices que comme des actrices de la perturbation de la structure des

communautés et du fonctionnement des écosystèmes (Schnitzler & Müller 1998; Didham *et al.* 2005; MacDougall & Turkington 2005).

Encadré 2 : Des milieux plus vulnérables que d'autres

En fonction de leurs caractéristiques géomorphologiques, physico-chimiques et biologiques, certains écosystèmes et/ou habitats peuvent se révéler plus sensibles aux invasions que d'autres. Cette sensibilité est en général estimée par le nombre d'espèces introduites présentes, envahissantes ou non, et concerne plus particulièrement :

- les systèmes agricoles (Inderjit 2004; Hulme 2008) : leur lien direct avec les activités anthropiques, les perturbations cycliques et leur enrichissement en nutriments favorisent l'apport, l'installation et le développement des espèces introduites.

- les milieux insulaires (Lonsdale 1999; Caldwell *et al.* 2006) : leur isolement limite les apports d'espèces, tout en augmentant leur niveau de spéciation. Un grand nombre de niches écologiques restent ainsi vacantes et disponibles pour l'établissement d'espèces introduites par l'Homme.

- les systèmes riverains fluviaux, en réponse à une forte connectivité paysagère et à une récurrence des perturbations naturelles (*cf.* III.2.a.).

A l'opposé, les habitats les moins envahis semblent avoir en commun un niveau de stress élevé : faibles ressources en nutriments et en eau, anoxie, températures extrêmes et pollutions toxiques (métaux...). Le stress provoqué par l'un ou plusieurs de ces facteurs a un effet double : seules les espèces adaptées parviennent à survivre dans ces environnements et la sélection d'espèces autochtones spécialisées induit un niveau élevé de compétition pour les espèces introduites (Alpert *et al.* 2000; Chytry *et al.* 2008). Par ailleurs, il semblerait que les milieux tropicaux continentaux, plus riches en espèces et moins visités, soient globalement moins sensibles aux invasions que les milieux tempérés (Lonsdale 1999).

II. Conséquences des invasions : un bilan général

II.1. Conséquences sur la biodiversité

II.1a. Extinction d'espèces

Les invasions sont considérées comme la troisième cause de perte de biodiversité au niveau mondial (M.E.A 2005). Pourtant, la relation causale entre invasions et extinctions, dans le cas

des organismes végétaux, reste souvent spéculative et principalement basée sur des corrélations (Sax & Gaines 2003; Gurevitch & Padilla 2004). En effet, même si les invasions peuvent précipiter l'extinction d'une espèce, la disparition des espèces autochtones et l'augmentation du nombre d'espèces envahissantes pourraient être, dans la majorité des cas, les conséquences d'un même phénomène représenté par une dégradation générale des milieux par l'Homme (McKinney & Lockwood 1999; Byers 2002; Didham *et al.* 2005; MacDougall & Turkington 2005).

Malgré tout, les espèces envahissantes sont une composante importante et complexe de la modification des communautés. Ainsi, sans être la cause directe de l'extinction d'une espèce, elles peuvent néanmoins accentuer l'impact négatif de la dégradation des milieux et être responsables de la régression et de la disparition de certaines populations (Didham *et al.* 2007), ainsi que d'une perte d'intégrité génétique (Levin *et al.* 1996; Rhymer & Simberloff 1996).

II.1.b. Structure des communautés

L'évaluation des conséquences des invasions sur la structure des communautés a généré les premiers arguments pour la mise en place de mesures de gestion des milieux naturels face à ce phénomène. Ainsi, il est communément admis qu'une invasion dans un milieu donné se traduit nécessairement par une diminution de la richesse et de l'abondance des espèces (*e.g.* Vitousek *et al.* 1996; Zedler & Kercher 2004). Pour les plantes, cette assertion est basée sur de nombreuses études de cas qui comparent, à l'échelle locale et sur la base de relevés phytosociologiques, les richesses spécifiques de communautés envahies et de communautés non envahies (Pysek & Pysek 1995; Werner & Zedler 2002; Yurkonis *et al.* 2005; Gerber *et al.* 2008; Hejda *et al.* 2009). Quelques études ne signalent cependant aucune diminution significative de la diversité des communautés envahies (Treberg & Husband 1999; Hejda & Pysek 2006; Hejda *et al.* 2009). Ces impacts limités peuvent parfois être expliqués par un couvert moins dense des espèces envahissantes concernées (< 50 % ; *ibid.*), qui remet alors en question l'existence de l'invasion. Une autre raison, rarement avancée, peut être la structure des communautés autochtones non envahies servant de référence aux comparaisons. Par exemple, la comparaison entre des communautés dominées par une espèce autochtone et des communautés envahies par *Impatiens glandulifera* aboutit à des diversités d'espèces similaires (Hejda & Pysek 2006). De la même façon, la comparaison de 8 communautés

dominées par une espèce autochtone dominante ou par une espèce introduite envahissante ne montre pas de différences de diversité (Houlahan & Findlay 2004).

II.1.c. Échanges génétiques

Le contexte de l'introduction d'une espèce peut se traduire par de nombreuses implications évolutives pour cette espèce dans les aires d'accueil (*e.g.* stimulation des processus évolutifs, Maron *et al.* 2004; "effets bottleneck", Novak & Mack 2005; hybridation entre espèces introduites, Tiebre *et al.* 2007; Bailey *et al.* 2009). Ces aspects, peuvent avoir des conséquences importantes sur le processus d'invasion (*cf.* I.2.b.ii., *e.g.* Bosssdorf *et al.* 2005; Novak 2007), mais ne seront pas abordés dans cette partie, qui a pour objectif d'approcher les conséquences évolutives des invasions pour les espèces autochtones.

Les invasions, en particulier végétales, peuvent aboutir à des échanges de matériel génétique entre espèces autochtones et introduites, démontrant ainsi leur proximité évolutive (Abbott 1992). Ces échanges sont, dans certains cas, responsables de la différenciation de nouvelles espèces, dont la place et l'influence dans les communautés sont différentes, et parfois plus importantes que celle des espèces apparentées (Vilà *et al.* 2000). L'un des exemples les plus connus est celui de *Spartina anglica*, une espèce résultant de l'hybridation entre l'autochtone *S. maritima* et l'introduite *S. alterniflora* (Thompson 1991). Les échanges de gènes entre espèces autochtones et espèces introduites envahissantes peuvent avoir des conséquences plus poussées de perte d'intégrité génétique à travers des processus d'introgession (Abbott 1992). Dans de tels cas, après hybridation des deux espèces parentes, l'hybride se reproduit lui-même avec l'un ou ses deux parents, créant ainsi des flux de gènes d'une espèce vers l'autre. L'introgession aboutit à la dilution du génome parental et, dans les cas les plus extrêmes, à la disparition de ce génome et de l'espèce qu'il caractérise (Levin *et al.* 1996; Rhymer & Simberloff 1996).

II.2. Conséquences sur la structure des habitats et des paysages

Tout organisme, de par son activité, va influencer son contexte biotique et abiotique, et laisser dans son environnement une empreinte plus ou moins intense et durable. La capacité d'une espèce à modifier la structure et la disponibilité des ressources physiques de son habitat la définit comme une espèce ingénieur (Jones *et al.* 1994, 1997). Dans le cas des invasions, une espèce ingénieur peut avoir des conséquences plus importantes en influençant notablement la

structure physique de son habitat, en plus de la structure des communautés et du fonctionnement de son écosystème d'accueil (Cuddington & Hastings 2004). Par ailleurs, les modifications physiques résultant de l'activité d'une espèce ingénieur persistent après la disparition de l'espèce, et sont souvent plus durables que les conséquences des interactions biotiques directes (Hastings *et al.* 2007). Dans le cas d'espèces végétales ingénieurs, celles-ci peuvent moduler la disponibilité de la lumière, du substrat et/ou de l'eau et induire ainsi de profondes modifications dans la structure des habitats (Crooks 2002).

Dans les cas extrêmes, les modifications des habitats par les espèces ingénieurs envahissantes peuvent aboutir à de profondes transformations des paysages. Le piégeage des sédiments, l'abaissement des nappes phréatiques et la conséquente réduction de la largeur des rivières par les espèces de *Tamarix* envahissantes aux Etats-Unis en est un exemple classique (Graf 1978), qui aboutit indirectement à une diminution de la diversité végétale et animale de ces milieux (Di Tomaso 1998). Plus visible encore, l'accélération des successions à travers le développement d'espèces arbustives et arborescentes sur une prairie transforme en forêts des espaces originellement ouverts (*e.g.* Ghersa *et al.* 2002; Siemann & Rogers 2003).

II.3. Conséquences sur les fonctions écosystémiques et les services associés

II.3.a. Cadre théorique

Le développement des recherches sur la problématique des relations entre biodiversité et fonctionnement fournit un cadre conceptuel général pour l'évaluation et la compréhension des conséquences des invasions sur le fonctionnement des écosystèmes. Les théories développées dans ce domaine permettent en effet l'identification des mécanismes qui modulent l'influence d'une espèce sur des fonctions¹ écosystémiques. Les modifications du fonctionnement d'un écosystème à la suite d'une invasion peuvent ainsi résulter de trois mécanismes non exclusifs :

- la modification d'une fonction préexistante au sein de la communauté envahie.

L'invasion est alors réalisée par une espèce possédant un trait fonctionnel² déjà présent chez d'autres espèces de la communauté, (*i.e.* appartenant au même groupe fonctionnel³), mais dont l'expression a une amplitude différente.

¹ Au long de ce manuscrit, une fonction sera considérée comme le rôle écologique d'un système ou d'un organisme, et un processus comme un mécanisme permettant la réalisation d'une fonction.

² Un trait fonctionnel est défini par la capacité d'un organisme à réaliser la fonction associée.

³ Un groupe fonctionnel correspond à un ensemble d'espèces possédant des traits fonctionnels similaires leur permettant de réaliser la même fonction écologique.

- l'apparition d'une fonction inexistante dans la communauté d'accueil.
- La disparition d'une fonction préexistante dans la communauté d'accueil. Ce cas de figure nécessite la disparition de l'ensemble des espèces du groupe fonctionnel concerné, afin d'éliminer les phénomènes de compensation dus à l'existence d'une redondance¹ ou d'une assurance² fonctionnelle.

Au-delà de l'importance des traits fonctionnels des espèces introduites, leur abondance peut déterminer leur importance pour le fonctionnement des écosystèmes. Dans le contexte des invasions, cette influence de l'abondance des espèces sur le fonctionnement des écosystèmes revient à analyser les liens possibles entre ce fonctionnement et la dominance d'une espèce (Encadré 3).

Encadré 3: Dominance et fonctionnement des écosystèmes

Hillebrand *et al.* (2008) considèrent que les espèces dominantes sont les plus influentes sur le fonctionnement de l'écosystème. Sans rejeter l'importance des espèces à faible occurrence pour la réalisation des processus et des fonctions de l'écosystème, le rôle charnière des espèces dominantes peut résulter de deux types de mécanismes :

- un mécanisme direct (Fig. I3, A), qui suppose que l'importance d'une espèce pour une fonction écologique est lié à son abondance (*e.g.* Jones *et al.* 1994; Smith & Knapp 2003; Dangles & Malmqvist 2004). Cette hypothèse est toutefois incomplète. S'il est concevable de considérer qu'une espèce sera d'autant plus influente sur le fonctionnement d'un écosystème qu'elle y sera abondante, l'incidence fonctionnelle réelle d'une espèce est en réalité le résultat d'une péréquation entre son abondance et son efficacité fonctionnelle.

- mais surtout des mécanismes indirects (Fig. I3, B), qui font référence au rôle prépondérant des espèces dominantes dans la structuration des communautés et le contrôle des interactions entre espèces (*e.g.* Gurevitch & Unnasch 1989; Green & Ostling 2003).

¹ La redondance fonctionnelle fait référence à un groupe d'espèces réalisant la même fonction à partir de processus identiques (i.e. "redundancy hypothesis", Naeem 1998).

² L'assurance fonctionnelle fait référence à un groupe d'espèces réalisant la même fonction à partir de processus différents (i.e. insurance hypothesis, Loreau *et al.* 2001).

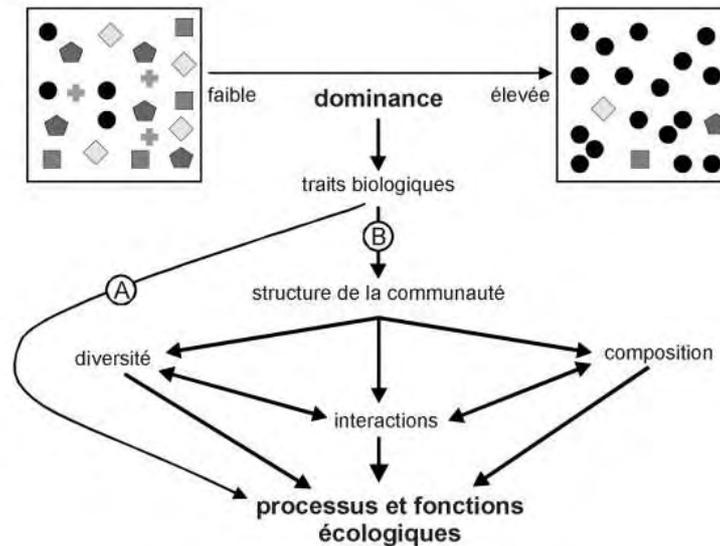


Figure I3 : Relations entre dominance et fonctionnement. Une modification de la dominance des espèces dans une communauté peut modifier les fonctions et processus écologiques directement (A), en fonction de la nature de(s) l'espèce(s) dominante(s), ou indirectement (B), en changeant la structure de la communauté. Modifié d'après Hillebrand *et al.* (2008).

La dominance d'une espèce correspond au stade final du processus d'invasion (*cf.* I.1.). L'évaluation des conséquences d'une invasion sur le fonctionnement d'un écosystème revient donc, en premier lieu, à considérer l'influence d'une espèce dominante sur ce fonctionnement. En parallèle, les espèces dominantes semblent avoir en moyenne davantage d'influence sur le fonctionnement des écosystèmes que les espèces minoritaires. Analyser l'influence des espèces introduites sur le fonctionnement des écosystèmes, à travers les espèces envahissantes, pourrait alors augmenter la probabilité d'observer un effet de l'origine géographique des espèces sur ce fonctionnement.

II.3.b. Cycles biogéochimiques

Les conséquences de l'invasion des espèces fixatrices d'azote, sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes où ce type d'espèces est rare ou absent, est le premier axe de recherche développé dans le cadre de l'évaluation des conséquences des invasions sur le fonctionnement des écosystèmes (*e.g.* Vitousek *et al.* 1987; Vitousek & Walker 1989; Musil 1993; Stock *et al.* 1995). Au moins en partie pour cette raison, il a monopolisé l'attention des scientifiques, aboutissant à un nombre élevé de travaux traitant du cycle de l'azote (stocks, fixation, minéralisation, nitrification, dénitrification) (Fig. I4). En dehors du cycle de l'azote, les processus intégrés au cycle du carbone et du phosphore ont également fait l'objet de

nombreuses études (Fig. I4). Enfin, il est intéressant de noter que, de manière transversale, le processus de recyclage de la matière organique regroupe à lui seul 16 % des études réalisées. Parmi la quantité d'études disponibles, de récentes synthèses (Ehrenfeld 2003; Liao *et al.* 2008b; Ehrenfeld 2010; Weidenhamer & Callaway 2010) ont mis en évidence une tendance moyenne des espèces introduites envahissantes à :

- produire davantage de matière organique (surtout aérienne),
- augmenter la proportion de carbone et d'azote dans les différents compartiments de l'écosystème (biomasse aérienne, biomasse souterraine, sol, microorganismes),
- produire une litière se dégradant plus rapidement, en lien avec une quantité d'azote et des ratios C/N plus élevé et lignine/N plus faible,
- augmenter les taux de minéralisation et de nitrification de l'azote.

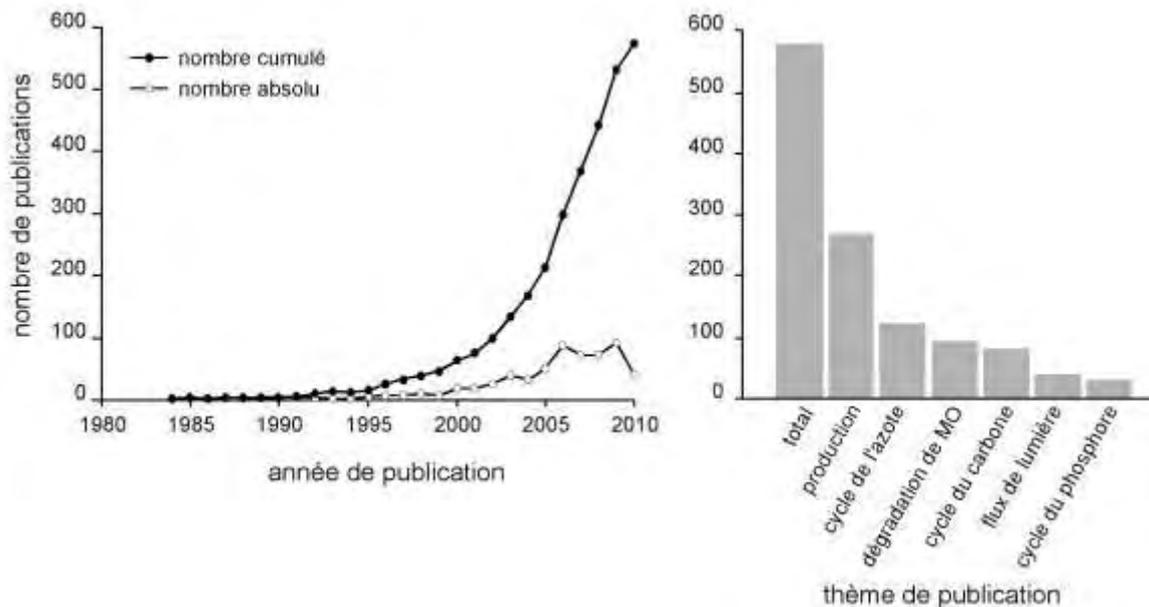


Figure I4 : Distribution des publications scientifiques en fonction du type de conséquences fonctionnelles abordées. Les données sont issues d'une recherche dans la base de données Web of Knowledge (août 2010) avec les mots clés suivants : (invasi* AND plant* AND (consequence* OR impact* OR effect*) AND function* AND ecosystem*). La recherche a ensuite été affinée avec des mots clés spécifiques à chaque type de conséquence fonctionnelle : production = biomass OR product*, cycle de l'azote = nitrogen, cycle de carbone = carbon, flux de lumière = light, cycle du phosphore = phosphorus.

Considérés dans leur globalité, ces modifications traduisent une augmentation de la quantité et des transferts de matière et d'énergie au sein des écosystèmes. Ces généralisations doivent cependant être considérées en regard de la grande variabilité des résultats obtenus indépendamment au sein de chaque étude, et des différences méthodologiques qui rendent les

comparaisons délicates entre études. Par exemple, la synthèse de la littérature concernant la dégradation des litières des espèces envahissantes en milieu tempéré (Annexe 2) montre que sur seize études, plus de six méthodes différentes ont été employées, et aboutissent à des proportions comparables de litières d'espèces envahissantes se dégradant plus vite, à vitesse similaire ou moins vite que les espèces autochtones.

Par ailleurs, Dassonville *et al.* (2008) ont récemment montré l'importance du contexte environnemental dans l'évaluation des conséquences des invasions sur les cycles biogéochimiques. Ainsi, pour sept espèces envahissantes, les stocks de six nutriments du sol superficiel augmentent suite à l'invasion dans les sites initialement pauvres et diminuent dans les sites initialement riches.

Enfin, certaines invasions peuvent n'avoir que peu (ou pas) de conséquences apparentes sur les fonctions écologiques, à travers une redondance ou une assurance fonctionnelle entre les espèces envahissantes et les espèces des communautés d'accueil (Abelho & Graça 1996; Otto *et al.* 1999; Braatne *et al.* 2007). Ces conséquences neutres des invasions sont bien moins évoquées que les modifications significatives du fonctionnement des écosystèmes à la suite des invasions. Dans le contexte d'une vision négative des espèces envahissantes (Vitousek *et al.* 1996; Hulme *et al.* 2009), il est difficile de savoir si cette absence d'impact est réellement minoritaire ou si cette situation apparente est un artefact méthodologique et de publication.

II.3.c. Régimes de perturbation

Alors que de nombreuses invasions sont initiées par des changements environnementaux rapides ou des perturbations, l'ampleur des incidences structurales des invasions est, en retour, susceptible de modifier le régime de perturbation. La modification des régimes de perturbation par les espèces envahissantes est un phénomène bien connu (Fig. I4), en particulier pour les perturbations par les incendies (Mack & D'Antonio 1998). La production de matière inflammable par les espèces végétales peut directement influencer la fréquence et/ou l'intensité des incendies naturels dans un écosystème. Ainsi, l'invasion par des espèces herbacées de milieux dominés par des arbustes ou des arbres peut générer la formation de tapis végétaux qui mettent en contact des zones auparavant physiquement indépendantes (*e.g.* D'Antonio & Vitousek 1992). Cette nouvelle continuité physique favorise la propagation des feux et augmente *de facto* la fréquence des incendies (multipliant jusqu'à 30 fois la fréquence naturelle) (D'Antonio 2000). Elle aboutit *in fine* à la régression des espèces ligneuses au profit des espèces herbacées (D'Antonio 2000). Par ailleurs, la productivité, en général supérieure,

des espèces envahissantes fournit d'avantage de matière inflammable lors des incendies qui ont alors tendance à durer plus longtemps et/ou à produire d'avantage de chaleur (Van Wilgen & Richardson 1985; Lippincott 2000).

La modulation des perturbations hydro-géomorphologiques est en revanche beaucoup moins documentée, et plus difficile à relier à l'invasion elle-même (Mack & D'Antonio 1998). Cependant, la modification, par les espèces riveraines, des mouvements de la masse d'eau et des processus sédimentaires (*cf.* III.1.), sous-entend une possible modification des régimes de perturbation hydro-géomorphologique lors des invasions. Ainsi, l'herbacée *Cynodon dactylon* augmente l'accrétion sédimentaire et la stabilité des berges des ruisseaux qu'elle envahit en Arizona (Dudley & Grimm 1994). A l'opposé, le faible développement du système racinaire d'*Acacia mearnsii* favorise l'érosion des berges des cours d'eau en Afrique du Sud (Van Wilgen & Richardson 1985).

II.3.d. Services écosystémiques

Les services écosystémiques correspondent aux bénéfices que les sociétés humaines retirent de la structure et du fonctionnement des écosystèmes (M.E.A 2005). Ce sont toutefois en majorité des fonctions écologiques dont la réalisation est un bénéfice pour l'Homme. Elles découlent de modifications des ressources produites par les organismes et les écosystèmes, et directement utilisées par l'homme (*e.g.* nourriture, eau, bois), de la régulation de processus écologiques et physiques (*e.g.* inondation, épuration des eaux), et de modifications des services culturels (*e.g.* patrimonial, esthétique, récréationnel) (Binimelis *et al.* 2007). La vision négative des conséquences fonctionnelles des invasions est directement liée à la notion de services écosystémiques. En effet, il est difficile d'évaluer objectivement la nature négative ou positive d'une modification du fonctionnement d'un écosystème à la suite d'une invasion, pour l'écosystème lui-même. Cette nature dépend alors directement de l'observateur.

La plupart du temps, une espèce envahissante a des conséquences sur plusieurs catégories de services écosystémiques. D'après de récentes estimations, les conséquences économiques résultant de l'altération des services écosystémiques par des invasions végétales seraient moins nombreuses que les conséquences écologiques recensées (Vilà *et al.* 2010). Néanmoins, les auteurs relient cette tendance à un manque d'informations dans ce domaine, précisant que, pour les plantes comme pour les autres catégories d'organismes, les conséquences économiques sont probablement proportionnelles aux conséquences

écologiques. Les impacts socio-économiques des invasions sont plus étudiés en Amérique du Nord qu'en Europe (Vilà *et al.* 2010). Les dommages des plantes envahissantes aux Etats-Unis sont ainsi chiffrés à 34 milliards de dollars par an (Pimentel *et al.* 2005). Parmi ces estimations, les coûts de gestion, souvent inférieurs aux pertes économiques résultant de l'altération des services écosystémiques, motivent les efforts de gestion. Toutefois, ces analyses négligent souvent la possibilité que les invasions ne soient que la conséquence et non la cause d'une modification des écosystèmes (Didham *et al.* 2005; MacDougall & Turkington 2005), et sont, au final, basées sur peu d'évidences pour certains milieux (Blossey 1999). Dans ce contexte, une analyse des conséquences fonctionnelles des invasions peut apporter des éléments de réflexion pour la prise de décision des interventions de gestion.

III. Les écosystèmes riverains fluviaux, un support modèle

III.1. « Pilotes » et contraintes de la structure des corridors riverains

III.1.a. Cadre paysager et contraintes hydrogéomorphologiques

Les écosystèmes riverains fluviaux sont définis comme l'interface entre un système strictement aquatique, le cours d'eau, et un système strictement terrestre, le versant ou la plaine non inondable (Gregory *et al.* 1991). Dans ce contexte paysager, le développement de concepts écologiques liés au fonctionnement des cours d'eau a en même temps favorisé la compréhension du fonctionnement des écosystèmes riverains (Annexe 3). A l'échelle du paysage, la linéarité des écosystèmes riverains implique une connectivité physique plus ou moins complète de l'amont vers l'aval (Vannote *et al.* 1980; Elwood *et al.* 1983). Cette connectivité amont-aval est complétée par une connectivité latérale sous l'influence des variations de débit des écoulements d'eau (cours d'eau et nappe d'accompagnement) et modulée par l'existence de structures aquatiques secondaires au sein de la zone riveraine (dépressions, bras secondaires...) (Junk *et al.* 1989; Tockner *et al.* 2000). Les relations entre le cours d'eau, les structures aquatiques secondaires et les nappes phréatiques apportent une dimension verticale importante à la connectivité hydraulique, mais aussi biologique, des zones riveraines (Stanford & Ward 1993).

Les flux temporaires d'eau au sein de la zone riveraine agissent comme vecteurs, favorisant les importations/exportations de matières et d'organismes au sein de la zone riveraine et entre la zone riveraine et les systèmes adjacents. Lorsqu'ils concernent des évènements majeurs, ils

génèrent des perturbations, dont l'intensité et la fréquence décroissent en principe du fleuve vers la plaine. Ce gradient théorique peut être localement modifié par la nature du substrat, sa topographie, et la physiologie de la végétation (Fig. I5). A l'échelle locale, les perturbations hydrologiques sont responsables de la régénération des habitats de la zone riveraine. Cette dynamique de perturbation, associée aux successions végétales, induit une hétérogénéité spatiale et temporelle, qui se matérialise sous la forme d'une mosaïque d'habitats très diversifiée (Hughes 1997; Ward *et al.* 2002).

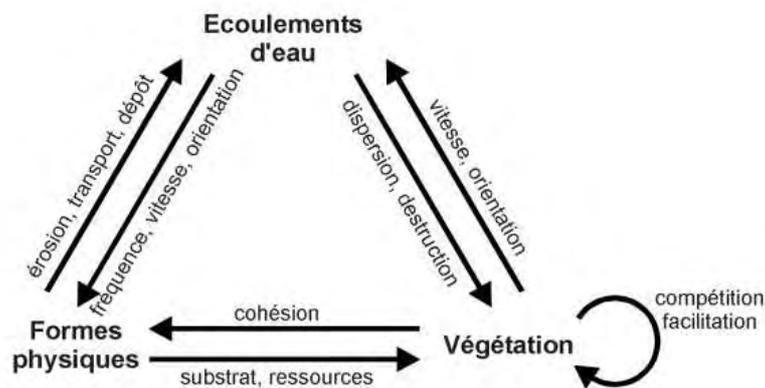


Figure I5 : Modèle d'interactions entre trois facteurs principaux de contrôle de la structure et du fonctionnement des écosystèmes riverains fluviaux. Modifié d'après Corenblit *et al.* (2007).

III.1.b. Végétation riveraine et diversité biologique

La connectivité des zones riveraines favorise la dispersion des espèces au sein des zones riveraines, entre les zones riveraines (entre cours d'eau d'un même réseau hydrographique ou de l'amont vers l'aval), et entre les zones riveraines et les systèmes adjacents, augmentant ainsi la diversité potentielle de ces écosystèmes (Tabacchi *et al.* 2005; Gurnell *et al.* 2008; Moggridge & Gurnell 2010). En parallèle, les fluctuations de la disponibilité des ressources, en lien avec les perturbations hydrologiques (Tockner *et al.* 1999; Hein *et al.* 2003), et la mosaïque d'habitats disponibles (Ward *et al.* 2002) favorisent la coexistence d'un grand nombre d'espèces, en particulier végétales (Nilsson *et al.* 1989; Naiman & Décamps 1997; Pollock *et al.* 1998). Plusieurs études montrent que la diversité végétale des zones riveraines est maximale au niveau de la partie médiane des cours d'eau (Ward & Stanford 1983a; Tabacchi *et al.* 1996; Pollock *et al.* 1998). Par ailleurs, les écosystèmes riverains, de par la diversité de leurs habitats et leur effet tampon face aux variations environnementales, peuvent

jouer le rôle de zones refuge pour des espèces aquatiques ou terrestres, et contribuer à maintenir la biodiversité régionale (Naiman *et al.* 1993; Naiman & Décamps 1997).

Au sein de la zone riveraine, les processus hydro-géomorphologiques (*cf.* II.1.a.i.), en interaction avec les formations végétales, induisent une destruction périodique et plus ou moins complète de la biomasse existante associée à une importation/exportation de sédiments (Bendix & Hupp 2000; Schnauder & Moggridge 2009). Il en résulte une réinitialisation des zones colonisées par la végétation, et donc des successions végétales (Tabacchi *et al.* 1998). Cette contrainte stimule l'expression de communautés probablement non saturées en espèces, et la mise en place d'une banque de propagules très diversifiée (Goodson *et al.* 2001; Tabacchi *et al.* 2005; Gurnell *et al.* 2008). Les contraintes hydrologiques induisent également la sélection d'espèces végétales spécialisées, en particulier sur leurs stratégies de réponse aux perturbations et au stress (Naiman & Décamps 1997). Les adaptations morphologiques, physiologiques et écologiques de ces espèces correspondent à différentes stratégies écologiques : rudérale (production d'un grand nombre de graines facilement dispersées), tolérance au stress (stratégies d'oxygénation des racines) ou résistance (propriétés biomécaniques adaptées, telle que souplesse, résistance des tiges ou fort ancrage racinaire) (Naiman & Décamps 1997; Blom 1999; Jarvela 2002). Ainsi, des espèces spécialisées co-existent avec des espèces généralistes pouvant également se trouver dans les systèmes adjacents (Naiman & Décamps 1997).

III.1.c. Pression anthropique

La modification et l'exploitation des zones riveraines par l'Homme est un phénomène ancien, épargnant peu de cours d'eau tempérés. En Europe et en Amérique du Nord, près de 90 % des zones riveraines sont exploitées et modifiées (Tockner & Stanford 2002). Les transformations anthropiques des zones riveraines peuvent être directes, et découler de l'utilisation des espaces disponibles pour l'urbanisation, les activités agricoles ou industrielles, et/ou des activités récréatives (Piégay *et al.* 2003; M.E.A 2005). De manière indirecte, la régulation des cours d'eau par la construction de barrages, leur chenalisation et le pompage à des fins d'irrigation ont fortement transformé et homogénéisé les régimes hydrologiques (Poff *et al.* 1997; M.E.A 2005), créant une discontinuité longitudinale du corridor fluvial (Ward & Stanford 1983b) et modifiant les écosystèmes riverains par effet de cascade.

La majorité des zones riveraines tempérées sont ainsi spatialement réduites, fragmentées (Jansson *et al.* 2000; Nilsson *et al.* 2005) et présentent une complexité géomorphologique

réduite (Chin 2006; Graf 2006), ainsi qu'une diminution de la connectivité paysagère (Heiler *et al.* 1995; Ward & Stanford 1995a, 1995b; Galat *et al.* 1998). Dans certains systèmes, la chenalisation des cours d'eau entraîne la perte de la migration latérale et le creusement du lit mineur (e.g. Steiger *et al.* 1998). À terme, l'incision du lit mineur amplifie la diminution de la mobilisation des sédiments et déconnecte les zones riveraines du système aquatique adjacent et des nappes phréatiques (Rosgen 1997; Darby & Simon 1999). La modification des régimes hydrologiques peut aussi décaler dans le temps les périodes de hautes et basses eaux, et les événements de crue (Graf 2006), qui deviennent moins fréquents et plus violents (Sparks *et al.* 1990; Ward & Stanford 1995b). Par ailleurs, le développement des zones urbaines et des activités agricoles au sein des plaines fluviales peut engendrer des flux diffus d'éléments polluants (nitrates, phosphates, métaux) au sein des zones riveraines et, à terme, altérer la qualité de l'eau des systèmes aquatiques adjacents (Snyder *et al.* 2003; Allan 2004).

L'altération de l'intégrité physique des écosystèmes riverains peut avoir de profonds impacts sur leur structure biologique. La fragmentation et la diminution de la connectivité entre zones riveraines et/ou entre celles-ci et les écosystèmes adjacents constituent des barrières à la dispersion des organismes (Jansson *et al.* 2000) et à la continuité des flux hydrologiques. La diminution de la complexité géomorphologique des corridors fluviaux entraîne la perte d'un grand nombre d'habitats et diminue les possibilités de coexistence des espèces (Friedman *et al.* 1998). La modification des régimes de perturbation provoque l'exclusion des espèces non adaptées aux nouvelles conditions hydrologiques (Leyer 2005). La déconnection des zones riveraines des systèmes aquatiques affecte le développement des forêts pionnières (e.g. Steiger *et al.* 1998; Scott *et al.* 2000; Kozlowski 2002; Rood *et al.* 2003). La nécessité de restaurer un dynamisme hydro-géomorphologique minimum a ainsi été mise en avant pour la gestion durable des zones riveraines (Hughes *et al.* 2001; Richards *et al.* 2002; Hughes & Rood 2003; Rood *et al.* 2005). Enfin, l'ensemble de ces transformations a tendance à augmenter les possibilités d'établissement et d'invasion par des espèces introduites (*cf.* II.3.a., Predick & Turner 2008; Mortenson & Weisberg 2010).

III.2. L'organisation des communautés végétales riveraines

En dépit de la réinitialisation de la mosaïque d'habitats riverains par les perturbations hydrologiques, un schéma de succession végétale riveraine, depuis le sol mis à nu par la crue, jusqu'aux stades forestiers matures, peut être établi (Fig. I.6, Encadré 4). Comme toute succession écologique, elle est sous le contrôle de processus autogènes, tels que la croissance,

la compétition et la facilitation (Connell & Slatyer 1977; McCook 1994). La singularité de l'évolution des dynamiques végétales en zone riveraine réside cependant dans l'importance des processus allogènes (perturbations, érosion *vs.* dépôts sédimentaires) en particulier lors des premiers stades (Fig. I6) (Amoros & Wade 1996; Tabacchi *et al.* 1998; Francis 2006). Ces processus, de nature hydro-géomorphologique, conditionnent la stabilité et la nature du substrat, et modulent les interactions biologiques.

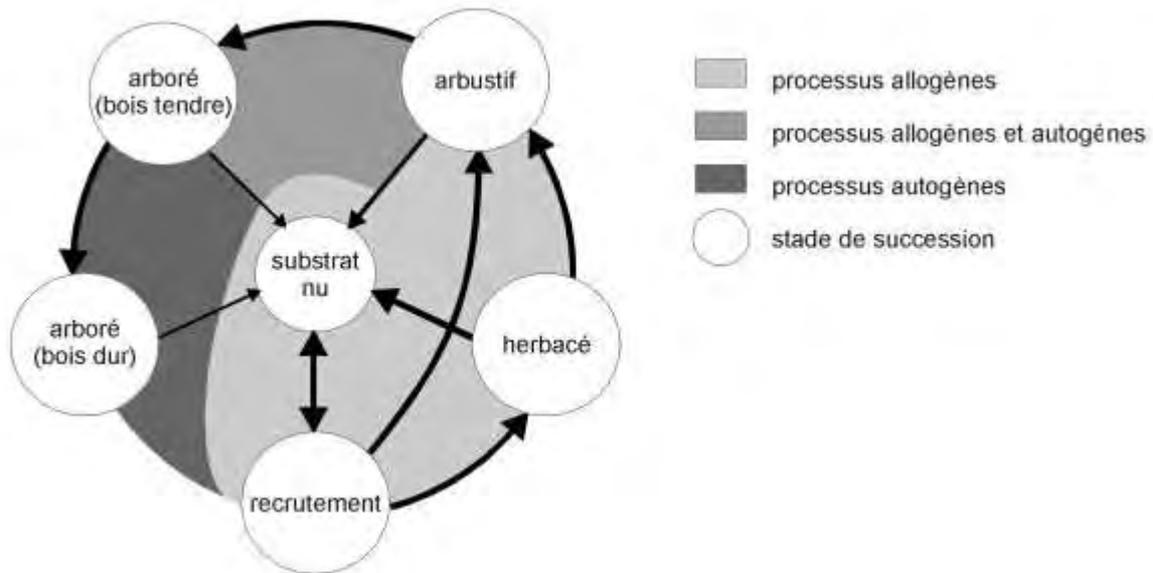


Figure I6 : Modèle de succession végétale en zone riveraine. Les couleurs indiquent la nature des processus de contrôle dominants. Les flèches indiquent les passages possibles d'un stade à l'autre et leur épaisseur suggère la probabilité de passage. Bois tendres, espèces arborescentes pionnières et héliophiles dans leur stades jeunes ; bois durs, espèces arborescentes des stades matures, pouvant se régénérer en sous-bois. Modifié d'après Corenblit (2006).

L'érosion et le dépôt sédimentaire lors des épisodes de crue génèrent des plages de substrat nu disponibles pour l'établissement de la végétation pionnière (Osterkamp 1998; Gurnell *et al.* 2001). Le recrutement et la colonisation de la végétation peuvent se faire par régénération végétative si la destruction n'est pas totale, ou à partir de propagules, apportées par le fleuve ou provenant directement de la végétation environnante (Langlade 1994; Barsoum 2002). Lors des stades pionniers, la végétation est dominée par des espèces herbacées et/ou arbustives (incluant les plantules d'espèces arborescentes), dont la stratégie écologique est principalement colonisatrice (*R sensu* Grime 1974). Le développement de la végétation pionnière stabilise en général les bancs alluviaux, et favorise les processus de sédimentation (Beeson & Doyle 1995; Tabacchi *et al.* 1998; Eason & Yarbrough 2002). Il en résulte une

augmentation de l'altitude relative des sites colonisés, une diminution conjointe de la fréquence d'inondation et le remplacement progressif des stades pionniers par des stades de maturité croissante (Malanson 1993; Bendix & Hupp 2000; Francis 2006). La végétation tend alors à être dominée par des espèces compétitrices, à cycle de vie plus long et moins adaptées aux perturbations (principalement RC *sensu* Grime 1974). La dynamique de succession est alors principalement conditionnée par des processus autogènes (Amoros & Wade 1996; Francis 2006).

Encadré 4 : Spatialisation des successions végétales en milieu riverain

L'intensité et la fréquence des perturbations hydrologiques sont décroissantes selon un gradient théorique allant du fleuve vers la plaine (*cf.* II.1.a.). La réinitialisation des dynamiques végétales peut ainsi être modélisée par un gradient de stades successionnels (toposéquence, Fig. I7), qui spatialise la succession végétale riveraine (Bendix & Hupp 2000). Ce gradient, théoriquement perpendiculaire au linéaire fluvial, et parallèle bien que de sens opposé au gradient de perturbation, est en réalité principalement dépendant de l'altitude par rapport au niveau d'eau du lit mineur (Naiman & Décamps 1997; Naiman *et al.* 1997).

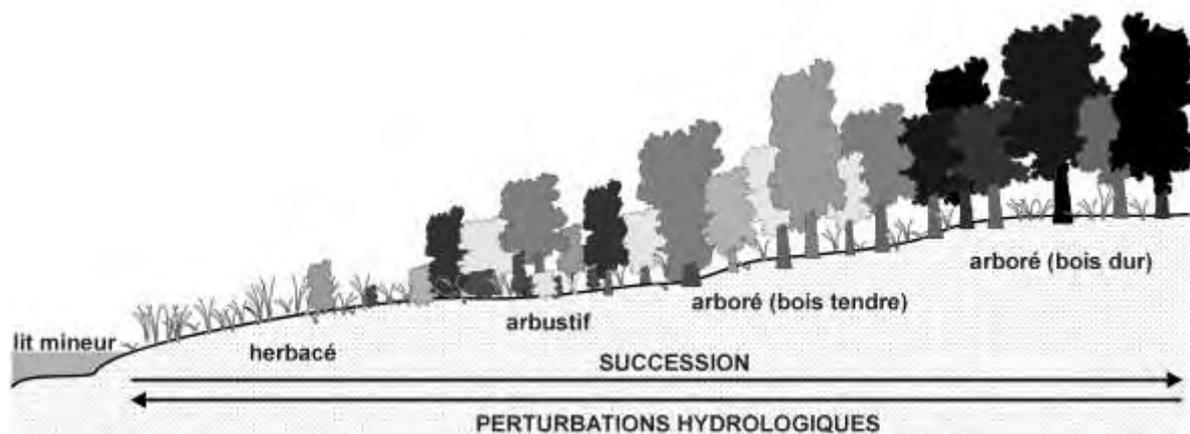


Figure I7 : Toposéquence de la succession végétale en zone riveraine. La diminution de l'intensité et de la fréquence des perturbations hydrologiques peut être exprimée en termes de probabilité d'inondation.

La spatialisation de la succession végétale permet une approche synchronique de cette succession. Cette approche est basée sur l'étude simultanée de plusieurs stades d'âges différents, et constitue le seul moyen d'obtenir des informations comparables sur des stades de maturité différents. Cette approche est celle qui a été retenue pour cette thèse.

Les successions végétales riveraines présentent la particularité d'être rapides (< 100 ans ; Naiman *et al.* 1988; Ward *et al.* 2002; Whited *et al.* 2007) au regard de la durée moyenne des successions végétales en milieu tempéré (~ 200-300 ans ; Delcourt & Delcourt 1988). De plus, au cours de la chronoséquence présentée ci-dessus, la succession riveraine peut être réinitialisée par les perturbations hydrologiques, de manière fréquente pour les stades pionniers et plus rarement pour les stades matures. Cette réinitialisation complexifie les trajectoires de succession possibles (Fig. I6), entraîne une spatialisation de la succession végétale riveraine (Encadré 4) et est traduite par la grande diversité des communautés végétales au sein de la mosaïque d'habitats (Ward *et al.* 2002).

III.3. Incidences des contraintes et de la structure sur les fonctions écologiques¹

En réponse à une importante diversité d'espèces (*cf.* III.1.b.), à une dynamique végétale rapide (*cf.* III.2.) et à une diversité spatiale et temporelle élevées des conditions abiotiques (*cf.* I.1.a.), les fonctions écologiques sont globalement stimulées en zones riveraines, par rapport aux systèmes adjacents et à d'autres systèmes tempérés (Naiman & Décamps 1990; Malanson 1993; Naiman *et al.* 2005). Certaines de ces fonctions (*e.g.* dénitrification, rétention des phosphates, « absorption » des crues) sont reconnues comme des services écosystémiques majeurs (Fustec & Lefeuvre 2000; M.E.A 2005)

En raison de leur connectivité avec les systèmes adjacents et de leur linéarité, les zones riveraines fluviales reçoivent de grandes quantités de matière, sous forme dissoute ou particulaire, en provenance des zones amont et des bassins versants (Vannote *et al.* 1980; Tockner *et al.* 1999). Ces apports sont particulièrement élevés lors des épisodes de crues (Tockner *et al.* 1999; Hein *et al.* 2003). Les inondations périodiques des zones riveraines, en interaction avec la qualité des sédiments, assurent également l'alternance de conditions d'anaérobie et d'oxygénation des sols, favorables à la diversité des activités microbiennes et au recyclage des nutriments, augmentant ainsi leur disponibilité pour la végétation (Reddy & Patrick Jr 1975; Pinay *et al.* 2000; Hefting *et al.* 2004). Bien que la production végétale puisse être limitée au sein des zones pionnières par l'abondance de la végétation, les forêts riveraines sont parmi les écosystèmes tempérés les plus productifs en dehors des agro-systèmes (Malanson 1993). La chute automnale des feuilles apporte ainsi annuellement plus de 5 t/ha de matière organique à l'écosystème (Chauvet 1989). Cette production annuelle est complétée

¹ Cette partie est volontairement centrée sur les fonctions étudiées durant les travaux de thèse. D'autres fonctions écologiques, telles que la régulation des flux hydriques et sédimentaires ou la régulation locale du climat ne seront pas abordées, bien qu'aussi importantes dans le fonctionnement de l'écosystème.

par celle des espèces herbacées de sous-bois et des habitats post-pionniers, qui peut aller jusqu'à 20 t/ha pour les espèces nitrophiles de grande taille, telles que l'ortie ou la balsamine de l'Himalaya (Tabacchi *et al.* 1998). La végétation riveraine est également une importante source de matière organique pour les écosystèmes aquatiques adjacents (Cummins *et al.* 1989). Dans les zones amont, les réseaux trophiques sont complètement dépendants de ces apports allochtones (Stuart & Likens 1972; Vannote *et al.* 1980).

De manière similaire à la production de matière organique, la dégradation et le recyclage de la matière produite peut s'avérer très hétérogène au sein des zones riveraines (Chauvet 1989; Chergui & Pattee 1990, 1998; Langhans 2006). La vitesse de dégradation de la matière végétale labile (feuilles, tiges souples) est en général plus élevée en milieu strictement aquatique qu'en milieu terrestre riverain (Gurtz & Tate 1988; Langhans *et al.* 2008). Dans ces derniers, elle est positivement corrélée à la durée de submersion, avec peu d'influence de la fréquence d'inondation (Langhans & Tockner 2006). La dégradation est plus rapide en conditions humides et oxygénées, correspondant à des événements d'inondation peu fréquents, et d'autant moins longs qu'ils génèrent des conditions anaérobies (Lockaby *et al.* 1996). Ainsi, la dégradation de la matière organique en forêt riveraine est en général plus élevée qu'en forêt non riveraine (Peterson & Rolfe 1982; Shure *et al.* 1986) et dans la plupart des milieux tempérés terrestres (Swift *et al.* 1979; Aerts 1997; Wardle *et al.* 2002). Cette stimulation du processus de dégradation répond à des conditions d'humidité et de température favorables à l'activité des microorganismes et des invertébrés décomposeurs, et maintenues par le couvert végétal (Brinson *et al.* 1981; Walse *et al.* 1998). En zones pionnières, les effets favorables de l'humidité édaphique et de la fragmentation physique des litières lors des submersions s'opposent aux dépôts de sédiments qui rendent la matière organique moins palatable (Xiong & Nilsson 1997). Les conditions environnementales très sélectives (perturbation hydrologique, amplitude d'humidité édaphique) peuvent également avoir une influence négative sur l'abondance et la diversité des invertébrés décomposeurs (Langhans *et al.* 2008). Cette influence pourrait néanmoins être compensée par un degré de spécialisation plus important et une activité plus élevée.

Les submersions temporaires des zones riveraines, en alternance avec les phases d'assèchement des sols, fournissent les conditions favorables à une grande diversité d'activités microbiennes. Elles stimulent en particulier le cycle de l'azote (Reddy & Patrick Jr 1975). Les épisodes d'inondation apportent des nutriments et saturent les sols en eau, entraînant une déplétion d'oxygène qui favorise les activités de dénitrification (Forshay & Stanley 2005). Celles-ci dominent en hiver et lors des périodes de crues printanières (Pinay *et*

al. 1993; Pinay *et al.* 1995; Martin *et al.* 1999). Lors des phases d'assèchement des sols, les activités nitrifiantes des organismes, qui sont stimulées par l'abondance de la matière organique végétale, deviennent dominantes et fournissent les nitrates nécessaires à la croissance des plantes et à la dénitrification lors des phases de submersion suivantes (Peterjohn & Correll 1984; Pinay *et al.* 1995). Les activités de nitrification et de dénitrification sont également corrélées à la qualité des sédiments qui influence directement la rétention en eau des sols. Ainsi, les taux de dénitrification augmentent en général avec la proportion d'argile des sols (Pinay *et al.* 1995; Pinay *et al.* 2000). Le pouvoir dénitrifiant des zones riveraines a fait l'objet de nombreuses études et résulte de la combinaison entre d'une part, la dénitrification microbienne, maximale en hiver et au début du printemps, et d'autre part, l'absorption et la rétention des nitrates par la végétation, maximales au printemps et en été (Peterjohn & Correll 1984; Martin *et al.* 1999). Certaines études ont ainsi montré que les zones riveraines pouvaient retenir jusqu'à 40 % des nitrates provenant des systèmes terrestres adjacents (Lowrance & Leonard 1988; Anbumozi *et al.* 2005). Cette potentielle capacité épuratrice est considérée comme l'un des services écosystémiques majeurs rendus par les zones humides, en particulier pour la qualité de l'eau des systèmes aquatiques adjacents (Peterjohn & Correll 1984; Haycock *et al.* 1996; M.E.A 2005).

III.4. Origines et incidences des invasions végétales en milieu riverain

III.4.a. Sensibilité des écosystèmes riverains tempérés

Bien que le phénomène d'invasion végétale ne soit pas propre aux écosystèmes riverains fluviaux, il s'y exprime de manière intense (Pyšek & Prach 1993; Richardson *et al.* 2007; Schnitzler *et al.* 2007). De nombreuses études ont démontré que les espèces introduites peuvent représenter plus de 20 % de l'ensemble des espèces végétales des écosystèmes riverains fluviaux (Tabacchi 1995; Planty-Tabacchi *et al.* 1996; Stohlgren *et al.* 1998; Hood & Naiman 2000; Tabacchi & Planty-Tabacchi 2005). La connectivité hydraulique des zones riveraines au sein du réseau hydrographique (*cf.* I.2.a.) favorise la dispersion des espèces introduites (Thebaud & Debussche 1991; Parendes & Jones 2000; Tabacchi *et al.* 2005; Truscott *et al.* 2006). En ce sens, les modalités et la vitesse d'expansion des espèces introduites envahissantes ont reçu une attention soutenue, en particulier pour les espèces du complexe *Fallopia*, ainsi que pour *Heracleum mantegazzianum* et *Impatiens glandulifera* (Tickner *et al.* 2001a). Les vitesses d'expansion calculées pour les milieux riverains sont en

général élevées en comparaison des vitesses d'expansion moyenne des plantes envahissantes (Pyšek & Prach 1993, 1995). Toutefois, la vitesse d'expansion en milieu riverain n'est pas systématiquement supérieure à la vitesse d'expansion totale pour une même espèce (Pyšek & Prach 1993).

La réinitialisation des successions végétales par les perturbations hydrologiques et la diversité de la mosaïque d'habitats diminuent la compétition interspécifique (*i.e.* augmente la quantité de ressources disponibles) et fournit des opportunités pour la colonisation, l'installation et le développement des espèces introduites, souvent adaptées aux milieux perturbés (Tickner *et al.* 2001a; Richardson *et al.* 2007; Schnitzler *et al.* 2007; Stokes 2008). La sensibilité des écosystèmes riverains aux invasions est ainsi cohérente avec la théorie de la fluctuation des ressources disponibles (Davis *et al.* 2000), en interaction avec l'hétérogénéité spatiale et temporelle de l'environnement (*cf.* I.3.b.; Melbourne *et al.* 2007). Ceci pourrait principalement expliquer la corrélation positive observée entre la richesse spécifique des espèces autochtones et celle des espèces introduites dans les zones riveraines naturellement perturbées, en particulier à l'échelle régionale (Planty-Tabacchi *et al.* 1996; Stohlgren *et al.* 1998; Brown & Peet 2003; Tabacchi & Planty-Tabacchi 2005; Schnitzler *et al.* 2007).

La propension naturelle des écosystèmes riverains fluviaux à la dispersion et à l'établissement des espèces introduites est sans doute augmentée par la pression anthropique s'exerçant sur ces milieux (Tockner & Stanford 2002; Richardson *et al.* 2007; Catford & Downes 2010). Au-delà de l'amplification des apports et du transport des espèces introduites, la régulation des régimes hydrologiques et la chenalisation des lits sont à l'origine de restructurations importantes des communautés végétales (Hupp 1992; Steiger *et al.* 1998; Allan 2004). Dans de nombreux cas, ces facteurs sont supposés ou identifiés comme responsables du succès de l'invasion d'espèces ligneuses, en remplacement des espèces autochtones moins adaptées aux nouvelles conditions environnementales (Levine & Stromberg 2001; Aguiar & Ferreira 2005; Stromberg *et al.* 2007; Mortenson & Weisberg 2010). De nombreuses invasions en milieu riverain sont donc sans doute la conséquence de la modification passée ou récente du fonctionnement initial du système.

III.4.b. Espèces introduites, espèces envahissantes et structure des communautés

Dans leur hypothèse du rôle de l'hétérogénéité environnementale sur le processus d'invasion (*cf.* I.3.b.), Melbourne *et al.* (2007) prévoient une plus grande sensibilité aux invasions pour

les milieux spatialement et/ou temporellement hétérogènes. Toutefois, ils prévoient également que le maintien des espèces devrait entraîner une diminution de l'influence des invasions sur la richesse spécifique des communautés envahies, et ce, en dépit d'une possible diminution de leur abondance. En accord avec cette hypothèse, Tabacchi & Planty-Tabacchi (2005) ont observé une corrélation positive entre la richesse spécifique des espèces autochtones et celle des espèces introduites à l'échelle locale (4 m²), associée à une relation négative entre l'abondance des deux types d'espèces. Ces résultats suggèrent un effet compétitif sans exclusion complète, sans toutefois pouvoir en évaluer la persistance dans le temps. Dans la plupart des cas, cependant, une corrélation négative entre diversité des autochtones et diversité des introduites est mise en évidence à l'échelle locale (Brown 2002; Brown & Peet 2003; Maskell *et al.* 2006; Vidra *et al.* 2006). Par ailleurs, la majorité des études de cas relèvent une diversité des communautés végétales envahies inférieure¹, en particulier pour :

- les espèces du complexe *Fallopia* (Gerber *et al.* 2008; Urgenson *et al.* 2009; Aguilera *et al.* 2010),
- *Heracleum mantegazzianum* (Pysek & Pysek 1995; Thiele & Otte 2006),
- *Impatiens glandulifera* (Hulme & Bremner 2006),
- d'autres espèces moins répandues (Alvarez & Cushman 2002; Bernez *et al.* 2005; Truscott *et al.* 2008; Cushman & Gaffney 2010; Saccone *et al.* 2010).

Le rôle des espèces introduites reste cependant peu évalué, car peu d'études intègrent le degré de dominance des espèces autochtones dans les situations de contrôle. Hejda & Pysek (2006) mettent en évidence une diversité similaire dans des communautés envahies par *Impatiens glandulifera* et dans des communautés non envahies, et l'expliquent par la structure initiale des communautés autochtones, en particulier par la dominance d'espèces nitrophiles de grande taille comme l'ortie (*cf.* I.4.a.i.). Maskell *et al.* (2006) observent que la diversité des communautés riveraines est liée au degré de dominance des espèces, quelle que soit leur origine. Ces constats laissent supposer une influence limitée de l'origine des espèces (introduite *vs.* autochtone) sur la richesse spécifique des communautés.

Au-delà des conséquences sur la richesse spécifique des communautés végétales, le développement des espèces envahissantes peut diminuer l'abondance et la diversité des communautés animales (en particulier celle des invertébrés), à travers la modification de

¹ La diversité concerne en général la richesse spécifique, et est estimée par comparaison entre communautés envahies et communautés non envahies, par comparaison du nombre d'espèces dans une communauté envahie avant et après suppression de l'espèce envahissante, ou par relation entre le couvert de l'espèce envahissante et le nombre d'espèces associées.

l'abondance et de la nature des ressources trophiques ou de la structure de l'habitat (*e.g.* Herrera & Dudley 2003; Greenwood *et al.* 2004; Gerber *et al.* 2008; Spyreas *et al.* 2009).

III.4.c. Conséquences directes et indirectes sur les processus écologiques

Au sein du cadre théorique énoncé précédemment (*cf.* I.4.c.i.), l'invasion de communautés végétales riveraines par une espèce introduite est susceptible d'induire des changements des fonctions écologiques. Toutefois, contrairement aux conséquences sur la structure des communautés, les conséquences des invasions végétales sur le fonctionnement de l'écosystème restent peu documentées pour le milieu riverain : la littérature existante est restreinte à un petit nombre de cas d'espèces.

La modification des processus hydro-géomorphologiques est l'aspect qui a été le plus étudié, essentiellement en relation avec le rôle des espèces ligneuses. Ainsi, l'invasion des cours d'eau américains par les espèces de tamaris est responsable d'un abaissement du niveau des nappes (Loope *et al.* 1988; Sala *et al.* 1996) et d'un rétrécissement des lits mineurs (Graf 1978; Blackburn *et al.* 1982; Birkeland 1996). Ces modifications augmentent la salinisation des sols (Di Tomaso 1998; Ladenburger *et al.* 2006), pourraient diminuer la qualité de l'eau des rivières (Tickner *et al.* 2001a) et favorisent en retour le développement du tamaris (Cleverly *et al.* 1997) au détriment des espèces autochtones, moins adaptées à une salinité élevée (Busch & Smith 1995; Shafroth *et al.* 1995). En Afrique, le développement des espèces d'acacias et, plus modérément d'eucalyptus, entraîne la diminution du volume des eaux de surface (Rowntree 1991; Prinsloo & Scott 1999; Le Maitre *et al.* 2002) et l'érosion des berges, aboutissant à leur déstabilisation (Richardson *et al.* 1997; Van Wilgen *et al.* 2001). En Australie, bien qu'aucune donnée quantitative ne soit disponible, la colonisation des berges par les espèces de saules introduites apparaît modifier la géomorphologie des chenaux principaux en augmentant l'érosion des berges (Janssen & Walker 1999; Greenwood *et al.* 2004). A partir de ces exemples, Tickner *et al.* (2001a) ont développé un modèle présentant les rétroactions possibles entre les processus hydro-géomorphologiques et les invasions végétales et retiennent deux mécanismes principaux de modification de ces processus. Le premier est la modification directe des écoulements d'eau et des importations/exportations de sédiments. Il dépend des caractéristiques biomécaniques de l'espèce considérée et des différences entre ces caractéristiques et celles des espèces autochtones (Thorne 1990). Le second est indirect et se réfère aux conséquences de la diminution de l'abondance et/ou de la diversité des espèces autochtones à la suite d'une invasion.

En dehors de l'influence sur les processus hydro-géomorphologiques, les conséquences des invasions sur le fonctionnement des zones riveraines, en particulier les cycles biogéochimiques, ont été peu explorées. Les travaux sur les tamaris aux Etats-Unis ont démontré une production de matière organique plus faible pour ce genre que pour les arbres autochtones (Glenn *et al.* 1998). Urgenson *et al.* (2009) ne trouvent pas de modification de la quantité totale de litière produite par des communautés envahies par *Fallopia sachalinensis*, mais observent une diminution de plus de la moitié de la production des espèces autochtones. Cependant, la plupart des études font mention d'une productivité et d'une production plus élevées des espèces envahissantes par rapport aux espèces autochtones (Beerling & Perrins 1993; Tickner *et al.* 2001b; Richardson *et al.* 2007; Aguilera *et al.* 2010).

La dégradation de la matière organique produite par les espèces envahissantes est assez largement documentée pour les milieux aquatiques adjacents (*e.g.* Janssen & Walker 1999; Bailey *et al.* 2001; Lecerf *et al.* 2007; Hladyz *et al.* 2009), mais a été très peu mesurée en zone riveraine tempérée (Simons & Seastedt 1999). Alors que Urgenson *et al.* (2009) suggèrent une modification des apports de nutriments au système à travers la dégradation des litières de *Fallopia sachalinensis*, Aguilera *et al.* (2010) n'observent cependant aucune différence entre les placettes envahies et non envahies par une espèce proche, *Fallopia japonica*, pour : la concentration en carbone et azote total, l'ammonification, la nitrification et la minéralisation totale de l'azote. Truscott *et al.* (2008) observent une augmentation (non significative) du carbone et de l'azote total dans les sols de communautés envahies par *Mimulus guttatus* en comparaison de communautés non envahies.

IV. Questions et hypothèses de travail

IV.1. Pourquoi analyser les conséquences d'une invasion ?

IV.1.a. Questions fondamentales

Au-delà des problématiques de conservation, les invasions sont de plus en plus perçues comme une opportunité pour tester des théories écologiques (Lodge 1993; Cadotte *et al.* 2006; Valery *et al.* 2009a). Les premières études sur les conséquences des invasions sur la structure des communautés et la capacité des écosystèmes à accueillir de nouvelles espèces ont ainsi démontré que, contrairement aux idées reçues, la plupart des écosystèmes ne seraient pas saturés en espèces (Stohlgren *et al.* 2003; Callaway & Maron 2006; Stohlgren *et al.*

2008). Au-delà de cette observation, les invasions fournissent un cadre empirique quant au développement des hypothèses liées à la coexistence des espèces. Dukes & Mooney (2004) ont ainsi proposé que l'ampleur et la réversibilité des conséquences des invasions sur le fonctionnement des écosystèmes seraient liées à l'abondance de l'espèce envahissante dans le milieu envahi. Pourtant, les notions d'espèce clé de voûte (Mills et al. 1993) et d'espèce ingénier (Jones et al. 1994), ainsi que les concepts de redondance fonctionnelle (Lawton & Brown 1993) et d'assurance fonctionnelle (Yachi & Loreau 1999), développés dans le champ de l'écologie des communautés, relativisent l'importance de l'abondance des espèces pour la réalisation des fonctions écologiques. En contrepartie, il apparaît que les espèces dominantes puissent jouer un rôle charnière dans le fonctionnement des écosystèmes par l'action combinée de la réalisation de fonctions et par la structuration des communautés (Encadré 3; Hillebrand *et al.* 2008). Dans ce contexte, le phénomène des invasions fournit l'opportunité d'une expérimentation permettant d'analyser l'influence d'une espèce dominante, les conséquences d'une modification du niveau de dominance et les conséquences d'un changement d'espèce dominante sur les interactions entre espèces, la structuration des communautés et le fonctionnement d'un écosystème (Encadré 1). Cette thèse se place plus précisément dans le cadre de l'évaluation des conséquences d'un possible changement d'espèce dominante.

IV.1.b. Questions de gestion environnementale

D'une manière générale, les invasions biologiques sont perçues comme une menace pour les milieux naturels, représentant ainsi un enjeu de conservation à l'échelle planétaire. En dépit de cet enjeu, les cadres scientifiques nécessaires à la mise en place de mesures de gestion adaptées sont encore peu développés et centrés sur un nombre limité d'espèces modèles, telles que, pour les milieux humides, la Jussie (*Ludwigia grandiflora*, Dandelot *et al.* 2005) ou la Renouée du Japon (*Fallopia japonica*, Child 1999). L'analyse du processus de gestion est aussi fortement biaisée par une perception sociétale généralement négative et anthropocentrée de la présence et du développement d'espèces étrangères dans les milieux naturels (Simberloff 2003; Dalla Bernardina 2010). Ces approches négligent en général de possibles conséquences neutres, positives ou contexte-dépendantes des invasions biologiques (Vilà 2009), ou même la possibilité de considérer l'invasion comme un symptôme de l'altération de l'écosystème, et non comme un problème initial. Par ailleurs, elles prennent difficilement en compte la possibilité matérielle et l'efficacité à long terme de la mise en place de mesures de

gestion interventionnistes (Rejmanek & Pitcairn 2002), face à des méthodes plus « durables » utilisant les propriétés naturelles des écosystèmes comme moyen de régulation des populations envahissantes. Enfin, il faut souligner le manque d'observations à long terme et la faiblesse des modèles prédictifs pour élargir notre perspective temporelle sur le phénomène (Willis & Birks 2006; Gillson *et al.* 2008). Dans ce contexte, un regard plus approfondi doit être porté sur la résilience des écosystèmes et communautés envahis, évitant ainsi qu'un essai de restauration ne se solde par une cascade d'invasions. Une connaissance approfondie des conséquences des invasions sur la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes pourrait donc faciliter l'intégration de ces notions et l'établissement de priorités de gestion. Alors que le présent travail se focalise sur des aspects fondamentaux, il peut permettre, dans une approche finalisée, de remettre en contexte les invasions, d'une part dans leur dimension « abondance » (dominance *vs.* invasion), et d'autre part dans leur dimension « conséquences » (approche au niveau des processus, plutôt que seulement au niveau de la structure).

IV.2. Objectifs généraux de la thèse et logique d'approche

Bien que les conséquences des invasions végétales sur le fonctionnement des écosystèmes aient déjà été largement étudiées d'une façon générale (*cf.* I.4.), peu d'informations sont disponibles pour les écosystèmes riverains (*cf.* III.4.c.). Par ailleurs, les approches les plus courantes restent en général centrées sur une seule espèce ou ne prennent pas en compte l'importance et la signification du statut de dominance des espèces envahissantes (Encadré 3). Dans ce contexte, ce travail de thèse se propose d'apporter des éléments de réponse aux questions suivantes :

Quelles sont les conséquences des invasions sur le fonctionnement d'un écosystème ?

Quels sont les mécanismes qui sous-tendent ces conséquences ?

Afin de clairement identifier dans quelle(s) mesure(s) l'origine géographique des espèces dominantes conditionne le fonctionnement d'un écosystème, deux types d'espèces ont été comparés : des espèces introduites envahissantes et des espèces autochtones dominantes. Une approche synchronique a donc été retenue. Afin de distinguer les conséquences d'un changement d'espèce dominante de l'influence des conditions environnementales et de leurs

modifications (*cf.* « driver » *vs.* « passager », I.3.c.), des études de terrain et des expérimentations ont été utilisées de façon complémentaire.

IV.3. Le choix des modèles biologiques et des indicateurs fonctionnels

IV.3.a. Le système riverain

Les écosystèmes riverains fluviaux ne sont pas les seuls systèmes colonisés par des espèces introduites, mais leur nombre y est particulièrement élevé et leur établissement et leur développement y est facilité par la dynamique hydro-géomorphologique (*cf.* III.4.). Par ailleurs, la réalisation des successions riveraines sur une durée de temps relativement courte, correspond généralement à l'accomplissement du processus d'invasion. Cette similarité pourrait permettre de s'affranchir de l'importance des processus (succession *vs.* invasion) et de considérer principalement l'influence des caractéristiques des espèces, dont l'origine géographique, sur les fonctions écologiques. Enfin, la stimulation de nombreux processus écologiques en milieu riverain (*cf.* III.3.) pourrait faciliter l'observation des conséquences fonctionnelles des invasions.

Dans ce contexte, le bassin Adour-Garonne (Fig. I.8) fournit un cadre spatial adapté, en raison :

- de la diversité des corridors fluviaux qui le composent du point de vue hydrologique et en relation avec l'intensité des activités anthropiques (Table I.1), aboutissant à différentes intensités de contraintes environnementales,
- de la diversité des influences climatiques (atlantique, subméditerranéenne, montagnarde) qui permet la coexistence d'espèces dont les optima climatiques diffèrent, et par conséquent, un niveau de diversité élevé,
- de l'importance des espèces introduites pour la flore de ces systèmes (Table I.1, plus de 800 espèces introduites sur le bassin Adour-Garonne), reflétant des enjeux de gestion, aussi bien à court qu'à long terme,
- de la proximité relative du système (Fig. I.8) et des connaissances déjà acquises sur les relations entre diversité des espèces autochtones et diversité des espèces introduites (Planty-Tabacchi 1993; Decamps *et al.* 1995; Planty-Tabacchi *et al.* 1996; Tabacchi & Planty-Tabacchi 2005; Tabacchi *et al.* 2005).

	Longueur (km)	Surface BV (km ²)	Module à l'embouchure (m ³ .s ⁻¹)	Sp. introduites (nb)	
				Nb.	%
Garonne	650	55 500	650	176	42
Adour	355	16 700	350	369	88
Gave de Pau	192	2 690	70	168	40

Table I.1 : Caractéristiques principales des trois cours d'eau du bassin Adour-Garonne sélectionnés pour les travaux de thèse. BV, bassin versant ; Sp., espèces ; AG, Adour-Garonne. D'après l'agence de l'eau Adour-Garonne (2010) et Planty-Tabacchi (1993).

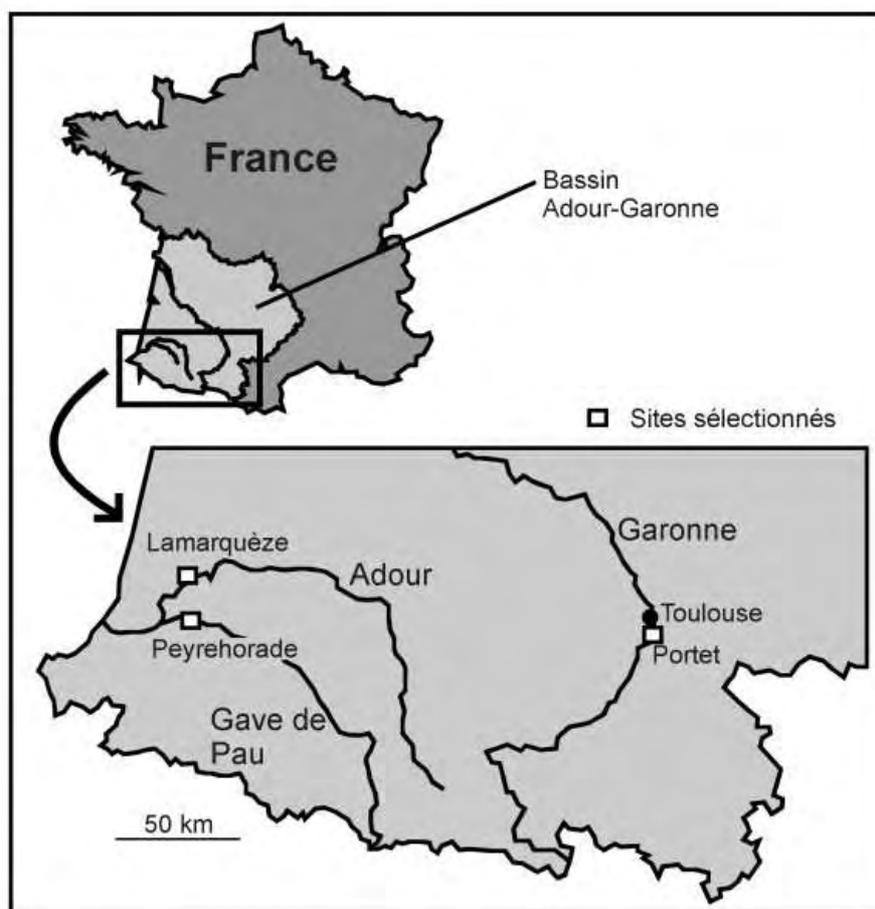


Figure I8 : Carte de situation des sites sélectionnés pour les travaux de thèse.

IV.3.b. Les espèces modèles

Cinq paires d'espèces autochtones et introduites ont été sélectionnées (Fig. I9), sur les critères suivants :

- les espèces autochtones se répartissent sur le gradient de succession végétale riveraine (Encadré 4),
- les espèces autochtones sont des espèces dominantes caractéristiques du stade de succession auquel elles appartiennent,
- les espèces introduites ont une fréquence de co-occurrence élevée avec les espèces autochtones sélectionnées (Tabacchi & Planty-Tabacchi 2005) et sont donc susceptibles de remplacer les espèces autochtones lors du processus d'invasion,
- les espèces introduites sont reconnues comme envahissantes dans les systèmes riverains à l'échelle Européenne (DAISIE 2010).

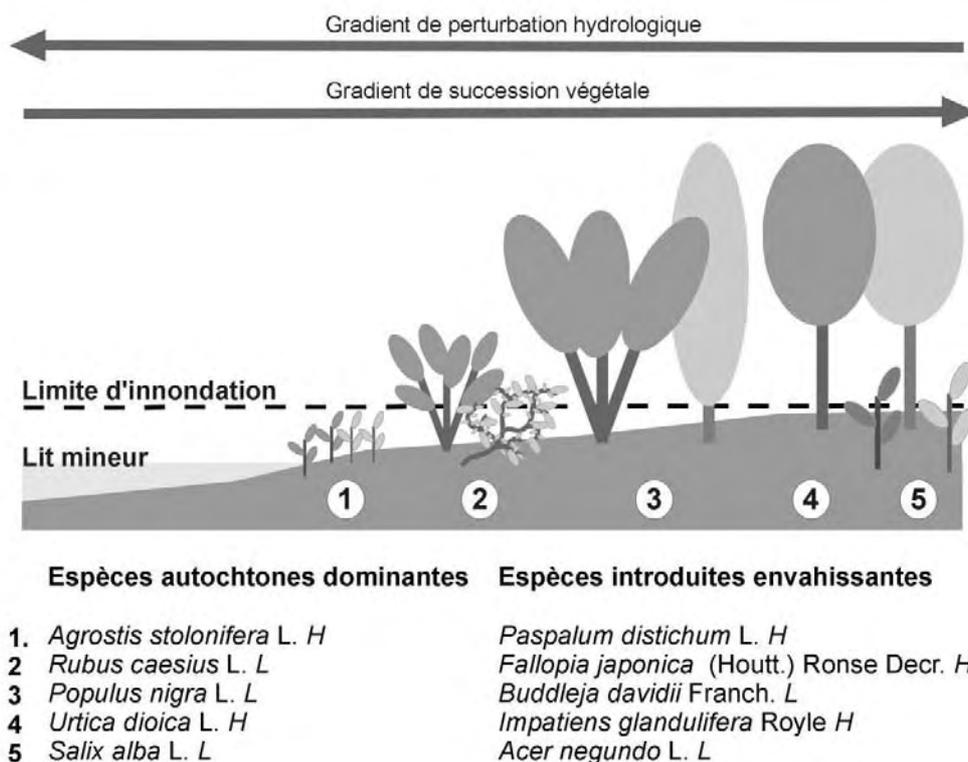


Figure I9 : Espèces autochtones dominantes et introduites envahissantes sélectionnées comme modèles d'étude. H, herbacée ; L, ligneuse.

Les caractéristiques biologiques et écologiques principales des espèces sélectionnées sont données en Annexe 4.

IV.3.c. Les processus indicateurs

La problématique de cette thèse a été abordée de manière générale à travers le cycle de la matière organique, et plus précisément les processus de production et de dégradation de la matière organique végétale. Ces processus sont à la base du fonctionnement des écosystèmes et régulent l'ensemble des cycles biogéochimiques. Ils sont en grande partie contrôlés par les communautés végétales, de manière directe (quantité et qualité de la production brute) et indirecte (influence sur les organismes associés, modulation de l'environnement physico-chimique). La récente expansion de l'une des espèces introduites sélectionnées, *Acer negundo*, le long des linéaires fluviaux du bassin Adour-Garonne, comme ailleurs dans le sud de la France (E. Tabacchi, comm. pers.), et la diminution visible de la strate herbacée associée à cette espèce par rapport à sa concurrente *Salix alba* nous a conduits à analyser de manière plus détaillée les modifications fonctionnelles engendrées par cette invasion.

Les écosystèmes riverains présentent une structure et un fonctionnement contrôlés par des perturbations hydrologiques récurrentes. Celles-ci influencent la structure des communautés végétales et modulent le niveau de compétition en redistribuant les ressources nutritives et/ou en diminuant leur prélèvement (cf. III.1.b.). Les flux d'eau lors de l'inondation temporaire des zones riveraines agissent comme vecteurs favorisant les importations/exportations de matière et d'organismes (cf. III.1.a., III.3.). Ces submersions temporaires, en alternance avec des phases d'assèchement des sols, fournissent également des conditions d'humidité et d'oxygénation des sols variées, favorable à une grande diversité d'activités microbiennes (cf. III.3.). Pour ces raisons, et bien que le rôle des perturbations hydrologiques n'ait pas été directement analysé, les perturbations elles-mêmes ou leurs effets physiques (destruction de la biomasse) ont été intégrés aux différentes études.

IV.4. Organisation de la thèse

Le corps de ce manuscrit est organisé en trois chapitres, écrits sous forme de publications complémentaires. Chacun des chapitres est basé sur la comparaison d'une ou de plusieurs espèces introduites envahissantes avec une ou plusieurs espèces autochtones dominantes.

Chapitre 1 : Production de matière organique en interactions monospécifiques et bispécifiques.

Bottollier-Curtet M., Planty-Tabacchi A.M., Tabacchi E. Are riparian invaders better competitors than native dominant species in disturbed habitats? An experimental evidence. *En preparation.*

En considérant l'ensemble des espèces sélectionnées, ce chapitre a pour objectif d'évaluer expérimentalement les modifications de la fonction de production de matière organique par la compétition entre des jeunes individus des espèces dominantes et envahissantes, après une perturbation physique. Il s'intéresse ainsi à la quantité de matière produite durant une saison de croissance et à l'influence des interactions mono- et bispécifiques, de l'origine géographique et de l'identité des espèces sur la production.

Chapitre 2 : Recyclage de la matière organique en milieu riverain.

Bottollier-Curtet M., Charcosset J.Y., Planty-Tabacchi A.M., Tabacchi E. Leaf litter degradation of riparian invasive plants: general and species specific effects. *Soumis à Freshwater Biology en janvier 2011.*

Ce chapitre considère également l'ensemble des espèces sélectionnées et a pour objectif d'évaluer les modifications de la fonction de dégradation des litières en relation avec l'origine géographique et l'identité des espèces et à travers une étude expérimentale de terrain. Il explore l'influence de la composition chimique des litières et des communautés d'invertébrés décomposeurs sur la vitesse de dégradation de la litière végétale.

Chapitre 3 : Modification des conditions environnementales par l'invasion des forêts riveraines par un érable américain, *Acer negundo*.

Bottollier-Curtet M., Charcosset J.Y., Poly F., Planty-Tabacchi A.M., Tabacchi E. Understory response to invasion of riparian forests by boxelder. *En preparation.*

Ce chapitre est centré sur les conséquences de l'invasion des forêts alluviales de saule blanc (*Salix alba*, habitat prioritaire de la directive européenne (1992)) par *Acer negundo*, sur la structure des communautés de sous-bois associées. Il évalue, à partir de prélèvements/mesures de terrain, les différences de stocks principaux de nutriments, de fonctions de nitrification et dénitrification microbiennes et de conditions de luminosité. Enfin, il identifie expérimentalement le(s) principal(aux) mécanisme(s) (luminosité, type de sol, conditions

hydrologiques) responsable(s) des modifications du couvert d'une espèce indicatrice, l'ortie (*Urtica dioica*).

CHAPITRE 2



Production de matière organique en interactions
monospécifiques et bispécifiques

Résumé : Le succès et les conséquences du développement des espèces envahissantes sont fonction de leurs caractéristiques biologiques, des caractéristiques des milieux colonisés et des interactions biologiques développées avec les espèces des communautés envahies. Parmi ces interactions, la compétition pour les ressources semble dominer, et peut moduler, outre le processus d'invasion, la fonction de production primaire des végétaux supérieurs. La supériorité compétitive des espèces envahissantes a souvent été démontrée, mais la plupart du temps en référence à des espèces autochtones réputées sensibles à la compétition. Alors que les espèces autochtones dominantes peuvent être caractérisées par des traits biologiques proches de ceux des espèces introduites envahissantes, leurs niveaux de compétitivité relatifs sont finalement peu connus. Les zones riveraines des cours d'eau sont colonisées par un nombre important d'espèces introduites, une faible partie d'entre elles devenant envahissantes. Dans ces milieux, les perturbations hydrologiques influencent fortement le niveau de compétition, et par conséquent la production primaire.

Ce chapitre a pour objectif d'analyser la production primaire et la compétitivité d'espèces autochtones dominantes du milieu riverain et d'espèces introduites envahissantes co-occurentes. Cinq espèces de chacun de ces types ont été sélectionnées le long d'un gradient de perturbation décroissant, induisant un gradient de succession croissant du fleuve vers la plaine. De jeunes individus de ces espèces ont été plantés selon 10 combinaisons intraspécifiques et 17 combinaisons interspécifiques. De l'eau et des nutriments ont été apportés en quantités non limitantes. Afin de simuler la destruction de biomasse pouvant résulter des perturbations hydrologiques en milieu riverain, les axes végétatifs de tous les individus ont été coupés au bout de 3 semaines de croissance. La production de biomasse aérienne et souterraine de chaque individu a été mesurée après 6 mois de croissance.

Nos résultats montrent que les espèces introduites envahissantes produisent plus de biomasse aérienne et souterraine que les espèces autochtones dominantes, dans des conditions de combinaisons intra- et interspécifiques. Les espèces herbacées produisent davantage de biomasse que les espèces ligneuses, mais les deux espèces les plus productives sont *Impatiens glandulifera* et *Buddleja davidii*. Les espèces introduites envahissantes ont également une compétitivité supérieure aux espèces autochtones dominantes. L'espèce la plus compétitive est *Impatiens glandulifera*. Ces résultats généraux suggèrent des performances physiologiques plus élevées des individus jeunes des espèces introduites envahissantes en conditions de ressources peu limitantes et après perturbation. La compétitivité supérieure des espèces introduites envahissantes pourrait induire leur dominance dans les habitats riverains pionniers et post-pionniers. Cette dominance pourrait entraîner une augmentation générale de la

production de biomasse, avec de possibles modifications pour le processus de recyclage de la matière organique.

Bottollier-Curtet M., Planty-Tabacchi A.M., Tabacchi E. Are riparian invaders better competitors than native dominant species in disturbed habitats? An experimental evidence. *En preparation.*

Abstract : Competition for limiting resources among plant individuals modulates plant community composition and organic matter production. In the context of invasions by introduced plants, competition could thus have strong implications for community invasiveness and for related consequences on ecosystem functioning. The competitive superiority of exotic invasive species has often been demonstrated but usually with respect to native species already known to have low competitive abilities. In turn, little information is available on the competitive abilities and biomass productions of exotic and native species with close ecological characteristics. As disturbed ecotones, riparian areas are intensively colonized by exotic species, some of them becoming invasive. In these environments, plant competition and biomass production are influenced by hydrological disturbances. In this study, we aimed to measure biomass production and estimate competitive abilities of exotic and native species with close ecological characteristics. We selected five native dominant species and five exotic invasive species co-occurring along a successional gradient. Young plants of each species were planted in 10 intra- and 17 interspecific combinations. Aboveground and belowground biomass of young plants of each species was measured after 6 months in non-limiting water and nutrient conditions. A natural physical disturbance (flood event) was simulated 3 weeks after planting. Invasive exotics overall produced more aboveground and belowground biomass than dominant natives. The most productive species were *Impatiens glandulifera* and *Buddleja davidii*. Invasive exotics also had higher competitive abilities than dominant natives. *Impatiens glandulifera* was the most competitive species. The results of the experiment suggest higher physiological performances of young individuals of invasive exotics under non-limiting resource, but disturbed, environmental conditions. Higher competitive abilities of young individuals of exotic invasive species could induce their dominance in pioneer and post-pioneer riparian habitats. Such dominance could result in an increase of the overall biomass production with possible consequences for the organic matter turnover.

I. Introduction

Plants represent the majority of known introduced organisms (Pimentel *et al.* 2005; DAISIE 2010). More than 30,000 plants have been introduced worldwide (Pimentel *et al.* 2007) and regional data show they could represent up to 50 % of the flora in islands and 30 % in continental areas (Myers & Bazely 2003). More than 6,000 terrestrial plants have been introduced in Europe, with at least several tens becoming invasive (DAISIE 2010) and about 16 new introduced species every year (Pyšek *et al.* 2009). The invasive success of some introduced plant and their ecological impact on both native communities and ecosystem functioning depend on plant biological traits (Pyšek & Richardson 2007; van Kleunen *et al.* 2010), environmental characteristics of the receptive area (Alpert *et al.* 2000; Davis *et al.* 2000) and biological interaction with native organisms (*e.g.* Callaway & Aschehoug 2000; Richardson *et al.* 2000a; Wolfe & Klironomos 2005). Competition for limiting resources is one most frequent biological interaction developed between introduced and native species, with facilitation and predation (Bruno *et al.* 2005). The “Enemy release” and related hypothesis predict the selection of introduced best competitor genotypes as a result of the herbivory and pathogen pressure release (Blossey & Notzold 1995; Keane & Crawley 2002). More generally, high competitive ability of exotic invasive species has often been highlighted (Gerry & Wilson 1995; Callaway & Aschehoug 2000). In this line, a synthesis of pairwise competition experiments showed that exotic invasive species have generally stronger competition effects on native species than *vice versa* (Vilà & Weiner 2004).

Studies devoted to comparisons between competitive abilities of exotic and native plants mainly focussed on native species that are intrinsically sensitive to competition (Gerry & Wilson 1995; Callaway *et al.* 1999; Callaway & Aschehoug 2000) or rare or endemic species potentially threatened by the invasion (Aplet & Laven 1993; Huenneke & Thompson 1994). Conversely, exotic species in such studies were selected as invasives with biological traits that promote potential competitive success and invasiveness, like high vegetative multiplication, high nutrient use efficiency and high growth rate (Pyšek & Richardson 2007). Besides, comparisons of biological traits between dominant or invasive natives and invasive exotics show those share similar biological traits (Thompson *et al.* 1995; Smith & Knapp 2001) that distinguish them from non dominant natives (Thompson 1994). Recently a meta-analysis (van Kleunen *et al.* 2010) has highlighted that exotic invasive species have not distinguishable fitness, size, growth rate, shoot allocation, leaf area allocation and physiology from native

species that are known to be invasive elsewhere. Thus, the ecological status of native species selected for pairwise comparisons appears to be as important as those of exotic species.

In ecosystems, competitive interactions modulate both plant community composition and exotic and native individual biomass production (*e.g.* Melgoza *et al.* 1990; Mesléard *et al.* 1993; Sheley & Jacobs 1997), with significant consequences for organic matter input and nutrient cycling (*e.g.* Hobbs & Mooney 1986; Drenovsky & Batten 2007). In riparian areas, plant competitive interactions are modulated by hydrological disturbances and stress (drought and floods), the intensity and frequency of which, rather high along riverbanks, decrease from the river to the floodplain (disturbance gradient, Malanson 1993). Plant development and thus nutrient uptake are limited in habitats where disturbance intensity and frequency are high. In addition, nutrient availability is enhanced by large inputs during flood events (Tockner *et al.* 1999). As a consequence, the coexistence of species, both native and exotic, is favoured. Among them, high hydrologic constraints induces the selection of specialised dominant species, which usually are stress-tolerants or ruderals and characterise early successional stage (Naiman & Décamps 1997). Conversely, in habitats with low level of disturbances, plant development is less constrained; competition intensity increases and competitive species, both native and exotic are favoured and characterise late successional stages. In this ecological context, riparian areas are intensively colonised by exotic species, some of them becoming invasive (Hood & Naiman 2000; Naiman *et al.* 2005). This pattern is enhanced by the high connectivity of riparian areas that results in high organism dispersion potential.

The main objectives of this paper are to determine the competitive abilities of riparian dominant native plants and co-occurring invasive exotics and to evaluate whether competition within pairs of these two species types is likely to modify their biomass production. In riparian areas, the hydrological disturbance gradient provides the opportunity to analyse functional and competitive patterns of biological invasions in the context of plant ecological succession considered along a spatial gradient. Consequently we compared five exotic invasive and five native dominant plant species selected along the disturbance (and successional maturity) gradient. Young plants of any successional stage are likely to be exposed to severe disturbance events, especially in successional sequences of hygrophilic riparian vegetation (from gravel bar vegetation to unstable wet riparian woods). Thus we considered both intra- and inter-specific competition on juvenile plants (recruitment stages), resilient to an annual disturbance event. We conducted a replacement pot experiment with constant plant density and we addressed the following questions: 1) Do invasive plants

produce more biomass than native dominants under competitive pressure? 2) Are invasive species better competitors than native dominants?

II. Materials and Methods

II.1. Selected species

Among *ca.* 700 plant species present in riparian areas of the middle Garonne River (SW France), we selected five exotic invasive and five native dominant plant species along the successional maturity gradient (Figure I.9; Tabacchi & Planty-Tabacchi 2005). Riparian herbaceous communities are usually dominant near the river channel, and shrubs and then trees become dominant in more stable habitats on the floodplain. However, young plants of any successional stage are likely to occur in pioneer successional stages and to be exposed to severe disturbance events. Each selected native species is dominant at a given successional stage. The exotic and native species were chosen according to their high co-occurrence frequency at both the regional (river stretch) and local (plot) scales.

Studied species are presented below, dominant natives first and from early to more mature successional stages. *Agrostis stolonifera* L. (creeping bentgrass, herbaceous) is a perennial grass that colonises highly disturbed river gravel-sand bars but can also be found in the understory of damp pioneer riparian forests. *Rubus caesius* L. (European dewberry, woody) is a deciduous bramble of disturbed riparian habitats and riparian forest margins. *Populus nigra* L. (black poplar, woody) is a deciduous riparian tree forming pioneer riparian forests. *Urtica dioica* L. (stinging nettle, herbaceous) is a perennial herbaceous species usually found in the understory of white willow stands *Salix alba* L. (white willow, woody), a deciduous tree forming damp and nutrient rich pioneer and post-pioneer riparian forests. *A. stolonifera* (Gremmen *et al.* 1998), *U. dioica* (USDA 2010), *S. alba* (Mills *et al.* 1996) have been introduced in other continents and reported as invasive at least locally.

All exotics are neophytes and recognized as highly invasive, at least in Europe (DAISIE 2010). *Paspalum distichum* L. (water couch, herbaceous) is a perennial grass that colonises highly disturbed and winter-flooded areas on river gravel-sand bars. *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decr. (giant knotweed, herbaceous) is a giant herbaceous perennial species of disturbed riparian or wasteland habitats. *Buddleja davidii* Franch. (butterfly bush, woody) is a semi-deciduous shrub occupying disturbed riparian habitats and the margins of pioneer riparian forests. *Impatiens glandulifera* Royle (Himalayan balsam, herbaceous) is a tall annual

species found in the understory of damp riparian forests. *Acer negundo* L. (boxelder, woody) is a deciduous tree forming damp post-pioneer riparian forests.

II.2. Experimental design and measures

Biomass production of exotic and native plant species has been estimated in intra- and inter-specific competition, during an outdoor replacement experiment conducted in the Henri Gaussen Botanical Garden in Toulouse (SW France), at the end of April 2008. Four individuals have been planted in 10L pots, and included 10 intraspecific (*i.e.* monocultures) and 17 interspecific (*i.e.* mixtures) combinations (15 replicate blocs for a total of 405 pots, Table II.1, Fig. II.1). All the possible intraspecific combinations have been considered but only the most probable interspecific ones, based on field data (*cf.* selected species, Tabacchi & Planty-Tabacchi 2005), have been taken into account in the experiment. Pots were filled with a mix of 1:2 compost (Proven substrate NF U44-551, BAS Van Buuren) and 1:2 sand. Each pots received 2L of water per day with a drip system and 20 g of slow-release fertilizer (Osmocot exact high K 5-6M, Scotts) at the beginning of June to ensure nutrient supply until the end of the experiment.

One week before planting, individual plants were taken from a natural riparian area of the Garonne River (stream order six) located downstream from the confluence with the Ariège River and upstream from the city of Toulouse (Fig. I.8; 43°31'36.96"N, 1°25'38.24"E, elevation 147 m). Individuals consisted of : i) seedlings from the last year (spring or autumn 2007) for *A. negundo*, *B. davidii*, *P. nigra* and *S. alba*; ii) three nodes rhizome parts (6-7 cm) with young shoots for *A. stolonifera*, *F. japonica*, *P. distichum*, *R. caesius* and *U. dioica*; and iii) seedlings from the current year for *I. glandulifera*. Each individual dying during the week following its plantation was replaced to ensure that mortality observed during the experiment was not due to transplantation stress.

Mortality of individuals was reported at the beginning of each month during the experiment (May, June July, August, September and October). Three weeks after the plantation (middle May, date of peak flow for the Garonne River) each vegetative axe of each individual was cut just above the third node to simulate biomass destruction of young plants by natural (flood) disturbance. Individual deaths recorded in June were considered as a consequence of the disturbance. As the competitive pressure was modified the concerned pots were excluded from the experiment (Table II.1). Deaths reported after June were considered as induced by the competition between individuals even plant competitive abilities were certainly modify by

the disturbance. During the second week of October, before the beginning of leaf senescence, the experiment was stopped. The aboveground and belowground parts of each individual were then gently rinsed to remove sediments and were weighed to the nearest 0.05 g after drying at 105°C until constant weight.



Figure II.1: Experimental installation at the beginning of the experiment (April 2008), in the Botanical Garden Henri Gaussen, Toulouse.

Combinations	Replicates B	Replicates E
intraspecific		
<i>A. stolonifera</i>	AGR	15
<i>P. distichum</i>	PAS	11
<i>R. caesius</i>	RUB	15
<i>F. japonica</i>	FAL	15
<i>P. nigra</i>	POP	11
<i>B. davidii</i>	BUD	13
<i>U. dioica</i>	URT	15
<i>I. glandulifera</i>	IMP	9
<i>S. alba</i>	SAL	12
<i>A. negundo</i>	ACE	13
interspecific		
AGR PAS	15	15
RUB BUD	15	15
FAL IMP	15	7
FAL POP	15	14
FAL URT	15	15
FAL SAL	15	15
FAL ACE	15	15
POP BUD	15	14
POP URT	15	14
POP SAL	15	13
POP ACE	15	11
URT IMP	15	10
URT ACE	15	13
URT SAL	15	12
IMP SAL	15	10
IMP ACE	15	11
SAL ACE	15	13

Table II.1: Number of replicates considered in the experiment. Replicate B, replicates at the beginning of the experiment; Replicates E, replicates considered at the end of the experiment. The codes for the species name are given and used to define inter specific combinations

II.3. Data analysis

The effect of species identity, species origin (*i.e.* native *vs.* exotic) and species growth form on aboveground and belowground biomasses and on belowground:aboveground ratio among monocultures were assessed with mixed-model nested analysis of variance (ANOVA, type II sum of squares). Replicate blocs were used as random factors for taking into account variability in outdoor environmental condition. Species effect was nested in both species origin and species growth form. When ANOVA indicated a significant general effect, *post-hoc* Tukey's pairwise comparisons were performed.

Differences between monocultures and mixtures for biomasses and belowground:aboveground ratio were tested with mixed model ANOVA (Type I sum of squares). Replicate blocs were used as random factor. When ANOVA indicated a significant

general effect, a contrast analysis was performed to test differences between monoculture and mixtures for a given species. This method allows planned comparisons instead of all possible pairwise comparisons in the case when specific hypotheses are advanced (Day & Quinn 1989): is the interspecific competition stronger than the intraspecific one here? The contrast analysis methods thus decrease the total number of pairwise comparisons and increase *per se* the statistical power of the analysis.

For each replicate bloc, aboveground and belowground biomasses of species in mixtures have been expressed as proportions of the aboveground and belowground biomasses of each species in monocultures. This competition index, called relative yield (RY), gives a simple evaluation of the competitive effect of one species on an other (Weigelt & Jolliffe 2003):

$$\mathbf{RY = (biomass\ in\ mixture)/(biomass\ in\ monoculture)}$$

A RY of 1 indicates similar competitive effects in monoculture and mixture, a RY below 1 indicates a higher competitive effect in the monoculture than in the mixture and a RY above 1 indicated a higher competitive effect in the mixture than in the monoculture. The effect of species identity, species origin and species growth form on shoot RY, root RY and root:shoot RY were tested with Student's tests (H0: the mean is equal to 0).

Aboveground biomass, belowground biomass and belowground:aboveground ratio were log-transformed to approach the normality and homogeneity of variance assumptions that were graphically verified. All the analyses were performed with Statistica (version 6.0, Statsoft).

III. Results

III.1. Mortality

Mortality monitoring during the experiment indicated significantly higher individual deaths in monocultures than in mixtures (Fig. II.2; Mann-Whitney, $U = 84.5$, $p = 0.04$). No death of clonal herbaceous species was reported, excepted for *P. distichum*. The highest mortality was recorded for the annual *I. glandulifera* and was mainly due to the disturbance effect. The highest mortality attributed to competition was observed for *S. alba* in monoculture as well as in competition with *U. doica*.

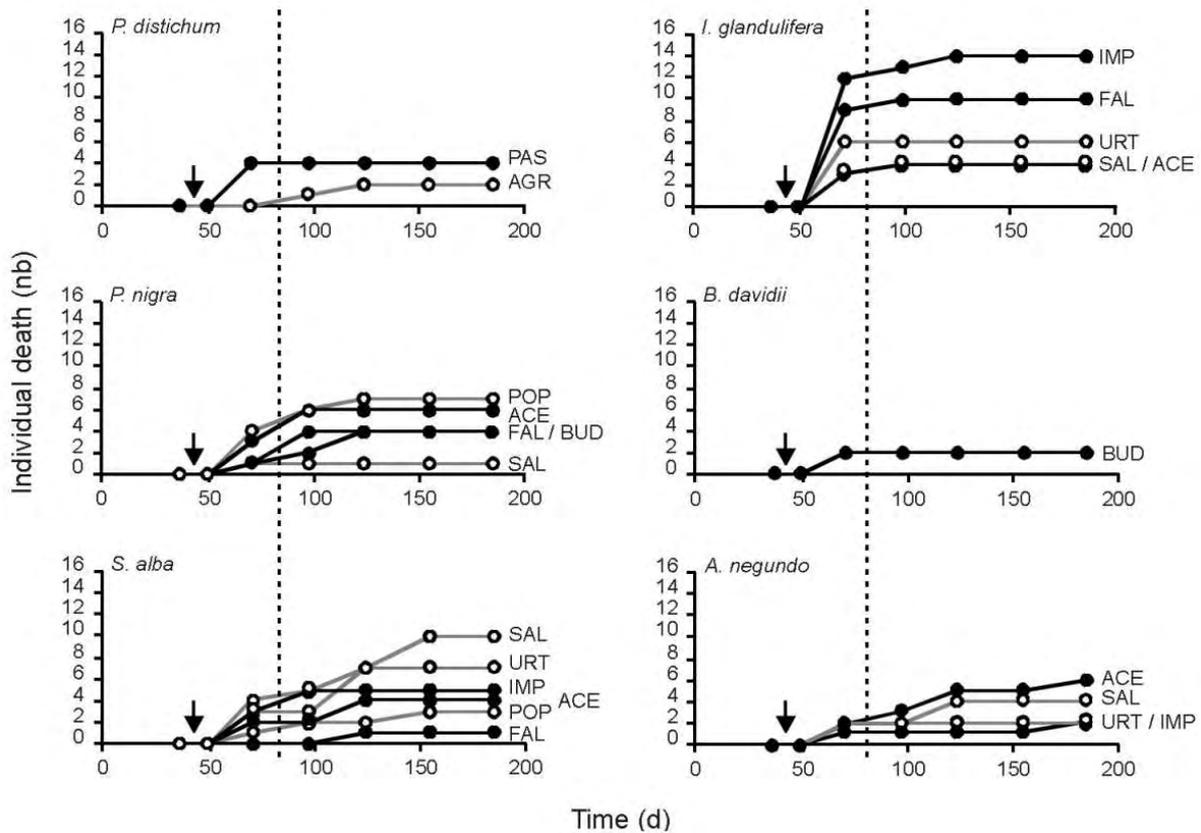


Figure II.2: Mortality monitoring in both monocultures and mixtures. Number of individual death is cumulated across all the replicates. White point, interaction between native species; black point, competition between exotic species. Species codes separated by a slash indicate superimposed lines. Arrows indicate the application of the disturbance. Dashed line marks the time after which the death of individuals is considered as induced by the competition. No individual death had been noted for the species that are not presented

III.2. Biomass production performances

There was no effect of the replicate bloc on aboveground biomass, belowground biomass and belowground:aboveground ratio in monocultures and in mixtures (ANOVA, $p > 0.05$). In monocultures, the mean aboveground biomass of exotic species was 2-fold higher and the belowground biomass 1.5-fold higher than those of native species (Fig. II.3A). Herbaceous species produced 1.4-fold more aboveground biomass and 2.6-fold more belowground biomass than woody species (Fig. II.3B). The belowground:aboveground ratio of herbaceous species was 1.8-fold time higher than those of woody species (Fig. II.3F). There was no significant difference between exotic and native belowground:aboveground ratios. In mixtures, exotic species overall produced 2.2-fold more aboveground biomass and 1.5-fold more belowground biomass than native species (Fig. II.3C). This led to a

belowground:aboveground ratio 1.5-fold higher for exotic species (Fig. II.3G). Mean aboveground biomass of herbaceous species was 3.7-fold higher and their belowground biomass 8.6-fold was higher than those of woody species (Fig. II.3D). Belowground:aboveground ratio of herbaceous species was 2.3-fold higher than the one of woody species (Fig. II.3F).

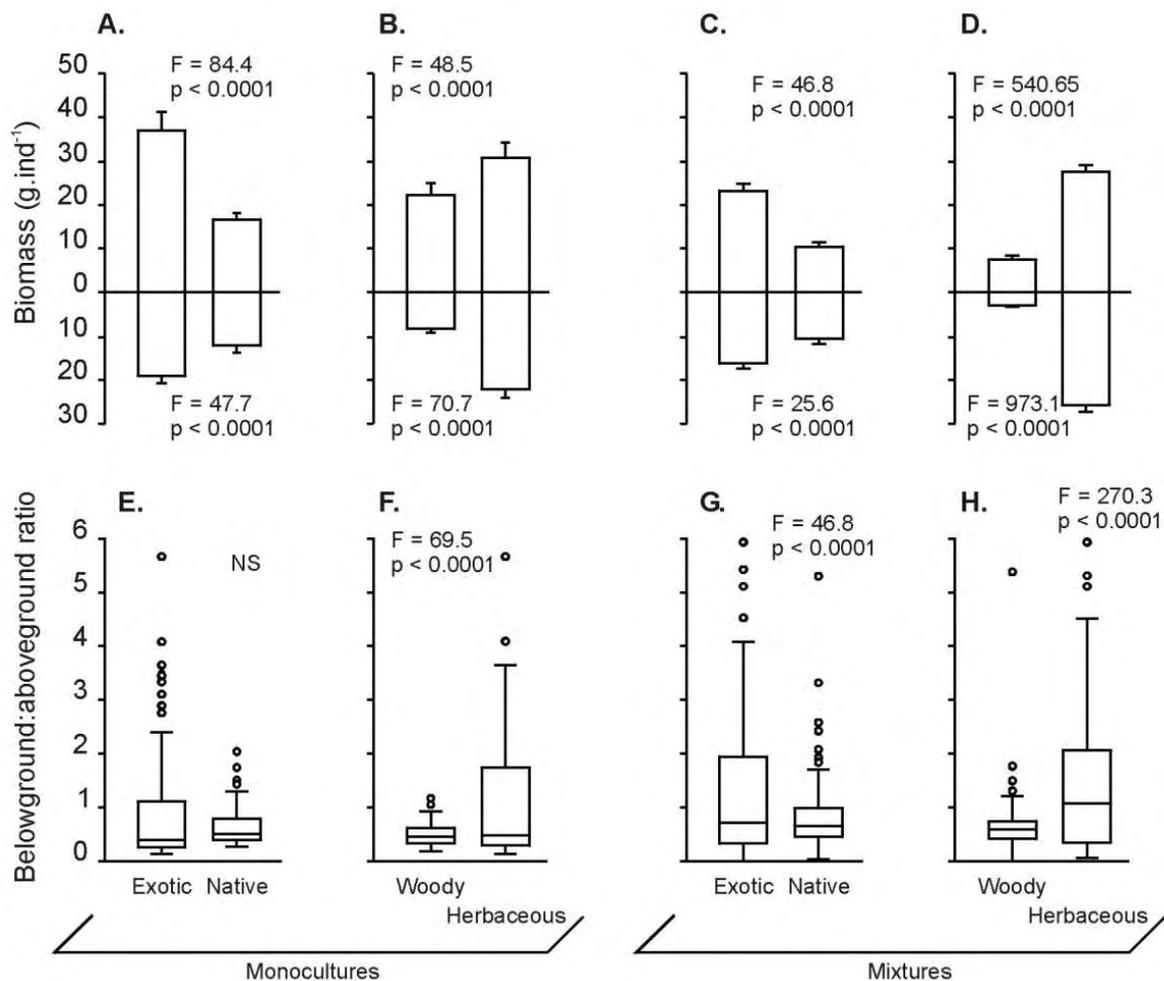


Figure II.3: Aboveground (above the x-axis) and belowground (below the x-axis) biomasses (A, B, C, D, mean + SE) and belowground:aboveground ratio (E, F, G, H) of the exotic and native species (A, C, E, G) and the woody and herbaceous species (B, D, F, H). The results of ANOVA are given.

There were strong aboveground and belowground biomass production differences among species in monocultures (Fig. II.3, ANOVA, $p < 0.0001$). On average, *I. glandulifera* and *B. davidii* produced respectively 1.7 to 41.8- and 2 to 24.5-fold higher aboveground biomass than the other species (Fig. II.4A). Conversely, *P. nigra* and *S. alba* produced respectively 1.6 to 41.8- and 3.3 to 26.2-fold lower aboveground biomass than the other species. Between

extreme values, *U. dioica* produced higher biomass than *R. caesius* > *P. distichum* > *A. negundo* > *A. stolonifera* > *F. japonica*. The higher belowground biomasses were produced by *F. japonica* and *U. dioica* whereas *P. nigra* and *S. alba* had respectively 1.8 to 31- and 3 to 16.8-fold lower belowground biomass than the other species (Fig. II.4A). For the other species, belowground biomass produced by *I. glandulifera* was higher than those of *B. davidii* > *A. negundo* > *R. caesius* > *P. distichum* > *A. stolonifera*. The only belowground:aboveground ratios that were significantly higher than 1 were *F. japonica* (T = 8.1, p < 0.0001) and *U. dioica* (T = 2.5, p = 0.03) (Fig. II.4B). For the other species, root:shoot ratios ranking was: *A. negundo* > *S. alba* > *P. nigra* > *R. caesius* > *A. stolonifera* > *P. distichum* > *B. davidii* > *I. glandulifera*.

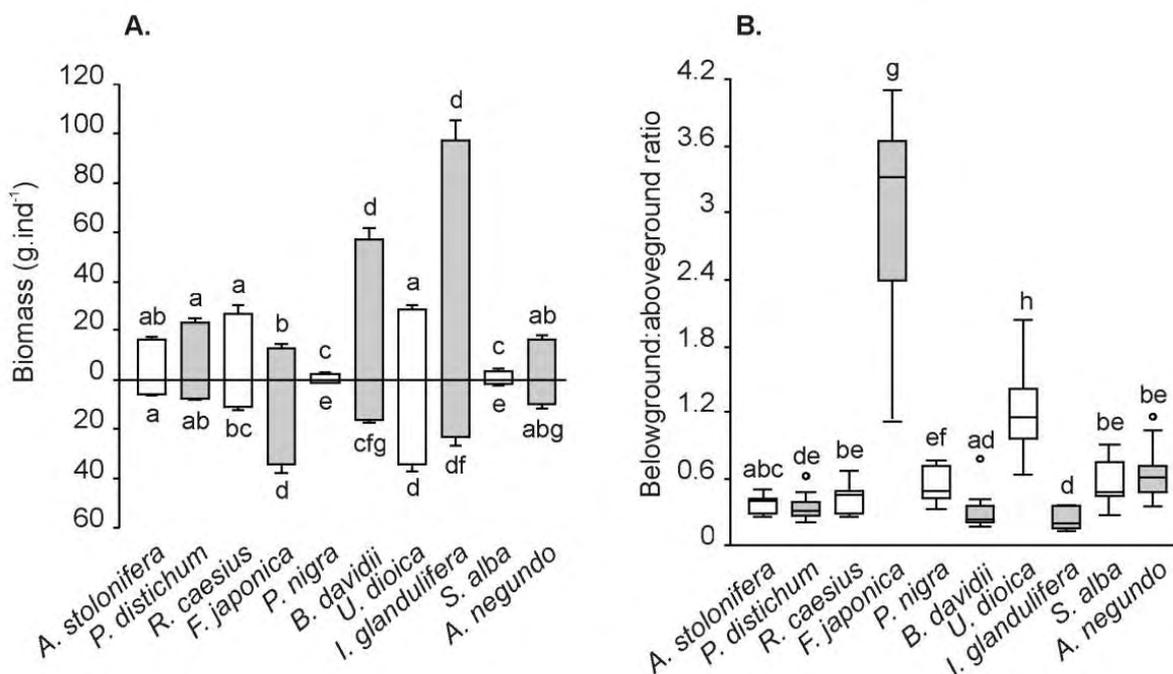


Figure II.4: Aboveground (above the x-axis) and belowground (below the x-axis) biomasses (A, mean + SE), and belowground:aboveground ratio (B) of the ten selected species in monocultures. White bars, native species; grey bars, exotic species. Identical letters mean no statistical differences (*post-hoc* Tukey's tests, p < 0.05).

In mixtures, *I. glandulifera* and *B. davidii* also produced more aboveground biomass than all other species (ANOVA, p < 0.05). *P. nigra* and *S. alba* produced less aboveground and belowground biomass than all the other species (p < 0.05). *F. japonica* and *U. dioica* produced more belowground biomass than all the other species (p < 0.05).

III.3. Interspecific competition effect

There was no effect of the replicate blocs on aboveground biomass, belowground biomass and belowground:aboveground ratio in mixtures (ANOVA, $p > 0.05$). Aboveground and belowground biomasses produced by *P. distichum*, *R. caesius*, *P. nigra*, *B. davidii*, *I. glandulifera* and *A. negundo* were all lower in mixtures than in monocultures (Fig. II.5). Aboveground and belowground biomasses produced by *S. alba* were lower in mixtures than in monoculture, except in competition with *P. nigra* (Fig. 5). *F. japonica* produced lower aboveground and belowground biomasses in mixture with *U. dioica* and *I. glandulifera*, but it produced higher biomasses in mixture with *S. alba* (not significant), *P. nigra* and *A. negundo* than in monoculture (Fig. II.5). *U. dioica* aboveground and belowground biomasses were lower in mixture with *I. glandulifera* than in monoculture. In competition with other species, while not significant, *U. dioica* produced lower aboveground but higher belowground biomass. Aboveground and belowground biomasses produced by *A. stolonifera* in mixture with *P. distichum* were similar than in monoculture (Fig. II.5).

The competition effect on biomass and belowground:aboveground ratio varied according to competitor origin, competitor growth form and competitor identity (Fig. II.6). While not significant, competition among native species tended to increase aboveground and belowground biomasses with few changes in belowground:aboveground ratio (Fig. II.6A, B, C). Competition among exotic species tended to increase aboveground biomass but to decrease belowground biomass, leading to an increase in belowground:aboveground ratio (Fig. II.6A, B, C, Student, $p = 0.059$). Competition between exotic and native species both induced a decrease of aboveground and belowground biomasses, resulting in an increase in belowground:aboveground ratio (Fig. II.6A, B, C). Especially, the competition with exotic species significantly decreased the native aboveground and belowground biomass 25%.

Herbaceous competitors induced a decrease in the aboveground and belowground biomasses of both herbaceous and woody species (Fig. II.6D, E). These effects were larger on the woody species. They led to an increase in belowground:aboveground ratio (Fig. II.6F). Competition among woody species mainly increased belowground:aboveground ratio (Fig. II.6F). Woody competitors induce an increase in both the aboveground and belowground biomasses of herbaceous species (Fig. II.6D, E).

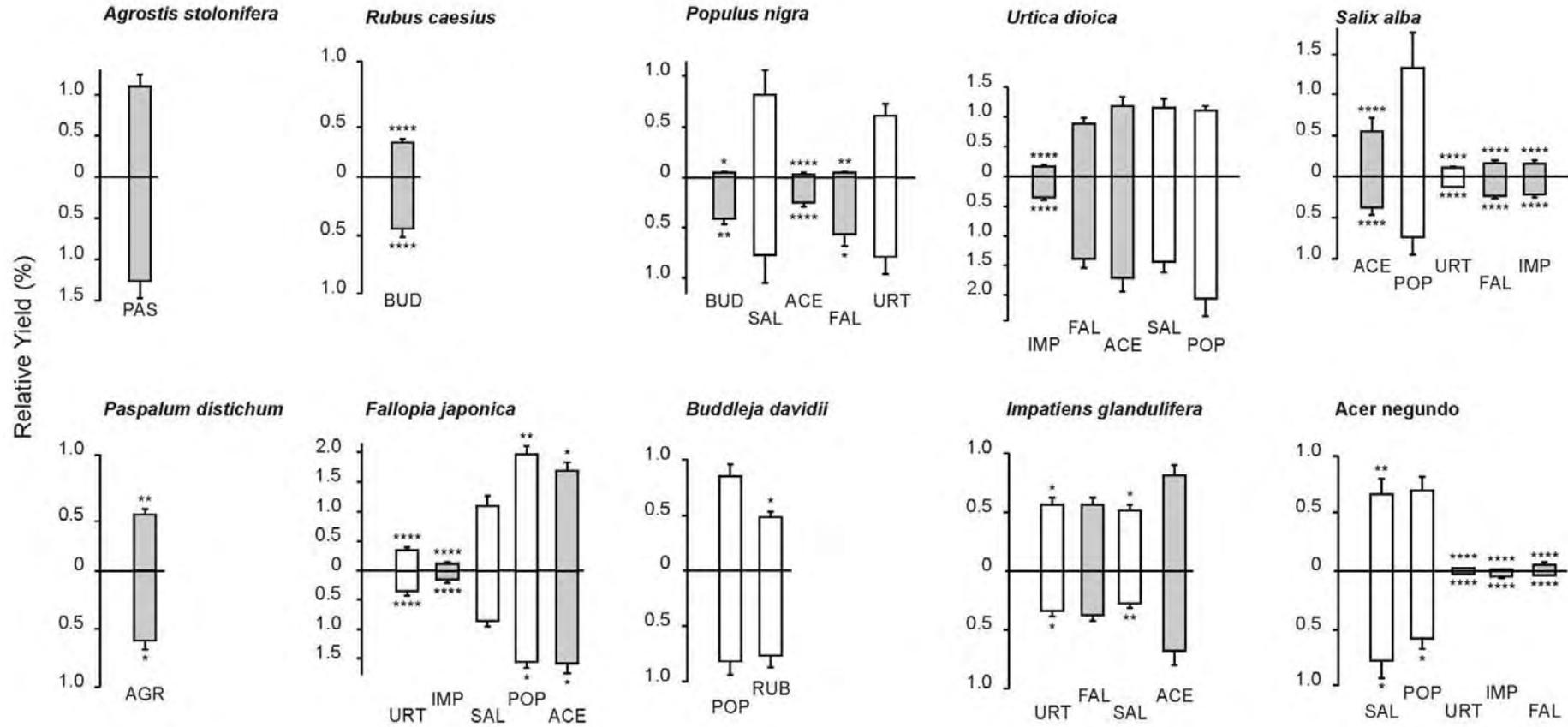


Figure II.5: Relative yield of the aboveground (above the x-axis) and belowground (below the x-axis) biomass (mean + SE) of the ten selected species according to their competitor species. White bars, competition with a native species; grey bars, competition with an exotic species. Y-axis scales are different between the graphs. Significant differences between the biomass of the species in the monoculture and its biomass in mixtures are given (contrast analysis): *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$; ****, $p < 0.0001$.

Aboveground and belowground biomasses were decreased by the competition with *F. japonica*, *B. davidii*, *R. caesius*, *I. glandulifera*, *U. dioica* and *A. stolonifera* (Fig. II.6G, H). Belowground:aboveground ratio were increased by these biomass changes, while not significantly for *U. dioica* and *B. davidii* (Fig. II.6I). Overall, the annual *I. glandulifera* had the strongest competitive effect and induced a mean decrease of 80% of aboveground and belowground biomasses of other species (Fig. II.6G, H). *B. davidii* induced a mean decrease of 30% in aboveground and belowground biomasses of other species. *A. stolonifera*, *U. dioica* and *R. caesius* induced a decrease of 50% of aboveground biomasses. Belowground biomass of other species was significantly decreased only by the competition with *U. dioica*. Conversely, both aboveground and belowground biomasses of species tended to be increased by the competition with *P. nigra*, *A. negundo*, *S. alba* and *P. distichum* (Fig. II.6G, H). These effects were up to 30% and significant for *P. nigra* and *A. negundo* but did not change the belowground:aboveground ratio (Fig. II.6I).

IV. Discussion

IV.1. Exotic invasive species produce more biomass than native dominants

The analysis of species production in competition is adapted to the growth conditions of species in the field as they usually form dense stands (Beerling & Perrins 1993; Beerling *et al.* 1994; Barsoum 2002; Aguiar *et al.* 2005; Tallent-Halsell & Watt 2009; Taylor 2009). Overall, the studied invasive exotic species produce more shoot and root biomass than the studied native dominant species, in both intra- and inter-specific competition. This result is in accordance with many individual experimental and field studies that reported higher biomass production for exotic invasive grasses and tree seedlings (*e.g.* Pavlik 1983; Callaway & Josselyn 1992; Ehrenfeld *et al.* 2001). This pattern is often related to higher growth rates (Ehrenfeld 2003; van Kleunen *et al.* 2010b), and has promoted the view of exotic invasive species as higher performing species than native ones. However, such results were mainly supported by comparisons with native species that are known to be excluded by the invasive species in the field and thus already identified as having lower biological performances. When the ecological status of native species are considered, van Kleunen (2010) found that invasive species had similar biological traits values to native species known to be invasive elsewhere. Similarly, invasive species and expanded native species have been found to exhibit similar

CRS ecological strategy, canopy height and lateral spread (Thompson *et al.* 1995). Contrary to these analyses our study experimentally shows that exotic invasive species produced higher biomass than ecologically corresponding native dominant species with equal density.

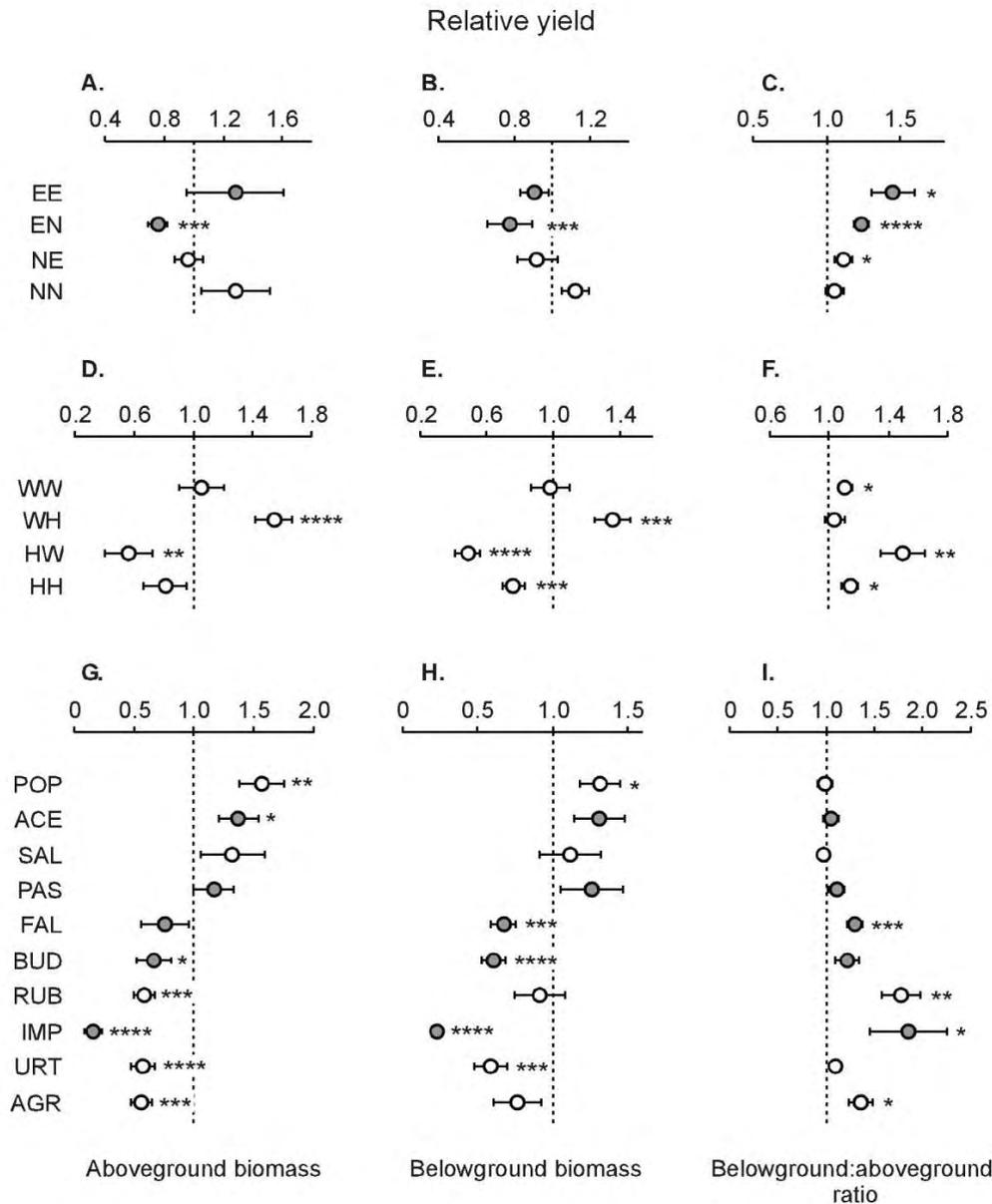


Figure II.6: Relative yield of the shoot biomass (A, D, G), the root biomass (B, E, H) and the root:shoot ratio (C, F, I) showed for competitor species (A, B, C), competitor origin (D, E, F) and competitor growth form (G, H, I) (mean \pm SE). EE, RY of exotic species competing with exotic species; NN, RY of native species competing with native species; NE, RY of exotic species competing with native species; EN, RY of native species competing with exotic species. WW, RY of woody species competing with woody species; HH, RY of herbaceous species competing with herbaceous species; HW, RY of woody species competing with herbaceous species; WH, RY of herbaceous species competing with woody species. White point, competition between exotic species; grey point, competition between native species. Significant result for the Student tests (H_0 : the mean are equal to 0) are given: *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$; ****, $p < 0.0001$.

While herbaceous species overall produced higher biomass than woody species, the two species with the highest shoot biomass production in both intra- and inter-specific competition were the annual invasive *I. glandulifera* and the woody invasive *B. davidii*. In particular and as already reported, *I. glandulifera* produced more biomass than *U. dioica*, a tall and productive native perennial species with which it co-occurs in riparian forest understory (Beerling & Perrins 1993; Taylor 2009). The root biomass production of *I. glandulifera* and *B. davidii* are also higher than those of the majority of studied species, but in lower proportion than the shoot biomass, resulting in among the lowest root:shoot ratio for these species. Not surprisingly, these results are related to high physiological performances of these two species, compared with other exotic invasive or co-occurring native species: high SLA (Cornelissen 1996; Andrews *et al.* 2009) and high leaf nutrient content (Beerling & Perrins 1993; Feng *et al.* 2007; Thomas *et al.* 2008). For *B. davidii* especially, better photosynthetic nitrogen use efficiency than five co-occurring woody species has been demonstrated (Feng *et al.* 2007). Moreover, field measurements showed that introduced *B. davidii* performs better than in its native range (Ebeling *et al.* 2008). Large water supply during the experiment could have encouraged *I. glandulifera* biomass production, as this species growth appears to be proportional to water availability (Beerling & Perrins 1993). Only the perennials *F. japonica* and *U. dioica* produced more root biomass than *I. glandulifera* and *B. davidii*. This can be related to the fact that rhizomes were taken into consideration together with roots for the measurement of root biomass, and thus induced also higher root:shoot ratio for these two species.

Opposed to *I. glandulifera* and *B. davidii*, *P. nigra* and *S. alba* have the lowest shoot and root biomass produced. In contrast, these two species are known to be fast growing woody pioneers (Brzeziecki & Kienast 1994) and their seedlings have higher photosynthetic rates than *A. negundo* without competition pressure (Lamarque 2006). Despite this growth potential, Saccone *et al.* (2010), showed that the growth of *S. alba* and *P. nigra* cuttings were as much affected by herb layer competition as *A. negundo* seedlings are. Moreover, in our study, *S. alba* recorded the highest mortality due to competition effect. Intra- and inter-specific competition could thus have significantly reduced the performance of young *S. alba* and *P. nigra*.

The only exotic species that produced significantly less shoot biomass than at least one native species in intraspecific competition is the perennial herbaceous *F. japonica*. This species produced less shoot biomass than the woody *R. caesius* and the herbaceous *U. dioica*. This

result is surprising as *F. japonica* usually forms dense monospecific stands in the field and is among the tallest and most productive herbaceous species in Europe (Beerling *et al.* 1994) and North America (Barney *et al.* 2006). Field measurement reported shoot biomasses up to 976 g/m² (Horn 1997) and 1500 g/m² (Beerling *et al.* 1994; Aguilera *et al.* 2010). Our low shoot biomass production could be related to the small initial size of the rhizome pieces that have been planted. While no formal relationship between rhizome and shoot biomass has been quantified, individual seedlings from this species have been found to produce only 40 mg of aboveground biomass during the first growing year (Beerling *et al.* 1994).

IV.2. Exotic species are better competitors than native dominants

The most significant effect induced by competition between native dominants and exotic invasives is the significant lower shoot and root biomass production of natives. In his review, Daehler (2003) failed to find significant overall trends about the competitive abilities of exotic vs. native species. According to this author, a third of recorded exotic invasive species showed universally superior competitive performances and all were herbaceous species (Callaway & Josselyn 1992; Huenneke & Thomson 1995; Nernberg & Dale 1997). But in all the other studies considered by Daehler, exotic species appeared to be better competitors only in high nutrient conditions (*e.g.* Claassen & Marler 1998; Herron *et al.* 2001) or high water availability (Smith & Brock 1996). Besides, the meta-analysis of Vilà & Weiner (2004) reported higher biomass losses on native plants than on exotic invasive ones when competing in pairwise experiments. In our study, exotic species in interspecific competition with natives overall maintained similar biomass production to those produced in monocultures, whereas native species produced 20 % less shoot and root biomass in interspecific competition with exotic species than in monocultures. While species competitive ability can vary according plant density, this induce few qualitative changes (Cousens & O'Neill 1993). By considering exotic and native species with equal density, we assess the potential competitive abilities of each species. Thus, according to the conclusions of Vilà & Weiner (2004) and Daehler (2003), our results show that exotic species are overall better competitors than native dominant species when growing in high nutrient and water availability conditions, and with equal density.

Various hypotheses have been formulated to explain the invasiveness of exotic species and *per se* their competitive superiority (see Catford *et al.* 2008 for review). A part of them advanced the direct consequences of exotic species selection through human activities and

biological filters. In this line, exotic invasive species overall have high physiological performances allowing better resource uptake and use efficiency (Pyšek & Richardson 2007). Other hypotheses highlight indirect implications of lack of coevolution between introduced species and the organisms of recipient areas. 'Enemy Release Hypothesis' (Keane & Crawley 2002) and 'Evolution of Increase Competitive Abilities Hypothesis' (Blossey & Notzold 1995) predict competitive advantages for exotic species following the decrease of herbivory and pathogen pressure. While we have not specifically searched for the mechanisms allowing the competitive superiority of exotic invasive species in this study, we can suppose a larger role of high physiological abilities. Indeed, other studies found high photosynthetic characteristics and/or resource use efficiency for all the selected exotic species but *P. distichum* (Beerling & Perrins 1993; Beerling *et al.* 1994; Lamarque 2006; Feng *et al.* 2007). Besides we have not observed significant herbivory pressure on both native and exotic species during the experiment.

Overall, the best exotic competitor in our study is the annual *I. glandulifera*. While the performances of this species were reduced in interspecific competition, the performances of other species were it more. This result points to a rare case of annual herbaceous species able to outcompete perennial herbaceous species. However, this has to be replaced in the context of young plants with which we work. Thus it is possible that perennial herbaceous species become better competitors after several growth seasons and the development of their belowground parts. Especially, in our experiment *I. glandulifera* is the only exotic species of which competition has negative effect on *U. dioica* performances. As these two species often co-occurs in riparian areas, their competitive interactions have ever been described by Beerling (1993) and Tickner (2001b) and appear to be modulated by the growth stage and flooding intensity and duration (Tickner *et al.* 2001b). Thus previously installed *U. dioica* can inhibit the germination of *I. glandulifera*, and the growth of its seedlings in flooded conditions (Tickner *et al.* 2001b), while both the species are sensitive to water submersion (Šrůtek 1997). Despite *I. glandulifera* high competitive abilities and the lower species diversity of habitats highly invaded (Hulme & Bremner 2006), a modification of the recipient riparian communities seems to be negligible at least until *I. glandulifera* cover reaches 40% (Hejda *et al.* 2009). Moreover, *I. glandulifera*, as an annual species, appears as the most sensitive to physical disturbance in our study. Even if resilient individuals had high competitive abilities, this suggests that its population could be regulated in flooded habitats.

In agreement with its high production performances, the competitive abilities of *B. davidii* are significant. Its effect is particularly strong on *P. nigra* and confirms the results of Smale

(1990) who shows that *B. davidii* development on gravel bars quickly displaced pioneer herbaceous and woody species. Conversely, the effect of *F. japonica* on shoot biomass production is not significant, whereas this species has been found to outcompete herbaceous species and trees smaller than 2 m high in the field (Bimova *et al.* 2004; Aguilera *et al.* 2010). Two main and not exclusive hypotheses can be advanced: *F. japonica* competition could be less effective on dominant native species. In this line, clonal species like *U. dioica* seems to be less susceptible to competitive exclusion by *F. japonica* in the field (Bimova *et al.* 2004). *F. japonica* competition could also be less effective in its early development stage. As a support of this last hypothesis, the modification of native communities by *Fallopia* sp. is mainly light-driven (Siemens & Blossey 2007) and *F. japonica* competitive effect is larger on root biomass. Thus a stronger competitive effect of this species can be attempted over several growth seasons.

The best native competitors are *A. stolonifera*, *U. dioica* and *R. caesius*. Among them, only *U. dioica* also induces significantly less root biomass for the species that competes with. This confirms its ruderal ecological status and its strong competitor strategy (Grime *et al.* 2007). Such results suggest that this native species, even if not able to outcompete exotic invasive species, could persist in invaded stands as already observed in the field (Gerber *et al.* 2008). The high competitive ability of some native species also raises the question of the diversity of habitats that they dominate. Some studies mention large and almost monospecific stands of well developed *U. dioica* along riparian corridors (Šrůtek 1993; Taylor 2009). Similarly *R. caesius* bushes seem to significantly reduce the available light at the ground level and thus limit the development of other species (*pers. obs.*). The high density of *A. stolonifera* stands also appears to limit the co-existence with other species (*pers. obs.*). Even if better competitors, exotic species could thus have low effects on the species diversity of habitats previously dominated by competitive natives (e.g. Hejda *et al.* 2009).

Finally, tree seedling competitive effect appears as the lowest. Competition with *P. nigra* and *A. negundo* overall increases the performances of other species. However, while the competition with tree seedlings has few effect or increase the biomass production of herbaceous species, *A. negundo* has strong negative competitive effects on *P. nigra* and *S. alba*. This effect is observed as well as on shoot that on root biomass. In particular, at the end of the experiment, *A. negundo* root biomass was more laterally developed than those of *P. nigra* and *S. alba*, allowing probably a more effective nutrient and water absorption.

IV.3. Implications for invasion process and ecosystem functioning

In this study, we experimentally show that in non-limiting conditions of nutrient and water availability, young exotic invasive species produce more biomass than young native dominant species, in intra- as well as in interspecific competition. Moreover, exotic invasive species are better competitors than native dominant species. These results could have strong implications for the plant community composition of pioneer and post-pioneer habitats and for the ecosystem functioning.

Whatever the species origin, the competition with herbaceous species is stronger than the one with woody species. In particular, the effect of herbaceous species on tree seedling development is the strongest. Such competition effects have been the focus of numerous studies that mainly highlighted an inhibition of exotic tree seedling development by native grasses, through the limitation of available nutrient or water (*e.g.* Cohn *et al.* 1989; Facelli & Pickett 1991; Gordon & Rice 2000). In addition, exotic grasses can reduce the native tree regeneration through allelopathic or microbial association effects (*e.g.* Orr *et al.* 2005; Rudgers *et al.* 2007; Rudgers & Orr 2009). In our study, both exotic and native grasses have a negative effect on the biomass production of exotic and native tree seedlings. All these interactions can have strong ecological implications, through the resistance to or the facilitation of invasion process.

The overall higher competitive abilities and biomass production of exotic species could also have consequences for ecosystem functioning. Especially, the results of this study predict the replacement of young *P. nigra* stands by *B. davidii* ones if this exotic invasive species establishes. The degradation of exotic plant litter has been shown to depend on the chemical characteristics of the litters, with no origin-specific effects (Bottollier-Curtet *et al.* submitted). However, the high breakdown rate of *B. davidii* compared with those of all the woody species of this experiment, could result, in the ecological context of riparian areas, in a resource discontinuity (Hladyz *et al.* 2009; Bottollier-Curtet *et al.* submitted). The consecutive effects on biogeochemical cycles are unknown but a decrease in saprophytic invertebrate diversity could be suspected.

CHAPITRE 3



Recyclage de la matière organique en milieu riverain

Résumé: Comme la production primaire, la dégradation de la matière organique est un processus écologique clé, qui régule la plupart des cycles biogéochimiques. Ce processus est directement contrôlé par les communautés végétales à travers la qualité de la litière produite, et indirectement par la modulation de la structure et de la composition des communautés saprophytes. La modification des communautés végétales à l'issue d'un processus d'invasion est ainsi susceptible de changer la vitesse de dégradation des litières et les mécanismes qui sous-tendent le processus. Certains auteurs ont suggéré que les litières produites par des espèces introduites envahissantes se dégradent plus rapidement, en réponse à des concentrations en azote et en phosphore plus élevées. Inversement, l'hypothèse de l'émergence d'un nouvel arsenal (« Novel Weapon ») suppose que les communautés résidentes de décomposeurs ne sont pas majoritairement adaptées aux métabolites secondaires produits par les espèces introduites. Ces métabolites pourraient ainsi ralentir la vitesse de dégradation des litières des espèces introduites.

Ce chapitre a pour objectif d'évaluer les conséquences possibles des invasions végétales sur la dégradation de la matière organique en milieu riverain. Pour cela, le processus de dégradation des litières de cinq espèces autochtones, et de cinq espèces introduites de statuts écologiques similaires, a été étudié. Deux expérimentations, reposant sur la technique des sacs à litière, ont permis de mesurer la vitesse de dégradation des litières de chaque espèce en milieu aquatique lentique (mare forestière) et en milieu riverain peu perturbé (ripisylve). La composition chimique primaire de chaque litière, et la structure et la composition des communautés d'invertébrés saprophytes associés aux litières ont été analysées.

Aucune différence générale de vitesse de dégradation des litières entre les espèces introduites envahissantes et les espèces autochtones dominantes n'a été constatée. La vitesse de dégradation est négativement corrélée au rapport carbone/azote des litières, indépendamment de l'origine des espèces. L'abondance et la diversité des communautés d'invertébrés saprophytes sont comparables entre espèces introduites envahissantes et espèces autochtones dominantes. Toutefois, la litière d'une espèce, *Buddleja davidii*, montre une vitesse de dégradation significativement plus élevée que celle de son homologue autochtone *Populus nigra*, aboutissant à la disparition des litières 6 mois avant la prochaine chute des feuilles. Ce résultat suggère la possibilité d'une discontinuité des ressources pour les organismes saprophytes, dans les cas d'invasion végétale en milieu stabilisé.

Bottollier-Curtet M., Charcosset J.Y., Planty-Tabacchi A.M., Tabacchi E. Leaf litter degradation of riparian invasive plants: general and species specific effects. *Soumis à Freshwater Biology en janvier 2011.*

Abstract : Breakdown of plant litter from pairs of ecologically homologous native and exotic species was studied to assess the influence of the replacement of the first by the second on ecosystem functioning. Two litter bag experiments were undertaken in both aquatic and terrestrial environments within the riparian area of a large temperate river system in southwestern France. Litter breakdown rates, litter initial chemical composition, and structure and composition of invertebrate assemblages associated with the litter were determined for five *dominant* native and five exotic invasive species co-occurring along a successional gradient. Overall, the litter breakdown rates, litter initial chemical composition, and both abundance and diversity of detritivorous invertebrates were similar for exotic and native species in both environments. Litter breakdown rates were primarily driven by the C:N ratio with no influence of species geographical origin. In the terrestrial environment, the different composition of detritivorous invertebrate assemblages between exotic and native species had no overall influence on litter breakdown rates. No overall changes in the organic matter degradation can thus be predicted from the replacement of a dominant native species by an exotic invasive one. However, one invasive species showed significant, higher breakdown rates than its ecological relative native in both the environments, resulting in the disappearance of leaf litter six months before the next litterfall. This result points out that large invasions by exotic species which exhibit fast litter degradation could result in a *discontinuity of the resource* for decomposers and related foodwebs in stable or stabilized habitats.

I. Introduction

Plant litter breakdown is a keystone ecological process that regulates most nutrient cycling, nutrient availability and consequently organic matter production in both aquatic and terrestrial inland ecosystems (Swift *et al.* 1979; Webster & Benfield 1986; Xiong & Nilsson 1999). The litter breakdown process is mainly controlled by climate (Coûteaux *et al.* 1995; Aerts 1997), litter chemical quality (Melillo *et al.* 1982; Cadish & Giller 1997) and detritivorous organisms (Petersen & Luxton 1982; Hieber & Gessner 2002). Microbial decomposition of plant polymers induces microbial growth that enhances the attractiveness of leaf detritus to saprophytic invertebrates that can degrade up to 50% of the annual litter input into lotic (Cuffney *et al.* 1990; Hieber & Gessner 2002) and 20-30% into terrestrial ecosystems (Petersen & Luxton 1982). In temperate ecosystems, the marked litterfall seasonality results in a sharp decrease in breakdown activity from autumn to the end of summer. However, late leaf abscission of some plant species and slow-degrading litter persisting longer in ecosystems maintain resource continuity for detritivorous organisms and the related trophic web until the next autumnal litterfall.

More than 30,000 plants have been introduced worldwide (Pimentel *et al.* 2007). Because of hydrological and human disturbances and landscape connectivity, exotic plants could represent more than 20 % of the riparian plant species pool and riparian ecosystems have been reported to be sensitive to plant invasion (Planty-Tabacchi *et al.* 1996; Stohlgren *et al.* 1998; Hood & Naiman 2000; Tabacchi & Planty-Tabacchi 2005; Richardson *et al.* 2007). Such invasive species can be responsible for crucial changes in community structure and ecosystem functioning (Vitousek *et al.* 1996; Ehrenfeld 2010). Two main hypotheses can support either higher or slower breakdown rates for exotic invasive plants compared with natives. The first hypothesis is related to the invasiveness of exotic species and appeals to biological filters that could, among all introduced species, select those with particular traits to become invaders (Alpert 2006). Hence as invasive species can be more efficient in resource uptake and therefore can produce biomass with higher nutrient concentration, mainly N and P (Craine & Lee 2003; Leishman *et al.* 2007; Liao *et al.* 2008a), it has been suggested that litter from exotic species degrades faster than that from natives (Ehrenfeld 2003; Ashton *et al.* 2005). The second hypothesis comes from the intrinsic lack of coevolution between exotic species and the organisms of receptive areas. In this line, the 'Novel Weapons Hypothesis' (Callaway & Ridenour 2004) and related studies (Cappuccino & Arnason 2006; Ehrenfeld 2006) suggest that secondary chemical compounds produced by exotic invasive species could act as

antimicrobial agents or invertebrate repellents in their areas of introduction, because these organisms have not had the opportunity to adapt to these compounds. Among secondary metabolites, polyphenols that are both ubiquitous and variable from one species to another could be important modulators of breakdown processes, in particular through inhibition of spore germination and hyphal growth of saprotrophic fungi (Grime *et al.* 1996; Hättenschwiler & Vitousek 2000).

As invertebrates largely contribute to litter breakdown, the structure of their communities have been studied to determine the potential effect of their modification on litter processing following plant invasion. In aquatic environments, similar shredder abundances between exotic and native species were driven by resource quality (Hladyz *et al.* 2009) as reported in other studies (Pereira *et al.* 1998; Bailey *et al.* 2001; Braatne *et al.* 2007; Kappes *et al.* 2007; Lecerf *et al.* 2007). When abundance differences were highlighted, they were variable and were higher or lower in exotic litter (Grout *et al.* 1997; Pereira *et al.* 1998; Sampaio *et al.* 2001). However, there is large variation in the access of litter to detritivorous invertebrates among studies that can be free (Sampaio *et al.* 2001; Braatne *et al.* 2007; Lecerf *et al.* 2007) or restricted to a particular size (Emery & Perry 1996; Grout *et al.* 1997; Pereira *et al.* 1998).

Three criteria have been considered to select the species in comparative studies of exotic and native plants: litter quality and phylogenetic or ecological proximity. When based on litter quality, species choice in comparative studies addresses the wide variability in litter quality between several species (Hladyz *et al.* 2009) or in close litter primary composition among a pair of exotic and native species (Lecerf *et al.* 2007). Phylogenetic proximity is used to detect the specific effects of the invasive status of exotic species, because it reduces variability due to evolution. Using this criteria, Godoy *et al.* (2009) found lower breakdown rates related to higher lignin litter concentration in exotic species. However, because species co-occurrence and replacement in ecosystems are based on ecological niche similarity, exotic and native species should be selected on ecological proximity when studies focus on the ecological impact of realized or potential invasions. A single native and a single exotic herbaceous (Emery & Perry 1996; Holly *et al.* 2009) or woody species (Reinhart & VandeVoort 2006; Harner *et al.* 2009) have been selected in pairs using this criterion with differences of breakdown rates within pairs depending on species and season.

In order to assess overall the effects of the replacement of herbaceous and woody native plants by ecologically homologous exotic invasives on organic matter degradation we selected five pairs of co-occurring *dominant* native and exotic invasive species along the successional gradient of a riparian ecosystem. Litter breakdown rates were determined in natural terrestrial

and aquatic habitats with an experimental design that allowed free access to invertebrates. We addressed the following questions: *i*) do litter degradation rates differ between exotic and native species with respect to their primary chemical composition? and, *ii*) is saprophytic invertebrate community structure influenced by the origin of the leaf litter with which they are associated?

II. Matériel et methods

II.1. Study species

Riparian areas are under the influence of hydrological disturbances, whose intensity and frequency decrease from the river channel to the floodplain (Fig. I.9). Hydrological disturbance is the main driver for riparian plant succession and determines an overall maturity gradient from the river channel to the floodplain. Consequently, riparian herbaceous communities are dominant near the river channel, and shrubs and then trees become dominant in more stable habitats on the floodplain. To take this overall organisation into account, we selected five pairs of exotic and native plant species along the successional maturity gradient of a riparian area of the middle Garonne River (SW France) (Fig. I.9). We selected dominant natives to compare with invasive exotics because these two categories share similar biological traits (Thompson *et al.* 1995; Smith & Knapp 2001) that distinguish them from natives with low occurrence (Thompson 1994). Each selected native species is dominant at a given successional stage. Exotic species were chosen according to their high co-occurrence frequency and the closeness of their morphological characteristics to those of their native relatives (Tabacchi & Planty-Tabacchi 2005). Thus, we assume that exotic and native species within a pair have close ecological requirements, and therefore a native species is likely, but not exclusively, to be replaced by its ecologically related exotic species. Exotics are neophytes and recognized as highly invasive, at least in Europe (DAISIE 2010).

In this paper, comparisons between ecologically related species in the selected pairs are presented with the native species first and the exotic species second. The species are presented below from the earliest to the latest successional stage. *Agrostis stolonifera* L. (creeping bentgrass, herbaceous) and *Paspalum distichum* L. (water couch, herbaceous) are perennial grasses that colonize highly disturbed and winter-flooded areas on river gravel-sand bars. *Rubus caesius* L. (European dewberry, woody) is a deciduous bramble of disturbed riparian or wasteland habitats and it often competes with *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decr. (giant

knotweed, herbaceous), a giant herbaceous perennial species. *Populus nigra* L. (black poplar, woody) is a deciduous riparian tree occupying the margins of pioneer riparian forests together with *Buddleja davidii* Franch. (butterfly bush, woody), a semi-deciduous shrub. *Urtica dioica* L. (stinging nettle, herbaceous) is a perennial herbaceous species usually found in the understory of damp and nutrient-rich riparian forests, especially in white willow stands, where it co-occurs with *Impatiens glandulifera* Royle (Himalayan balsam, herbaceous), a tall annual species. *Salix alba* L. (white willow, woody) and *Acer negundo* L. (boxelder, woody) are two deciduous trees forming damp pioneer and post-pioneer riparian forests.

II.2. Experimental sites

The studied riparian area of the Garonne River (stream order six) is located downstream from the confluence with the Ariège River and upstream from the city of Toulouse. To account for the interface status of the riparian areas, we selected an aquatic and a terrestrial environment. We conducted litter bag degradation experiments in a forest groundwater-fed pond (Fig. III.1.A; 43°31'36.96"N, 1°25'38.24"E, elevation 147 m; about 150 m length 25 m width) and in the surrounding *Populus nigra*-dominated riparian forest (Fig. III.1.B). We studied litter breakdown process from November 2007 to November 2008.

During the study, we recorded water and air temperatures at the litter level using Tinytalk (Gemini-Orion) data loggers. For the aquatic environment, we monitored water physico-chemistry at the beginning of experiments and on each of the five litter bag retrieval dates. We sampled water at the two extremities of the pond length, and we measured physico-chemical parameters as described in Baldy *et al.* (2007). For the terrestrial environment, we analysed four replicates of the first 10 centimetres of soil for grain size distribution (laser particle size analyzer, CILAS 1090), pH (Isis 20 000, Tacussel) and total carbon and nitrogen content (CHN analyzer, NA 2100, CE Instruments).

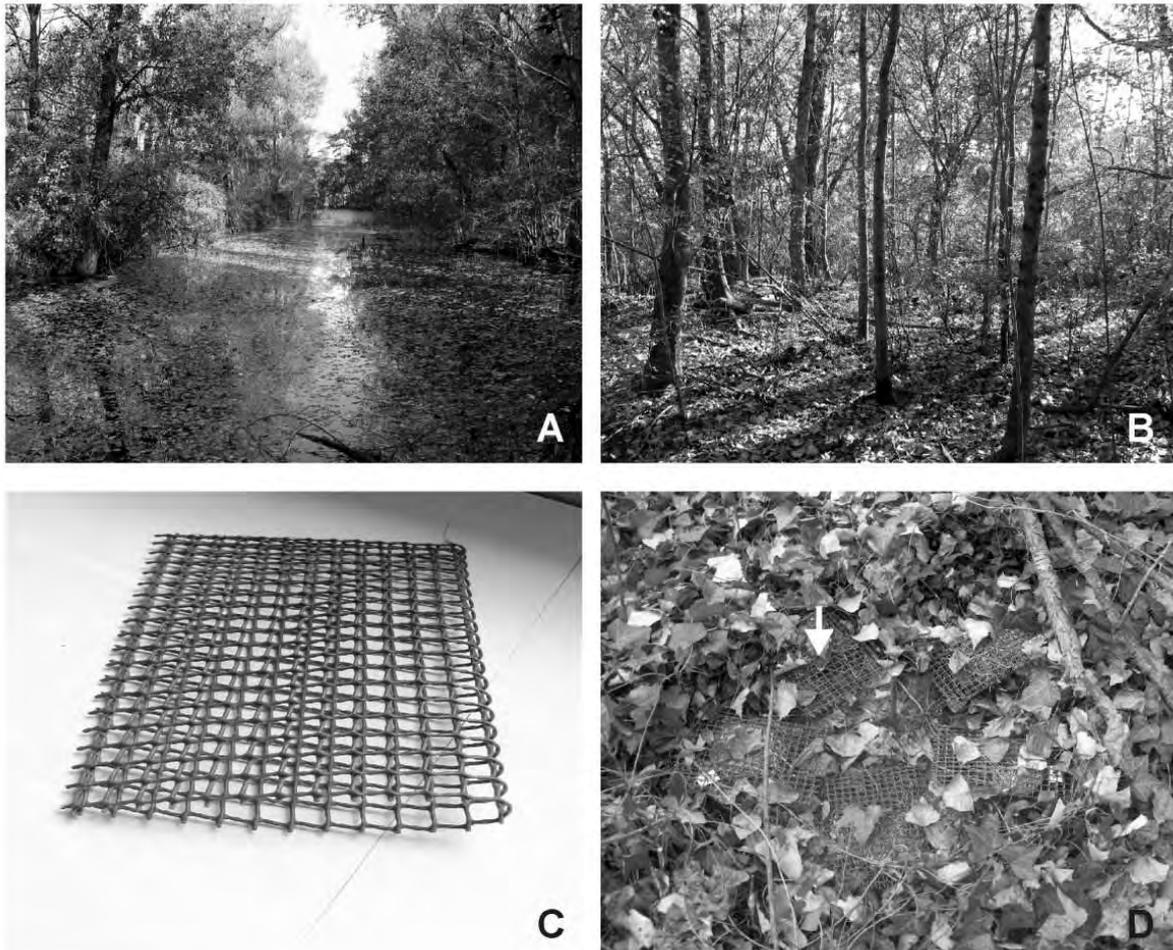


Figure III.1: Selected sites (A, B) and the leaf litter bags (C,D). A, forest pond; B, riparian forest; C, 10 mm-mesh bags; D, a replicate blocks of five leaf litter bags in the riparian forest. The arrow in C indicates one of the five bags.

II.3. Leaf litter bags experiment

II.3.a. Experimental design

We collected plant litter for each species in October 2007 and air-dried them at ambient temperature (20°C). *R. caesius*, *F japonica*, *P. nigra*, *B. davidii*, *S. alba* and *A. negundo* litter were leaves including petioles while *A. stolonifera*, *P. distichum*, *U. dioica* and *I. glandulifera* litter was leaves and submittal deciduous stems. For both environments, we weighed 20 litter packs of 5 ± 0.05 g per species and placed them into 10 mm-mesh bags (see for details Baldy *et al.* 2007). We regularly placed four replicate blocks of five bags per plant litter species along the pond length margin in November 2007 (Fig. III.1.D). We submerged aquatic bags at the bottom of the pond and we placed terrestrial bags on the forest floor, at the level of the pre-existing litter layer. For each environment, the same dates were used for all litter samples

to ensure reliable statistical analysis. We retrieved one bag per replicate block after 22, 55, 91, 203, 359 days and after 48, 90, 148, 229, 357 days of exposure for the aquatic and terrestrial experiments, respectively. We estimated leaching of soluble compounds for each plant species in the aquatic environment from separate bags after 24 h submersion in water (Gessner & Schwoerbel 1989).

In the laboratory, we rinsed leaves to remove sediment and exogenous organic matter. We collected invertebrates (> 200 µm) and preserved them in 70% ethanol. Litter samples were dried at 105°C until constant weight weighed them to the nearest 0.01 g and ground. A 250 mg sample of the ground portions was ashed at 550°C for 6 h and weighed to the nearest 0.01 mg to determine organic matter content (ash-free dry mass, AFDM).

II.3.b. Litter composition

For each species, four additional litter packs were dried at 105°C and weighed to the nearest 0.01 g to determine the initial dry litter mass. We used three subsamples of 0.5 mm mesh ground litter to determine the carbon and nitrogen (CHN analyser, NA 2100, CE Instruments), phosphorus (Flindt & Lillebø 2005), and lignin content (Van Soest 1963).

II.3.c. Invertebrates processing

The invertebrates were sorted under a stereomicroscope and identified to the lowest possible taxonomic level. Taxa were assigned to functional feeding groups according to Tachet (2000) for aquatic taxa (shredders, scrapers, filterers, gatherers and predators) and to various references including Coleman *et al.* (2004) for terrestrial taxa (phytophagous, saprophytes and predators). A species relevant to several groups was placed in each group in proportion to its estimated activity within each group.

II.4. Data analysis

Classical leaf litter breakdown kinetics refers to a single exponential model (Olson 1963). Residual mass at the end of the experiments, corresponding to persistence of stems or leaf veins for some specific species, required at least two exponentials models. In our case, because the slope of the second exponential was not significant, we replaced it by a constant:

$$\text{AFDM}_t = \text{AFDM}_0 * \exp(-kt) + c$$

where $AFDM_t$ is the remaining mass of litter at time t , $AFDM_0$ is the initial mass, k is the breakdown rate and c is a constant. In aquatic environments, leaching is very short and distinct from the organism-mediated breakdown process. Consequently, we did not include it in the aquatic model that starts at 24 h with measured AFDM after leaching. For both environments, the mathematical model allows the calculation of 95% intervals in between data points.

We assessed litter breakdown rate comparisons using a nested analysis of covariance (ANCOVA), followed by Tukey's test for *post-hoc* pairwise comparisons. Log-transformed AFDM data was used as a response variable, leaf species and species origin as nested categorical factors, and time of exposure as a covariate. A second ANCOVA model was performed to test the effect of species growth form considered as herbaceous or woody (Fig. I.9). A repeated ANOVA, with species identity as a repeated factor, was used to test differences between aquatic and terrestrial breakdown rates.

We analysed differences in chemical litter composition between all species, total exotic and native species and growth forms, with a nested analysis of variance (ANOVA) followed by Tukey's test for *post-hoc* pairwise comparisons. As the best fit of the relationship between litter breakdown rates and litter primary chemical components was $y = a \cdot \exp(b \cdot x)$, we used separate simple non-linear regressions to characterize and test them. When the regression highlighted significant relationship, we performed Mann-Whitney's test on residuals of exotic and native species to assess differences due to geographical origin. As a predictor of degradability, we used the C:N ratio as it is relevant to microbial activity (Herbert 1976), but the C:P ratio was not used because of its co-linearity with the C:N ratio.

We used invertebrate density (number of individuals \cdot g AFDM⁻¹) in each sample for invertebrate community analysis. We performed nested analysis of variance (ANOVA) to assess differences in density of saprophytic invertebrates associated with litter, with log-transformed densities as the response variable. We used nested analysis of covariance (ANCOVA) to assess differences in taxonomic richness of saprophytic invertebrates, with log-transformed abundances as covariates. We compared the invertebrate community composition using analysis of similarity (ANOSIM with 1000 permutations). The number of replicates did not allow processing of ANOSIM among litter species for each sampling date, because of the low number of possible permutations and we tested differences among species without distinguishing between sampling dates. We used the first four dates because very little litter remained in the bags at the fifth autumnal date and the invertebrate communities were attracted to recently fallen litter from the surrounding vegetation.

We performed models of litter breakdown using TableCurve 2D (version 5.1, Systat Software Inc.), while we performed nested ANOVA, nested ANCOVA and multiple regressions with Statistica (version 6.0, Edition 98, Statsoft). We used PRIMER (version 5.2.2, Edition 2001, Primer-E Ltd) to carry out ANOSIM. We used type II sum of squares for ANOVA and ANCOVA analysis. We graphically verified normality and homogeneity of variance assumptions. When data transformation was necessary to approach normal distribution and homogeneity of variance, the nature of the transformation is specifically indicated above.

III. Results

III.1. Leaf litter breakdown rates

Water physico-chemical characteristics indicated low oxygen saturation ($28 \pm 5\%$) and noticeable $\text{NH}_4\text{-N}$ concentration ($96 \pm 49 \mu\text{g.L}^{-1}$) in the pond (Table III.1).

Parameters	Aquatic	Terrestrial
Temperature ($^{\circ}\text{C}$)	13.2 (3.0, 28.3)	10.9 (-2.4, 29.9)
Oxygen saturation (%) ¹	28 (5)	
pH	7.50 (0.10)	7.40 (0.09)
Conductivity at 25 $^{\circ}\text{C}$ ($\mu\text{S.cm}^{-1}$)	829 (11)	
Alkalinity ($\text{mg CaCO}_3 \text{L}^{-1}$)	346 (6)	
SRP ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	6.9 (3.1)	
$\text{NO}_3\text{-N}$ ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	291 (48)	
$\text{NH}_4\text{-N}$ ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	96 (49)	
Sand (%)		24 (3)
Silts (%)		59 (5)
Clays (%)		17 (5)
Organic carbon (%)		2.9 (0.1)
Organic nitrogen (%)		0.2 (0.0)

¹ Oxygen saturation varied from 41 % (8) to 15 % along the pond length.

Table III.1: Physical and chemical characteristics of water and soil (0-10 cm). Mean (minimum, maximum) of hourly temperatures. Mean (\pm SE) for other parameters ($n = 6$ and $n = 4$ for aquatic and terrestrial environment, respectively).

Aquatic leaching resulted in 12.5 to 30.3% mass loss and was similar for exotic and native litter (nested ANOVA, $P = 0.6$) (Table III.2). Less than 20% AFDM, corresponding to leaf veins and stems, remained for all species in both environments after the one-year experiment (Fig. III.2). In both environments, the overall litter breakdown rate for exotic and native litter was not significantly higher than those for native litters (Fig. III.2, Table III.2, Table III.3).

Litter breakdown rates were not significantly different between the aquatic and the terrestrial environments ($F = 0.0$, $P = 0.90$).

	Aquatic			Terrestrial	
	Leach. (%)	k ($10^2 \cdot \text{days}^{-1}$)	c (%)	k ($10^2 \cdot \text{days}^{-1}$)	c (%)
<i>P. distichum</i>	13.2 (1.0)	0.60 (0.13)	0.0 (8.8)	0.68 (0.05)	10.9 (6.4)
<i>A. stolonifera</i>	17.6 (1.9)	0.83 (0.19)	10.1 (5.6)	1.69 (0.09)	16.9 (3.4)
<i>F. japonica</i>	12.5 (0.9)	0.64 (0.12)	0.0 (6.8)	1.30 (0.23)	13.0 (7.3)
<i>R. caesius</i>	21.8 (1.0)	0.69 (0.16)	0.0 (7.2)	1.59 (0.05)	0.0 (3.3)
<i>B. davidii</i>	27.7 (2.2)	2.30 (0.19)	0.0 (1.7)	2.58 (0.13)	1.9 (3.1)
<i>P. nigra</i>	21.8 (1.3)	0.66 (0.16)	0.1 (7.6)	1.04 (0.05)	4.3 (4.7)
<i>I. glandulifera</i>	30.3 (1.6)	5.75 (0.85)	6.7 (1.7)	2.19 (0.03)	4.1 (1.8)
<i>U. dioica</i>	24.2 (0.6)	4.63 (0.78)	15.0 (2.0)	5.24 (0.41)	15.3 (1.5)
<i>A. negundo</i>	23.6 (1.2)	1.03 (0.20)	8.2 (3.9)	1.20 (0.08)	3.7 (5.1)
<i>S. alba</i>	27.4 (2.3)	0.69 (0.19)	0.0 (8.1)	0.79 (0.12)	0.0 (10.4)
Exotics	21.5 (8.2)	1.16 (0.20)	5.0 (3.8)	1.53 (0.04)	9.5 (2.7)
Natives	22.5 (3.6)	0.74 (0.11)	1.0 (4.3)	1.42 (0.02)	7.9 (2.5)

Table III.2: Initial C:N ratio of litters and parameters of the breakdown model. Leach., percent litter mass loss after leaching. k , litter breakdown rate. c , constant. Mean (\pm SE), ($n = 4$). Grey-highlighted, exotic species.

I. glandulifera, *U. dioica* and *B. davidii* degraded significantly faster than all other species in both environments (Fig. 1, Table 1). For *I. glandulifera* and *U. dioica*, the residual mass at the end of the experiment in both environments (respectively $6.7 \pm 1.7\%$ and $15.0 \pm 2.0\%$ in the aquatic environment; $4.1 \pm 1.5\%$ and $15.3 \pm 1.5\%$ in the terrestrial environment) resulted in significant values of the constant c in regression models (Fig. 2, all $P < 0.03$). It is noteworthy that, in contrast with other species, both natives and exotics, no more *B. davidii* litter remained in bags six months before the next litterfall. Pairwise comparisons within the selected species pairs showed that only the breakdown rate of *B. davidii* litter was significantly 3.5- and 2.5-fold higher than that of the native counterpart *P. nigra* in both aquatic and terrestrial environments, respectively (Fig. 1). In the terrestrial environment, the native species *A. stolonifera* and *R. caesius* showed significantly higher breakdown rates than their exotic counterparts *P. distichum* and *F. japonica* respectively. No effect of species growth form had been found in aquatic (ANCOVA, $F = 0.01$, $p = 0.91$) and terrestrial (ANCOVA, $F = 0.4$, $P = 0.55$) environments.

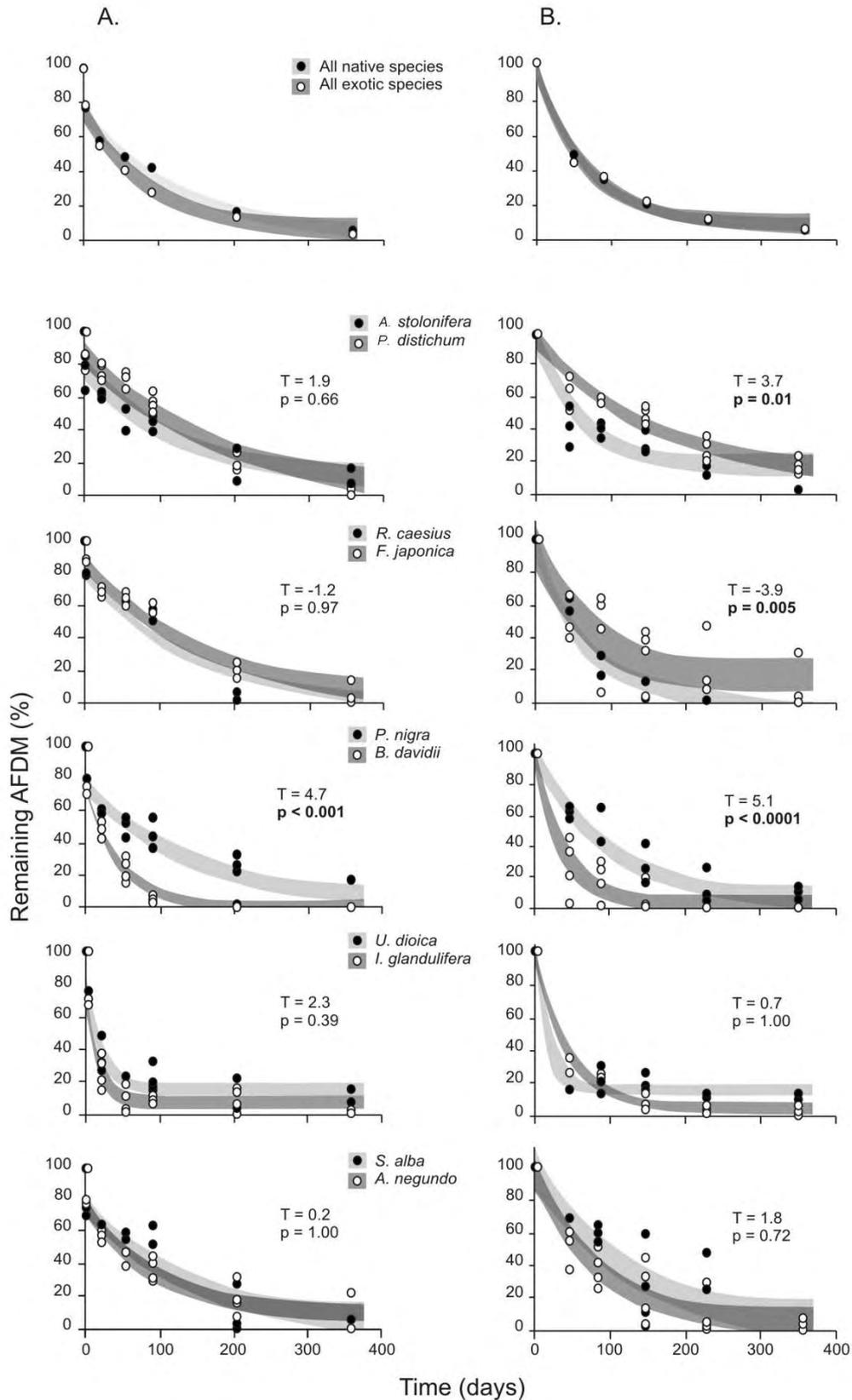


Figure III.2: Time course of AFDM remaining in aquatic (A) and terrestrial (B) environments. Black and open circles, mean value ($n = 4$) of native and exotic species, respectively. Dark and light shaded spaces, 95 % confidence interval of exotic and native species, respectively (intervals in-between data points were calculated with the regression model). ANCOVA *post-hoc* Tukey's test (T) and associated p-value (p) are given.

Source of variation	df	SS	MS	F	P
<i>Aquatic</i>					
Origin	1	0.5	0.5	0.1	0.79
Species(origin)	8	57.7	7.2	18.6	< 0.0001
Time	1	274.8	274.8	708.2	< 0.0001
Origin*time	1	0.02	0.02	0.05	0.83
Species(origin)*time	8	13.6	1.7	4.4	< 0.0001
Error	220	85.4	0.4		
Total	239	428.6			
<i>Terrestrial</i>					
Origin	1	0.05	0.05	0.01	0.92
Species(origin)	8	32.8	4.1	12.3	< 0.0001
Time	1	90.3	90.3	271.1	< 0.0001
Origin*time	1	0.1	0.1	0.2	0.67
Species(origin)*time	8	10.6	1.3	4.0	< 0.0001
Error	180	60.0	0.3		
Total	199	204.1			

Table III.3: Nested ANCOVAs on remaining AFDM in aquatic and terrestrial environments. “Origin” and “Time” refer to litter from exotic or native species and harvest date, respectively. n = 4.

III.2. Leaf litter quality

No effect of plant species origin was observed, considering the initial percentage of carbon (nested ANOVA, $F = 0.03$, $P = 0.86$), nitrogen ($F = 0.2$, $P = 0.63$), phosphorus ($F = 3.1$, $P = 0.12$), and lignin ($F = 0.1$, $P = 0.77$), as well as C:N ($F = 0.3$, $P = 0.60$) and C:P ($F = 2.7$, $P = 0.14$) ratio, whereas species effect was found with each of these parameters (all $P < 0.0001$) (Table III.4). *P. distichum* litter appeared to be the most refractory to degradation with respect to its low phosphorus content ($0.10 \pm 0.00\%$) and high C:N ratio (39.5 ± 0.1) *U. dioica* and *I. glandulifera* litter had the highest phosphorus content (both $0.28 \pm 0.00\%$) and the lowest C:N ratio (11.4 ± 0.2 and 14.0 ± 0.1 respectively). Species of two selected pairs, *U. dioica* / *I. glandulifera* and *S. alba* / *A. negundo*, had a very similar litter chemical composition. The litter of woody species had 3% more carbon proportion than that of herbaceous species ($F = 6.2$, $P = 0.04$).

	C (%)	N (%)	P (%)	C:N	C:P	Lignin (%)
<i>U. dioica</i>	36.8 (0.1)	3.2 (0.1)	0.28 (0.00) <i>a</i>	11.4 (0.2)	133.0 (1.2) <i>a</i>	7.0 (0.1) <i>ad</i>
<i>I. glandulifera</i>	39.0 (0.1)	2.8 (0.0)	0.28 (0.00) <i>a</i>	14.0 (0.1)	138.7 (0.3) <i>a</i>	7.0 (0.2) <i>a</i>
<i>R. caesius</i>	43.7 (0.1) <i>cd</i>	2.4 (0.1)	0.21 (0.00)	17.9 (0.2) <i>a</i>	201.6 (0.7)	4.8 (0.1)
<i>A. negundo</i>	41.4 (0.1) <i>a</i>	2.2 (0.1) <i>a</i>	0.19 (0.00)	18.5 (0.1) <i>ac</i>	221.8 (2.7)	8.7 (0.3) <i>bc</i>
<i>B. davidii</i>	43.3 (0.1) <i>bc</i>	2.3 (0.0) <i>a</i>	0.18 (0.00) <i>b</i>	18.9 (0.1) <i>ac</i>	241.9 (1.7) <i>b</i>	6.2 (0.2) <i>a</i>
<i>S. alba</i>	43.8 (0.1) <i>de</i>	2.3 (0.0) <i>a</i>	0.18 (0.00) <i>b</i>	19.1 (0.1) <i>c</i>	245.0 (2.1) <i>b</i>	7.9 (0.2) <i>cd</i>
<i>F. japonica</i>	43.1 (0.1) <i>b</i>	2.0 (0.1)	0.16 (0.00)	21.2 (0.3) <i>b</i>	270.7 (1.6)	9.1 (0.2) <i>b</i>
<i>A. stolonifera</i>	41.1 (0.1) <i>a</i>	1.9 (0.1)	0.37 (0.01)	21.9 (0.3) <i>b</i>	111.3 (2.6)	3.6 (0.1)
<i>P. nigra</i>	44.3 (0.1) <i>e</i>	1.6 (0.0)	0.25 (0.00)	27.9 (0.5)	176.6 (1.3)	6.8 (0.1) <i>a</i>
<i>P. distichum</i>	41.4 (0.1) <i>a</i>	1.1 (0.1)	0.10 (0.00)	39.5 (0.1)	422.9 (2.6)	1.4 (0.1)
Exotics	41.6 (1.0)	2.1 (0.3)	0.18 (0.00)	22.5 (5.7)	259.2 (1.7)	6.5 (1.8)
Natives	41.9 (1.9)	2.3 (0.3)	0.26 (0.00)	19.6 (3.5)	173.5 (1.3)	6.0 (1.0)
Herbaceous	40.2 (0.6)	2.2 (0.2)	0.22 (0.03)	21.3 (2.5)	262.6 (4.5)	5.8 (0.7)
Woody	43.3 (0.3)	2.2 (0.1)	0.21 (0.01)	20.5 (1.0)	210.9 (9.3)	6.9 (0.4)
origin effect	F = 0.03 p = 0.86	F = 0.2 p = 0.63	F = 3.1 p = 0.12	F = 0.3 P = 0.60	F = 2.7 P = 0.14	F = 0.1 p = 0.77
species effect	F = 784.3 p < 0.0001	F = 470.1 p < 0.0001	F = 770.7 p < 0.0001	F = 1203.7 p < 0.0001	F = 1974.3 p < 0.0001	F = 209.4 p < 0.0001
GF effect	F = 6.2 p = 0.04	F = 0.0 p = 0.92	F = 0.0 p = 0.90	F = 0.02 p = 0.89	F = 0.6 p = 0.47	F = 0.6 p = 0.47

Table III.4: Initial chemical composition of litters. Species are sorted by increasing C:N ratio. Mean value (n = 3) of percent dry mass (\pm SE). Identical italic letter means no significant difference (nested ANOVA and Tuckey's *post hoc* test; $p < 0.05$). Grey-highlighted, exotics species. GF, growth form.

In both environments, separate non-linear regressions showed that only the C:N ratio significantly explained the litter breakdown rates with a value of about 20, corresponding to a slow-down threshold (Fig. III.3). There were no differences in the statistical dispersion of the regression residuals for exotic and native species in aquatic (Mann-Whitney test; $U = 4$; $P = 0.1$) and terrestrial ($U = 11$; $P = 0.8$) environments. There was no relationship between lignin percentage and litter breakdown rates. The litter of the two herbaceous plants *P. paspalodes* and *A. stolonifera* displayed low lignin content and degraded with breakdown rate close to those of the woody *S. alba*, *A. negundo* that display high lignin content. The high breakdown rates of *I. glandulifera* and *U. dioica* resulted from the fast degradation of the leaves whereas the lignin content was determined on the sampled mix of leaves and submittal stems (*cf.* material and methods part). The phosphorus content showed a positive, but non-significant relationship with breakdown rates in both environments (adjusted $R^2 < 0.0001$; $P > 0.35$).

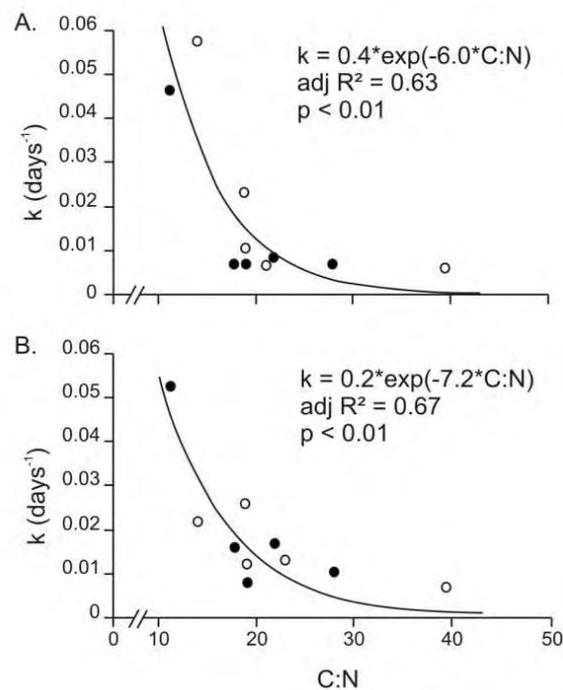


Figure III.3: Aquatic (A) and terrestrial (B) breakdown rates as a function of initial litter C:N ratio. Black circles, natives; open circles, exotics. Lines, non linear regressions with corresponding curve equation, with adjusted partial determination coefficient and p-value.

III.3. Saprophytic invertebrate communities

Saprophytic invertebrate abundances were positively related with remaining AFDM in the terrestrial environment ($R = 0.28$; $P < 0.0001$) but not in the aquatic one, whether the relationship was constructed with total saprophytic invertebrate abundances ($P = 0.58$) or with only shredders ($P = 0.63$).

No effect of litter geographical origin was found on the saprophytic invertebrate assemblage structure, for both aquatic (ANOVA, $F = 0.0$, $P = 0.98$ for densities; ANCOVA, $F = 0.1$, $P = 0.81$ for taxonomic richness) and terrestrial ($F = 0.6$, $P = 0.47$; $F = 0.0$, $P = 0.83$) environments. A significant effect was observed in the interaction 'date' * 'species' ($P < 0.0001$ for all the analyses). In the aquatic environment, maximum densities of total saprophytic invertebrates occurred at 203 days with values in decreasing order: *B. davidii* > *I. glandulifera* > *P. nigra* > *R. caesius* > *F. japonica* >> all other species (Fig. III.4). Filterers represented the major proportion of aquatic saprophytic invertebrates, except at 203 d, where gatherers dominated. In the terrestrial environment, maximum saprophytic invertebrate densities occurred at 148 d, and ordered values were found in *R. caesius* > *B. davidii* > *I. glandulifera* >> all other species.

The analysis of saprophytic invertebrate assemblage composition in the aquatic environment showed that shredders were dominated by *Asellus aquaticus*, *Proasellus meridianus* and *Chironomidae*, while several species of *Cladocera* were dominant in the filterer group. ANOSIM analysis showed that the composition of saprophytic invertebrate assemblages associated with exotic litter was similar to that associated with native litters ($P = 0.1$). A strong effect of the plant species factor was demonstrated ($R = 0.07$, $P = 0.001$). *Post-hoc* comparisons showed that this was mainly due to differences between *B. davidii*, *I. glandulifera* and other species. Among selected pairs, differences were only detected for the *U. dioica* / *I. glandulifera* pair with a low statistical significance ($R = 0.09$, $P = 0.049$).

In the terrestrial environment, invertebrate assemblages were dominated by *Acari*, *Collembola* and the isopod *Trichoniscidae*. Assemblages associated with exotic litter always differed from those associated with native litter on the first four dates (ANOSIM, $P < 0.03$). As for the aquatic environment, a strong effect of the plant species factor was demonstrated ($R = 0.18$, $P = 0.001$). The largest differences were observed between the three species *B. davidii*, *I. glandulifera*, *R. caesius* and almost all the other species (Tukey, all $P < 0.05$). In particular, *R. caesius* litter was associated with significantly higher crustacean densities (ANOVA, $P < 0.006$).

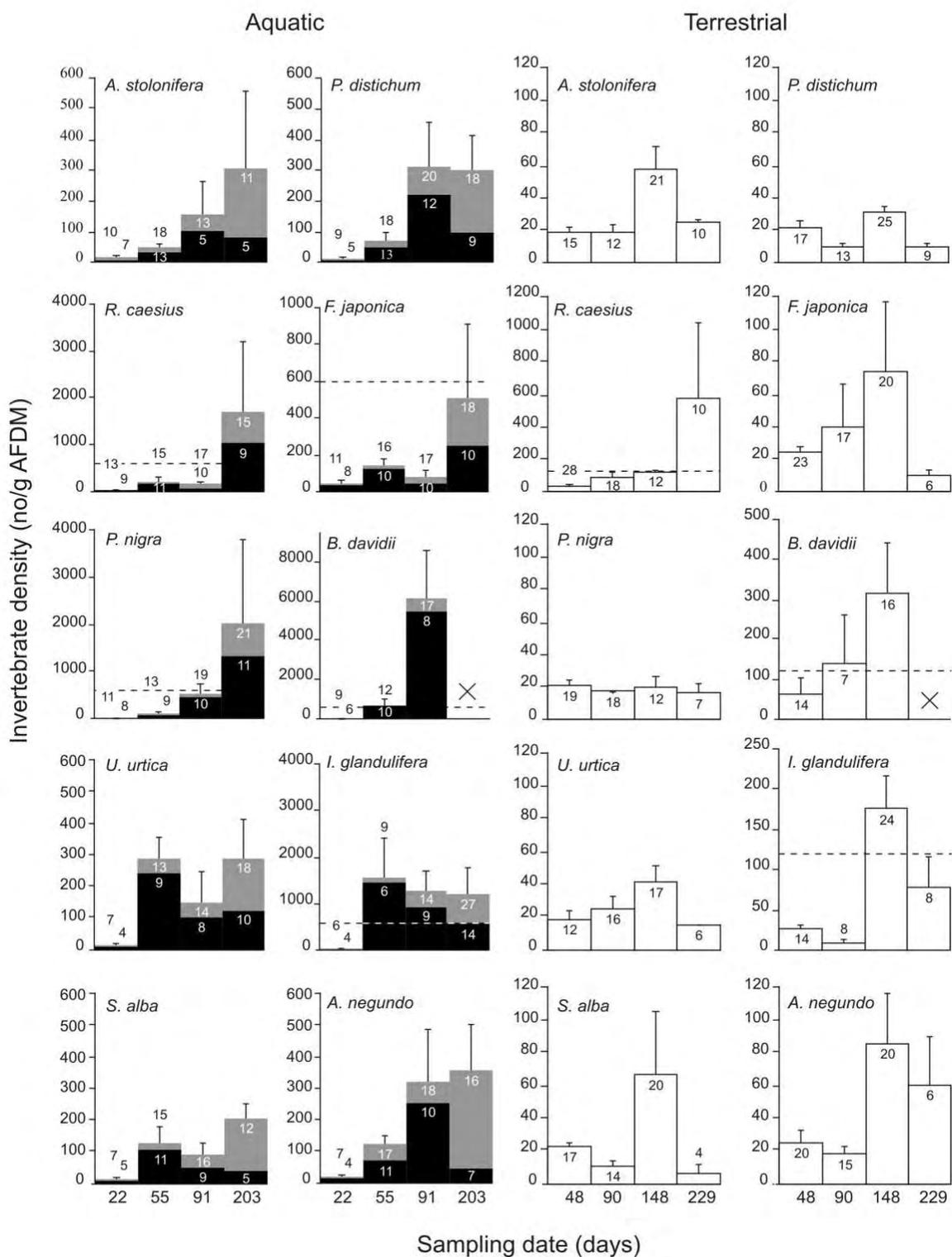


Figure III.4: Mean densities of saprophytic invertebrates in aquatic and terrestrial environment. Aquatic: black bars, filterer densities among all saprophytic invertebrates (grey bars). Terrestrial: white bars, saprophytic invertebrates. Crosses, no more litter in bags. Error bars, SE. Numbers in bars are mean taxonomic richness (SE comprised between 1 and 3). The horizontal dashed line corresponds to 600 (aquatic) and 120 (terrestrial) individuals/g AFDM.

IV. Discussion

IV.1. Litter breakdown rates and species origin

By comparing dominant native and co-occurring exotic invasive species we can conclude that litter breakdown rates of ecologically related plants were primarily driven by the C:N ratio, with no influence of plant geographical origin, whatever the environment. This is in accordance with the lack of difference in the C:N initial ratio of exotic and native litter. Among selected pairs of ecologically related species, some native species had a lower breakdown rate than the exotic one (*P. nigra* / *B. davidii*), but the opposite trend (*A. stolonifera* / *P. distichum* and *R. caesius* / *F. japonica*) could be observed as well. Although the selection of studied species is not based on similar criteria, our results are congruent with those of Hladyz *et al.* (2009) who observed no overall difference between several exotic and native species selected on litter quality and palatability. Besides, from phylogenetically paired species, Ashton *et al.* (2005) and Godoy *et al.* (2009) found that breakdown rates were partly driven by species geographical origin, through its influence on litter chemical composition. However, these authors highlighted opposite trends, with, respectively, higher breakdown rates for exotic species, probably related to higher N litter content (Ashton *et al.* 2005), and lower ones, related to higher lignin litter content (Godoy *et al.* 2009). In these latter studies, breakdown differences were only 8% and 10% mass loss indicating that, when observed, neither tendency is critical.

F. japonica and *B. davidii* are known to produce antimicrobial compounds in their leaves (Beerling *et al.* 1994; Houghton *et al.* 2003; Kim *et al.* 2005), but their litter breakdown rates remained comparable with those of native species in our experiment, and higher than in previous studies in other terrestrial environments (*B. davidii*, Cornelissen 1996; *F. japonica*, Dassonville 2008). Thus, we could not readily suspect some larger effect of secondary chemical compounds in litter of exotic species. Leaching has possibly induced a loss of the major part of these inhibitory compounds in the pond. However, in terrestrial environments, leaching is 1/5th to 1/8th the mass loss observed in the aquatic environment (Thomas 1970). The high functional potentiality of the studied terrestrial riparian system for breakdown process (high soil moisture, high saprophytic organism densities) could have counterbalanced some effects of these inhibitory compounds. The intra-cellular degradation of secondary metabolites after abscission, favoured by high moisture in the riparian context, could also have decreased their toxicity.

The growth form of the selected species is related to the successional stage in which they occur. It only slightly influences the initial carbon content, with higher values for woody species, but not the C:N ratio and thus has no effect on the litter breakdown rate. This result contrasts with the results of Godoy *et al.* (2009) who found growth form was the most influential factor on litter breakdown rates, because of much higher lignin content in woody species (up to 46%) compared with herbaceous species (down to 3%). Conversely, we did not find the previously observed negative relationship between litter breakdown rate and lignin content (Melillo *et al.*, 1982, Gessner & Chauvet, 1994, Ostrofsky, 1997). Especially, the low lignin contents of *P. paspalodes* and *A. stolonifera* were not expectedly associated to high breakdown rates in both aquatic and terrestrial environments. Our results are however consistent with those of Middleton *et al.* (1992) who showed that the breakdown rate of *P. paspalodes* was among the lowest of ten species of a tropical wetland. This may be related with high carbon content or with the presence of repellent secondary compounds in the litter. As for other studies where the initial lignin content of the litter was low, the litter breakdown rate would be more strongly driven by the total initial nitrogen content or C:N ratio than by the lignin concentration (Aerts 1997; Aerts *et al.* 2003; Cortez *et al.* 2007).

Beside the general absence of a significant trend, one exotic species degraded faster than its co-occurring native in both environments, while two natives degraded faster than their corresponding exotic species. The fast *B. davidii* breakdown observed in both environments has already been reported in other studies (Cornelissen 1996; Hladyz *et al.* 2009). It is likely to be of ecological interest here because of the more significantly slower breakdown of the co-occurring native species, *P. nigra*. In contrast, *F. japonica*, which is known to be poorly degradable in lotic systems (Lecerf *et al.* 2007) and under its cover (Lecerf *et al.* 2007; Dassonville 2008), showed a slightly lower breakdown rate than the co-occurring native *R. caesius* in the terrestrial environment. Also, *P. distichum* had the lowest breakdown rate but exhibited the same remaining AFDM than *A. stolonifera* at the end of the experiment. Within these two pairs, the results suggest rather limited consequences of a potential replacement of the natives (*R. caesius* and *A. stolonifera*) by the exotics (*F. japonica* and *P. distichum*) on organic matter turnover.

IV.2. Saprophytic invertebrate communities and their drivers

Saprophytic invertebrate abundances and taxonomic richness were not related to the plants' geographical origin. This observation is in accordance with previous studies that have shown

that invertebrate abundances in the assemblages are quite similar for litter from exotic and native species (Pereira *et al.* 1998; Bailey *et al.* 2001; Braatne *et al.* 2007; Kappes *et al.* 2007; Lecerf *et al.* 2007). When differences were highlighted, they variably showed higher or lower abundances for exotic litters (Grout *et al.* 1997; Pereira *et al.* 1998; Sampaio *et al.* 2001). As previously reported, (Bailey *et al.* 2001; Reinhart & VandeVoort 2006; Braatne *et al.* 2007; Lecerf *et al.* 2007) we did not observe differences in invertebrate taxonomic richness between native and exotic litter. Contrary to the 'Novel Weapons Hypothesis' assumptions (Callaway & Ridenour 2004), we did not find lower invertebrate abundances or diversity in litters whose species are known to produce secondary chemical compounds that could act as invertebrate repellents (*F. japonica*, Beerling *et al.* 1994; *I. glandulifera*, Lobstein *et al.* 2001; *B. davidii*, Houghton *et al.* 2003). Similar explanations to those proposed for microbial activity and secondary metabolites can be applied here (*cf.* above).

In the aquatic environment, the lack of a relationship between invertebrate abundances and the remaining litter AFDM can be explained by the low level of shredder abundances due to constraining environmental conditions, mainly low oxygen and noticeable NH₄-N concentrations. The low shredder abundances may also account for the low breakdown rates, which are similar to those recorded in the terrestrial environment. This also supports the hypothesis of the dominance of microbial decomposition in the breakdown process as observed by Lecerf *et al.* (2006) and Baldy *et al.* (2007) in highly eutrophic and hypertrophic streams. Microbial activity is known to produce fine particulate organic matter (Findlay & Arsuffi 1989), that is consumed by collector or filterer invertebrates (Cummins & Klug 1979). Hence, one related emerging pattern in our study is the early and large increase of filterer densities associated with the plant species with fast litter breakdown, *B. davidii* and *I. glandulifera*, which suggests an important microbial decomposition activity. High levels of fungal biomass and invertebrate abundance have already been observed in association with *B. davidii* litter (Hladyz *et al.*, 2009). As observed that study and ours, initial primary chemical composition did not clearly favour the high breakdown rates observed. However, the specific jelly-like litter mass observed during *B. davidii* litter degradation strongly suggests particular polymer structure and/or organization in this species, which in turn could be related to a fast breakdown. Conversely, the low C:N ratio and the high phosphorus content of *I. glandulifera* litter allow a fast microbial decomposition accompanied by intense filterer activity. Finally high invertebrate densities associated with *F. japonica* and *P. nigra* litter in the aquatic environment could result in a habitat effect, as we preferentially found *Chironomidae* and *Asellus* individuals in numerous folds of *F. japonica* litter.

In contrast to aquatic communities, the terrestrial invertebrate assemblage composition exhibited highly variable patterns significantly linked to the plant species' geographical origin. These patterns are not related to differences in the distribution of invertebrate taxa in taxonomic groups (intergroup differences) but to differences in the taxa identity in these groups (intragroup differences). For example, some *Collembola* and *Diptera* species appear to be more abundant and frequent in exotic litter than in native litter. Similarly, Bailey *et al.* (2001) found fewer Chironomidae larvae associated with salt cedar leaves (exotic) than with cottonwood leaves (native). However, they could only suggest an effect of resource and habitat quality. In our study, as litters presented various morphologies according to the species' identity for both exotics and natives, an overall habitat effect of litter type (exotic vs. native) seems unlikely. The differences we observed cannot be explained by the litter primary chemical composition, which is similar between exotic and native litter, but we suspect a specific effect of secondary metabolites. However, these distinct patterns are not associated with low biodiversity in the exotic litter and had no influence on breakdown rates. Thus, they do not suggest a threat to the integrity of the breakdown process.

IV.3. Fast leaf litter breakdown and resource discontinuity

In temperate ecosystems, various litter qualities and breakdown rates allow the maintenance of resource continuity until the next autumn litterfall. Although in our study *I. glandulifera* and *U. dioica* leaf litter exhibited high breakdown rates, the longer persistence of stem litter and the additional production of more-difficult-to-degrade leaf litter by the surrounding canopy of woody species, notably *S. alba*, can maintain the resource availability until the next autumn. In contrast, *B. davidii* leaf litter degraded 2.5 to 3.5-fold faster than its ecological relative native *P. nigra*, resulting in the disappearance of litter six months before the next litterfall in both aquatic and terrestrial environments. Therefore, leaf litter resource continuity is expected to be broken where *B. davidii* is almost the only species present. In temperate riparian areas, under a natural or moderately modified flow regime and strong floodplain connectivity, flows allow for litter of various types to be redistributed recurrently among the habitat mosaic of the floodplain (Xiong & Nilsson 1997; Langhans 2006). In such situations, overall litter turnover and consequent matter and energy transfers are expected to be altered weakly by *B. davidii* inputs. In contrast, in areas showing natural or human-induced physical stability, the lack of litter transport by floods would result in dramatic reduction in inputs of slow-degradable litter produced by other species. More generally, large stands of fast-

degradable leaf litter species would have limited effects when surrounding plant diversity and litter redistribution by floods are co-occurring. When either one or the other is lacking, the induced discontinuity of plant litter resource would decrease niche opportunities for rare and specialised decomposers, with cumulative effects from year to year and possibly resulting in a loss of biodiversity. We may also expect large consequences of invasions by exotic species that produce poor leaf quality litter, as a very slow breakdown rate would result in limited nutrient cycling (Dassonville 2008; Hladyz *et al.* 2009). Invasions by plants producing litter subject to extreme breakdown rates has to be considered as a potential threat for organism biodiversity when they could directly alter community structure of saprophytic organisms through resource availability.

V. Conclusions

The answers to the questions raised in our study are the following. First, in both terrestrial and aquatic environments displaying different constraints, and based on the study of 10 exotic and native plants sharing very close ecological characteristics in pairs, litter breakdown is primarily driven by resource quality, with no influence of geographical origin. Second, abundance and species richness within invertebrate communities did not differ between exotics and natives, while a few animal species were preferentially associated with some particular exotic species. Therefore, the replacement of native flora by exotic species can have negative, neutral or positive effects on the breakdown process, depending on the degree and direction of differences in the litter chemistry of exotic *vs.* native species. These patterns can be buffered or enhanced by hydrological connectivity in riparian ecosystems. Beyond the consequences on biogeochemical cycles previously mentioned, large stands of invasive species producing fast-degradable leaf litter may record loss of biodiversity as a consequence of resource discontinuity. This study contributes to the idea that the status of introduced, invasive species cannot reasonably be used as a predictor of obligate functional changes. It also points out that the landscape-level context should be taken into consideration as well as the species traits in predicting the effects of exotic species on ecosystem functioning.

CHAPITRE 4



Modification des conditions environnementales par
l'invasion des forêts riveraines par un érable américain,
Acer negundo

Résumé : La modification anthropique des systèmes fluviaux peut faciliter l'invasion des zones riveraines par des espèces introduites et engendrer ainsi un changement du fonctionnement de ces écosystèmes. En Europe occidentale, la régulation des régimes hydrologiques des cours d'eau est suspectée favoriser la régression d'une espèce-clef des ripisylves pionnières et post-pionnières, le saule blanc (*Salix alba*). Cette régression semble constituer une opportunité d'invasion pour un érable nord-américain, *Acer negundo*. Les conséquences de cette invasion sur la structure des communautés végétales associées et le fonctionnement de l'écosystème sont encore peu connues, mais une modification de la composition fonctionnelle des communautés d'herbacées de sous-bois est suspectée. Nos observations semblent indiquer que l'ortie (*Urtica dioica*), une espèce caractéristique du sous-bois des saulaies blanches pourrait fortement régresser sous le couvert d'*Acer negundo*.

Ce chapitre a pour objectif de déterminer les conséquences de l'invasion des forêts riveraines par *Acer negundo* sur la structure et la composition des communautés végétales, et d'estimer les modifications du fonctionnement de l'écosystème qui pourraient y être associées. Pour cela, trois forêts riveraines, situées au bord de trois grands cours d'eau à régimes hydrologiques différents, ont été sélectionnées. Sur chaque site, l'abondance, la diversité spécifique, la composition et la production de biomasse aérienne des communautés végétales de sous-bois ont été comparées entre des parcelles de saule blanc et des parcelles d'*Acer negundo*. L'humidité et la granulométrie des 10 premiers centimètres du sol, les stocks de nutriments principaux (nitrates, ammonium, phosphore), la nitrification et la dénitrification potentielles ont également été comparés. Enfin, la densité du couvert arboré et la quantité de rayonnement actif pour la photosynthèse disponible en sous-bois ont été mesurées.

Une diminution significative de la diversité et de l'abondance des communautés végétales de sous-bois associées à l'érable a été constatée, par rapport à celles observées sous le saule blanc. La biomasse totale diminue également, et la composition des communautés change. Le signal le plus fort de ce changement correspond à la quasi-disparition de l'ortie en sous-bois de l'érable. Cependant, l'humidité du sol, la granulométrie, les stocks de nutriments et la nitrification et la dénitrification potentielle varient peu entre les deux types de parcelles. En revanche, la densité du couvert arboré est supérieure sous l'érable, induisant une quantité de rayonnement actif inférieure.

Afin d'identifier formellement la cause de la modification majeure des communautés végétales suite à l'invasion des forêts riveraines par l'érable, une expérimentation en serre a été conduite. Celle-ci a testé l'influence de la luminosité, du type de sol et de la hauteur de la nappe d'eau sur la croissance et la production de biomasse de l'ortie. Les modalités de chaque

paramètre se sont inspirées des observations de terrain. La luminosité est le principal facteur influençant le nombre de pousses et la production de biomasse aérienne et souterraine de l'ortie. Une luminosité telle que celle observée sous l'érable ne peut pas permettre le maintien des populations d'ortie à long terme. Ces résultats identifient *Acer negundo* comme un ingénieur de l'écosystème, dont l'invasion initialement opportuniste, cause des modifications majeures au sein des communautés végétales de sous-bois. Celle-ci pourrait préfigurer des conséquences fonctionnelles importantes pour l'écosystème riverain.

Bottollier-Curtet M., Charcosset J.Y., Poly F., Planty-Tabacchi A.M., Tabacchi E. Understory response to invasion of riparian forests by boxelder. *En preparation.*

Abstract : The ecological integrity of western European riparian forest is threatened by anthropogenic activities. Since several decades, the decline of *Salix alba* (white willow) forests is observed and facilitates the fast spread of the american boxelder (*Acer negundo*). Ecological consequences of riparian forest invasion by boxelder are poorly known. This study aims to assess the consequences of this invasion on understory community structure and composition, and to assess related changes in ecosystem functioning. We selected three riparian forests along three rivers with different hydrological regimes. We studied a boxelder stand and a white willow stand on each site. In each, the understory species diversity, abundance, composition and biomass were recorded. Soil moisture and grain size, main nutrient stocks, and potential nitrification and denitrification were also measured. Tree canopy cover and photosynthetic active radiation (PAR) were estimated. A decrease in plant species diversity and abundance, a modification of community composition and a decrease in plant biomass production were observed. The strongest modification following invasion is the decline of *Urtica dioica* (stinging nettle), a characteristic species of white willow forests, under boxelder. Besides, few changes were observed between the two tree stand types for soil moisture, soil grain size, main nutrient stocks and potential nitrification and denitrification. Canopy cover is significantly higher and hence PAR was lower under boxelder. A greenhouse experiment was conducted to formally identify the factors responsible for changes in the understory. The influence of PAR level, soil type and water level on the growth and the biomass production of *U. dioica* were tested. PAR level appears as the main factor responsible for the changes in *U. dioica* stem number and biomass. A PAR corresponding to natural boxelder environment does not allow the persistence of *U. dioica* populations. Thus, through its further ecosystem engineer activity, the initial opportunistic invasion of riparian forest by boxelder could lead to deep changes in understory, with possible functional consequences.

I. Introduction

Temperate riparian areas are subjected to hydrological disturbance and exhibit high levels of both physical and biological diversity (Naiman *et al.* 1993; Ward *et al.* 1999). Riparian plants modulate physical resources, particularly geomorphologic patterns (Friedman *et al.* 1996; Corenblit *et al.* 2007), water availability and quality (Peterjohn & Correll 1984; Tabacchi *et al.* 2000) and light availability (Naiman & Décamps 1997; Nagler *et al.* 2004). Moreover, through nutrient uptake/release, riparian vegetation controls many ecological processes related to the production/degradation of organic matter (Xiong & Nilsson 1997; Nilsson *et al.* 1999). As they are long lived and they produce high levels of above- and belowground biomass, woody plant species and particularly trees are believed to be the most important component in terms of structure and ecological function (Malanson 1993; Naiman *et al.* 1997; Tabacchi *et al.* 1998).

Exotic species can represent more than 20 % of the total riparian plant diversity (Planty-Tabacchi *et al.* 1996; Stohlgren *et al.* 1998; Hood & Naiman 2000; Tabacchi & Planty-Tabacchi 2005; Naiman *et al.* 2010). There is strong evidence that river regulation and management can induce a shift toward a dominance by invasive woody species in forest communities (*e.g.* Aguiar & Ferreira 2005; Stromberg *et al.* 2007b; Mortenson & Weisberg 2010). Changes in forest community structure following invasion (*sensu* Valéry *et al.* 2008) by exotic woody species can induce deep modifications in ecosystem functioning (Ehrenfeld *et al.* 2001; Nilsson & Wardle 2005). As well documented, the invasion by *Tamarix* spp. along many rivers in S.W. U.S.A. is responsible for water table lowering and channel narrowing (Graf 1978; Blackburn *et al.* 1982) that increase and speed up the initially man-induced salinisation of these riparian areas (Di Tomaso 1998; Ladenburger *et al.* 2006). In addition, *Tamarix ramosissima* Ledeb. can reduce both riparian plant and animal diversity (Di Tomaso 1998) as its canopy intercepts more light than native species (Nagler *et al.* 2004). Similarly, introduced *Salix* species (willows) have become major invaders of riparian zones in southern Australia, New Zealand, and South Africa (Van Wilgen *et al.* 2001; Cremer 2003). Willows are known to produce faster degraded litter than native species (Janssen & Walker 1999) and are associated with lower terrestrial arthropods diversity and abundance (Greenwood *et al.* 2004). They also are suspected to modify channel morphology (ARMCANZ 2010). As other examples, *Acacia mearnsii* De Wild. reduce available surface water in South Africa (Le Maitre *et al.* 2002) and *Buddleja davidii* Franch. could accelerate plant succession in New Zealand and USA (Smale 1990).

Acer negundo L. (boxelder) is a native tree of Northeast USA. It has been introduced in Europe at the end of the 17th century (Maeglin & Ohmann 1973; Krivanek *et al.* 2006). Since its introduction it has widely spread, mainly along rivers where it is now considered as highly invasive (DAISIE 2010). Boxelder biology and ecology is well known in its native range where its morphology (Plowman 1915), anatomy (Plowman 1915; Hall 1954), sex differentiation (Ramp & Stephenson 1988), water and photosynthesis physiology (Foster 1992; Kolb *et al.* 1997), hydrology-geomorphology relationship (Friedman & Auble 1999; DeWine & Cooper 2007) and pathogens (Batra & Lichtwardt 1962; O'Hanlon-Manners & Kotanen 2006) have been studied. By contrast, few studies have been devoted to boxelder in its areas of introduction. Boxelder spread along riparian areas seems to be mainly controlled by climate, hydrology and physical disturbance (Tabacchi & Planty-Tabacchi 2003). Reinhart & Callaway (2004) raised the possibility of boxelder invasion facilitation by soil biota. Besides, Saccone *et al.* (2010) showed that boxelder seedlings were directly facilitated for survival in both the native *Salix alba* L. (white willow) and the boxelder communities they studied and indirectly facilitated for growth by adult boxelder. The ecological impacts of boxelder invasion in Europe are little known. A possible alteration of dead wood processing have been pointed out (Tabacchi & Planty-Tabacchi 2003). Moreover, its understory functional composition seems to differ from the one of the native white willow with a suspected canopy shade effect (Saccone *et al.* 2010). In this line, a new analysis of reported results showed that the native herbaceous *Urtica dioica* L. (stinging nettle) is significantly associated with white willow that dominates understory community, but not with boxelder (Tabacchi & Planty-Tabacchi 2003).

In this study, we aim to assess the impacts of boxelder invasion on understory. To do this, we compare understory floristic structure and composition of boxelder and native white willow stands. We search for correlated environmental changes in the main nutrient pools, main nitrogen processes and physical environmental characteristics. Then we conducted a controlled greenhouse experiment to test the light, the substrate and the water table depth as putative causal factors of presence/absence of *U. dioica* under white willow and boxelder cover. We address the following questions: i) How much does the replacement of white willow by boxelder affect the understory composition? ii) Which environmental factors are responsible for the observed changes?

II. Materials and methods

II.1. Selected sites

Three riparian sites that encounter different hydrological regimes were studied from February to November 2009 within the Adour-Garonne river basin, SW France (Fig. I.8, Table IV.1).

	Lamarquèze	Peyrhorade	Portet
<i>Rivers</i>			
Name	Adour	Gave de Pau	Garonne
Strahler stream order	8	8	6
Water regime	Tide-influenced	Fluvial*	Fluvial
<i>Site</i>			
Longitude	01° 13' 32'' W	01° 05' 08'' W	01° 24' 49'' E
Latitude	43° 37' 42'' N	43° 32' 27'' N	43° 31' 14'' N
Elevation (m a.s.l.)	4	7	148
<i>A. negundo</i> cover (%)	90	50	10
Tree stands distance (m)	9	19	15
Elevation from the b.f.l. (m)	0.6	4	4
Submersion frequency	Several times a year	annual	every 3 years
Water disturbance intensity	low	high	intermediate

* The water regime is slightly tide-influenced (< 0.5 m daily variation of water level) but the tidal variations do not influence the selected site due to its high elevation from the base flow line.

Table IV.1: Main characteristics of the selected sites. b.f.l., base flow line.

The Lamarquèze site was located on the Adour River. It corresponds to an advanced stage of invasion by boxelder which intensively develops since the beginning of the 70's (E. Tabacchi, unpublished data) and currently dominates a swampy forest of *ca.* 22 ha with some occurrence of *Fraxinus excelsior* L., *Gleditsia triacanthos* L. and remnant *S. alba* and *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. This site includes a network of narrow channels connected downstream to the main river channel. The hydrological regime (freshwater) is marked by a tidal influence with a mean 1 meter daily variation of the water level. Floods usually occur in autumn in relation to storm events. The Peyrhorade site, located on the Gave-de-Pau River, corresponds to a remnant *ca.* 1.3 ha patch of riparian forest co-dominated by *Populus nigra* L., *S. alba* and *A. negundo*. The whole forest undergoes spring floods. As the Gave-de-Pau River runs straight in its floodplain from the Pyrénées mountains, the studied stretch (freshwater), under minor tidal influence, is mainly influenced by snowmelt events in late spring. The Portet site is located on the Garonne River. It corresponds to a complex riparian area in which forests are dominated by *S. alba* and *P. nigra*. The studied patch covers *ca.* 1.4 ha. This *S. alba*-dominated forest is scarcely colonised by boxelder. This site is underground hydraulically

connected with the main channel and ever undergoes the most violent floods during spring snowmelt and rainfall events. On each site, we selected a white willow and an boxelder stand close to each other (Table IV.1) to ensure they have similar topography patterns and undergo similar water submersion regime.

II.2. Studied species

As in its native range, *A. negundo* can be mainly found in Europe in wet or swampy habitats (Tabacchi & Planty-Tabacchi 2003; Hrázský 2005). Along lowland riparian areas, it mainly occupies the same habitat than mature *S. alba*, a characteristic European pioneer riparian tree (Tabacchi & Planty-Tabacchi 2003) or than *Fraxinus* spp. in mid-successional stands at higher altitudes. Both male and female genders have been introduced and the species easily reproduces in its area of introduction. In addition boxelder shows effective vegetative multiplication as primary stems form fast-growing secondary shoots. A generalised decline of white willow forest is observed since the 80's along rivers in the studied region (James 1996). Such decline started before boxelder spread and a competitive exclusion of *S. alba* by boxelder has never been studied and reported (*ibid.*). Hydrological and geomorphological changes due to river regulation and watertable pumping have induced both a die-back of mature willow forest and a lack of willow seedling recruitment (James 1996; Steiger *et al.* 1998; Barsoum 2001). Also, severe drought, like in 1983 and 2002 and the recurrent invasion of willow stands by the pest moth *Yponomeuta rorellus* Hübner (Torossian & Roques 1989) have weakened tree populations and speed up their decline. On the contrary boxelder can be favoured by the decrease of high flows magnitude and frequency (Friedman & Auble 1999). In the study area, boxelder seems thus develop as an opportunist in place of white willow stands. The more visible consequence of the colonization by boxelder is the decline of the white willow characteristic understory species, *U. dioica* (Fig. IV.1). The consequent characteristic pattern is a sharp decrease in *U. dioica* density between white willow and boxelder stands.

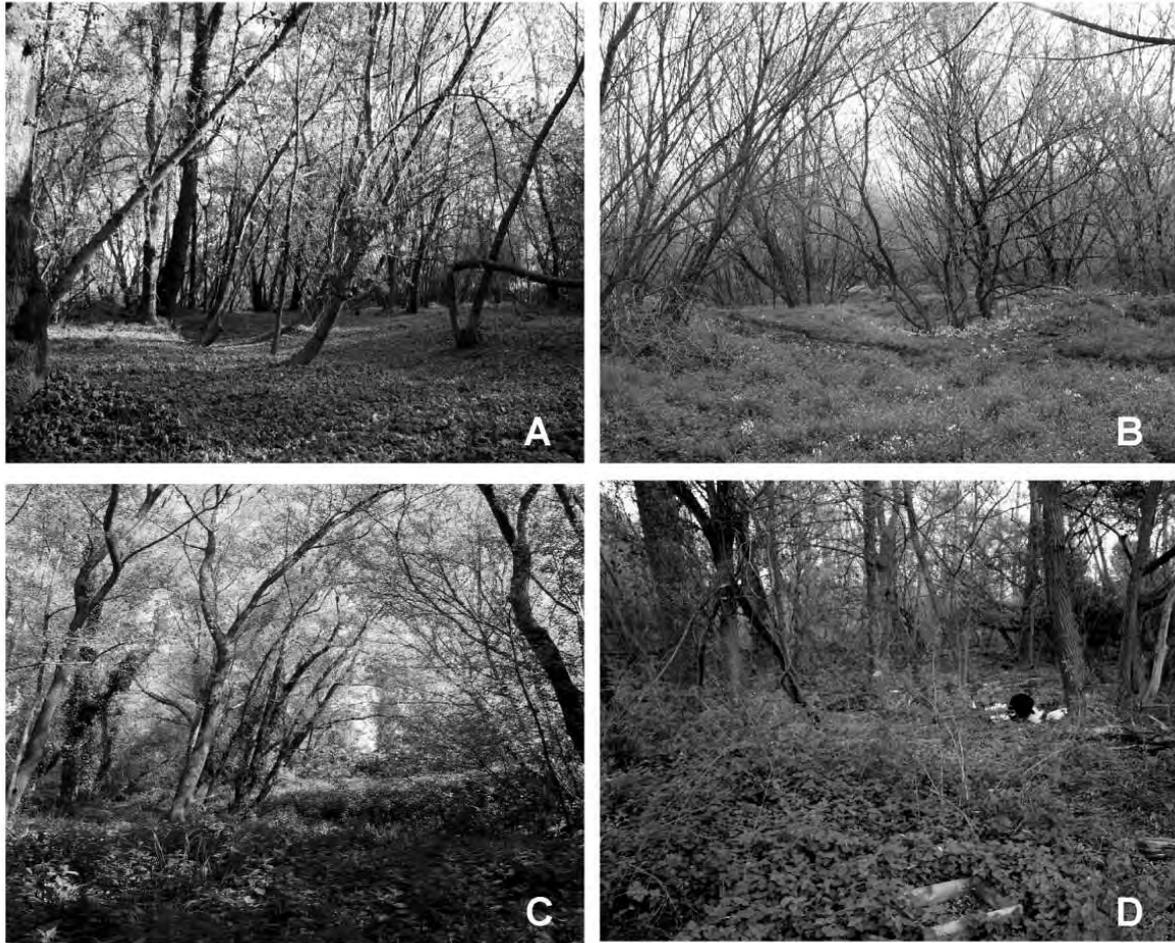


Figure IV.1: Riparian forests, respectively invaded by *A. negundo* (A, B) and dominated by native *S. alba* (C, D), in early spring (A,C) and autumn (B, D). A and B, Lamarquèze site; C, Peyrehorade; D, Portet.

II.3. Plant community composition and biomass

Plant understory composition was assessed through species richness and recovery in six replicates of 50 x 50 cm quadrats in April, September and November, in each tree stand. Herbaceous understory did not develop in April at Portet because of the submersion resulting from the flood that occurred in March.

Plants were collected in these quadrats in April and September that corresponded respectively, to flowering period and peak productivity of vernal plants and *U. dioica* (Taylor 2009). Plants were separated in three categories: *U. dioica*, vernal species (*Cardamine flexuosa* With., *Cardamine pratensis* L., *Oenanthe crocata* L., *Ranunculus ficaria* L.) and the other species. Biomass in each category was then estimated by weighting at the nearest 0.01 g after drying at 105 °C until constant weight.

II.4. Physical environmental factors

Percentage of canopy cover was determined from six vertical wide-angle photographs (Canon EOS 450D) taken in each tree stand, at the maximum development of the tree canopy. The photographs were then analysed with an image processing software (ImageJ 1.42q, national Institute of Health, USA): coloured image were transformed in binary format and the proportion of black pixels, corresponding to canopy, was calculated. We also measured the fraction of photosynthetically active radiation (PAR, 400 to 700 nm) reaching the ground under the canopy of the two tree species, using a PAR quantum sensor (JP 1000, SDEC France) Measurements were made in July, during a sunny day, at the solar noon. We made 50 measurements within each tree stand. The PAR availability was expressed as a percentage of the incident PAR measured in open areas.

Eight replicate samples of soil were collected in each tree stand, in February, July and November, from the upper 10 cm of substrate after the litter was discarded. Subsamples of fresh soil were rapidly used in laboratory to determine potential denitrification and nitrification. Other subsamples were stored frozen until determination of major nutrient concentrations (*c.f.* below). Four additional replicate samples were collected in June to determine soil moisture and major nutrient concentrations.

Percentage of moisture and organic matter content of the soil were estimated respectively by soil mass loss after drying at 105°C until constant weight during 72 h and by loss in ignition at 600°C during 6 h. Soil grain size distribution (Mastersizer Micro, Malvern) was determined using four grain size classes: clays (0-2 µm), silt (2-50 µm), fine sand (50-200 µm) and coarse sand (200-2000 µm).

II.5. Soil chemistry and bacterial activity

After defrosting at 10°C, a soil subsample of 60 g was placed in an erlen with 300 mL of 0.5 M KCl. The solution was stirred during 2h and the extract was filtered. A part of the filtered extract was coloured according the Berthelot reaction (Krom 1980; Searle 1984) and analysed using spectrophotometry at 660 nm for NH₄-N. A second part of the filtered extract was transferred on a cadmium column to reduce NO₃⁻ in NO₂⁻. The formed NO₂⁻ reacted with sulfamilamid to give a dinitrogen which produced a pink colouration in the presence of C₁₂H₁₆CL₂N₂. The coloured solution was analysed using spectrophotometry at 540 nm for NO₃-N. A subsample of 2.5 g of air-dried grounded soil was extracted according to Oslén (1954). Soil was placed in an erlen with a 50 mL of 0.5 M NaHCO₃. The solution was stirred

during 2h, the extract was filtered and PO₄-P content determined by spectrometry at 825 nm (NFISO11263).

Ten grams (equivalent dry soil) of homogenous fresh soil were placed into 150ml plasma flasks to measure denitrifying enzyme activity (DEA, *i.e.* denitrification potential) with acetylene inhibition method, according to Patra et al. (2005) modified from Smith & Tiedje (1979). The flask atmosphere was replaced, by a 90:10 He-C₂H₂ mixture to provide anaerobic conditions and inhibit N₂O reductase activity. KNO₃ (50 µg of NO₃-N per gram of dry soil), glucose (0.5 mg of C per gram of dry soil) and glutamic acid (0.5 mg of C per gram of dry soil) were added to the soil samples and the soil moisture was brought to 100% water holding capacity. During incubation at 28°C, gas samples were taken at 2h, 4h, 6h, 8h and immediately analysed for N₂O using a gas chromatograph (3000R, SRA instrument, Marcy l'Etoile, France). A linear rate of N₂O production was always observed.

Three grams (equivalent dry soil) of homogenous soil sample were used to measure nitrifying enzyme activity (NEA, *i.e.* nitrification potential), according to Dassonville *et al.* (in press). Briefly, plasma flasks (150 mL) containing fresh soil and 30 mL of (NH₄)₂SO₄ (1.25 mg N.L⁻¹) were incubated on a rotary shaker (180 rpm, 28°C). The production of nitrate and nitrite was monitored by periodic (1h30, 3h30, 5h30 and 7h) withdrawal of 2 ml samples by means of a syringe. The samples were filtered at 0.20 µm to remove soil particles and microorganisms. Samples were stored at -18°C prior to analysis. The filtrates were analyzed for nitrate and nitrite content using an ionic chromatography (DX120, Dionex, Salt Lake City, USA) equipped with a 4 x 250 mm column (IonPac AS9 HC). A linear rate of NO₂⁻ + NO₃⁻ production was always observed

II.6. Greenhouse experiment

To identify the main causal factors responsible for the herbaceous understory changes, a greenhouse experiment was conducted in February and March 2010. Based on field observations and results, the effect of three factors was tested in a complete factorial design: PAR availability, water level and soil type. We made 10 replicates per combination of factor level. Each replicate corresponded to one pot in which one *U. dioica* rhizome piece was planted and the ten replicates were placed in a container (total of 240 pots).

Soil type was supposed to encompass both physico-chemical properties and a possible allelopathic influence of the tree species. We used soil from white willow and boxelder pure stands, and compost (Proven substrate, NF U44-551, BAS Van Buuren B.V.) as control. Four

days before the experiment started, the first 20 cm of white willow and boxelder soils were removed from field at Portet site. Soil aggregates were hand-break-up, plant roots and rhizomes were hand-removed and soils were homogenized. Both boxelder and white willow soil types were silty-sand soils with very close grain-size characteristics and similar organic matter content (7.4 ± 0.4 and $8.0 \pm 0.5\%$ respectively). Major nutrient content ($\text{PO}_4\text{-P}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{NH}_4\text{-N}$) was assessed with the same methods than for field samples (*c.f.* above).

Relevant levels of PAR were determined from field measurements. They corresponded to the highest frequency of daily PAR level observed under white willow and boxelder on sunny days: 8 (PAR 8) and 48 (PAR 48) photons.m².s⁻¹ respectively (*c.f.* “Results” for details). An intermediate PAR level of 16 photons.m².s⁻¹ (PAR 16) and a control level (greenhouse lighting > 200 photons.m².s⁻¹, PAR>200) were added. The selected PAR levels were obtained in greenhouse using neutral density filters (shade cloth) fixed on a wooden structure that enveloped six containers. We also tested water level fluctuations effect on *U. dioica* growth. One of these water conditions corresponded to a water level set below pot bottoms and thus allowing a maximum water drainage (low water level, LWL).

To mimic riparian water level patterns, a second water condition corresponded to water level set above pot bottoms (high water level, HWL), at a distance of 20 cm of the *U. dioica* rhizome during the first month of the experiment (high water level 1, HWL1), and 3 cm during the second month (high water level 2, HWL2). To avoid soil nutrient losses or additions during the experiment, we installed an independent and close irrigation system for each container with deionised water. During the first month, each container contained 13.6 L of water, whatever the water level. Hence, the pot bottom was raised to remain above the water level in the LWL condition. Each pot received 400 mL of deionised water per day with a drip system. The water level was adjusted every two days to maintain the selected water condition.

U. dioica rhizomes were taken from an *U. dioica* stand in Portet site, three days before the beginning of the experiment. Rhizomes from the last growing season were selected and split into 14-15 cm long pieces including 3 vegetative nodes. One rhizome piece per pot was immediately planted. Pots were kept at 15°C during 3 days before being installed to progressively adapt rhizomes and soil to the greenhouse temperature (mean temperature = 19.6°C, max. = 30.3°C, min. = 2.5°C).

The number of *U. dioica* stems per pot was weekly recorded. At the end of the experiment, the aboveground and belowground parts of *U. dioica* were gently rinsed to remove sediments. Aboveground and belowground parts were weighted to the nearest 0.01g after drying at

105°C until constant weight to determine their respective biomasses. Belowground parts corresponded to rhizomes and roots. The initial mass of rhizome piece was estimated by weighting at the nearest 0.01g five subsamples of 10 rhizome pieces, after drying at 105°C until constant weight: 400 ± 65 mg.

II.7. Data analysis

Differences in plant species richness and biomass between tree stands in the field were assessed using analysis of variance (ANOVA). To approach normal distribution and homogeneity of variance, plant biomass data were log-transformed. Understory plant compositions were compared using analysis of similarity (ANOSIM with 1000 permutations). The number of replicates did not allow performing ANOSIM among sites and tree stand types for each sampling date, because of the low number of possible permutations. For this reason, we pooled all the dates for each site to test differences among tree stand types. When ANOSIM indicated significant differences for the selected species pairs, we used the IndVal method and related ecological indicator values (I.V.) (Dufrêne & Legendre 1997) to seek for the taxa responsible for. The significance of individual I.V. to plant species associations was tested using two distinct resampling methods and was taken into account when the two tests gave $p < 0.05$ (499 permutations; Dufrêne & Legendre 1997).

All differences in soil parameters were tested using ANOVAs. DEA data were log-transformed to allow their statistical analysis.

Raw PAR frequency distributions were smoothed using Savitsky-Golay filter (Stavisky & Golay 1964) to determine the PAR level tested in the greenhouse experiment. Differences in *U. dioica* shoot numbers were tested with respect to the selected factors using repeated measures ANOVA. Differences in final root/shoot ratio, shoot biomass and root biomass were tested using classical ANOVA. Root/shoot ratio and shoot biomass were log-transformed to allow analysis. Data concerning the control soil type were used to evaluate the tolerance of *U. dioica* rhizomes to their cutting and transplantation. They were excluded from the other statistical analysis to simplify the models.

ANOVA were performed with Statistica (version 6.0, Statsoft). PRIMER (version 5.2.2, Primer-E Ltd) was used to carry out ANOSIM. Type III Sum of Square is used for ANOVA analysis. Tukey's *post-hoc* tests were performed when the overall differences of ANOVA were significant. We graphically verified normality and homogeneity of variance assumptions. All error measures mentioned in the text are standard error (SE).

III. Results

To allow an easy overall view of the field results, these are summarised in Table IV.2.

	Lamarquèze	Peyrehorade	Portet
<i>Understory</i>			
Species richness	<*	<*	<*
Composition	≠*	≠*	≠*
Total Biomass	<*	<*	<*
<i>U. doica</i> biomass	<*	<*	<*
Vernal biomass	=	=	=
<i>Light incidence</i>			
Canopy cover	>*	>*	>*
PAR	<*	<*	<*
<i>Soil parameters</i>			
Fine particle proportion	=	=	=
PO ₄ -P	< ¹	> ¹	< ¹
DEA	<	>	>
NH ₄ -N	d.o.d.	<	<
NO ₃ -N	<	d.o.d.	< ¹
NEA	<	d.o.d.	< ¹
Moisture	< ¹	> ¹	d.o.d.
Organic matter	d.o.d.	d.o.d.	<*

Table IV.2: Summary of the field results. Differences are indicated in the sense of *A. negundo* compared with *S. alba*. * Differences were significant for all the sampling dates. ¹ Differences were significant only for one or two sampling dates. d.o.d., the result depends on the sampling date that implies no overall difference between boxelder and white willow.

III.1. Plant community composition and biomass

Mean plant species richness was similar among sites. The lack of plants in April at Portet site due to the site inundation is the only significant observed difference (Fig. IV.2A). When the understory was present (Lamarquèze and Peyrehorade sites), species richness was higher in April than in August and November (ANOVA: $F = 40.9$, $p < 0.0001$; Tukey: all $p < 0.01$). Plant species richness was overall higher in white willow stands than in boxelder stands in all seasons. In August and November, the twofold difference was statistically significant ($F = 7.5$, $p < 0.001$; Tukey: $p < 0.001$).

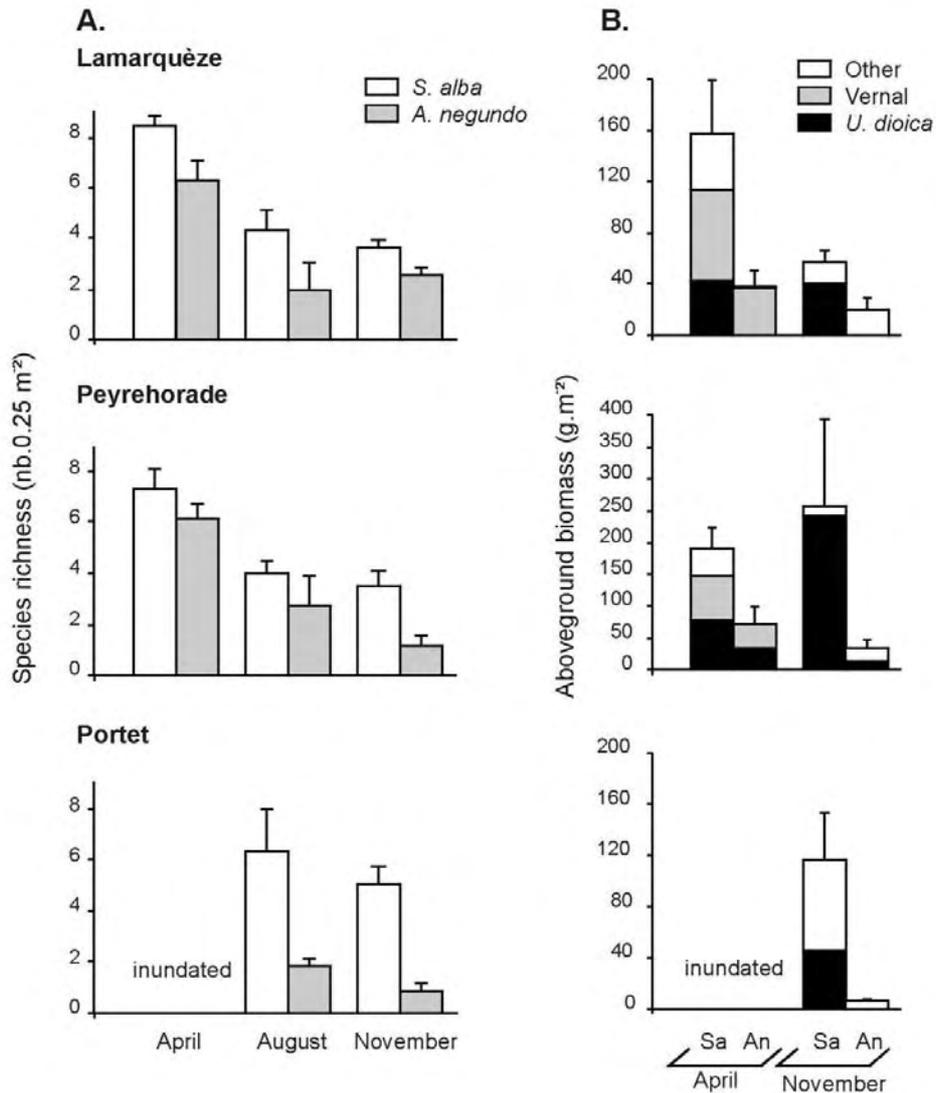


Figure IV.2: Understory mean plant species richness (A) and plant biomass produced (B) under *A. negundo* (An) and *S. alba* (Sa) cover. Error bars, SE (n = 6).

Understory composition strongly differed between sites (ANOSIM; $R = 0.3$, $p = 0.001$). An effect of the tree stand type on understory species composition ($R = 0.3$, $p = 0.001$) was observed. At each site the understory species composition in boxelder stand was different from the one observed in white willow stand ($R = 0.4$, $p = 0.001$; *post-hoc* test: $p < 0.01$). In agreement with ANOSIM results IndVal analysis indicated that *U. dioica* was the most consistently associated with the white willow stand in all sites (Lamarquèze: I.V. = 77.8; Peyrehorade: I.V. = 58.7; Portet: I.V. = 83.3). *Glechoma hederacea* L. was also significantly associated with the white willow stand at Portet (I.V. = 41.7) and Peyrehorade (I.V. = 44.1). To a lesser extent (only one significant test), *Lamium macculatum* (L.) L., *Carex pendula*

Huds. and *Hedera helix* L. were associated with white willow, whereas no herbaceous species was significantly associated with the boxelder stands.

Total plant biomass was higher in white willow stands than in boxelder ones: 2.5-fold in April and September in Lamarquière and Peyrehorade (Fig. IV.2B., ANOVA: $F = 6.2$, $p = 0.01$; Tukey's test: $p = 0.03$) and 6-fold higher in September at Peyrehorade and Portet (Tukey's test: $p < 0.001$). As expected, *U. dioica* biomass was higher in white willow stands than in boxelder ones in all sites. This difference was significant and of tenfold at Lamarquière and of five fold at Peyrehorade ($F = 3$, $p = 0.05$; Tukey: $p < 0.001$). *U. dioica* only developed in the white willow stand in Portet. The biomass produced by vernal species was the highest at Lamarquière. However, it was not statistically different between white willow and boxelder stands in all sites.

III.2. Physical environmental factors

The mean canopy cover was 15% (10 to 23%) higher in the boxelder than in the white willow stands (Fig. IV.3A; ANOVA: $F = 81.8$, $p < 0.0001$). PAR at the ground level was on average 10-fold (4 to 15-fold) higher under the white willow canopy than under the boxelder canopy (Fig. IV.3B; $F = 1006.6$, $p < 0.0001$). A limited overlap was highlighted between the PAR smoothed distributions observed under white willow and boxelder canopies. However, modal values were clearly distinct (8 and 48 photons/m²/s respectively, Fig. IV.3C.).

Fine soil particle proportions (clay and silt) was overall higher in Lamarquière >> Portet > Peyrehorade (Fig. IV.4; ANOVA: $F = 322.1$, $p < 0.0001$) and similar in the boxelder and the white willow stand ($F = 4.1$, $p = 0.049$).

No difference between boxelder and white willow was common to the three sites for the organic matter content and the soil moisture (Fig. IV.4, Table IV.2). Moreover, some of the observed differences also varied according the sampling date in the same site (Table IV.2).

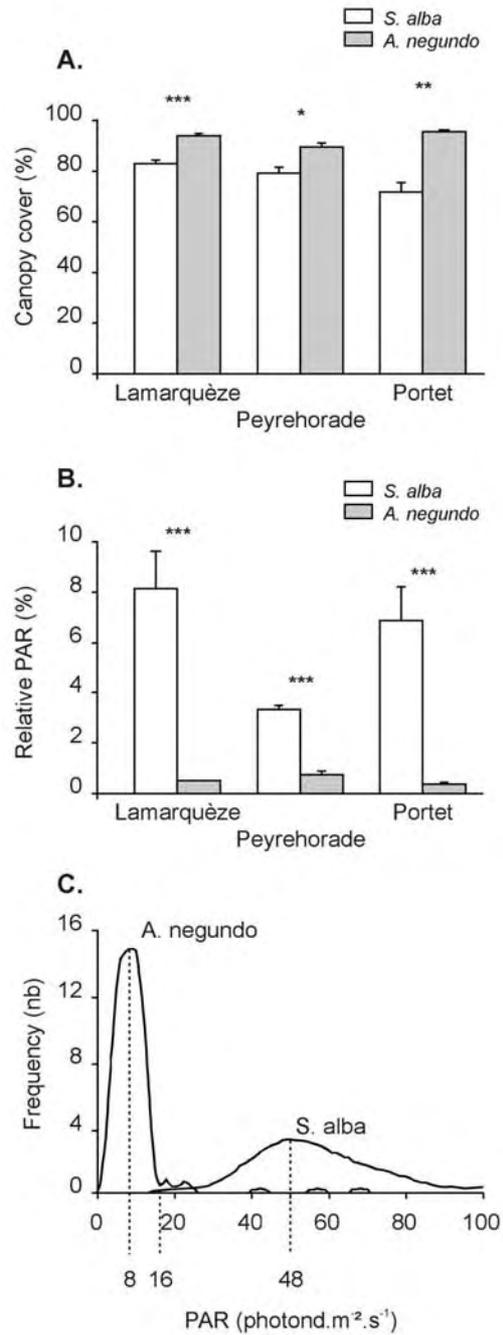


Figure IV.3: Percentage of tree canopy cover (A) and relative PAR at the ground level (B) in the *S. alba* and the *A. negundo* stand at the three sites. Mean \pm SE. The relative PAR is expressed in percentage of the incident PAR in open areas: Lamarquèze = 1538, Peyrehorade = 1680, Portet = 1700 photons/m²/s. Results of Tuckey's tests are given: *, p < 0.05; **, p < 0.01; ***, p < 0.001. Stavisky-Golay smoothing of the PAR value frequency distribution for the three sites (C). *A. negundo*: R² = 0.85; *S. alba*: R² = 0.65. PAR values selected for the experiment are indicated.

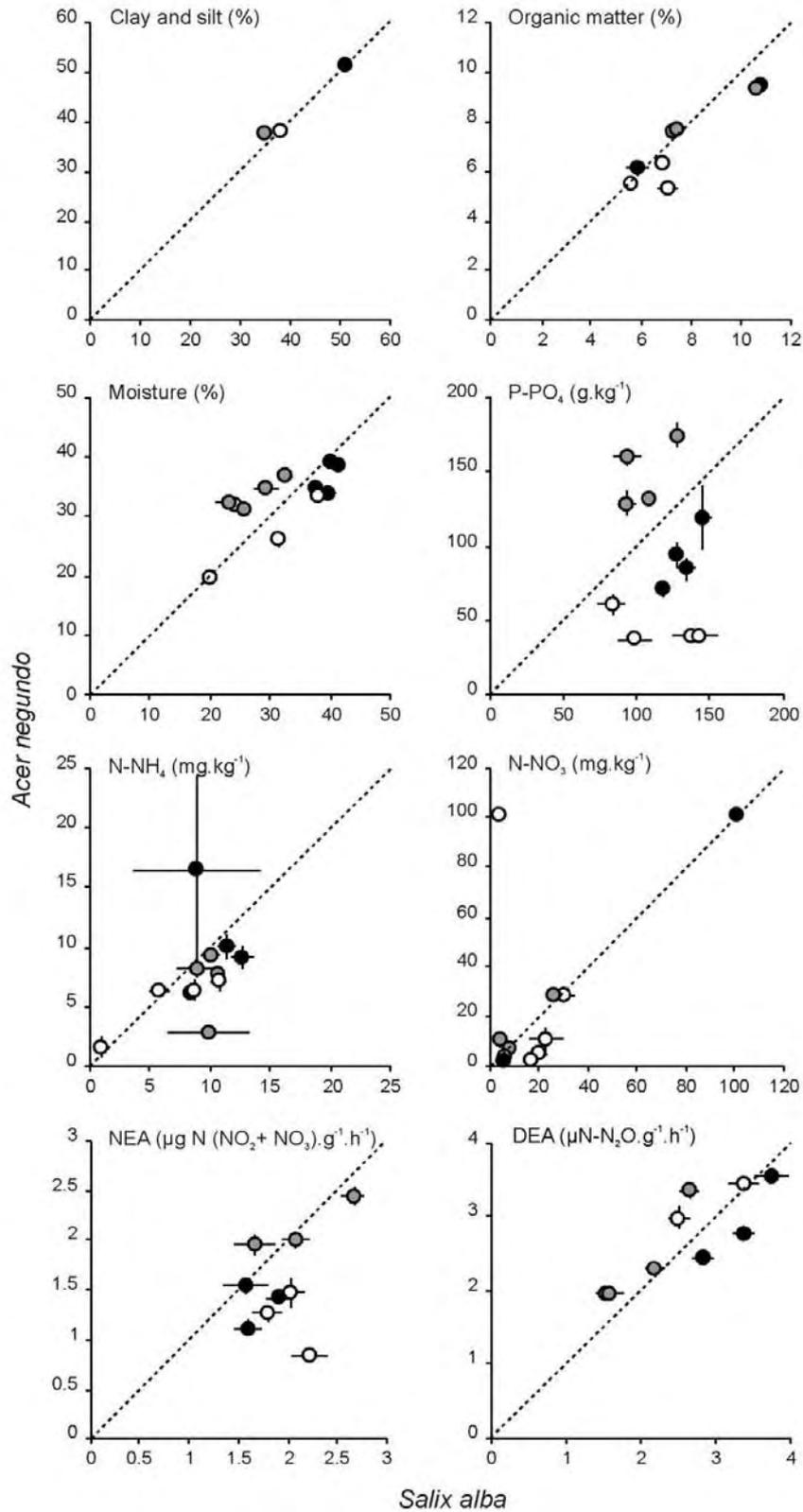


Figure IV.4: Soil characteristics under *S. alba* and *A. negundo* cover. Parameters are expressed in percentages or per gram of dry soil (105°C) . Mean \pm SE. White points, Portet site; grey points, Peyrehorade site; black points, Lamarquèze site. NEA, nitrifying enzyme activity; DEA, denitrifying enzyme activity. Dashed line corresponds to identical values in *S. alba* and *A. negundo* cover.

III.3. Soil chemistry

PO₄-P concentration differences between boxelder and white willow varied according the sites (Fig. IV.4, Table 2). NO₃-N concentration differences between boxelder and white willow varied according the sampling date in Peyrehorade and the lower NO₃-N concentration in boxelder soils were of low statistical power in Lamarquèze and Portet (Fig. IV.4, Table 2). None of the NH₄-N concentration differences were significant (Fig. IV.4, Table IV.2).

III.4. Bacterial activity

NEA and DEA values are correlated to the values of their nutrient substrate: NH₄ (Spearman, R = 0.52, p < 0.0001) and NO₃ (Spearman, R = -0.62, p < 0.0001). As expected, DEA significantly decreased with decreasing soil moisture (linear regression, adj. R² = 0.11, p < 0.0001; coefficient = 0.07, p < 0.0001). No significant relation between NEA and soil moisture was found. DEA differences between boxelder and white willow varied according the sites and none were significant (Fig. IV.4, Table IV.2). NEA differences varied according the sampling dates in Peyrehorade and were of low statistical power in Lamarquèze and Portet (Fig. IV.4, Table IV.2).

III.5. Greenhouse experiment

Considering the smoothed field PAR distributions, characteristic PAR values for willow and boxelder were defined at values 48 and 8, respectively. The PAR 16 condition was also tested to encompass the observed overlap between the distributions. The analysis of soil nutrient content indicated higher PO₄-P and NO₃-N concentrations in white willow soil (PO₄-P = 83.0 ± 0.6; N-NO₃ = 19.3 ± 1.2) than in boxelder one (PO₄-P = 57.3 ± 6.6; NO₃ - N = 7.5 ± 1.1) (Mann-Whitney: p < 0.05). NH₄-N was not statistically different between the two soil type (NH₄-N white willow = 5.2 ± 1.3, NH₄-N boxelder = 3.4 ± 0.6).

Only two pieces of rhizome over 80 planted did not produced stems during the experiment in the control soil type, indicating that *U. dioica* rhizomes tolerated very well their cutting and transplantation. To simplify statistical analysis, data concerning control soil type were then excluded. All the *U. dioica* stems growing during the 8 weeks of the experiment appeared during the first week of the experiment (2.0 ± 0.0 stems per pot in all conditions). There was 1.5-fold time less stems in PAR 8 than in PAR > 200 and PAR 48 (repeated measures ANOVA: F = 7.8, p < 0.0001; Tukey: p < 0.0001 and p < 0.01, respectively). There was

slightly but significantly more stems in LWL (1.9 ± 0.0) than in the HWL (1.6 ± 0.0 ; $F = 4.9$, $p = 0.03$). Stem mortality in PAR 16 and PAR 8 conditions (Fig. IV.5) resulted in significant lower stem numbers at the sixth date, compared to first date in PAR 16 ($F = 12.1$, $p < 0.0001$; Tukey: $p < 0.05$), and lower stem numbers at the fifth date in PAR8 (Tukey: $p < 0.005$). Conversely, stem number remained constant during all the experiment in PAR>200 and PAR 48. There was an earlier stem number decrease in HWL1 and 2 (Fig. IV.5; $F = 2.3$, $p = 0.02$; significant from the fourth date, Tukey: $p < 0.001$) than in LWL (significant from the fifth date, Tukey: $p < 0.001$). Stem number in HWL condition remained constant after the fourth date, indicating no additional effect of a more stressing high water condition during the second month.

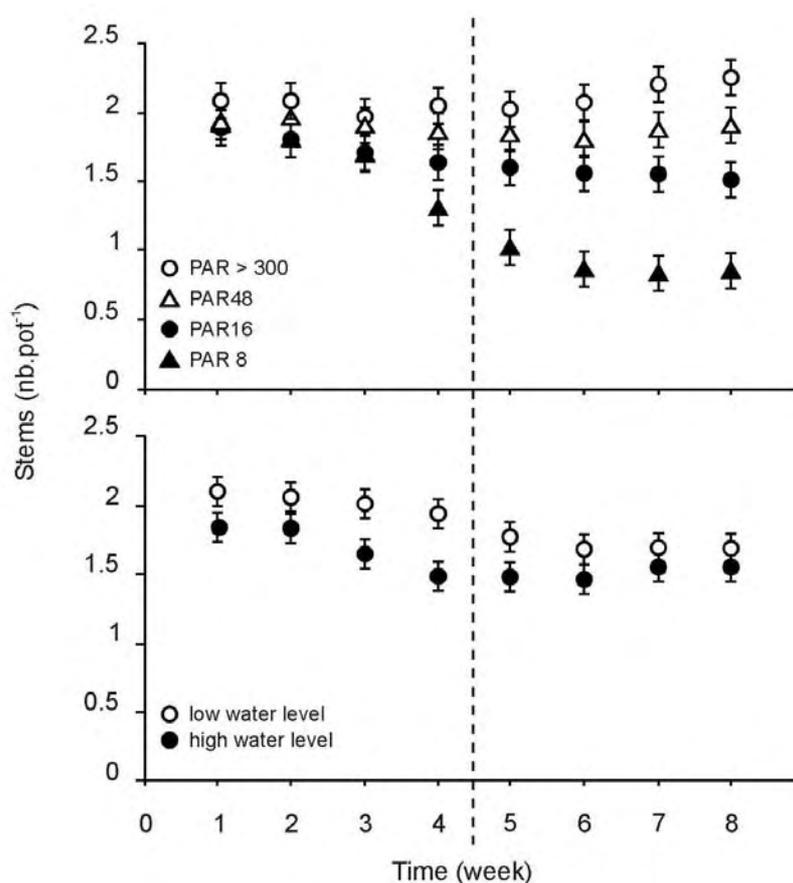


Figure IV.5: Changes of the *U. dioica* stem number per pot for each of the selected PAR level and each of the selected water level during the 8 weeks of experiment. Mean \pm SE ($n = 40$ and $n = 60$ respectively). Pots with the control soil type were excluded. Dashed bar indicates the date of the shift from HWL1 to HWL2 (*cf.* “Material and methods”).

U. dioica produced less shoot biomass with decreasing PAR values (Table IV.3A., Fig. IV.6, Tukey, $p < 0.0001$ between each PAR level). *U. dioica* produced 8.8-fold time lower shoot

biomass under PAR 8 than under PAR 48. Less shoot biomass was produced in boxelder soil than in willow one (Table IV.3A). However, this difference was only driven by lower shoot biomass in boxelder soil condition in PAR>200 (Tukey: $p < 0.0001$). Similarly, the shoot biomass was lower in HWL (Table IV.3A.) under PAR>200 ($p < 0.0001$) and PAR 48 ($p < 0.0001$), as indicated by *post-hoc* Tukey’s test of the interaction between “PAR level” and “water level”.

Source of variation	df	SS	MS	F	P
<i>U. dioica Shoot</i>					
Light	3	10.9	3.6	359.0	< 0.0001
Water	1	0.3	0.3	33.0	< 0.0001
Soil	1	0.1	0.1	6.5	0.01
Light*water	3	0.2	0.1	8.0	< 0.0001
Light*soil	3	0.4	0.1	12.6	< 0.0001
Soil*water	1	0.0	0.0	0.9	0.33
Light* soil*water	3	0.0	0.0	1.3	0.26
Error	144	1.5	0.0		
<i>U. dioica root</i>					
Light	3	8.7	2.9	341.0	< 0.0001
Water	1	0.2	0.2	30.1	< 0.0001
Soil	1	0.0	0.0	0.9	0.34
Light*water	3	0.2	0.1	7.7	< 0.0001
Light*soil	3	0.2	0.1	8.9	< 0.0001
Soil*water	1	0.0	0.0	0.1	0.74
Light* soil*water	3	0.1	0.0	4.7	< 0.005
Error	144	1.2	0.0		

Table IV.3: Summary of ANOVA on *U. dioica* shoot and root biomass (n = 10) of the greenhouse experiment

As for shoot biomass, the reduction of PAR level induced a significantly lower root biomass in PAR>200 > PAR 48 > PAR 16 (Tukey: all $p < 0.0001$), but similar one in PAR 16 and PAR 8 (Tukey: $p = 0.15$, Table 3B., Fig. 6). Whereas root biomass increased in PAR>200 and PAR 48 conditions compared with initial rhizome biomass, it decreased in PAR 16 and PAR 8 conditions, whatever the soil type and the water level condition (Fig. 6). *U. dioica* produced overall less root biomass in HWL condition than in LWL one (Table 3B). However, this was mainly driven by lower root biomass in HWL for boxelder soil under PAR>200 level (Tukey, $p < 0.0001$) and for white willow soil under PAR 48 level ($p = 0.01$). The significant effect of the interaction between “PAR level” and “soiltype” (Table 3B) is only driven by lower root biomass in boxelder soil condition than in white willow one, in PAR>200 with high water level (Fig. 6; Tukey, $p < 0.0001$).

Root/shoot biomass ratios in PAR 48, PAR 16 and PAR 8 were overall lower than in PAR>200 (ANOVA: $F = 13.5$, $p < 0.0001$; Tukey: $p < 0.0001$). *U. dioica* had a lower

root/shoot ratio when growing on white willow soil type (0.47 ± 0.00) compared with boxelder one (0.62 ± 0.01 ; ANOVA, $F = 5.9$, $p = 0.02$). Although non significant, we observed a lower root/shoot ratio for HWL (0.39 ± 0.06) than in LWL (0.56 ± 0.06) in white willow soil type.

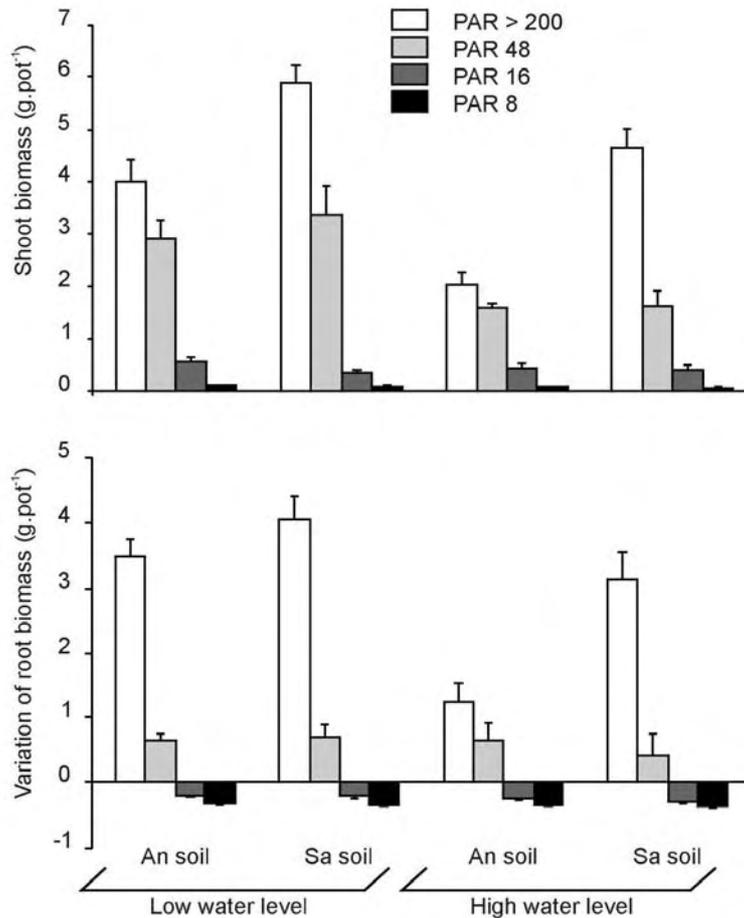


Figure IV.6: Biomass produced by *Urtica dioica* during the experiment for each selected PAR level, according soil type and water level. An, *A. negundo*; Sn, *S. alba*. Mean \pm SE ($n = 10$). The variation of root biomass indicate the loss (< 0) or the gain (> 0) of biomass from the initial root weight.

IV. Discussion

IV.1. Boxelder impact on understory community

In agreement with phytosociological observations made in Europe (Rameau *et al.* 1989; Šrůtek & Teckelmann 1998; Taylor 2009), *U. dioica* appears as the characteristic species of the understory of native white willow stands of SW France. As observed during our study *U. dioica* could produce up to $700 \text{ g/m}^2/\text{y}$ and represent at least half of the white willow

understory biomass. This value can be overridden as Tabacchi *et al.* (unpublished data) observed productions reaching up to 3000 g /m² /y in the same habitats. Its development occurs all along the growing season with a maximal production in autumn. In the studied white willow stands, *U. dioica* appears as classically associated with *Glechoma hederacea*, *Carex pendula*, *Lamium maculatum* and *Hedera helix* (Rameau *et al.* 1989). The presence of boxelder along riparian corridors is overall associated with an about 2-fold lower understory species richness, compared to native white stands. This difference is lower in spring, due to the development of vernal species under both boxelder and white willow covers. The understory composition in boxelder stands also differs from that of white willow stands, with no specific species associated with boxelder, but a significant lower density of *U. dioica*, and fewer records of associated species. Boxelder understory is dominated by vernal species, especially in the most invaded site Lamarquèze. In contrast to a production of vernal species in spring that was similar to the one observed in willow stands, boxelder understory produced overall 2 to 6 fold less understory biomass during spring and autumn. For this reason, the peak of plant production was significantly earlier under boxelder than under white willow. As *U. dioica*, the dominant species under white willow cover, almost disappeared under boxelder cover, it constitutes the most obvious signal of environmental changes following the colonisation of willow stands by boxelder.

IV.2. Correlated environmental changes

Previous studies have reported riparian *U. dioica* distribution and abundance as strongly influenced by flood time and duration (Klimešová 1994), and water table depth (Šrůtek 1997). In our study, the topography between white willow and boxelder stands in each site is similar. Environmental differences were recorded between the studied willow and boxelder stand in soil moisture and organic matter content. However, although significant, these differences were slight and site-dependent.

The variability of nutrient concentrations is larger among sites than between boxelder and white willow stands in a given site. A snapshot of nutrient concentration does not prejudge of nutrients availability over the year but the three measurements over the year ($> 0.3 \text{ mgN-NO}_3\cdot\text{kg}^{-1}$) and the high level of potential nitrification (between 2 and 4 $\mu\text{gN}(\text{NO}_2\text{-NO}_3) \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$) strongly suggests that nitrogen renewal is enough to compensate for nitrogen loss by plant uptake and denitrification. Besides, there are little differences in DEA between boxelder and white willow soils which are rather related to soil moisture content than to vegetation

characteristics. A higher NEA is overall recorded in the white willow stands but not related to higher NO₃-N concentrations. Thus, nutrient availability, as previously reported in other contexts (Olsen 1921; Pigott & Taylor 1964; Pigott 1971; Rijmenams 1984), does not seem to be a determinant factor for the observed difference in *U. dioica* pattern. In turn, understory changes and boxelder invasion does not appear to influence markedly the nutrient stocks.

The most contrasted environmental conditions in the two compared stands are related to light incidence. Boxelder canopy intercepts 15% more of the incident light than willow canopy. This can be related to individual leaf area surface, but also to the tree architecture, especially to the presence of brachyblasts along the main branches. As a consequence, the available PAR for the understory has been observed to be on average 10-fold lower under boxelder. Saccone *et al.* (2010) also reported a lower light availability under boxelder than under white willow canopy but the difference has not statistically been tested. While *U. dioica* is a shade tolerant species, it is not found in areas where available light is less than 5 to 10% of full incident light (Olsen 1921; Taylor 2009). As PAR under boxelder cover does not exceed 1.5% of full incident PAR in our results, the interception of light by boxelder canopy could presumably be the main causal factor of the observed understory change.

IV.3. Formal identification of causal factors

Light availability has been suspected to facilitate invasion in numerous studies (*e.g.* Lenz & Facelli 2003; Siemann & Rogers 2003; Reinhart *et al.* 2006; Galbraith-Kent & Handel 2008; Saccone *et al.* 2010). More generally, changes in light availability have been pointed out to act as one driver of plant community changes during succession (*e.g.* Wyckoff & Webb 1996; Kwiatkowska *et al.* 1997; Reinhart *et al.* 2005). However, only few studies focus on overall understory response to changes in light availability.

Shoot and root biomass in control PAR condition (PAR>200) are higher than those in all other PAR conditions tested in the greenhouse experiment, indicating that none of the tested PAR availabilities are optimal for *U. dioica* growth. While *U. dioica* tolerates a wide range of light condition, it is described as preferring moderate shade (Taylor 2009). The higher biomass in high PAR level obtained in this study are probably the consequence of regular water supply and moderate temperatures in the greenhouse, as such factors are known to increase growth response with favourable light availability (Chapin *et al.* 1987). The PAR 8 condition, corresponding to the most frequent value under boxelder in the field, induces a 50-fold lower shoot biomass than PAR 48 which is the most frequent value observed under white

willow stands in the field. PAR 16, corresponding to the less and highest restrictive PAR availability under boxelder and white willow canopy in the field, respectively, still induces a 5-fold lower shoot biomass than PAR 48. Moreover, both PAR 8 and PAR 16 are responsible for high mortality of *U. dioica* after only a few weeks and surviving individuals mainly exploit their rhizome reserves to self-sustain. Conversely, plants under PAR 48 condition display higher root weight at the end of the experiment than at the beginning. Thus *U. dioica* is expected to draw from its reserves and finally disappear under dense boxelder cover.

Our experimental results suggest that water level can influence *U. dioica* growth. Without being flooded, less stems and lower aboveground and belowground biomass were produced with a water table depth at 20 cm below the soil surface than with maximum water drainage. In frequently flooded areas of alluvial European floodplains or when table depth is less distant than 10 cm from the rhizome, *U. dioica* is often replaced by *Phalaris arundinacea* L. (Klimešová 1994, 1995; Šrůtek 1993). In an outdoors experiment, Srutek (1997) clearly reported a strong decrease in biomass production with a water table depth less than 30 cm from the rhizome. But as in our study high water table did not induce any instant mortality. In our study moreover, water table effect is only detectable when PAR availability is not limiting. Similarly, a lower *U. dioica* biomass production was observed in *A. negundo* soil than in *S. alba* one with the highest level of PAR. An allelopathic effect of *A. negundo* shoots has already been highlighted in the introduction area (Coder 1999; Csiszár 2009). However, the lower PO₄-P and NO₃-N concentration in the boxelder soil than in the *S. alba* soil do not allow us to distinguish here a nutrient from an allelopathic effect. As in a similar experiment (Muraoka et al. 2002), disentangling additional or synergic effects of the three factor tested appear as difficult to evaluate except when the light constraint is no longer limiting. In this condition, it appears that *U. dioica* growth is first limited by water level and then by soil type with lower aboveground and belowground production in high water level and in boxelder soil. However, all the soil types and the water level allow *U. dioica* to increase aboveground and belowground biomass and to flower under PAR>200 indicating that they are not determinant factors at the short term. Direct competition among plants could also have facilitated the exclusion of some species from the boxelder understory. However, the vernal species found in boxelder understory can all coexist in white willow understory, together with the species excluded under the boxelder cover. Thus the competition effect can only be effective against previously weakened plants. Confirming our initial hypothesis from field data analysis, light availability appears as the main factor inhibiting *U. dioica* development in the boxelder stands and is probably mainly responsible for the overall understory change observed in the field.

IV.4. Conclusions and implications for riparian areas

This study shows that invasion of white willow riparian forests by boxelder clearly results in a decrease in understory diversity and a modification of its composition, resulting from a lower light availability under boxelder canopy. Whereas *U. dioica* dominates white willow understory, only vernal species continue to develop in boxelder stands. This results in a chronological displacement of understory maximum production.

By modifying a physical resource of the ecosystem, boxelder acts as an engineer species (Jones *et al.* 1994; Crooks 2002) in riparian forests. In addition, the resulting understory density and productivity reduction decreases the interspecific competition for boxelder seedlings and hence this species favours its own fitness (Saccone *et al.* 2010). Thanks to this self-facilitation process, boxelder invasion reversibility is unlikely as long as no new environmental change occurs in the ecosystem. In the context of white willow forest decline (James 1996), boxelder is thus expected (and observed as doing so) to continue to spread along European riparian corridors, especially in south-western France. The lower understory diversity and production of which *U. dioica* decline is the strongest signal could thus become widespread. Despite this decline of *U. dioica* under boxelder cover can hardly be directly considered as a stake for biodiversity conservation, indirect consequences have to be considered. Together with *Phalaris arundinacea* L., *U. dioica* is the most frequent perennial found along the studied riparian areas and is a characteristic and dominant species of open or forest riparian plant communities. A decrease in abundance and diversity of *U. dioica*-associated fauna and microflora, that could be partly specific to environmental conditions prevailing in white willow forests, could thus be expected. In addition, the reduction of the understory and chronological displacement of peak biomass production could impact ecosystem functioning. Herbaceous layer have been shown to efficiently trap sediments (Lyons *et al.* 2000; Corenblit *et al.* 2007a). Hence a lack in sediment trapping and the intensification of erosion is probable in riparian forests dominated by boxelder, with consequences at the landscape scale. In addition, the decrease in understory production could also result in a lack of resources for phytophageous and saprophytic organisms with some effects on terrestrial and aquatic biogeochemical cycles in riparian areas.

This study provides a clear example of a two-steps invasion. First, boxelder appears as an opportunistic species that takes advantage of white willow decline to colonize riparian forests (ecological passenger). It further works as an engineer species that reduces available light, thus anchoring the system in a new ecological trajectory (ecological driver) (Didham *et al.*

2005). *S. alba* forests, defined as a European conservation priority (Anonyme 1992), and their associated understory can not regenerate et regrowth durably in place of *A. negundo* without the restoration of adapted hydrological and related geomorphologic conditions, even if *A. negundo* was artificially displaced. It pointed out that a deep reflexion is needed about the impact of river modification and regulation, and the necessity to conserve and try to restore natural hydrological regimes.

CHAPITRE 5



Conclusions et perspectives

I. Contexte de la synthèse

En réponse à des enjeux environnementaux forts, ce travail de thèse s'est délibérément placé en aval du processus d'invasion. Il avait pour double objectif d'identifier (1) les conséquences d'une invasion pour le fonctionnement d'un écosystème, et (2) les mécanismes qui sous-tendent ces conséquences. L'invasion, dans son état « final¹ », a été abordée comme un remplacement potentiel d'espèces autochtones dominantes par des espèces introduites envahissantes, en sélectionnant des couples d'espèces en fonction de leur co-occurrence statistique et de leur proximité écologique. Dans ce contexte, cinq espèces autochtones dominantes (EAD) et cinq espèces introduites envahissantes (EIE) ont été sélectionnées au sein de cinq stades de succession de maturité croissante, identifiés dans le milieu riverain. Les écosystèmes riverains présentent un fonctionnement supporté par une diversité élevée en espèces et en habitats, et contrôlé par des perturbations hydrologiques récurrentes (cf. III.1.), aboutissant à une forte stimulation de la dynamique végétale et de nombreuses fonctions écologiques par rapport à la plupart des autres écosystèmes tempérés (cf. III.3.) Ces caractéristiques permettent une prise de dominance rapide des espèces végétales tout au long des successions (cf. III.2.), et rapprochent ainsi ce processus de celui des invasions (cf. I.1.). Ce travail est ainsi envisagé sous l'hypothèse que les conséquences du remplacement d'une EAD par une EIE pourraient être dissociées des processus à leur origine (respectivement, succession autochtone et invasion) et pourraient être principalement envisagées au travers des caractéristiques des espèces, dont leur origine géographique (autochtone vs. introduite). Notre travail permet également de s'interroger sur la notion de dominance en écologie.

Deux processus, la production de biomasse et la dégradation de la matière organique, ont été analysés dans ce travail pour l'ensemble des espèces sélectionnées (Chapitres 1 et 2, respectivement, et Annexe 5). Ces analyses nous permettent d'évaluer avec quelle intensité et par quels mécanismes le cycle de la matière organique dépend de l'origine des espèces végétales.

Une analyse plus détaillée a été effectuée sur les conséquences de l'invasion des forêts riveraines par une espèce particulière, *Acer negundo* (Chapitre 3). Ce cas d'étude nous a permis d'explorer les relations entre modifications structurelles et conséquences fonctionnelles. Il met en évidence un mécanisme particulier d'influence d'une espèce sur la

¹ Un niveau de dominance élevé de l'espèce envahissante est considéré comme l'état le plus « visible » du processus d'invasion. Cet état n'est toutefois pas définitif dans toutes les situations d'invasion (Willis & Birks 2006).

structure des communautés associées, dans le contexte d'une modification de dominance privilégiant des mécanismes d'opportunisme plutôt qu'une compétition directe.

En complément de ces résultats, une comparaison des conséquences de l'invasion par *Fallopia japonica* de deux types de forêts riveraines pionnières (saulaie blanche et peupleraie noire) est présentée en annexe (Annexe 6). Cette étude aborde principalement les conséquences de l'invasion en termes de structuration des communautés de sous-bois par des espèces dominantes. Elle permet de souligner l'importance du contexte environnemental sur la modulation des conséquences des invasions, au sein du système riverain, à des stades équivalents de maturation de la végétation.

La présente synthèse est organisée sous la forme de réponses à deux questions qu'il nous est apparu fondamental de poser dans le cadre de l'analyse des conséquences des invasions sur le fonctionnement d'un écosystème :

Existe-t-il un patron général des conséquences des invasions sur le fonctionnement des écosystèmes ?

L'origine géographique des espèces explique-t-elle des différences dans les mécanismes des processus contrôlant le fonctionnement d'un écosystème ?

Afin de conserver la logique des réflexions initiées par la réponse à ces deux questions, les perspectives de recherche qui en découlent sont présentées au sein de cette synthèse et mises en évidence par une bordure. Les perspectives méthodologiques sont bordées d'un double trait et les perspectives fondamentales, d'un simple trait.

II. Existe-t-il un patron général des conséquences des invasions sur le fonctionnement des écosystèmes ?

II.1. Un bilan général du cycle de la matière organique

L'augmentation de la production de biomasse par les EIEs (Chapitre 2) et la similarité des vitesses de dégradation des litières (Chapitre 3, Annexe 5) entre les EADs et les EIEs suggèrent que les invasions par les EIEs peuvent conduire à une saturation du compartiment détritique du système, notamment à travers une augmentation des apports de litière et une accumulation de la matière organique morte. Une accumulation de litière a pu être observée dans de nombreux cas d'invasions, en particulier en zones humides non riveraines (*e.g.* Rooth *et al.* 2003; Windham & Ehrenfeld 2003; Valery *et al.* 2004; Liao *et al.* 2008b; Farrer &

Goldberg 2009), et a déjà été observée pour *Fallopia japonica* (Beerling *et al.* 1994). Elle est en général associée à une augmentation des concentrations en nutriments des sols (Windham & Ehrenfeld 2003; Farrer & Goldberg 2009) et peut être responsable d'une modification de la structure des communautés végétales en diminuant l'accès au sol pour le recrutement des individus (Beerling *et al.* 1994; Farrer & Goldberg 2009).

En milieu riverain cependant, l'accumulation prédite de matière pourrait être tamponnée par une exportation des litières lors des épisodes de crue, ou par une possible adaptation du processus de dégradation. En effet, le cycle de la matière organique en zone riveraine est dépendant de la production et de la dégradation interne au système, mais également des apports/exportations de matière lors des inondations, en particulier pour les habitats pionniers envisagés dans l'analyse de la biomasse produite (Xiong & Nilsson 1997). Par ailleurs, il est possible que le processus, analysé ici dans des conditions environnementales « standards » (non perturbées par une invasion), soit modifié en situation réelle d'invasion. Certaines études montrent ainsi une dégradation des litières plus rapide (Lecerf *et al.* 2007) ou plus lente (Holly *et al.* 2009) en milieux envahis qu'en milieux similaires mais non envahis. Enfin, même si les vitesses de dégradation des litières des EIEs et des EADs s'avèrent similaires dans notre étude, la quasi-totalité des litières de toutes les espèces a disparu des sacs au bout d'une année d'expérimentation dans des conditions non inondées (Chapitre 3). Cette observation suggère une possible adaptation du processus de dégradation, en particulier de la décomposition microbienne à une quantité supérieure de litière disponible. Outre leur propre activité de décomposition, les microorganismes conditionnent les litières par leur développement (Swift *et al.* 1979; Gessner & Chauvet 1994). Ce conditionnement est reconnu comme le principal facteur favorisant la consommation des litières par les invertébrés (Swift *et al.* 1979; Gessner & Chauvet 1994). La vitesse de colonisation des litières par les microorganismes est rapide et, dans le contexte riverain, leur développement est favorisé par une humidité élevée des substrats et une température relativement tamponnée (Brinson *et al.* 1981; Walse *et al.* 1998). Si elle n'est pas limitée par la qualité des litières, la décomposition microbienne pourrait ainsi répondre efficacement à une augmentation de la quantité de litière disponible.

II.2. Signification des cas d'espèce

II.2.a. Sous-estimation possible des conséquences fonctionnelles

*L'exemple d'*Impatiens glandulifera* : accumulation de matière organique*

La grande quantité de biomasse produite par *I. glandulifera* la distingue du reste des espèces étudiées (Chapitre 2). Par ailleurs, l'effet compétitif de cette espèce annuelle est au moins deux fois supérieur à celui de toutes les autres espèces. Ainsi, par rapport à l'EAD vivace co-occurrence (*Urtica dioica*), *I. glandulifera* est susceptible d'augmenter par deux la quantité de matière apportée au système en condition monospécifique et par cinq en condition bispécifique. Cette observation confirme des études précédentes effectuées dans des conditions de perturbation (Tickner *et al.* 2001b) et de ressources nutritives (Beerling & Perrins 1993) variables. L'analyse de la dégradation de la litière montre une cinétique en deux phases principales pour *U. dioica* et *I. glandulifera* (Chapitre 3). La première, très rapide, correspond à la dégradation complète des feuilles au bout de 3 à 5 mois selon le milieu. Cette labilité suggère un potentiel de dégradation qui pourrait traiter davantage de biomasse du même type. La deuxième phase, beaucoup plus lente, correspond à une persistance dans le milieu des tiges, contenant plus de lignine, même après une année complète d'exposition au processus. Associée à une production plus élevée d'*I. glandulifera* par rapport à *U. dioica*, elle pourrait aboutir à une accumulation des tiges au niveau des couches superficielles du substrat en milieux aquatique et terrestre, comme cela a déjà été observé par Beerling & Perrins (1993). Au niveau des cours moyens des corridors fluviaux, *I. glandulifera* tend à occuper des habitats plus éloignés de la rive principale, et par conséquent moins fréquemment soumis aux crues (Planty-Tabacchi 1993). L'hypothèse d'une accumulation des tiges est donc plus particulièrement à considérer dans ces habitats où l'exportation de la matière produite est moins probable. Ainsi, en dépit de la similarité des processus de dégradation d'*I. glandulifera* et d'*U. dioica* (Bottollier-Curtet *et al.*, soumis), l'augmentation de la production de matière par la première pourrait entraîner une modification du cycle de la matière supérieure à celle présagée par le bilan général (*cf.* II.1.), avec de possibles conséquences indirectes sur la structure des communautés et sur les cycles biogéochimiques. Des mesures de dénitrification potentielle sous ces deux espèces ont ainsi montré que ce processus augmentait significativement pour les sols où *I. glandulifera* était présente (programme ERMAS II, Pinay *et al.*, non publié).

*L'exemple de *Buddleja davidii* : discontinuité des ressources*

A l'inverse, la dégradation particulièrement rapide des litières de *B. davidii* en milieu aquatique lentique, riverain stable et riverain perturbé (Chapitre 3 ; Annexe 5), complète un résultat similaire obtenu par ailleurs en milieu aquatique lotique (Hladyz *et al.* 2009). Ces résultats suggèrent, en opposition avec le cas de la balsamine et en comparaison avec l'EAD co-occurrence (*Populus nigra*), une possible discontinuité des ressources dans le cas d'invasion massive, en particulier pour les habitats peu sujets à des apports de litières exogènes. Dans notre expérience, la non distinction des feuilles et des tiges ligneuses pour les espèces ligneuses lors de l'estimation de la production (Chapitre 2), ainsi que la prise en compte seulement des stades jeunes, limitent l'estimation d'un bilan du recyclage de la matière organique pour cette espèce. Cependant, un développement important des microorganismes a déjà été observé sur les litières de *B. davidii* (Hladyz *et al.* 2009). Un tel développement microbien est également supposé dans notre étude par l'abondance des invertébrés associés à la litière de *B. davidii*, et par la disparition de cette litière dans les sacs, six mois avant la prochaine chute des feuilles (Chapitre 3). La décomposition microbienne, peu limitée en milieu riverain et pour les litières de *B. davidii*, pourrait ainsi répondre efficacement à une augmentation de la quantité de litière disponible. Lorsque la dégradation rapide des litières de *B. davidii* n'est pas compensée par un apport de litières exogènes moins rapidement dégradables, une discontinuité des ressources semble donc probable dans les habitats fortement envahis par cette espèce (situation probable lors de régulation des cours d'eau).

Ces deux exemples montrent que le bilan général qui peut être envisagé pour les conséquences des invasions sur le cycle de la matière organique masque l'importance potentielle des cas d'espèce. D'après la littérature, ces deux exceptions ne sont pas des envahisseurs plus « agressifs » que les autres EIE considérées dans notre travail, et elles n'envahissent pas non plus des milieux plus variés (Beerling & Perrins 1993; Pyšek & Prach 1995; Tallent-Halsell & Watt 2009). Elles semblent toutefois être potentiellement plus influentes sur le fonctionnement des écosystèmes.

II.2.a. Surestimation possible des conséquences fonctionnelles

L'exemple de Paspalum distichum : un remplacement d'espèce neutre ?

La production de *P. distichum* est comparable à celle de l'espèce autochtone co-occurrence (*Agrostis stolonifera*) en compétition monospécifique. Bien que *P. distichum* soit une espèce rudérale et compétitrice (RC *sensu* Grime 1974), l'EAD *A. stolonifera* montre une compétitivité et une production de biomasse supérieures à celles de *P. distichum* après une perturbation, en condition bispécifique. En parallèle, la vitesse de dégradation des litières de *P. distichum* est plus faible que celle d'*A. stolonifera* en milieu terrestre, mais les quantités de litière non dégradée à la fin de l'expérimentation restent faibles et similaires pour ces deux espèces. Ces résultats suggèrent des conséquences très limitées du remplacement, en milieu riverain, d'*A. stolonifera* par *P. distichum* sur le cycle de la matière organique.

L'exemple d'Acer negundo : des conséquences structurelles sans modification apparente du fonctionnement

L'analyse des conséquences de l'invasion des saulaies blanches par *A. negundo* a montré que le développement de cette espèce entraîne une modification importante des communautés de sous-bois. La diminution de la luminosité, par la production d'un feuillage plus dense, entraîne la disparition des espèces peu tolérantes à l'ombre, ou dont le cycle de développement ne permet pas une croissance décalée par rapport à celle de l'arbre. On observe par conséquent une diminution de la richesse spécifique des communautés associées à *A. negundo*, ainsi qu'une diminution de la production végétale, par rapport aux communautés associées à *Salix alba*. En particulier l'ortie, l'espèce dominante sous *S. alba*, est très peu fréquente sous *A. negundo*. La production importante de l'ortie (Al-Mufti *et al.* 1977; Taylor 2009), les teneurs en azote élevées de la plante (Pigott & Taylor 1964; Thompson *et al.* 1997) et la dégradation rapide de sa litière riche en azote (chapitre 3) suggèrent une influence importante de cette espèce sur le cycle de l'azote. Pourtant, sur nos sites d'étude, les stocks de nutriments principaux du substrat, ainsi que la nitrification et la dénitrification potentielles, ne sont que peu modifiées sous le couvert d'*A. negundo*.

Ces deux derniers exemples, *P. distichum* et *A. negundo*, montrent que l'invasion par certaines EIEs pourrait n'induire que peu de modification des fonctions écologiques étudiées, par rapport à l'EAD co-occurrence. Bien que peu couramment mis en avant dans la littérature, de tels constats suggèrent que la vision absolue des invasions comme un facteur général de

perturbation du fonctionnement des écosystèmes (Vitousek *et al.* 1996; Hulme *et al.* 2009) devrait être tempérée. Cette vision négative des invasions est empreinte de multiples biais, induits en premier lieu par l'utilisation, déjà soulignée par certains auteurs (Davis *et al.* 2001; Valéry 2006), de la métaphore guerrière dans la définition même du phénomène (Elton 1958). Cette métaphore influence considérablement la perception négative des invasions par la société (Valéry 2006; Dalla Bernardina 2010). La confusion générale entre les espèces introduites et les espèces envahissantes –qui ne représentent qu'un faible pourcentage des premières– ne fait que renforcer cette vision négative (Annexe 1).

Ainsi, sans remettre en question la modification profonde du fonctionnement des écosystèmes par certaines espèces envahissantes (*e.g.* Vitousek & Walker 1989; Di Tomaso 1998), notre travail suggère l'importance de considérer les EIEs au cas par cas, tant dans leur comportement que dans les conséquences de l'invasion.

II.3. Relativité des conséquences des invasions

II.3.a. Importance du référentiel « autochtone »

Statut écologique¹ des espèces de référentes

Au-delà de l'amalgame entre espèces introduites et espèces envahissantes, et au-delà de la tendance à une considération négative des espèces envahissantes par la société, la prise de dominance des espèces envahissantes en tant qu'aboutissement du processus d'invasion met en avant une incidence possible de ces espèces simplement liée à leur abondance (Chapitre 1, Encadré 3; Hillebrand *et al.* 2008). Deux types de conséquences fonctionnelles, interdépendantes, peuvent ainsi résulter d'une invasion : les conséquences liées à une modification du niveau de dominance des communautés, et les conséquences liées aux caractéristiques biologiques des espèces envahissantes, dont leur origine géographique. La distinction entre ces deux types de conséquences peut être approchée en tenant compte du statut écologique d'une espèce autochtone de référence dans l'étude d'une invasion. La comparaison des EIEs à des EADs peut ainsi dissocier les deux types de conséquences, et permettre d'évaluer plus directement l'influence du type de processus (invasion ou succession) conduisant à la dominance des espèces et l'influence des caractéristiques de ces espèces sur le fonctionnement des écosystèmes (Chapitre 1, I.2.c.). La comparaison des EIEs

¹ Le terme « statut » est littéralement défini par la « situation d'un individu par rapport à un groupe ». Dans notre cas, cette situation fait référence à une abondance, et par conséquent, à un niveau de dominance.

à des EADs a quelquefois été encouragée dans des synthèses bibliographiques dont les conclusions restaient limitées par cette différence, à la base, des statuts écologiques des EIE et des espèces autochtones de référence (Vilà & Weiner 2004; Pyšek & Richardson 2007). Un tel type de comparaison reste cependant limité à quelques études isolées. Parfois même, le statut écologique des espèces autochtones de référence n'y est pas précisé. Nous n'avons pas, dans ce travail, évalué directement l'importance du statut écologique des espèces pour les conséquences fonctionnelles des invasions. Cependant, l'absence de différence générale de vitesse de dégradation des litières entre les EIEs et les EADs pourrait être une conséquence du choix des EADs comme référentes des EIEs. En effet, certains traits biologiques des espèces végétales apparaissent corrélés à la vitesse de dégradation de leur litière (Cornelissen & Thompson 1997; Wardle *et al.* 1998). Ainsi, les similarités biologiques et écologiques des EADs et des EIEs (*cf.* I.2.C.) pourraient induire des qualités de litière et des vitesses de dégradation de ces litières globalement comparables. A l'opposé, la mise en évidence d'une production et de capacités compétitives plus élevées des EIEs est d'autant plus significative et suggère, dans le contexte particulier de notre étude (système perturbé non limitant en ressources), une supériorité bien réelle des performances physiologiques des EIEs.

Identité des espèces de référence

Si le choix des espèces que nous avons effectué est justifié à la fois par leur fréquence sur le terrain et leur dominance reconnue au sein des communautés étudiées, qui s'appuient sur plusieurs centaines d'observations de co-occurrence, il n'en reste pas moins partiel face au panel d'envahisseurs et de concurrents potentiels sur notre territoire. Ainsi, si le cas particulier de *B. davidii* apparaît comme une exception dans le contexte de ce travail, cette exception est loin d'être absolue par rapport à d'autres introduites ou d'autres concurrents possibles (*e.g.* *Fraxinus excelsior*, *Pistacia terebinthus* ; Cornelissen 1996). C'est principalement par rapport à la situation de référence la plus réaliste (*P. nigra*) qu'un risque de discontinuité des ressources peut alors être évoqué. De la même façon, la production et la compétitivité d'*I.s glandulifera* pourraient être inférieures à celles d'une autre espèce autochtone riveraine, non considérée dans notre étude. Il est aussi possible que cette compétitivité s'estompe lorsqu'elle est envisagée sur le plus long terme, les populations d'*I. glandulifera* étant spatialement moins stables que celles de l'herbacée pérenne *U. dioica* (E. Tabacchi, comm. pers.). Toutefois, cette espèce, essentiellement inféodée aux zones riveraines (Pyšek & Prach 1993), est considérée comme la plus grande espèce annuelle du Royaume-Uni (Beerling & Perrins 1993) et comme l'une des espèces introduites les plus abondantes et les plus

répandues (Crawley 1987). Ce constat conforte l'hypothèse de l'existence de quelques cas particuliers d'EIEs dont les conséquences sur le fonctionnement des écosystèmes pourraient être « absolues », et donc seulement marginalement dépendantes du contexte environnemental avant et pendant l'invasion.

Cette réflexion souligne que la notion de conséquence d'une invasion est somme toute relative et n'a de sens que dans le contexte d'une comparaison par rapport à un état¹ de référence, différent de l'état envahi. Cet état est en général défini par l'absence de l'envahisseur, et, plus rarement, par la dominance absolue d'une espèce autochtone (la référence). C'est ce dernier référentiel que nous avons adopté dans ce travail. Son défaut est de ne pas prendre en compte le processus graduel, qu'il conduise à la dominance « classique » (au travers des successions) ou à la dominance générée par le processus d'invasion. Cependant, à l'issue de ce travail, et compte tenu des résultats obtenus, on peut s'interroger sur la signification écologique de la dominance, et sur sa pertinence comme perspective de recherche. Sans entrer dans le détail, ce qui nous éloignerait du sujet central de la thèse, on peut cependant évoquer deux questions importantes :

A partir de quel niveau de dominance une espèce influence-t-elle sensiblement une fonction écologique ?

En d'autres termes, dans quelles mesures cette influence est-elle proportionnelle à l'abondance d'une espèce, sachant que toutes les espèces n'ont pas la même « efficacité fonctionnelle² » ? Et existe-t-il un (des) seuil(s) au-delà du(des)quel(s) l'intensité et/ou la nature des processus sont influencés plus directement par les caractéristiques de l'espèce dominante ? Paradoxalement, c'est surtout le rôle des espèces rares ou minoritaires dans le fonctionnement des écosystèmes qui a retenu l'attention de nombreux auteurs (*e.g.* Mills *et al.* 1993; Walker *et al.* 1999; Lyons & Schwartz 2001; Lyons *et al.* 2005). Cette approche répond au besoin de connaître les conséquences de l'extinction de certaines espèces (les espèces rares et minoritaires ayant globalement plus de probabilité de disparaître) sur les fonctions et services écologiques (Loreau *et al.* 2001). En parallèle, le développement des concepts de groupe et de diversité fonctionnelle ont permis de dépasser l'approche « taxonomique » de l'influence des espèces sur les fonctions écologiques, mais ils ont négligé l'importance potentielle des proportions relatives des espèces (Schwartz *et al.* 2000; Loreau *et al.* 2002).

¹ Le terme « état » est employé ici dans le sens de « condition », « modalité ».

² L'efficacité fonctionnelle d'une espèce fait référence à la rapidité et l'amplitude avec lesquelles une espèce réalise un processus.

Enfin, les communautés naturelles sont souvent dominées par un petit nombre d'espèces (équitabilité faible; Tokeshi 1999), dont l'influence sur le fonctionnement des écosystèmes est généralement considéré comme prépondérant (Hillebrand *et al.* 2008), mais est finalement peu connu. Ainsi, de la même manière que plusieurs modèles d'influence de la diversité des espèces (essentiellement, richesse spécifique) sur le fonctionnement des écosystèmes ont pu être construits (Lawton 1994; Loreau *et al.* 2002) et permettent d'identifier des effets « niche », la construction de modèles analogues, traduisant l'influence des abondances relatives des espèces sur les fonctions écologiques, en rapport avec leur « efficacité fonctionnelle », pourrait réellement rendre compte d'un effet « diversité ».

Quelle est la pertinence d'une différenciation entre espèces introduites et espèces autochtones dans un modèle abondance-fonctionnement ?

L'influence d'une espèce sur le fonctionnement d'un écosystème est le résultat d'une péréquation entre son abondance et son « efficacité fonctionnelle ». Tecco *et al.* (2010) ont récemment montré que, dans certains cas, les espèces introduites non-envahissantes sont plus efficaces dans la réalisation des processus écologiques que les espèces autochtones. Il pourrait ainsi exister une relative spécificité des espèces introduites pour la relation entre abondance des espèces et leur influence sur le fonctionnement des écosystèmes. Dans ce contexte, la prise en compte de l'origine géographique des espèces (autochtone *vs.* introduite) prendrait alors tout son sens si on intègre dans le modèle les mécanismes évolutifs (co-évolution, construction de niche, notamment) face aux contrôles contextuels de l'abondance.

II.3.b. Importance du milieu considéré

Spécificités du contexte riverain

Le contexte des zones riveraines a été choisi comme modèle pour ce travail en raison de leur sensibilité intrinsèque élevée aux invasions (*cf.* chapitre 1, II.4.a.). L'importante activité écologique (dynamique végétale, perturbations récurrentes, et surtout stimulation des processus) de ces milieux (*cf.* chapitre 1, III.1, III.2., III.3.) peut toutefois biaiser l'analyse des processus dans un objectif de généralisation. En premier lieu, les stratégies écologiques des espèces autochtones dominantes des milieux riverains sont majoritairement et spécifiquement de type R ou RC (Grime 1974). D'un point de vue statistique, les invasions concernent surtout des espèces compétitrices et/ou opportunistes, souvent adaptées aux milieux perturbés (Pyšek *et al.* 1995; Fenesi & Botta-Dukat 2010). On peut alors se demander dans quelle mesure la similarité des stratégies écologiques de ces deux groupes d'espèces a contraint nos

conclusions. En particulier, le faible contraste général entre les EIEs et les EADs observé pour la dégradation des litières pourrait découler d'une relation entre la stratégie écologique des espèces et la qualité de leur litière (cf. II.3.a.). En parallèle et contrairement à nos résultats, une expérimentation de remplacement en série¹ (Mesléard *et al.* 1993) a démontré que *P. distichum* est capable de produire davantage de biomasse et est plus compétitive qu'une EAD dominante, co-occurrence sur le bord des mares et des rizières. Cette différence avec nos résultats suggère une importance du milieu considéré à travers la sélection des EADs qui y sont adaptées et les conditions environnementales qui le caractérisent.

La stimulation naturelle de nombreux processus écologiques dans le contexte riverain (cf. chapitre 1, III.3.) pourrait aussi avoir « contraint » nos résultats. Ainsi, la vitesse de dégradation des litières de certaines des EIEs considérées dans ce travail s'avère plus rapide que celle relevée pour les mêmes espèces dans d'autres contextes (Cornelissen 1996; Dassonville 2008; Godoy *et al.* 2009). En particulier, la quasi-totalité des litières de *F. japonica* a été dégradée au cours d'un an d'expérimentation en ripisylve, même non inondée, alors que Dassonville *et al.* (2009) observent encore 50% de la masse initiale des litières au bout d'un an à l'issue d'une expérimentation similaire en friche périurbaine (Dassonville *et al.* 2009). Ces particularités de nos observations en relation avec les spécificités écologiques du contexte riverain soulèvent deux points principaux. Le premier concerne la prudence qui devrait accompagner une tentative de généralisation de nos résultats pour d'autres contextes environnementaux, même en considérant les mêmes espèces. Le deuxième point concerne une probable absence de correspondance entre le degré de sensibilité élevé des zones riveraines aux invasions, et l'ampleur des conséquences de ces invasions sur le fonctionnement de l'écosystème, au moins à propos du cycle de la matière organique.

Variabilités au sein du système riverain

Si les résultats acquis dans le domaine riverain doivent être prudemment comparés (ou extrapolés) à ceux obtenus dans d'autres contextes environnementaux, on peut légitimement s'interroger sur la spécificité des résultats obtenus au sein de la mosaïque riveraine. Alors que les renouées asiatiques sont connues pour être envahissantes en zone riveraine, essentiellement au sein de milieux ouverts (Planty-Tabacchi 1993), leur incursion massive dans les ripisylves du Gave de Pau nous a fourni une opportunité d'analyser les conséquences

¹ Les expériences de remplacement en série ou « remplacement serie experiment » consistent à étudier la production de biomasse d'individus de deux espèces dont les abondances relatives varient de 0 à 100%.

fonctionnelles de leur invasion dans deux types de forêts, à quelques centaines de mètres de distance. Il apparaît ainsi que l'invasion par *F. japonica* des deux types de forêts riveraines pionnières (saulaie blanche et peupleraie noire) n'entraîne pas les mêmes conséquences, en termes de structure des communautés (Annexe 6). Ces différences pourraient être liées à la fois à une modulation de la disponibilité de la lumière par les espèces dominantes et à une différence d'accumulation des litières de *F. japonica* sur les deux sites, en lien avec des contraintes environnementales différentes.

L'analyse des conséquences de l'invasion des saulaies blanches par *A. negundo* a démontré des modifications de la structure des communautés de sous-bois similaires entre les sites d'étude (Chapitre 4). À l'inverse, elle a mis en évidence une forte spécificité des sites pour les conséquences en termes de stocks de nutriments principaux, et de nitrification et dénitrification potentielles.

L'ensemble des aspects abordés dans cette partie de la synthèse nous conduisent à conclure qu'il n'existe pas de patron général quant aux conséquences des invasions sur le fonctionnement des écosystèmes. Sans trop de surprise, celles-ci apparaissent comme spécifiques des EIEs et des espèces autochtones de référence, et des environnements considérés. Même si un tel constat n'est pas original dans les études d'écologie (Chapin *et al.* 1998; Wall & Moore 1999), sa formulation dans le contexte de l'étude des invasions reste récente (Ehrenfeld 2010; Weidenhamer & Callaway 2010). Du reste, l'importance du contexte environnemental n'est pas toujours intégré dans l'analyse des résultats des différentes études de cas, et n'a été que rarement testé formellement (Dassonville *et al.* 2008; Liao *et al.* 2008a). À l'opposé, et dans des cas plus rares, certaines EIEs semblent pouvoir modifier le fonctionnement des écosystèmes plus indépendamment du contexte environnemental que d'autres (*e.g.* *I. glandulifera* ; Di Tomaso 1998).

D'un point de vue méthodologique, Van Kleunen (2010a) a récemment formalisé une réflexion sur l'influence de la nature des études comparatives¹ dans l'analyse des spécificités biologiques des espèces introduites envahissantes. Il en déduit logiquement que les inférences qui peuvent être faites à partir des différents types de comparaisons ne sont pas les mêmes, bien que souvent confondues. Également, une réflexion et une analyse formelle de

¹ Van Kleunen (2010a) considère que la nature des études comparatives peut varier en fonction des critères de sélection du statut des espèces (envahissante *vs.* non envahissante), de l'origine des espèces (introduite *vs.* autochtone) et du référentiel géographique (aire d'origine *vs.* aire d'accueil).

de l'importance des « effets espèce » et des « effets site » dans l'analyse des conséquences des invasions seraient opportunes.

III. L'origine géographique des espèces explique-t-elle des différences dans les mécanismes des processus contrôlant le fonctionnement d'un écosystème ?

III.1. Des mécanismes similaires...

L'absence de coévolution entre les espèces introduites et les organismes des milieux d'accueil est le principal argument mis en avant pour distinguer les invasions par les espèces introduites de la prise de dominance à travers les successions par les espèces autochtones (*cf.* chapitre 1, I.2.b.ii. et I.2.c.). Dans le cadre du fonctionnement d'un écosystème, une absence de coévolution entre un envahisseur végétal et son environnement pourrait principalement entraîner une modification de l'activité des organismes à travers la synthèse, par les EIEs, de composés secondaires « nouveaux » pour les espèces résidentes (Weidenhamer & Callaway 2010). Ces composés, dont certains allélopathiques, peuvent modifier la structure des communautés végétales, des communautés de microorganismes, et les interactions entre ces deux compartiments, qui entraînent indirectement la modification de processus (Callaway & Ridenour 2004; Weidenhamer & Callaway 2010). Ces composés peuvent également être répulsifs pour les herbivores/pathogènes, entraînant une diminution de leur pression sur les espèces végétales introduites, qui pourrait alors se développer avec moins de contraintes dans leurs milieux d'introduction (Blossey & Notzold 1995; Keane & Crawley 2002).

Dans ce contexte, la production et la compétitivité supérieures observées dans ce travail pour les EIEs peuvent résulter de deux mécanismes non exclusifs : des caractéristiques physiologiques plus performantes et/ou une facilitation indirecte due à une pression d'herbivorie et/ou de pathogènes plus faible (Blossey & Notzold 1995; Keane & Crawley 2002). Bien que ne pouvant être totalement exclue, la pression d'herbivorie est restée très faible durant notre expérimentation, et apparemment similaire entre les espèces (prédateurs de type généralistes). Un effet immédiat d'une différence de pression d'herbivorie est donc peu probable. Parallèlement, une capacité physiologique élevée pour la croissance et la production végétale a été démontrée pour presque toutes les espèces introduites considérées dans ce travail (Beerling & Perrins 1993; Cornelissen 1996; Feng *et al.* 2007; Thomas *et al.* 2008; Andrews *et al.* 2009). Celles-ci sont donc plus probablement à l'origine de l'augmentation de la production par les EIEs.

De plus, le contrôle de la vitesse de dégradation des litières par leur qualité primaire, en particulier par le rapport C/N (chapitre 2), est un résultat également classique pour les études considérant des espèces autochtones (Aerts 1997; Aerts *et al.* 2003; Cortez *et al.* 2007). Nous n'avons pas analysé directement l'influence des composés secondaires sur le développement des microorganismes, dont certains sont décrits comme antimicrobiens (Beerling *et al.* 1994; Lobstein *et al.* 2001; Houghton *et al.* 2003). Cependant, les vitesses de dégradation des litières et l'abondance des invertébrés, similaires entre les EIEs et les EADs, suggèrent un rôle limité de ces composés dans notre expérimentation. La seule influence possible détectée pourrait être liée à une variation de la composition des assemblages d'invertébrés en milieu terrestre, mais même celle-ci ne modifie pas significativement le processus de dégradation des litières.

L'analyse des conséquences de l'invasion des saulaies blanches par *A. negundo* a mis en évidence la possibilité pour une EIE envahissante d'influencer directement la structure des communautés et le fonctionnement de l'écosystème à travers la modification des ressources physiques. Une telle activité d'ingénieur (Jones *et al.* 1994) est identifiée comme l'origine de nombreuses modifications du fonctionnement des écosystèmes par des EIEs (Crooks 2002; Cuddington & Hastings 2004; Reinhart *et al.* 2006). Ce mécanisme n'est toutefois pas une spécificité des EIEs et de nombreuses espèces autochtones sont considérées comme des ingénieurs de leurs écosystèmes (Jones *et al.* 1997; Wright & Jones 2006).

En conclusion de ce travail, les mécanismes qui sous-tendent les processus écologiques et qui sont à l'origine de l'influence des espèces considérées sur les fonctions écologiques, sont similaires entre les EIEs et les EADs. Dans ce sens, Leishman *et al.* (2010) ont montré, sur un large échantillon d'espèces, que les EIEs ont des stratégies d'assimilation du carbone similaires aux espèces autochtones. L'absence de coévolution entre les EIEs et les organismes des zones riveraines ne semblent ainsi pas devoir entraîner la modification ou l'apparition de nouvelles combinaisons de mécanismes.

III.2. ... mais des processus plus efficaces ?

Si les mécanismes sous-tendant les processus écologiques entre les EIEs et les EADs apparaissent similaires, il semble que l'efficacité de ces processus puisse être significativement différente entre ces deux groupes. La production et la compétitivité des EIEs étudiées, contrôlées par des capacités physiologiques performantes, sont ainsi

supérieures à celles des EADs. Cette supériorité, très significative, pourrait être nuancée par le stade de développement (jeune individus) considéré dans l'expérimentation, ainsi que par la durée (une saison de croissance) de cette expérimentation. En effet, toutes les EADs sélectionnées sont des espèces pérennes, dont la compétitivité peut varier au cours de leur croissance et, éventuellement, devenir supérieure à celle des EIEs (Burke & Grime 1996; Thompson *et al.* 2001). D'autre part, la meilleure efficacité physiologique des EIEs pourrait être indirectement due à une sélection de génotypes allouant d'avantage de ressources à la croissance (Blossey & Notzold 1995), à la suite d'une diminution de la pression d'herbivorie et/ou de pathogènes (Keane & Crawley 2002). Toutefois, les observations qui mettent en évidence une telle évolution restent rares (Bossdorf *et al.* 2005; Hierro *et al.* 2005). L'analyse de nos résultats pourrait être affinée par la prise en compte d'indications plus précises sur la cinétique de croissance (et des processus physiologiques associés) des espèces étudiées. Tecco *et al.* (2010) ont récemment mis en évidence une valeur plus élevée des traits fonctionnels caractérisant l'acquisition des ressources (dont certains sont des traits physiologiques) pour les espèces introduites ligneuses, mais pas pour les herbacées. Cette efficacité supérieure des espèces introduites rejoint l'hypothèse « Try harder », initialement formulée par Crawley *et al.* (1996).

Cette partie de la synthèse nous conduit à conclure que, dans le cadre de notre travail, les mécanismes des processus contrôlant les fonctions écologiques ne diffèrent pas fondamentalement selon l'origine des espèces. Bien que ce résultat puisse être conditionné par le contexte écologique dans lequel se place ce travail (stimulation des dynamiques végétales et des fonctions écologiques en zones riveraines), il n'existe pas, à ma connaissance et d'après des revues de littérature récentes, d'étude ayant permis de formellement identifier des mécanismes spécifiques aux espèces introduites pour la réalisation de processus écologiques (Ehrenfeld 2010; Weidenhamer & Callaway 2010).

L'absence de mécanismes originaux contrôlant l'influence des EIEs sur le fonctionnement d'un écosystème conduit à renverser la question posée. Ainsi, l'existence de filtres ou de barrières écologiques associés au processus d'invasion par une espèce introduite (Richardson *et al.* 2000b) suggère la question :

Les espèces introduites peuvent-elle influencer le fonctionnement d'un écosystème à travers la même diversité de mécanismes que les espèces autochtones ?

Jusqu'à présent, l'analyse des conséquences fonctionnelles des invasions a abouti à l'identification d'une grande diversité de mécanismes, s'exprimant à des échelles de temps et d'espace variées, et à l'origine de modifications d'intensité variable (Ehrenfeld 2010). Toutefois, certains mécanismes, ou tout du moins certaines combinaisons de mécanismes et d'efficacité de réalisation des processus semblent, pour le moment, peu observés chez les espèces introduites. Par exemple, aucune plante introduite n'a, à ma connaissance, été identifiée comme une espèce clé de voûte ("keystone species", Mills *et al.* 1993), c'est-à-dire une espèce dont l'influence sur la structure des communautés et/ou les fonctions écologiques est disproportionnée par rapport à son abondance. Ce constat est très certainement dû à un artefact méthodologique qui pousse les scientifiques et le reste de la société à concentrer leurs intérêts sur les espèces reconnues comme envahissantes et donc très abondantes dans les communautés. Si cette approche reste pertinente, car fondée sur le rôle charnière des espèces dominantes pour la structuration des communautés et le fonctionnement des écosystèmes, elle ne permet pas une vision complète des implications fonctionnelles des introductions d'espèces. Ainsi, il reste possible, à l'image des espèces autochtones rares ou minoritaires (e.g. Mills *et al.* 1993; Walker *et al.* 1999; Lyons & Schwartz 2001; Lyons *et al.* 2005), qu'une espèce introduite non-envahissante ait une influence significative sur le fonctionnement d'un écosystème.

Ce travail, dont l'ambition principale était de tirer les leçons de la question posée au-delà de l'habituel cas d'étude, a en contrepartie montré ses limites dans l'identification des mécanismes et de leurs domaines d'expression (notamment, la biologie évolutive et la physiologie). De la même façon, nous n'avons analysé qu'une petite part du fonctionnement induit par l'activité, directe ou indirecte, des espèces introduites envahissantes. A l'issue de ce travail, cependant, on pourra retenir de ses principaux apports :

- (1) Si les espèces introduites envahissantes peuvent être plus efficaces dans la réalisation de certains processus écologiques, l'absence de coévolution entre les espèces introduites et les organismes des milieux d'accueil n'a pas d'implication(s) systématique(s) pour le fonctionnement des écosystèmes. Ainsi, les mécanismes qui sous-tendent l'influence des EIEs sur les processus écologiques sont généralement similaires à ceux identifiés pour les EADs. Contrairement aux idées reçues, il n'existe pas de patron général des conséquences d'un remplacement d'EADs par des EIEs sur le fonctionnement d'un écosystème. Ces conclusions poussent à s'interroger sur la possibilité d'une influence de l'origine géographique des espèces dans les relations

entre l'abondance des espèces et leur influence sur le fonctionnement des écosystèmes.

- (2) Une des principales leçons de ce travail, qui peuvent être transposées à des démarches de conservation et de gestion, est certainement la remise en cause de l'idée reçue que la présence d'une espèce envahissante dans les milieux naturels est systématiquement associée à des « dysfonctionnements » de l'écosystème. Ce constat rassurant n'exclue toutefois pas l'existence de cas d'espèce (*e.g. B. davidii*) qui constituent de réels enjeux de gestion. La prise en compte de l'importance des conditions environnementales pour la modulation des conséquences des invasions par ces espèces pourrait alors permettre de mieux définir des priorités de gestion.
- (3) En dépit de la pertinence de leur étude dans le contexte des introductions d'espèces, les milieux riverains pourraient apparaître comme un modèle restrictif pour l'évaluation de l'importance de l'origine géographique des espèces pour le fonctionnement des écosystèmes. En particulier, la stimulation de nombreux processus écologiques en milieu riverain peut masquer de possibles effets des métabolites secondaires.

REFERENCES



- Abbott R.J. 1992. Plant Invasions, Interspecific Hybridization and the Evolution of New Plant Taxa. *Trends in Ecology & Evolution* **7**:401-405.
- Abelho M. and Graça M.A.S. 1996. Effects of eucalyptus afforestation on leaf litter dynamics and macroinvertebrate community structure of streams in Central Portugal. *Hydrobiologia* **324**:195-204.
- Adour-Garonne. 2010. Agence de l'eau Adour-Garonne, <http://www.eau-adour-garonne.fr>.
- Aerts R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* **79**:11.
- Aerts R., de Caluwe H. and Beltman B. 2003. Plant community mediated vs. nutritional controls on litter decomposition rates in grasslands. *Ecology* **84**:1398-3208.
- Aguiar F.C. and Ferreira M.T. 2005. Human-disturbed landscapes: Effects on composition and integrity of riparian woody vegetation in the Tagus River basin, Portugal. *Environmental Conservation* **32**:30-41.
- Aguiar F.C., Ferreira M.T., Albuquerque A. and Bernez I. 2005. Invasibility patterns of knotgrass (*Paspalum distichum*) in Portuguese riparian habitats. *Weed Technology* **19**:509-516.
- Aguilera A.G., Alpert P., Dukes J.S. and Harrington R. 2010. Impacts of the invasive plant *Fallopia japonica* (Houtt.) on plant communities and ecosystem processes. *Biological Invasions* **12**:1243-1252.
- Al-Mufti M.M., Sydes C.L., Furness S.B., Grime J.P. and Band S.R. 1977. A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* **65**:759-791.
- Allan J.D. 2004. Landscape and riverscape: the influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **35**:257-284.
- Alpert P. 2006. The advantages and disadvantages of being introduced. *Biological Invasions* **8**:1523-1534.
- Alpert P., Bone E. and Holzapfel C. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **3**:52-66.
- Alvarez M.E. and Cushman J.H. 2002. Community-level consequences of a plant invasion: effects on three habitats in coastal California. *Ecological Applications* **12**:1434-1444.
- Amoros C. and Wade P.M. 1996. Ecological successions. Pages 211-241 In Petts G.E. and Amoros C., editors. *Fluvial hydrosystems*. Chapman & Hall, London.

- Anbumozi V., Radhakrishnan J. and Yamaji E. 2005. Impact of riparian buffer zones on water quality and associated management considerations. *Ecological Engineering* **24**:517-523.
- Andrews M., Maule H.G., Hodge S., Cherrill A. and Raven J.A. 2009. Seed dormancy, nitrogen nutrition and shade acclimation of *Impatiens glandulifera*: implications for successful invasion of deciduous woodland. *Plant Ecology & Diversity* **2**:145-153.
- Anonyme. 1992. Directive 92/43 of the council of the European community on the conservation of habitats and wild fauna and flora. European Community, Brussels.
- Aplet G.H. and Laven R.D. 1993. Relative Performance of 4 Hawaiian Shrubby Plants (*Asteraceae*) under Greenhouse Conditions with Implications for Rarity. *Biological Conservation* **65**:15-21.
- ARMCANZ. 2010. Agriculture and Resource Management Council of Australia & New Zealand, Weeds of National Significance: Willow (*Salix* taxa, excluding *S. babylonica*, *S. × calodendron* and *S. × reichardtii*) Strategic Plan. National Weeds Strategy Executive Committee, Launceston, Tasmania, Australia.
- Ashton I.W., Hyatt L.A., Howe K.M., Gurevitch J. and Lerdau M.T. 2005. Invasive species accelerate decomposition and litter nitrogen loss in a mixed deciduous forest. *Ecological Applications* **15**:1263-1272.
- Bailey J.K., Schweitzer J.A. and Whitham T.G. 2001. Salt cedar negatively affects biodiversity of aquatic macroinvertebrates. *Wetlands* **21**:442-447.
- Bailey J.P., Bimova K. and Mandak B. 2009. Asexual spread versus sexual reproduction and evolution in Japanese Knotweed *s.l.* sets the stage for the "Battle of the Clones". *Biological Invasions* **11**:1189-1203.
- Baker H.G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. Pages 327-347 In Baker H.G. and Stebbins G.L., editors. *The genetics of colonizing species*. Academic Press, London.
- Baldy V., Gobert V., Guerold F., Chauvet E., Lambrigot D. and Charcosset J.Y. 2007. Leaf litter breakdown budgets in streams of various trophic status: effects of dissolved inorganic nutrients on microorganisms and invertebrates. *Freshwater Biology* **52**:1322-1335.
- Barsoum N. 2002. Relative contributions of sexual and asexual regeneration strategies in *Populus nigra* and *Salix alba* during the first years of establishment on a braided gravel bed river. *Evolutionary Ecology* **15**:255-279.
- Barthell J.F., Randall J.M., Thorp R.W. and Wenner A.M. 2001. Promotion of seed set in yellow star-thistle by honey bees: Evidence of an invasive mutualism. *Ecological Applications* **11**:1870-1883.
- Batra L.R. and Lichtwardt R.W. 1962. Red stain of *Acer negundo*. *Mycologia* **54**:91-97.

- Beerling D.J., Bailey J.P. and Conolly A.P. 1994. *Fallopia Japonica* (Houtt.) Ronse Decraene. *Journal of Ecology* **82**:959-979.
- Beerling D.J. and Perrins J.M. 1993. *Impatiens Glandulifera* Royle (*Impatiens Roylei* Walp.). *The Journal of Ecology* **81**:367-382.
- Beeson C.E. and Doyle P.F. 1995. Comparison of Bank Erosion at Vegetated and Non-Vegetated Channel Bends. *Water Resources Bulletin* **31**:983-990.
- Beisel J.N. and Lévêque C. 2010. Introduction d'espèces dans les milieux aquatiques: Faut-il avoir peur des invasions biologiques. Editions Quae, Paris.
- Bendix J. and Hupp C.R. 2000. Hydrological and geomorphological impacts on riparian plant communities. *Hydrological Processes* **14**:2977-2990.
- Bernez I., Ferreira M.T., Albuquerque A. and Aguiar F. 2005. Relations between river plant richness in the Portuguese floodplains and the widespread water knotgrass (*Paspalum paspalodes*). *Hydrobiologia* **551**:121-130.
- Bimova K., Mandak B. and Kasparova I. 2004. How does *Reynoutria* invasion fit the various theories of invasibility? *Journal of Vegetation Science* **15**:495-504.
- Binimelis R., Monterroso I. and Rodriguez-Labajos B. 2007. A Social Analysis of the Bioinvasions of *Dreissena polymorpha* in Spain and *Hydrilla verticillata* in Guatemala. *Environmental Management* **40**:555-566.
- Birkeland G.H. 1996. Riparian vegetation and sandbar morphology along the lower Little Colorado River, Arizona. . *Physical Geography* **17**:534-553.
- Blackburn W.H., Knight R.W. and Schuster J.L. 1982. Saltcedar Influence on Sedimentation in the Brazos River. *Journal of Soil and Water Conservation* **37**:298-301.
- Blom C.W.P.M. 1999. Adaptations to flooding stress: From plant community to molecule. *Plant Biology* **1**:261-273.
- Blossey B. 1999. Before, during and after: the need for long-term monitoring in invasive plant species management. *Biological Invasions* **1**:301-311.
- Blossey B. and Notzold 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 W.E., Siemann E. and Prati D. 2005. Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia* **144**:1-11.
- Bottollier-Curtet M., Charcosset J.Y., Planty-Tabacchi A.M. and Tabacchi E. submitted. Leaf litter degradation of riparian invasive plants: general and species specific effects. *Freshwater Biology*.

- Braatne J.H., Mažeika S., Sullivan P. and Chamberlain E. 2007. Leaf decomposition and stream macroinvertebrate colonisation of Japanese knotweed, an invasive plant species. *International Review of Hydrobiology* **92**:656-665.
- Bridgewater P.B. and Backshall D.J. 1981. Dynamics of some western Australian ligneous formations with special reference to the invasion of exotic species. *Vegetatio* **46**:141-148.
- Brinson M.M., Lugo A.E. and Brown S. 1981. Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater wetlands. *Annual Review of Ecology and Systematics* **12**:123-161.
- Brochet A.L., Guillemain M., Fritz H., Gauthier-Clerc M. and Green A.J. 2009. The role of migratory ducks in the long-distance dispersal of native plants and the spread of exotic plants in Europe. *Ecography* **32**:919-928.
- Brown R.L. 2002. Biodiversity and exotic species invasion in southern Appalachian riparian plant communities. PhD Thesis. University of North Carolina, Chapel Hill.
- Brown R.L. and Peet R.K. 2003. Diversity and invasibility of southern Appalachian plant communities. *Ecology* **84**:32-39.
- Bruno J.F., Fridley J.D., Bromberg K.D. and Bertness M.D. 2005. Insights into biotic interactions from studies of species invasions. Pages 13-40 In Sax D.F., Stachowicz J.J. and Gaines S.D., editors. *Species invasions: Insights into ecology, evolution, and biogeography*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Brzeziecki B. and Kienast F. 1994. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model. *Forest Ecology and Management* **69**:167-187.
- Burke M.J.W. and Grime J.P. 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* **77**:776-790.
- Busch D.E. and Smith S.D. 1995. Mechanisms Associated with Decline of Woody Species in Riparian Ecosystems of the Southwestern US. *Ecological Monographs* **65**:347-370.
- Byers J.E. 2002. Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos* **97**:449-458.
- Cadish G. and Giller K.E., editors. 1997. Driven by nature: plant litter quality and decomposition. CAB International, Wallingford.
- Cadotte M.W., McMahon S.M. and Fukami T. 2006. Conceptual ecology and invasion biology: reciprocal approaches to nature. Springer, Berlin.
- Caldwell M.M., Heldmaier G., Jackson R.B., Lange O.L., Mooney H.A., Schulze E.D. and Sommer U., editors. 2006. Biological invasions in New Zealand. Springer-Verlag, Berlin.

- Callaway J.C. and Josselyn M.N. 1992. The Introduction and spread of smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) in south San-Francisco Bay. *Estuaries* **15**:218-226.
- Callaway R.M. and Aschehoug E.T. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion. *Science* **290**:521-523.
- Callaway R.M., DeLuca T.H. and Belliveau W.M. 1999. Biological-control herbivores may increase competitive ability of the noxious weed *Centaurea maculosa*. *Ecology* **80**:1196-1201.
- Callaway R.M. and Maron J.L. 2006. What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years? *Trends in Ecology & Evolution* **21**:369-374.
- Callaway R.M. and Ridenour W.M. 2004. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment* **2**:436-443.
- Cappuccino N. and Arnason J.T. 2006. Novel chemistry of invasive exotic plants. *Biology Letters* **2**:189-193.
- Catford J.A. and Downes B.J. 2010. Using multi-scale species distribution data to infer drivers of biological invasion in riparian wetlands. *Diversity and Distributions* **16**:20-32.
- Catford J.A., Jansson R. and Nilsson C. 2008. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* **15**:22-40.
- Chandler S.F. and Lu C.Y. 2005. Biotechnology in ornamental horticulture. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant* **41**:591-601.
- Chapin F.S., Sala O.E., Burke I.C., Grime J.P., Hooper D.U., Lauenroth W.K., Lombard A., Mooney H.A., Mosier A.R., Naeem S., Pacala S.W., Roy J., Steffen W.L. and Tilman D. 1998. Ecosystem consequences of changing biodiversity - Experimental evidence and a research agenda for the future. *Bioscience* **48**:45-52.
- Chauvet E. 1987. Changes in the chemical composition of alder, poplar and willow leaves during decomposition in a river. *Hydrobiologia* **148**:35-44.
- Chauvet E. 1989. Production, flux et décomposition des litières en milieu alluvial. Dynamique et rôle des hyphomycètes aquatiques dans le processus de décomposition. . Université Paul Sabatier, Toulouse III, Toulouse, France.
- Chergui H. and Pattee E. 1990. The processing of leaves of trees and aquatic macrophytes in the network of the river Rhone. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* **75**:281-302.
- Chergui H. and Pattee E. 1998. The impact of benthic invertebrates on the breakdown of poplar leaves in the network of a large European river. *Archiv fuer Hydrobiologie* **113**:15-25.

- Child L.E. 1999. Vegetative regeneration and distribution of *Fallopia japonica* and *Fallopia x bohemica*: implications for control and management. PhD Thesis. Loughborough University, Loughborough.
- Chin A. 2006. Urban transformation of river landscapes in a global context. *Geomorphology* **79**:460-487.
- Chytry M., Maskell L.C., Pino J., Pysek P., Vila M., Font X. and Smart S.M. 2008. Habitat invasions by alien plants: a quantitative comparison among Mediterranean, subcontinental and oceanic regions of Europe. *Journal of Applied Ecology* **45**:448-458.
- Claassen V.P. and Marler M. 1998. Annual and perennial grass growth on nitrogen-depleted decomposed granite. *Restoration Ecology* **6**:175-180.
- Clements F.E. 1928. Plant succession and indicators. H.W. Wilson company, New York.
- Coder K.D. 1999. Potential allelopathy in different tree species. *University of Georgia Daniel B. Warnell School of Forest Resources Extension publication FOR99-004*.
- Cohn E.J., Vanauken O.W. and Bush J.K. 1989. Competitive Interactions between *Cynodon dactylon* and *Acacia smallii* Seedlings at Different Nutrient Levels. *American Midland Naturalist* **121**:265-272.
- Colautti R.I. and MacIsaac H.J. 2004. A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions* **10**:135-141.
- Colautti R.I., Ricciardi A., Grigorovich I.A. and MacIsaac H.J. 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* **7**:721-733.
- Coleman D.C., Crossley D.A.J. and Hendrix P.F. 2004. Fundamentals of soil ecology. 2nd edition. Elsevier Academic Press, Burlington.
- Coley P.D., Bryant J.P. and Chapin F.S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* **230**:895-899.
- Connell J.H. and Slatyer R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* **111**:1119-1144.
- Corenblit D., Gurnell A.M., Steiger J. and Tabacchi E. 2007a. Reciprocal adjustments between landforms and living organisms: Extended geomorphic evolutionary insights. *Catena* **73**:261-273.
- Corenblit D., Tabacchi E., Steiger J. and Gurnell A.M. 2007b. Reciprocal interactions and adjustments between fluvial landforms and vegetation dynamics in river corridors: A review of complementary approaches. *Earth-Science Reviews* **84**:56-86.

- Cornelissen J.H.C. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology* **84**:573-582.
- Cortez J., Garnier E., Pérez-Harguindeguy N., Debussche M. and Gillon D. 2007. Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant Soil* **296**:19-34.
- Cousens R. and O'Neill M. 1993. Density dependence of replacement series experiments. *Oikos* **66**:347-352.
- Coûteaux M.M., Bottner P. and Berg B. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution* **20**:63-66.
- Craine J.M. and Lee W.G. 2003. Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. *Oecologia* **134**:471-478.
- Crawley M.J. 1987. What makes a community invasible? Pages 429-453 In Gray A.J., Crawley M.J. and Edwards P.J., editors. *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Crawley M.J., Brown S.L., Heard M.S. and Edwards G.R. 1999. Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecology Letters* **2**:140-148.
- Crawley M.J., Harvey P.H. and Purvis A. 1996. Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **351**:1251-1259.
- Cremer K.W. 2003. Introduced willows can become invasive pests in Australia. *Biodiversity* **4**:17-24.
- Crooks J.A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* **97**:153-166.
- Csiszár A. 2009. Allelopathic effects of invasive woody plant species in Hungary. *Acta Silvatica & Lignaria Hungarica* **5**:9-17.
- Cuddington K. and Hastings A. 2004. Invasive engineers. *Ecological Modelling* **178**:335-347.
- Cuffney T.F., Wallace J.B. and Lugthart G.J. 1990. Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshwater Biology* **23**:281-299.
- Cummins K.W. and Klug K.W. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**:147-172.
- Cushman J.H. and Gaffney K.A. 2010. Community-level consequences of invasion: impacts of exotic clonal plants on riparian vegetation. *Biological Invasions* **12**:2765-2776.
- D'Antonio C.M. 2000. Fire, plant invasions and global changes. Pages 633-93 In Mooney H.A. and Hobbs R.J., editors. *Invasive species in a changing world*. Island Press, Chicago.

- D'Antonio C.M. and Vitousek P.M. 1992. Biological Invasions by Exotic Grasses, the Grass/Fire Cycle, and Global Change. *Annual Review of Ecology and Systematics* **23**:63-87.
- Daehler C. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implication for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology and Systematics* **34**:183-211.
- DAISIE. 2010. European Invasive Alien Species Gateway. <http://www.europe-aliens.org/>
- Dalla Bernardina S. 2010. Les invasions biologiques sous le regard des sciences de l'homme. Pages 65-108 In Barbault R. and Atramentowicz M., editors. *Les invasions biologiques une question de nature et de sociétés*. Quae, Paris.
- Dandelot S., Verlaque R., Dutartre A. and Cazaubon A. 2005. Ecological, dynamic and taxonomic problems due to Ludwigia (Onagraceae). *Hydrobiologia* **551**:1-6.
- Dangles O. and Malmqvist B. 2004. Species richness-decomposition relationships depend on species dominance. *Ecology Letters* **7**:395-402.
- Darby S.E. and Simon A., editors. 1999. Incised river channels: processes, forms, engineering and management. John Wiley & Sons, New York.
- Darwin C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.
- Dassonville N. 2008. Impact des plantes exotiques envahissantes sur le fonctionnement des écosystèmes en Belgique. PhD Thesis. Université libre de Bruxelles, Bruxelles.
- Dassonville N., Guillaumaud N., Piola F., Meerts P. and Poly F. in press. The niche construction by the invasive Asian knotweeds (species complex *Fallopia*): a microbial point of view. *Biological Invasions*.
- Dassonville N., Domken S., Herpigny B., Meerts P. and Poly F. 2009. Impact of *Fallopia* spp. on nitrogen cycle and implicated soil biota. BIOLIEF, World Conference on Biological Invasions and Ecosystem Functioning, Porto, Portugal.
- Dassonville N., Vanderhoeven S., Vanparys V., Hayez M., Gruber W. and Meerts P. 2008. Impacts of alien invasive plants on soil nutrients are correlated with initial site conditions in NW Europe. *Oecologia* **157**:131-10.
- Davenport J. and Davenport J.I., editors. 2006. The ecology of transportation. Springer, Berlin.
- Davis M.A., Grime P. and Thompson K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *The Journal of Ecology* **88**:528-534.

- Davis M.A. and Thompson K. 2000. Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* **81**:226-230.
- Davis M.A., Thompson K. and Grime J.P. 2001. Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. *Diversity and Distributions* **7**:97-102.
- Davis M.A., Wrage K.J. and Reich P.B. 1998. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology* **86**:652-661.
- Day R.W. and Quinn G.P. 1989. Comparisons of Treatments after an Analysis of Variance in Ecology. *Ecological Monographs* **59**:433-463.
- De Candolle A. 1855. Géographie botanique raisonnée. Imprimeries de L. Martinet.
- Decamps H., Planty-Tabacchi A.M. and Tabacchi E. 1995. Changes in the hydrological regime and invasions by plant-species along riparian systems of the Adour River, France. *Regulated Rivers-Research & Management* **11**:23-33.
- Delcourt H.R. and Delcourt P.A. 1988. Quaternary landscape ecology: Relevant scales in space and time. *Landscape Ecology* **2**:23-44.
- DeWine J.M. and Cooper D.J. 2007. Effects of river regulation on riparian box elder (*Acer negundo*) forests in canyons of the upper Colorado River Basin, USA. *Wetlands* **27**:278-289.
- Di Castri F. 1989. History of biological invasions with special emphasis on the Old World. Pages 1-29 In Drake J.A., Mooney H.A., Di Castri F., Groves R.H., Kruger F.J., Rejmanek M. and Williamson M., editors. *Biological invasions: a global perspective*. John Wiley & Sons, New York.
- Di Tomaso J.M. 1998. Impact, biology, and ecology of saltcedar (*Tamarix* spp.) in the southwestern United States. *Weed Technology* **12**:326-336.
- Didham R.K., Tylianakis J.M., Gemmill N.J., Rand T.A. and Ewers R.M. 2007. Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology & Evolution* **22**:489-496.
- Didham R.K., Tylianakis J.M., Hutchison M.A., Ewers R.M. and Gemmill N.J. 2005. Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology & Evolution* **20**:470-474.
- Drenovsky R.E. and Batten K.M. 2007. Invasion by *Aegilops triuncialis* (barb goatgrass) slows carbon and nutrient cycling in a serpentine grassland. *Biological Invasions* **9**:107-116.
- Dudley T.L. and Grimm N.B. 1994. Modification of macrophyte resistance to disturbance by an exotic grass, and implications for desert stream succession. *Proceedings of the International Association of Theoretical and Applied Limnology* **25**:1456-1560.

- Dufrêne M. and Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* **67**:345-366.
- Dukes J.S. 2001. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia* **126**:563-568.
- Dukes J.S. and Mooney H.A. 2004. Disruption of ecosystem processes in western North America by invasive species *Revista Chilena de Historia Natural* **77**:411-437.
- Eason G. and Yarbrough L.D. 2002. The effects of riparian vegetation on bank stability. *Environmental & Engineering Geoscience* **8**:247-260.
- Ebeling S.K., Hensen I. and Auge H. 2008. The invasive shrub *Buddleja davidii* performs better in its introduced range. *Diversity and Distributions* **14**:225-233.
- Ehrenfeld J.G. 2003. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* **6**:503-523.
- Ehrenfeld J.G. 2006. A potential novel source of information for screening and monitoring the impact of exotic plants on ecosystems. *Biological Invasions* **8**:1511-1521.
- Ehrenfeld J.G. 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics* **41**:59-80.
- Ehrenfeld J.G., Kourtev K. and Huang W. 2001. Changes in soil functions following invasions of exotic understory plants in deciduous forests. *Ecological Applications* **11**:1287-1300.
- Elton C.S. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. The university of Chicago press, Chicago.
- Elwood J.W., Newbold J.D., O'Neill R.V. and Van Winkle W. 1983. Resource spiraling: An operational paradigm for analyzing lotic ecosystems. Pages 3-27 In Fontaine T.D. and Bartell S.M., editors. *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Science, Butterworth, USA.
- Emery S.L. and Perry J.L. 1996. Decomposition rates and phosphorus concentrations of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) and cattail (*Typha* spp.) in fourteen Minnesota wetlands. *Hydrobiologia* **323**:129-138.
- Emery S.M. 2007. Limiting similarity between invaders and dominant species in herbaceous plant communities? *Journal of Ecology* **95**:1027-1035.
- Emery S.M. and Gross K.L. 2006. Dominant species identity regulates invasibility of old-field plant communities. *Oikos* **115**:549-558.
- Facelli J.M. and Pickett S.T.M. 1991. Indirect effects of litter on woody seedlings subject to herb competition. *Oikos* **62**:129-138.

- Falk-Petersen J., Bohn T. and Sandlund O.T. 2006. On the numerous concepts in invasion biology. *Biological Invasions* **8**:1409-1424.
- Farrer E.C. and Goldberg D.E. 2009. Litter drives ecosystem and plant community changes in cattail invasion. *Ecological Applications* **19**:398-412.
- Fenesi A. and Botta-Dukat Z. 2010. Do short-lived and long-lived alien plant species differ regarding the traits associated with their success in the introduced range? *Biological Invasions* **12**:611-623.
- Feng Y.L., Auge H. and Ebeling S.K. 2007. Invasive *Buddleja davidii* allocates more nitrogen to its photosynthetic machinery than five native woody species. *Oecologia* **153**:501-510.
- Findlay S.E.G. and Arsuffi T.L. 1989. Microbial growth and detritus transformation during decomposition of leaf litter in a stream. *Freshwater Biology* **21**:261-269.
- Fletcher R.A. and Renney A.J. 1963. A growth inhibitor found in *Centaurea* spp. *Canadian Journal of Plant Science* **43**:475-481.
- Flindt M.R. and Lillebø A.I. 2005. Determination of total nitrogen and phosphorus in leaf litter. Pages 45-50 In Graça M.A.S., Bärlocher F. and Gessner M.O., editors. *Methods to study litter decomposition: A practical guide*. Springer Verlag, Berlin.
- Forcella F. and Harvey S.J. 1983. Relative abundance in an alien weed flora. *Oecologia* **59**:292-295.
- Forshay K.J. and Stanley E.H. 2005. Rapid nitrate loss and denitrification in a temperate river floodplain. *Biogeochemistry* **75**:43-64.
- Foster B.L., Smith V.H., Dickson T.L. and Hildebrand T. 2002. Invasibility and compositional stability in a grassland community: relationships to diversity and extrinsic factors. *Oikos* **99**:300-307.
- Foster J.R. 1992. Photosynthesis and Water Relations of the Floodplain Tree, Boxelder (*Acer negundo* L.). *Tree Physiology* **11**:133-149.
- Francis R.A. 2006. Allogenic and autogenic influences upon riparian vegetation dynamics. *Area* **38**:453-464.
- Friedman J.M. and Auble G.T. 1999. Mortality of riparian box elder from sediment mobilization and extended inundation. *Regulated Rivers-Research & Management* **15**:463-476.
- Friedman J.M., Osterkamp W.R. and Lewis W.M. 1996. The role of vegetation and bed-level fluctuation in the process of channel narrowing. *Geomorphology* **14**:341-351.
- Friedman J.M., Osterkamp W.R., Scott M.L. and Auble G.T. 1998. Downstream effects of dams on channel geometry and bottomland vegetation: regional patterns in the great plains. *Wetlands* **18**:619-633.

- Fuller D.Q. 2007. Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: Recent archaeobotanical insights from the old world. *Annals of Botany* **100**:903-924.
- Fustec E. and Lefeuvre J.C. 2000. Fonctions et valeurs des zones humides. Dunod, Paris.
- Galat D.L., Fredrickson L.H., Humburg D.D., Bataille K.J., Bodie J.R., Dohrenwend J., Gelwicks G.T., Havel J.E., Helmers D.L., Hooker J.B., Jones J.R., Knowlton M.F., Kubisiak J., Mazourek J., McColpin A.C., Renken R.B. and Semlitsch R.D. 1998. Flooding to restore connectivity of regulated, large-river wetlands - Natural and controlled flooding as complementary processes along the lower Missouri River. *Bioscience* **48**:721-733.
- Galbraith-Kent S.L. and Handel S.N. 2008. Invasive *Acer platanoides* inhibits native sapling growth in forest understorey communities. *Journal of Ecology* **96**:293-302.
- Galloway J.N., Dentener F.J., Capone D.G., Boyera E.W., Howarth R.W., Seitzinger S.P., Asner G.P., Cleveland C.C., Green P.A., Holland E.A., Karl D.M., Michaels A.F., Porter J.H., Townsend A.R. and Vörösmarty C.J. 2004. Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry* **70**: 153–226, 2004. **70**:153-126.
- Gerber E., Krebs C., Murrell C., Moretti M., Rocklin R. and Schaffner U. 2008. Exotic invasive knotweeds (*Fallopia* spp.) negatively affect native plant and invertebrate assemblages in European riparian habitats. *Biological Conservation* **141**:646-654.
- Gerry A.K. and Wilson S.D. 1995. The Influence of Initial Size on the Competitive Responses of 6 Plant-Species. *Ecology* **76**:272-279.
- Gessner M.O. and Chauvet E. 1994. Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. *Ecology* **75**:1807-1817.
- Gessner M.O. and Schwoerbel J. 1989. Leaching kinetics of fresh leaf-litter with implications for the current concept of leaf-processing in streams. *Archiv fuer Hydrobiologie* **115**:81-90.
- Ghersa C.M., de la Fuente E., Suarez S. and Leon R.J.C. 2002. Woody species invasion in the Rolling Pampa grasslands, Argentina. *Agriculture Ecosystems & Environment* **88**:271-278.
- Gillson L., Ekblom A., Willis K.J. and Froyd C. 2008. Holocene palaeo-invasions: the link between pattern, process and scale in invasion ecology? *Landscape Ecology* **23**:757-769.
- Glemin S. and Bataillon T. 2009. A comparative view of the evolution of grasses under domestication. *New Phytologist* **183**:273-290.
- Glenn E., Tanner R., Mendez S., Kehret T., Moore D., Garcia J. and Valdes C. 1998. Growth rates, salt tolerance and water use characteristics of native and invasive riparian plants from the delta of the Colorado River, Mexico. *Journal of Arid Environments* **40**:281-294.

- Godoy O., Castro-Díez P., Van Logtestijn R.S.P., Cornelissen J.H.C. and Valladares F. 2009. Leaf litter traits of invasive species slow down decomposition compared to Spanish natives: a broad phylogenetic comparison. *Oecologia* **162**:781-790.
- Goodson J.M., Gurnell A.M., Angold P.G. and Morrissey I.P. 2001. Riparian seed banks: structure, process and implications for riparian management. *Progress in Physical Geography* **25**:301-325.
- Gordon D.R. and Rice K.J. 2000. Competitive suppression of *Quercus douglasii* (Fagaceae) seedling emergence and growth. *American Journal of Botany* **87**:986-994.
- Graf W.L. 1978. Fluvial adjustments to spread of tamarisk in Colorado plateau region. *Geological Society of America Bulletin* **89**:1491-1501.
- Graf W.L. 2006. Downstream hydrologic and geomorphic effects of large dams on American rivers. *Geomorphology* **79**:336-360.
- Green J.L. and Ostling A. 2003. Endemics-area relationships: The influence of species dominance and spatial aggregation. *Ecology* **84**:3090-3097.
- Greenwood H., O'Dowd D.J. and Lake P.S. 2004. Willow (*Salix x rubens*) invasion of the riparian zone in south-eastern Australia: reduced abundance and altered composition of terrestrial arthropods. *Diversity and Distributions* **10**:485-492.
- Gregory S.V., Swanson F.J., McKee W.A. and Cummins K.W. 1991. An ecosystem perspective of riparian zones. *BioSciences* **41**:540-551.
- Grime J.P. 1974. Vegetation Classification by Reference to Strategies. *Nature* **250**:26-31.
- Grime J.P. 2002. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties John Wiley & Sons, New York.
- Grime J.P., Cornelissen J.H.C., Thompson K. and Hodgson J.G. 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos* **77**:489-494.
- Grime J.P., Hodgson J.G. and Hunt R. 2007. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. 2nd edn. edition. Castlepoint Press, Colvend.
- Gurevitch J. and Padilla D.K. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology & Evolution* **19**:470-474.
- Gurevitch J. and Unnasch R.S. 1989. Experimental removal of a dominant species at two levels of soil fertility. *Canadian Journal of Botany* **67**:3470-3477.
- Gurnell A., Thompson K., Goodson J. and Moggridge H. 2008. Propagule deposition along river margins: linking hydrology and ecology. *Journal of Ecology* **96**:553-565.

- Gurnell A.M., Petts G.E., Hannah D.M., Smith B.P.G., Edwards P.J., Kollmann J., Ward J.V. and Tockner K. 2001. Riparian vegetation and island formation along the gravel-bed Fiume Tagliamento, Italy. *Earth Surface Processes and Landforms* **26**:31-62.
- Gurtz M.E. and Tate C.M. 1988. Hydrologic influences on leaf decomposition in a channel and adjacent bank of a gallery forest stream. *American Midland Naturalist* **120**:11-21.
- Hall B.A. 1954. Variability in the floral anatomy of *Acer negundo*. *American Journal of Botany* **41**.
- Harlan J.R. 1992. Origin and processes of domestication. Page 381 In Chapman G.P., editor. *Grass evolution and domestication*. Calbridge University Press, Cambridge.
- Harner M.J., Crenshaw C.L., Abelho M., Stursova M., Shah J.J.F. and Sinsabaugh R.L. 2009. Decomposition of leaf litter from a native tree and an actinorhizal invasive across riparian habitats. *Ecological Applications* **19**:1135-1146.
- Hastings A., Byers J.E., Crooks J.A., Cuddington K., Jones C.G., Lambrinos J.G., Talley T.S. and Wilson W.G. 2007. Ecosystem engineering in space and time. *Ecology Letters* **10**:153-164.
- Hättenschwiler S. and Vitousek P.M. 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution* **15**:238-243.
- Haycock N., Burt T., Goulding K. and Pinay G. 1996. Buffer zones: their processes and potential in water protection. Haycock Associated Limited, St Alban.
- Hefting M., Clement J.C., Dowrick D., Cosandey A.C., Bernal S., Cimpian C., Tatur A., Burt T.P. and Pinay G. 2004. Water table elevation controls on soil nitrogen cycling in riparian wetlands along a European climatic gradient. *Biogeochemistry* **67**:113-134.
- Heiler G., Hein T., Schiemer F. and Bornette G. 1995. Hydrological connectivity and flood pulses as the central aspects for the integrity of a river-floodplain system. *Regulated Rivers: Research & Management* **11**:351-361.
- Hein T., Baranyi C., Herndl G.J., Wanek W. and Schiemer F. 2003. Allochthonous and autochthonous particulate organic matter in floodplains of the River Danube: the importance of hydrological connectivity. *Freshwater Biology* **48**:220-232.
- Hejda M. and Pysek P. 2006. What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? *Biological Conservation* **132**:143-152.
- Hejda M., Pysek P. and Jarosik V. 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology* **97**:393-403.
- Herbert D. 1976. Stoichiometric aspect of microbial growth. Pages 1-30 In Dean A.C.R., editor. *Continuous culture: 6 applications and new fields*. Ellis Horwood, New York.

- Herrera A.M. and Dudley T.L. 2003. Reduction of riparian arthropod abundance and diversity as a consequence of giant reed (*Arundo donax*) invasion. *Biological Invasions* **5**:167-177.
- Herron G.J., Sheley R.L., Maxwell B.D. and Jacobsen J.S. 2001. Influence of nutrient availability on the interaction between spotted knapweed and bluebunch wheatgrass. *Restoration Ecology* **9**:326-331.
- Hieber M. and Gessner M.O. 2002. Contribution of stream detritivores, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. *Ecology* **83**:1026-1038.
- Hierro J.L., Maron J.L. and Callaway R.M. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* **93**:5-15.
- Hillebrand H., Bennett D.M. and Cadotte M.W. 2008. Consequences of dominance: A review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* **89**:1510-1520.
- Hladyz S., Gessner M.O., Giller P.S., Pozo J. and Woodward G. 2009. Resource quality and stoichiometric constraints on stream ecosystem functioning. *Freshwater Biology* **54**:957-970.
- Hobbs R.J. 1989. The nature and effects of disturbance relative to invasions. Pages 389-405 In Drake J.A., Mooney H.A., Di Castri F., Groves R.H., Kruger F.J., Rejmanek M. and Williamson M., editors. *Biological invasions: a global perspective*. John Wiley & Sons, New York.
- Hobbs R.J. and Atkins L. 1988. Effect of disturbance and nutrient addition on native and introduced annuals in plant communities in the Western Australian wheatbelt. *Australian Journal of Ecology* **13**:171-179.
- Hobbs R.J. and Huenneke L.F. 1992. Disturbance, diversity, and invasion - Implications for conservations. *Conservation Biology* **6**:324-337.
- Hobbs R.J. and Mooney H.A. 1986. Community changes following shrub invasion of grassland. *Oecologia* **70**:508-513.
- Hodkinson D.J. and Thompson K. 1997. Plant dispersal: The role of man. *The Journal of Applied Ecology* **34**:1484-1496.
- Holly D.C., Ervin G.N., Jackson C.R., Diehl S.V. and Kirker G.T. 2009. Effect of an invasive grass on ambient rates of decomposition and microbial community structure: a search for causality. *Biological Invasions* **11**:1855-1868.
- Hood W.G. and Naiman R.J. 2000. Vulnerability of riparian zones to invasion by exotic vascular plants. *Plant Ecology* **148**:105-114.
- Horn P. 1997. Seasonal dynamics of aerial biomass of *Fallopia japonica*. Pages 203-206 In Brock J.H., Wade M., Pysek P. and Green D., editors. *Plant invasions: Studies from North America and Europe*. Backhuys, Leiden.

- Houghton P.J., Mensah A.Y., Iessa N. and Liao Y.H. 2003. Terpenoids in *Buddleja*: relevance to chemosystematics, chemical ecology and biological activity. *Phytochemistry* **64**:385-393.
- Houlahan J.E. and Findlay C.S. 2004. Effect of invasive plant species on temperate wetland plant diversity. *Conservation Biology* **18**:1132-1138.
- Hrázský Z. 2005. *Acer negundo* L. in the Czech Republic:invaded habitats and potential distribution modelling. Master Thesis. University of South Bohemia, České Budějovice.
- Huenneke L.F. and Thompson J.K. 1994. Potential interference between a threatened endemic thistle and an invasive nonnative plant. *Conservation Biology* **9**:416-425.
- Huenneke L.F. and Thomson J.K. 1995. Potential Interference between a Threatened Endemic Thistle and an Invasive Nonnative Plant. *Conservation Biology* **9**:416-425.
- Hughes F., Vitousek P.M. and Tunison T. 1991. Alien grass invasion and fire in the seasonal submontane zone of Hawai'i. *Ecology* **72**:743-747.
- Hughes F.M.R. 1997. Floodplain biogeomorphology. *Progress in Physical Geography* **21**:501-529.
- Hughes F.M.R., Adams W.M., Muller E., Nilsson C., Richards K.S., Barsoum N., Decamps H., Foussadier R., Girel J., Guillo H., Hayes A., Johansson M., Lambs L., Pautou G., Peiry J.L., Perrow M., Vautier F. and Winfield M. 2001. The importance of different scale processes for the restoration of floodplain woodlands. *Regulated Rivers-Research & Management* **17**:325-345.
- Hughes F.M.R. and Rood S.B. 2003. Allocation of river flows for restoration of floodplain forest ecosystems: A review of approaches and their applicability in Europe. *Environmental Management* **32**:12-33.
- Hulme P.E. 2008. Contrasting alien and native plant species-area relationships: the importance of spatial grain and extent. *Global Ecology and Biogeography* **17**:641-647.
- Hulme P.E. and Bremner E.T. 2006. Assessing the impact of *Impatiens glandulifera* on riparian habitats: partitioning diversity components following species removal. *Journal of Applied Ecology* **43**:43-50.
- Hulme P.E., Pyšek P., Nentwig W. and Vilà M. 2009. Will threat of biological invasions unite the European Union? *Science* **324**:40-41.
- Hupp C.R. 1992. Riparian vegetation recovery patterns following stream channelization - A geomorphic perspective. *Ecology* **73**:1209-1226.
- Huston M. 1979. General hypothesis of species diversity. *American Naturalist* **113**:81-101.
- Huston M. and Smith T. 1987. Plant succession - Life-history and competition. *American Naturalist* **130**:168-198.

- Inderjit, editor. 2004. Weed biology and management. Kluwer Academic, Dordrecht.
- Inderjit. 2005. Plant invasions: habitat invasibility and dominance of invasive plant species. *Plant and Soil* **277**:1-5.
- Jakobs G., Weber E. and Edwards P.J. 2004. Introduced plants of the invasive *Solidago gigantea* (Asteraceae) are larger and grow denser than conspecifics in the native range. *Diversity and Distributions* **10**:11-19.
- James M. 1996. Le dépérissement des boisements riverains de la Garonne: évaluation à partir de données de structure forestière et de télédétection à haute résolution spatiale. PhD Thesis. University Toulouse III, Toulouse.
- Janssen M.A. and Walker K.F. 1999. Processing of riparian and wetland plant litter in the River Murray, South Australia. *Hydrobiologia* **411**.
- Jansson R., Nilsson C. and Renofalt B. 2000. Fragmentation of riparian floras in rivers with multiple dams. *Ecology* **81**:899-903.
- Jarvela J. 2002. Flow resistance of flexible and stiff vegetation: a flume study with natural plants. *Journal of Hydrology* **269**:44-54.
- Johnstone I.M. 1986. Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. *Biological Review* **61**:369-394.
- Jones C.G., Lawton J.H. and Shachak M. 1994. Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos* **69**:373-386.
- Jones C.G., Lawton J.H. and Shachak M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* **78**:1946-1957.
- Junk W.J., Bayley P.B. and Sparks R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. Pages 110-127 In Dodge D.P., editor. International Large River Symposium (LARS). Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences.
- Kappes H., Lay R. and Topp W. 2007. Changes in different trophic levels of litter-dwelling macrofauna associated with giant knotweed invasion. *Ecosystems* **10**:734-744.
- Keane R.M. and Crawley M.J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* **17**:164-170.
- Kim Y.S., Hwangb C.S. and Shinb D.H. 2005. Volatile constituents from the leaves of *Polygonum cuspidatum* S. et Z. and their anti-bacterial activities. *Food Microbiology* **22**:139-144.
- Klimešová J. 1994. The effects of timing and duration of floods on growth of young plants of *Phalaris arundinacea* L. and *Urtica dioica* L. - an Experimental study. *Aquatic Botany* **48**:21-29.

- Knops J.M.H., Tilman D., Haddad N.M., Naeem S., Mitchell C.E., Haarstad J., Ritchie M.E., Howe K.M., Reich P.B., Siemann E. and Groth J. 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters* **2**:286-293.
- Kolb T.E., Hart S.C. and Amundson R. 1997. Boxelder water sources and physiology at perennial and ephemeral stream sites in Arizona. *Tree Physiology* **17**:151-160.
- Kozlowski T.T. 2002. Physiological-ecological impacts of flooding on riparian forest ecosystems. *Wetlands* **22**:550-561.
- Krivanek M., Pysek P. and Jarosik V. 2006. Planting history and propagule pressure as predictors of invasion by woody species in a temperate region. *Conservation Biology* **20**:1487-1498.
- Krom M.D. 1980. Spectrophotometric determination of ammonia : A study of a modified Berthelot reaction using salicylate and dichloroisocyanurate. *The Analyst* **105**:305-316.
- Kwiatkowska A.J., Spalik K., Michalak E., Palinska A. and Panufnik D. 1997. Influence of the size and density of *Carpinus betulus* on the spatial distribution and rate of deletion of forest-floor species in thermophilous oak forest. *Plant Ecology* **129**:1-10.
- Ladenburger C.G., Hild A.L., Kazmer D.J. and Munn L.C. 2006. Soil salinity patterns in *Tamarix* invasions in the Bighorn Basin, Wyoming, USA. *Journal of Arid Environments* **65**:111-128.
- Lake J.C. and Leishman M.R. 2004. Invasion success of exotic in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation* **117**:215-226.
- Lamarque L. 2006. Théories des invasions biologiques et analyses expérimentales des traits physiologiques chez une espèce invasive (*Acer negundo*) et des espèces natives des ripisylves du sud de la France. Master Thesis. University Bordeaux 1, Bordeaux.
- Langhans S.D. 2006. Riverine floodplain heterogeneity as a controller of organic matter dynamics and terrestrial invertebrate distribution. PhD Thesis. Swiss federal institute of technology, Zurich.
- Langhans S.D., Tiegs S.D., Gessner M.O. and Tockner K. 2008. Leaf-decomposition heterogeneity across a riverine floodplain mosaic. *Aquatic Sciences* **70**:337-346.
- Langhans S.D. and Tockner K. 2006. The role of timing, duration, and frequency of inundation in controlling leaf litter decomposition in a river-floodplain ecosystem (Tagliamento, northeastern Italy). *Oecologia* **147**:501-509.
- Langlade L.R. 1994. Dynamique de colonisation de la végétation pionnière des bancs de galets en rivière. PhD Thesis. Université de Toulouse III, Toulouse.
- Lawton J.H. 1994. What do species do in ecosystems. *Oikos* **71**:367-374.

- Lawton J.H. and Brown J.J. 1993. Redundancy in ecosystems. Pages 255-270 In Schulze E.D. and Mooney H.A., editors. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer, Berlin.
- Le Maitre D.C., van Wilgen B.W., Gelderblom C.M., Bailey C., Chapman R.A. and Nel J.A. 2002. Invasive alien trees and water resources in South Africa: case studies of the costs and benefits of management. *Forest Ecology and Management* **160**:143-159.
- Lecerf A., Patfield D., Boiche A., Riipinen M.P., Chauvet E. and Dobson M. 2007. Stream ecosystems respond to riparian invasion by Japanese knotweed (*Fallopia japonica*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **64**:1273-1283.
- Lecerf A., Usseglio-Polatera P., Charcosset J.Y., Lambrigot D., Bracht B. and Chauvet E. 2006. Assessment of functional integrity of eutrophic streams using litter breakdown and benthic macroinvertebrates. *Archiv fuer Hydrobiologie* **165**:105-126.
- Leishman M.R., Haslehurst T., Ares A. and Baruch Z. 2007. Leaf trait relationships of native and invasive plants: community- and global-scale comparisons. *New Phytologist* **176**:635-643.
- Leishman M.R., Thomson V.P. and Cooke J. 2010. Native and exotic invasive plants have fundamentally similar carbon capture strategies. *Journal of Ecology* **98**:28-42.
- Lenz T.I. and Facelli J.M. 2003. Shade facilitates an invasive stem succulent in a chenopod shrubland in South Australia. *Austral Ecology* **28**:480-490.
- Levin D.A., FranciscoOrtega J. and Jansen R.K. 1996. Hybridization and the extinction of rare plant species. *Conservation Biology* **10**:10-16.
- Levine C.M. and Stromberg J.C. 2001. Effects of flooding on native and exotic plant seedlings: implications for restoring south-western riparian forests by manipulating water and sediment flows. *Journal of Arid Environments* **49**:111-131.
- Levine J.M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science* **288**:852-854.
- Levine J.M. and D'Antonio C.M. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* **87**:15-26.
- Leyer I. 2005. Predicting plant species' responses to river regulation: the role of water level fluctuations. *Journal of Applied Ecology* **42**:239-250.
- Liao C., Peng R., Luo Y., Zhou X., Wu X., Fang C., Chen J. and Li B. 2008a. Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytologist* **177**:706-714.
- Liao C.Z., Luo Y.Q., Fang C.M., Chen J.K. and Li B. 2008b. Litter pool sizes, decomposition, and nitrogen dynamics in *Spartina alterniflora*-invaded and native coastal marshlands of the Yangtze Estuary. *Oecologia* **156**:589-600.

- Lippincott C.L. 2000. Effects of *Imperata cylindrica* (L.) Beauv. (cogongrass) invasion on fire regime in Florida Sandhill (USA) *Natural Areas Journal* **20**:140-149.
- Lodge D.M. 1993. Biological invasions - Lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **8**:133-137.
- Lonsdale W.M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* **80**:1522-1536.
- Loope L.L., Sanchez P.G., Tarr P.W., Loope W.L. and Anderson R.L. 1988. Biological invasions of arid land nature reserves. *Biological Conservation* **44**:95-118.
- Loreau M., Naeem S. and Inchausti P. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning. Oxford University Press, Oxford.
- Lososová Z., Chytrý M., Kühn I., Hájek O., Horáková V., Pyšek P. and Tichný L. 2006. Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **8**:69-81.
- Lowrance R.R. and Leonard R.A. 1988. Stream nutrient dynamics on coastal plain watershed. *Journal of Environmental Quality* **17**:734-740.
- Lyell C. 1837. Principles of geology. John Murray, London.
- Lyons J., Trimble S.W. and Paine L.K. 2000. Grass versus trees: Managing riparian areas to benefit streams of central North America. *Journal of the American Water Resources Association* **36**:919-930.
- Lyons K.G., Brigham C.A., Traut B.H. and Schwartz M.W. 2005. Rare species and ecosystem functioning. *Conservation Biology* **19**:1019-1024.
- Lyons K.G. and Schwartz M.W. 2001. Rare species loss alters ecosystem function - invasion resistance. *Ecology Letters* **4**:358-365.
- M.E.A. 2005. Ecosystems and human well-being: Synthesis. Island Press, Washington.
- MacArthur R. and Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* **101**:377-385.
- MacDougall A.S., Gilbert B. and Levine J.M. 2009. Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology* **97**:609-615.
- MacDougall A.S. and Turkington R. 2005. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology* **86**:42-55.
- Mack M.C. and D'Antonio C.M. 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology & Evolution* **13**:195-198.

- Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W.M., Evans H., Clout M. and Bazzaz F.A. 2000. Biotic invasions: cause , epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications* **10**:689-710.
- Maeglin R.R. and Ohmann L.F. 1973. Boxelder (*Acer negundo*): A review and commentary. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **100**:357-363.
- Magurran A.E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Oxford.
- Malanson G.P. 1993. Riparian landscapes. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maron J.L., Vila M., Bommarco R., Elmendorf S. and Beardsley P. 2004. Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs* **74**:261-280.
- Martin T.L., Kaushik N.K., Trevors J.T. and Whiteley H.R. 1999. Review: Denitrification in temperate climate riparian zones. *Water Air and Soil Pollution* **111**:171-186.
- Maskell L.C., Bullock J.M., Smart S.M., Thompson K. and Hulme P.E. 2006. The distribution and habitat associations of non-native plant species in urban riparian habitats. *Journal of Vegetation Science* **17**:499-508.
- McCook L.J. 1994. Understanding ecological community succession - Causal-models and theories, a review. *Vegetatio* **110**:115-147.
- McKinney M.L. and Lockwood J.L. 1999. Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* **14**:450-453.
- Melbourne B.A., Cornell H.V., Davies K.S., Dugaw C.J., Elmendorf S., Freestone A.L., Hall R.J., Harrison S., Hastings A., Holland M., Holyoak M., Lambrinos J., Moore K. and Yokomizo H. 2007. Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecology Letters* **10**:77-94.
- Melgoza G., Nowak R.S. and Tausch R.J. 1990. Soil-water exploitation after fire - Competition between *Bromus tectorum* (cheatgrass) and 2 native species. *Oecologia* **83**:7-13.
- Melillo J.M., Aber J.D. and Muratore J.F. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* **63**:621-626.
- Mesléard F., Ham L.T., Boy V., Vanwijck C. and Grillas P. 1993. Competition between an introduced and an indigenous species - The case of *Paspalum paspalodes* (Michx) Schribner and *Aeluropus littoralis* (Gouan) in the Camargue (Southern France). *Oecologia* **94**:204-209.
- Middleton B.A., van der Valk A.G., Williams R.L., Mason D.H. and Davis C.B. 1992. Litter decomposition in an Indian monsoonal wetland overgrown with *Paspalum distichum* Wetlands **12**:37-44.

- Mills E., Strayer D.L., Scheuerell M.D. and Carlton J.T. 1996. Exotic species in the Hudson River basin: a history of invasions and introductions *Estuaries* **19**:814-823.
- Mills L.S., Soulé M.E. and Doak D.F. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience* **43**:219-224.
- Mitchell C.E., Agrawal A.A., Bever J.D., Gilbert G.S., Hufbauer R.A., Klironomos J.N., Maron J.L., Morris W.F., Parker I.M., Power A.G., Seabloom E.W., Torchin M.E. and Vazquez D.P. 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters* **9**:726-740.
- Moggridge H.L. and Gurnell A.M. 2010. Hydrological controls on the transport and deposition of plant propagules within riparian zones. *River Research and Applications* **26**:512-527.
- Mortenson S.G. and Weisberg P.J. 2010. Does river regulation increase the dominance of invasive woody species in riparian landscapes? *Global Ecology and Biogeography* **19**:562-574.
- Mummenhoff K. and Franzke A. 2007. Gone with the bird: late Tertiary and Quaternary intercontinental long-distance dispersal and allopolyploidization in plants. *Systematics and Biodiversity* **5**:255-260.
- Musil C.F. 1993. Effect of invasive Australian *Acacias* on the regeneration, growth and nutrient chemistry of south African lowland fynbos. *Journal of Applied Ecology* **30**:361-372.
- Myers J. and Bazely D. 2003. Ecology and control of introduced plants. Cambridge University Press, Cambridge.
- Naeem S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology* **12**:39-45.
- Naeem S., Knops J.M.H., Tilman D., Howe K.M., Kennedy T. and Gale S. 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* **91**:97-108.
- Nagler P.L., Glenn E.P., Thompson T.L. and Huete A. 2004. Leaf area index and normalized difference vegetation index as predictors of canopy characteristics and light interception by riparian species on the Lower Colorado River. *Agricultural and Forest Meteorology* **125**:1-17.
- Naiman R.J., Bechtold J.S., Beechie T.J., Latterell J.J. and Van Pelt R. 2010. A process-based view of floodplain forest patterns in coastal river valleys of the Pacific Northwest. *Ecosystems* **13**:1-31.
- Naiman R.J. and Décamps H., editors. 1990. The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones. The Partenon Publishing Group, Carnforth.
- Naiman R.J. and Décamps H. 1997. The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**:621-658.
- Naiman R.J., Décamps H. and McClain M.E. 2005. Riparia: ecology, conservation and management of streamside communities. Elsevier Academic Press, Burlington.

- Naiman R.J., Decamps H., Pastor J. and Johnston C.A. 1988. The potential importance of boundaries to fluvial ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* **7**:289-306.
- Naiman R.J., Decamps H. and Pollock M. 1993. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological Applications* **3**:209-212.
- Naiman R.J., Fetherston K.L., McKay S. and Chen J. 1997. Riparian forests. In Naiman R.J. and Bilby R.E., editors. *River ecology and management: lessons from the Pacific coastal region*. Springer Verlag, New York.
- Nathan R. 2006. Long-distance dispersal of plants. *Science* **313**:786-788.
- Nernberg D. and Dale M.R.T. 1997. Competition of five native prairie grasses with *Bromus inermis* under three moisture regimes. *Canadian Journal of Botany* **75**:2140-2145.
- NFISO11263. 1995. Qualité du sol - Dosage du phosphore, Paris.
- Nilsson C., Grelsson G., Johansson M. and Sperens U. 1989. Patterns of plant species richness along riverbanks. *Ecology* **70**:77-84.
- Nilsson C., Reidy C.A., Dynesius M. and Revenga C. 2005. Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science* **308**:405-408.
- Nilsson C., Xiong S., Johansson M.E. and Vought L.B.-M. 1999. Effects of leaf-litter accumulation on riparian plant diversity across Europe. *Ecology* **80**:1770-1775.
- Nilsson M.C. and Wardle D.A. 2005. Understory vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment* **3**:421-428.
- Novak S.J. 2007. The role of evolution in the invasion process. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**:3671-3672.
- Novak S.J. and Mack R.N. 2005. Genetic bottlenecks in alien plant species. Pages 201-228 In Sax D.F., Stachowicz J.J. and Gaines S.D., editors. *Species invasions: Insights into ecology, evolution, and biogeography*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- O'Hanlon-Manners D.L. and Kotanen P.M. 2006. Losses of seeds of temperate trees to soil fungi: effects of habitat and host ecology. *Plant Ecology* **187**:49-58.
- Olsen S.R. 1954. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. *Circular of United States Department of Agriculture* **939**:1-19.
- Olson J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* **44**:322-331.
- Orr S.P., Rudgers J.A. and Clay K. 2005. Invasive plants can inhibit native tree seedlings: testing potential allelopathic mechanisms. *Plant Ecology* **181**:153-165.

- Osterkamp W.R. 1998. Processes of fluvial island formation, with examples from Plum Creek, Colorado and Snake River, Idaho. *Wetlands* **18**:530-545.
- Ostrofsky M.L. 1997. Relationship between chemical characteristics of autumn-shed leaves and aquatic processing rates. *Journal of the North American Benthological Society* **16**:750-759.
- Osvald H. 1948. Toxic exudates from the roots of *Agropyron repens*. *Journal of Ecology* **39**:192-193.
- Otto S., Groffman P.M., Findlay S.E.G. and Arreola A.E. 1999. Invasive plant species and microbial processes in a tidal freshwater marsh. *Journal of Environmental Quality* **28**:1252-1257.
- Parendes L.A. and Jones J.A. 2000. Role of light availability and dispersal in exotic plant invasion along roads and streams in the H. J. Andrews Experimental Forest, Oregon. *Conservation Biology* **14**:64-75.
- Parker I.M. and Gilbert G.S. 2007. When there is no escape: The effects of natural enemies on native, invasive, and noninvasive plants. *Ecology* **88**:1210-1224.
- Parker I.M., Mertens S.K. and Schemske D.W. 1993. Distribution of 7 native and 2 exotic plants in a tallgrass prairie in Southeastern Wisconsin - The importance of human disturbance. *American Midland Naturalist* **130**:43-55.
- Patra K.A., Abbadie L., Clays-Josserand A., Degrange V., Grayston S.J., Loiseau P., Louault F., Mahmood S., Nazaret S., Philippot L., Poly F., Prosser J.I., Richaume A. and Le Roux X. 2005. Effect of grazing on microbial functional groups involved in soil N dynamics. *Ecological Monographs* **75**:65-80.
- Pavlik B.M. 1983. Nutrient and productivity relations of the dune grasses *Ammophila arenaria* and *Elymus mollis*. II. Growth and patterns of dry matter and nitrogen allocation as influenced by nitrogen *Oecologia* **57**:233-238.
- Pereira A.P., Graça M.A.S. and Molles M. 1998. Leaf litter decomposition in relation to litter physico-chemical properties, fungal biomass, arthropod colonization, and geographical origin of plant species. *Pedobiologia* **42**:316-327.
- Peterjohn W.T. and Correll D.J. 1984. Nutrient dynamics in an agricultural watershed: observations on the role of riparian forest. *Ecology* **65**:12.
- Petersen H. and Luxton M. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* **39**:288-388.
- Peterson D.L. and Rolfe G.L. 1982. Nutrient dynamics and decomposition of litterfall in floodplain and upland Forests of central Illinois. *Forest Science* **28**:667-681.
- Piégay H., Pautou G. and Ruffinoni C. 2003. Les forêts riveraines des cours d'eau: écologie, fonctions et gestion. Institut pour le Développement Forestier, Paris.

- Pifanelli P., Ramsay L., Waugh R., Benabdelmouna A., D'Hont A., Hollricher K., Jørgensen J.H., Schulze-Lefert P. and Panstruga R. 2004. A barley cultivation-associated polymorphism conveys resistance to powdery mildew. *Nature* **430**:887-891.
- Pigott C.D. 1971. Analysis of the response of *Urtica dioica* to phosphate. *New Phytologist* **70**:953-966.
- Pigott C.D. and Taylor K. 1964. The distribution of some woodland herbs in relation to the supply of nitrogen and phosphorus in the soil. *The Journal of Animal Ecology* **33**:175-185.
- Pimentel D., Pimentel M. and Wilson A. 2007. Plant, animal, and microbe invasive species in the United States and world. Pages 315-330 In Nentwig W., editor. *Biological invasions*. Springer Verlag, Berlin.
- Pimentel D., Zuniga R. and Morrison D. 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* **52**:273-288.
- Pinay G., Black V.J., Planty-Tabacchi A.M., Gumero B. and Décamps H. 2000. Geomorphic control of denitrification in large river floodplain soils. *Biogeochemistry* **50**:163-182.
- Pinay G., Ruffinoni C. and Fabre A. 1995. Nitrogen cycling in 2 riparian forest soils under different geomorphic conditions. *Biogeochemistry* **30**:9-29.
- Planty-Tabacchi A.M., Tabacchi E., Naiman R.J., Deferrari C. and Decamps H. 1996. Invasibility of species-rich communities in riparian zones. *Conservation Biology* **10**:598-607.
- Planty-Tabacchi A.M. 1993. Invasions des corridors riverains fluviaux par des espèces végétales d'origine étrangère. PhD Thesis. Université Paul Sabatier - Toulouse III, Toulouse.
- Plowman A.B. 1915. Is the box elder a maple? A study of the comparative anatomy of *negundo*. *Botanical Gazette* **60**:169-192.
- Poff N.L., Allan J.D., Bain M.B., Karr J.R., Prestegard K.L., Richter B.D., Sparks R.E. and Stromberg J.C. 1997. The natural flow regime. *Bioscience* **47**:769-784.
- Pollock M.M., Naiman R.J. and Hanley T.A. 1998. Plant species richness in riparian wetlands - A test of biodiversity theory. *Ecology* **79**:94-105.
- Prach K. and Pyšek P. 1999. How do species dominating in succession differ from others? *Journal of Vegetation Science* **10**:383-392.
- Prach K., Pyšek P. and Marek B. 2001. Spontaneous vegetation succession in human-disturbed habitats: a pattern across seres. *Applied Vegetation Science* **4**:83-88.
- Predick K.I. and Turner M.G. 2008. Landscape configuration and flood frequency influence invasive shrubs in floodplain forests of the Wisconsin River (USA). *Journal of Ecology* **96**:91-102.

- Pringle A., Bever J.D., Gardes M., Parent J.L., Rillig M.C. and Klironomos J.N. 2009. Mycorrhizal symbioses and plant invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics and Biodiversity* **40**:699-715.
- Prinsloo F.W. and Scott D.F. 1999. Streamflow responses to the clearing of alien invasive trees from riparian zones at three sites in the Western Cape province. *Southern African Forestry Journal* **185**:1-7.
- Punja Z.K. 2001. Genetic engineering of plants to enhance resistance to fungal pathogens - A review of progress and future prospects. *Canadian Journal of Plant Pathology-Revue Canadienne De Phytopathologie* **23**:216-235.
- Pyšek P., Jarosik V., Hulme P.E., Kuhn I., Wild J., Arianoutsou M., Bacher S., Chiron F., Didziulis V., Essl F., Genovesi P., Gherardi F., Hejda M., Kark S., Lambdon P.W., Desprez-Loustau M.L., Nentwig W., Pergl J., Pobljsaj K., Rabitsch W., Roques A., Roy D.B., Shirley S., Solarz W., Vila M. and Winter M. 2010. Disentangling the role of environmental and human pressures on biological invasions across Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**:12157-12162.
- Pyšek P., Lambdon P.W., Arianoutsou M., Kühn I., Pino J. and Winter M. 2009. Alien vascular plants of Europe. Pages 43–61 In Drake J.A., editor. *DAISIE Handbook of alien species in Europe*. Springer Verlag, Berlin.
- Pyšek P. and Prach K. 1993. Plant invasions and the role of riparian habitats - A comparison of 4 species alien to central Europe. *Journal of Biogeography* **20**:413-420.
- Pyšek P., Prach K. and Šmilauer P. 1995. Relating invasion success to plant traits: an analysis of the Czech alien flora. Page 274 In Pyšek P., Prach K., Rejmanek M. and Wade M., editors. *Plant invasions. General aspects and special problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Pyšek P. and Pyšek A. 1995. Invasion by *Heracleum-Mantegazzianum* in Different Habitats in the Czech-Republic. *Journal of Vegetation Science* **6**:711-718.
- Pyšek P. and Richardson D.M. 2007. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? Pages 97-125 In Nentwig W., editor. *Biological invasions*. Springer-Verlag, Berlin.
- Rabotnov T.A. 1982. Importance of the evolutionary approach to the study of allelopathy. *Translated from Ékologia* **3**:5-8.
- Rameau J.C., Mansion D., Dumé G., Timbal J., Lecoïnte A., Dupont P. and Keller R. 1989. Flore forestière française, guide écologique illustré. Institut pour le développement forestier edition.
- Ramp P.F. and Stephenson S.N. 1988. Gender dimorphism in growth and mass partitioning by box-elder (*Acer negundo* L.). *American Midland Naturalist* **119**:420-430.

- Reddy K.R. and Patrick Jr W.H. 1975. Effect of alternance aerobic and anaerobic conditions on redox potential, organic matter decomposition and nitrogen loss in a flooded soil. *Soil Biology & Biochemistry* **7**:87-94.
- Reinhart K.O. and Callaway R.M. 2004. Soil biota facilitate exotic *Acer* invasions in Europe and North America. *Ecological Applications* **14**:1737-1745.
- Reinhart K.O., Greene E. and Callaway R.M. 2005. Effects of *Acer platanoides* invasion on understory plant communities and tree regeneration in the northern Rocky Mountains. *Ecography* **28**:573-582.
- Reinhart K.O., Gurnee J., Tirado R. and Callaway R.M. 2006. Invasion through quantitative effects: Intense shade drives native decline and invasive success. *Ecological Applications* **16**:1821-1831.
- Reinhart K.O. and VandeVoort R. 2006. Effect of native and exotic leaf litter on macroinvertebrate communities and decomposition in a western Montana stream. *Diversity and Distributions* **12**:776-781.
- Rejmanek M. and Pitcairn M.J. 2002. When eradication of exotic pest plants a realistic goal? Pages 245-253 In Veitch C.R. and Clout M.N., editors. *Turning the tide: the eradication of exotic species*. IUCN, Cambridge.
- Rhymer J.M. and Simberloff D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**:83-109.
- Ricciardi A. 2007. Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conservation Biology* **21**:329-336.
- Richards K., Brasington J. and Hughes F. 2002. Geomorphic dynamics of floodplains: ecological implications and a potential modelling strategy. *Freshwater Biology* **47**:559-579.
- Richardson D.M., Allsopp N., D'Antonio C.M., Milton S.J. and Rejmanek M. 2000a. Plant invasions. The role of mutualisms. *Biological Review*:66-93.
- Richardson D.M., Holmes P.M., Esler K.J., Galatowitsch S.M., Stromberg J.C., Kirkman S.P., Pysek P. and Hobbs R.J. 2007. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions* **13**:126-139.
- Richardson D.M., Macdonald I.A.W., Hoffmann J.H. and Henderson L. 1997. 'Alien plant invasions'. Pages 534-570 In Cowling R.M., Richardson D.M. and Pierce S.M., editors. *Vegetation of Southern Africa*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour G., Dane Panetta F. and West C.J. 2000b. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* **6**:93-107.

- Rijmenams J. 1984. Distribution of *Urtica dioica* L. and *Rubus fruticosus* L. (+ agg.) in relation to edaphic factors in cultivated poplar woods. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* **19**:83-87.
- Rood S.B., Braatne J.H. and Hughes F.M.R. 2003. Ecophysiology of riparian cottonwoods: stream flow dependency, water relations and restoration. *Tree Physiology* **23**:1113-1124.
- Rood S.B., Samuelson G.M., Braatne J.H., Gourley C.R., Hughes F.M.R. and Mahoney J.M. 2005. Managing river flows to restore floodplain forests. *Frontiers in Ecology and the Environment* **3**:193-201.
- Rooth J.E., Stevenson J.C. and Cornwall J.C. 2003. Increased sediment accretion rates following invasion by *Phragmites australis*: The role of litter. *Estuaries* **26**:475-483.
- Rosgen D.L. 1997. In Wang S.S.Y., Langendoen E.J. and Shields Jr F.D., editors. *Proceedings of the conference on management of landscapes disturbed by channel incision*.
- Rowntree K.M. 1991. Morphological characteristics of gully networks and their relationship to host materials, Baringo district, Kenya. *GeoJournal* **23**:19-27.
- Rudgers J.A., Holah J., Orr S.P. and Clay K. 2007. Forest succession suppressed by an introduced plant-fungal symbiosis. *Ecology* **88**:18-25.
- Rudgers J.A. and Orr S. 2009. Non-native grass alters growth of native tree species via leaf and soil microbes. *Journal of Ecology* **97**:247-255.
- Saccone P., Pagès J.P., Girel J., Brun J.J. and Michalet R. 2010. *Acer negundo* invasion along a successional gradient: early direct facilitation by native pioneers and late indirect facilitation by conspecifics. *New Phytologist*.
- Sæbø A., Borzan Z., Ducatillion C., Hatzistathis A., Lagerström T., Supuka J., García-Valdecantos J.L., Rego F. and Van Slycken J. 2005. The selection of plant materials for street trees, park trees and urban woodland. Pages 257-280 In Konijnendijk C.C., Nilsson K., Randrup T.B. and Schipperijn J., editors. *Urban forest and trees*. Springer, Berlin.
- Sala A., Smith S.D. and Devitt D.A. 1996. Water use by *Tamarix ramosissima* and associated phreatophytes in a Mojave Desert floodplain. *Ecological Applications* **6**:888-898.
- Sax D.F. and Gaines S.D. 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution* **18**:561-566.
- Searle P.L. 1984. The Berthelot or indophenol reaction and its use in the analytical chemistry of nitrogen. *The Analyst* **109**:549-568.
- Schnauder I. and Moggridge H. 2009. Vegetation and hydraulic-morphological interactions at the individual plant, patch and channel scale. *Aquatic Sciences* **71**:318-330.

- Schnitzler A., Hale B.W. and Aslum E.M. 2007. Examining native and exotic species diversity in European riparian forests. *Biological Conservation* **138**:146-156.
- Schnitzler A. and Müller S. 1998. Ecologie et biogéographie des plantes hautement invasives en Europe : les renouées géantes du Japon (*Fallopia japonica* et *F. sachalinensis*). *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **53**:3-38.
- Schwartz M.W., Brigham C.A., Hoeksema J.D., Lyons K.G., Mills M.H. and van Mantgem P.J. 2000. Linking biodiversity to ecosystem function: Implications for conservation ecology. *Oecologia* **122**:297-305.
- Scott M.L., Lines G.C. and Auble G.T. 2000. Channel incision and patterns of cottonwood stress and mortality along the Mojave River, California. *Journal of Arid Environments* **44**:399-414.
- Shafroth P.B., Friedman J.M. and Ischinger L.S. 1995. Effects of salinity on establishment of *Populus fremontii* (cottonwood) and *Tamarix ramosissima* (saltcedar) in southwestern United-States. *Great Basin Naturalist* **55**:58-65.
- Shea K. and Chesson P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **17**:170-176.
- Sheley R.L. and Jacobs J.S. 1997. "Acceptable" levels of spotted knapweed (*Centaurea maculosa*) control. *Weed Technology* **11**:363-368.
- Sher A.A. and Hyatt L.A. 1999. The disturbed resource-flux invasion matrix: A new framework for patterns of plant invasion. *Biological Invasions* **1**:107-114.
- Shure D.J., Gottschalk M.R. and Parsons K.A. 1986. Litter decomposition processes in a floodplain forest. *American Midland Naturalist* **115**:314-327.
- Siemann E. and Rogers W.E. 2003. Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands. *Journal of Ecology* **91**:923-931.
- Siemens T.J. and Blossey B. 2007. An evaluation of mechanisms preventing growth and survival of two native species in invasive bohemian knotweed (*Fallopia x bohemica*, Polygonaceae). *American Journal of Botany* **94**:776-783.
- Simberloff D. 2003. Confronting introduced species: a form of xenophobia? *Biological Invasions* **5**:179-192.
- Simberloff D. and Von Holle B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* **1**:21-32.
- Simons S.B. and Seastedt T.R. 1999. Decomposition and nitrogen release from foliage of cottonwood (*Populus deltoides*) and Russian-olive (*Elaeagnus angustifolia*) in a riparian ecosystem. *Southwestern Naturalist* **44**:256-260.

- Smale M.C. 1990. Ecological role of *Buddleia (Buddleja davidii)* in streambeds in Te Urewera national park. *New Zealand Journal of Ecology* **14**:1-6.
- Smith M.D. and Knapp A.K. 2001. Physiological and morphological traits of exotic, invasive exotic, and native plant species in tallgrass prairie. *International Journal of Plant Sciences* **162**:785-792.
- Smith M.D. and Knapp A.K. 2003. Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters* **6**:509-517.
- Smith M.S. and Tiedje J.M. 1979. Phases of denitrification following oxygen depletion in soil. *Soil Biology and Biochemistry* **11**:262-267.
- Smith R.G.B. and Brock M.A. 1996. Coexistence of *Juncus articulatus* L. and *Glyceria australis* C. E. Hubb. in a temporary shallow wetland in Australia. *Hydrobiologia* **340**:147-151.
- Smith V.H., Tilman G.D. and Nekola J.C. 1999. Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution* **100**:179-196.
- Snyder C.D., Young J.A., Vilella R. and Lemarie D.P. 2003. Influences of upland and riparian land use patterns on stream biotic integrity. *Landscape Ecology* **18**:647-664.
- Sparks R.E., Bayley P.B., Kohler S.L. and Osborne L.L. 1990. Disturbance and recovery of large floodplain rivers. *Environmental Management* **14**:699-709.
- Spyreas G., Wilm B.W., Plocher A.E., Ketzner D.M., Matthews J.W., Ellis J.L. and Heske E.J. 2009. Biological consequences of invasion by reed canary grass (*Phalaris arundinacea*). *Biological Invasions* **12**:1253-1267.
- Šrůtek M. 1997. Growth responses of *Urtica dioica* L. to different water table depth. *Plant Ecology* **130**:163-169.
- Šrůtek M. and Teckelmann M. 1998. Review of biology and ecology of *Urtica dioica*. *Preslia* **70**:1-19.
- Stanford J.A. and Ward J.V. 1993. An ecosystem perspective of alluvial rivers - Connectivity and the hyporheic corridor. *Journal of the North American Benthological Society* **12**:48-60.
- Stavisky A. and Golay M.J.E. 1964. Smoothing and differentiation of data by simplified least squares procedures. *Analytical Chemistry* **36**:1627-1639.
- Steiger J., James M. and Gazelle F. 1998. Channelization and consequences on floodplain system functioning on the Garonne River, SW France. *Regulated Rivers-Research & Management* **14**:13-23.

- Stock W.D., Wienand K.T. and Baker A.C. 1995. Impacts of invading N₂-fixing *Acacia* species on patterns of nutrient cycling in two Cape ecosystems: evidence from soil incubation studies and ¹⁵N natural abundance values. *Oecologia* **101**:375-382.
- Stohlgren T.J., Barnett D.T. and Kartesz J.T. 2003. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States. *Frontiers in Ecology and the Environment* **1**:11-14.
- Stohlgren T.J., Binkley D., Chong G.W., Kalkhan M.A., Schell L.D., Bull K.A., Otsuki Y., Newman G., Bashkin M. and Son Y. 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs* **69**:25-46.
- Stohlgren T.J., Bull K.A., Otsuki Y., Villa C.A. and Lee M. 1998. Riparian zones as havens for exotic plant species in the central grasslands. *Plant Ecology* **138**:113-125.
- Stohlgren T.J., Flather C., Jarnevich C.S., Barnett D.T. and Kartesz J. 2008. The myth of plant species saturation. *Ecology Letters* **11**:324-326.
- Stokes K.E. 2008. Exotic invasive black willow (*Salix nigra*) in Australia: influence of hydrological regimes on population dynamics. *Plant Ecology* **197**:91-105.
- Stromberg J.C., Lite S.J., Marler R., Paradzick C., Shafroth P.B., Shorrocks D., White J.M. and White M.S. 2007. Altered stream-flow regimes and invasive plant species: the *Tamarix* case. *Global Ecology and Biogeography* **16**:381-393.
- Stuart G.F. and Likens G.E. 1972. Stream ecosystem: organic energy budget. *BioScience* **22**:33-35.
- Swift M.J., Heal O.W. and Anderson J.M. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. University of California Press, Berkeley.
- Symstad A.J. 2000. A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology* **81**:99-109.
- Tabacchi E. 1995. Structural variability and invasions of pioneer plant communities in riparian habitats of the middle Adour River. *Canadian Journal of Botany* **73**:33-44.
- Tabacchi E., Correll D.L., Hauer R., Pinay G., Planty-Tabacchi A.M. and Wissmar R.C. 1998. Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. *Freshwater Biology* **40**:497-516.
- Tabacchi E., Lambs L., Guillois H., Planty-Tabacchi A.M., Muller E. and Decamps H. 2000. Impacts of riparian vegetation on hydrological processes. *Hydrological Processes* **14**:2959-2976.
- Tabacchi E. and Planty-Tabacchi A.M. 2003. Recent changes in riparian vegetation: Possible consequences on dead wood processing along rivers. *River Research and Applications* **19**:251-263.

- Tabacchi E. and Planty-Tabacchi A.M. 2005. Exotic and native plant community distributions within complex riparian landscapes: A positive correlation. *Ecoscience* **12**:412-423.
- Tabacchi E., Planty-Tabacchi A.M., Roques L. and Nadal E. 2005. Seed inputs in riparian zones: Implications for plant invasion. *River Research and Applications* **21**:299-313.
- Tabacchi E., Planty-Tabacchi A.M., Salinas M.J. and Decamps H. 1996. Landscape structure and diversity in riparian plant communities: A longitudinal comparative study. *Regulated Rivers-Research & Management* **12**:367-390.
- Tachet H., Richoux P., Bournaud M. and Usseglio-Polatera P. 2000. Invertébrés d'eau douce. Systématique, biologie, écologie. CNRS EDITIONS, Paris.
- Tallent-Halsell N.G. and Watt M.S. 2009. The invasive *Buddleja davidii* (Butterfly Bush). *Botanical Review* **75**:292-325.
- Taylor K. 2009. Biological Flora of the British Isles: *Urtica dioica* L. *Journal of Ecology* **97**:1436-1458.
- Tecco P.A., Diaz S., Cabido M. and Urcelay C. 2010. Functional traits of alien plants across contrasting climatic and land-use regimes: do aliens join the locals or try harder than them? *Journal of Ecology* **98**:17-27.
- Teixera da Silva J.A. 2004. Ornamental chrysanthemums: improvement by biotechnology. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* **79**:1-18.
- Thebaud C. and Debussche M. 1991. Rapid Invasion of *Fraxinus ornus* L. along the Herault River system in southern France - the Importance of Seed Dispersal by Water. *Journal of Biogeography* **18**:7-12.
- Thiele J. and Otte A. 2006. Analysis of habitats and communities invaded by *Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev. (Giant Hogweed) in Germany. *Phytocoenologia* **36**:281-320.
- Thomas M.M., Watt M.S., Turnbull M.H., Peltzer D. and Whitehead D. 2008. Compensation in seasonal leaf area dynamics and leaf longevity after defoliation in *Buddleja davidii*. *Weed Research* **48**:340-348.
- Thomas W.A. 1970. Weight and calcium losses from decomposing tree leaves on land and in water. *Journal of Applied Ecology* **7**:237-241.
- Thompson J.D. 1991. The biology of an invasive plant. *BioScience* **41**:393-401.
- Thompson K. 1994. Predicting the fate of temperate species in response to human disturbance and global change. Pages 61-76 In Boyle T.J.B. and Boyle C.E.B., editors. *NATO advanced research workshop on biodiversity, temperate ecosystems and global change*. Springer-Verlag, Berlin.

- Thompson K., Hodgson J.G., Grime J.P. and Burke M.J.W. 2001. Plant traits and temporal scale: evidence from a 5-Year invasion experiment using native species. *Journal of Ecology* **89**:1054-1060.
- Thompson K., Hodgson J.G. and Rich T.C.G. 1995. Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography* **18**:390-402.
- Thompson K., Parkinson J.A., Band S.R. and Spencer R.E. 1997. A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora. *New Phytologist* **136**:679-689.
- Thorne C.R. 1990. Effects of vegetation on riverbank erosion and stability. Pages 123-144 In Thorne J.B., editor. *Vegetation and erosion*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Thorne R.F. 1972. Major disjunctions in the geographic ranges of seed plants. *Quarterly Review of Biology* **47**:365-411.
- Tickner D.P., Angold P.G., Gurnell A.M. and Mountford J.O. 2001a. Riparian plant invasions: hydrogeomorphological control and ecological impacts. *Progress in Physical Geography* **25**:22-52.
- Tickner D.P., Angold P.G., Gurnell A.M., Mountford J.O. and Sparks T. 2001b. Hydrology as an influence on invasion: experimental investigations into competition between the alien *Impatiens glandulifera* and the native *Urtica dioica* in the UK. Pages 159-168 In Brundu G., Brock J., Camarda I., Child L. and Wald M., editors. *Plant invasions species ecology and ecosystem management*. Backuys, Leiden.
- Tiebre M.S., Vanderhoeven S., Saad L. and Mahy G. 2007. Hybridization and sexual reproduction in the invasive alien *Fallopia* (*Polygonaceae*) complex in Belgium. *Annals of Botany* **99**:193-203.
- Tilman D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist* **125**:827-852.
- Tilman D. 1990. Constraints and tradeoffs - Toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* **58**:3-15.
- Tilman D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* **78**:81-92.
- Tilman D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* **80**:1455-1474.
- Tockner K., Malard F. and Ward J.V. 2000. An extension of the flood pulse concept. *Hydrological Processes* **14**:2861-2883.
- Tockner K., Pennetzdorfer D., Reiner N., Schiemer F. and Ward J.V. 1999. Hydrological connectivity, and the exchange of organic matter and nutrients in a dynamic river-floodplain system (Danube, Austria). *Freshwater Biology* **41**:521-535.

- Tockner K. and Stanford J.A. 2002. Riverine flood plains: present state and future trends. *Environmental Conservation* **29**:308-330.
- Tokeshi M. 1999. Species coexistence - Ecological and evolutionary perspectives. Blackwell Science Ltd, London.
- Torossian C. and Roques L. 1989. Cycle biologique et importance appliquée de l'espèce *Yponomeuta rorellus* Hubner dans les ripisylves à *Salix alba* de la région Midi Pyrénées. *Acta oecologica, Oecologia Applicata* **10**:47-63.
- Treberg M.A. and Husband B.C. 1999. Relationship between the abundance of *Lythrum salicaria* (purple loosestrife) and plant species richness along the Bar River, Canada. *Wetlands* **19**:118-125.
- Truscott A.M., Palmer S.C., Soulsby C., Westaway S. and Hulme P.E. 2008. Consequences of invasion by the alien plant *Mimulus guttatus* on the species composition and soil properties of riparian plant communities in Scotland. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **10**:231-240.
- Truscott A.M., Soulsby C., Palmer S.C.F., Newell L. and Hulme P.E. 2006. The dispersal characteristics of the invasive plant *Mimulus guttatus* and the ecological significance of increased occurrence of high-flow events. *Journal of Ecology* **94**:1080-1091.
- Urgenson L.S., Reichard S.H. and Halpern C.B. 2009. Community and ecosystem consequences of giant knotweed (*Polygonum sachalinense*) invasion into riparian forests of western Washington, USA. *Biological Conservation* **142**:1536-1541.
- USDA. 2010. United States Department of Agriculture, Natural Resources Conservation Service, Plants Database.
- Valéry L. 2006. Approche systémique de l'impact d'une espèce invasive. Le cas d'une espèce indigène dans un milieu en voie d'eutrophisation. PhD Thesis. Université de Rennes 1, Rennes.
- Valéry L., Bouchard V. and Lefeuvre J.C. 2004. Impact of the invasive native species *Elymus athericus* on carbon pools in a salt marsh. *Wetlands* **24**:268-276.
- Valéry L., Fritz H., Lefeuvre J.C. and Simberloff D. 2009a. Ecosystem-level consequences of invasions by native species as a way to investigate relationships between evenness and ecosystem function. *Biological Invasions* **11**:609-617.
- Valéry L., Fritz H., Lefeuvre J.C. and Simberloff D. 2009b. Invasive species can also be native ... *Trends in Ecology & Evolution* **24**:585-585.
- Valéry L., Fritz H., Lefeuvre J.C. and Simberloff D. 2008. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions* **10**:1345-1351.

- van Kleunen M., Weber E. and Fischer M. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters* **13**:235-245.
- Van Soest P.J. 1963. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. II. A rapid method for the determination of fiber and lignin. *Journal of the Association of Official Analytical Chemists* **46**:829-835.
- Van Wilgen B.W. and Richardson D.M. 1985. The effects of alien shrub invasions on vegetation structure and fire behaviour in south African fynbos shrublands: a simulation study. *Journal of Applied Ecology* **22**:955-966.
- Van Wilgen B.W., Richardson D.M., Le Maitre D.C., C. M. and Magadlela D. 2001. The economic consequences of alien plant invasions: examples of impacts and approaches to sustainable management in South Africa. *Environment, Development and Sustainability* **3**:145-168.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. and Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**:130-137.
- Vidra R.L., Shear T.H. and Wentworth T.R. 2006. Testing the paradigms of exotic species invasion in urban riparian forests. *Natural Areas Journal* **26**:339-350.
- Vilà M. 2009. Impacts of alien species on ecosystems services in Europe. *BIOLIEF: World conference on biological invasions and ecosystem functioning*.
- Vilà M., Basnou C., Pysek P., Josefsson M., Genovesi P., Gollash S., Nentwig W., Olenin S., Roques A., Roy D., Hulme P.E. and partners D. 2010. How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment* **8**:135-144.
- Vilà M., Weber E. and D'Antonio C.M. 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 P.M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* **277**:494-499.
- Vitousek P.M., Aber J.D., Howarth R.W., Likens G.E., Matson P.A., Schindler D.W., Schlesinger W.H. and Tilman G.D. 1997. Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications* **7**:737-750.
- Vitousek P.M., D'Antonio C.M., Loope L.L. and Westbrooks R. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* **84**:468-478.
- Vitousek P.M. and Walker L.R. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawai'i: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs* **59**:247-265.

- Vitousek P.M., Walker L.R., Whiteaker L.D., Mueller-Dombois D. and Matson P.A. 1987. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* **238**: 802-804.
- Walker B., Kinzig A. and Langridge J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* **2**:95-113.
- Wall D.H. and Moore J.C. 1999. Interactions underground - Soil biodiversity, mutualism, and ecosystem processes. *Bioscience* **49**:109-117.
- Walse C., Berg B. and Sverdrup H. 1998. Review and synthesis of experimental data on organic matter decomposition with respect to the effect of temperature, moisture, and acidity. *Environmental Reviews* **6**:25-40.
- Ward J.V. and Stanford J.A. 1983a. The intermediate disturbance hypothesis: An explanation for biotic diversity patterns in lotic ecosystems. Pages 347-356 In Fontaine T.D. and Bartell S.M., editors. *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Science, Michigan.
- Ward J.V. and Stanford J.A. 1983b. The serial discontinuity concept of river ecosystems. Pages 29-42 In Fontaine T.D. and Bartell S.M., editors. *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Science, Michigan.
- Ward J.V. and Stanford J.A. 1995a. Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Regulated Rivers-Research & Management* **11**:105-119.
- Ward J.V. and Stanford J.A. 1995b. The serial discontinuity concept - Extending the model to floodplain rivers. *Regulated Rivers-Research & Management* **10**:159-168.
- Ward J.V., Tockner K., Arscott D.B. and Claret C. 2002. Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology* **47**:517-539.
- Ward J.V., Tockner K. and Schiemer F. 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: Ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research & Management* **15**:125-139.
- Wardle D.A., Bonner K.I. and Barker G.M. 2002. Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology* **16**:585-595.
- Watt A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* **35**:1-22.
- Webster J.R. and Benfield E.F. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:367-394.
- Weidenhamer J.D. and Callaway R.M. 2010. Direct and indirect effects of invasive plants on soil chemistry and ecosystem function. *Journal of Chemical Ecology* **36**:59-69.
- Weigelt A. and Jolliffe P. 2003. Indices of plant competition. *Journal of Ecology* **91**:707-720.

- Werner K.J. and Zedler J.B. 2002. How sedge meadow soils, microtopography, and vegetation respond to sedimentation. *Wetlands* **22**:451-466.
- Whited D.C., Lorang M.S., Harner M.J., Hauer F.R., Kimball J.S. and Stanford J.A. 2007. Climate, hydrologic disturbance, and succession: Drivers of floodplain pattern. *Ecology* **88**:940-953.
- Williamson M. 1996. Biological invasions. Chapman & Hall, London.
- Willis A.J. and Blossey B. 1999. Benign environments do not explain the increased vigour of non-indigenous plants: a cross-continental transplant experiment. *Biocontrol Science and Technology* **9**:567-577.
- Willis K.J. and Birks H.J.B. 2006. What is natural? The need for a long-term perspective in biodiversity conservation. *Science* **314**:1261-1265.
- Wilson J.R.U., Dormontt E.E., Prentis P.J., Lowe A.J. and Richardson D.M. 2009. Biogeographic concepts define invasion biology. *Trends in Ecology & Evolution* **24**:586-586.
- Windham L. and Ehrenfeld J.G. 2003. Net impact of a plant invasion on nitrogen-cycling processes within a brackish tidal marsh. *Ecological Applications* **13**:883-896.
- Wolfe B.E. and Klironomos J.N. 2005. Breaking new ground: Soil communities and exotic plant invasion. *Bioscience* **55**:477-487.
- Wolfe L.M. 2002. Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. *The American Naturalist* **160**:705-711.
- Woodward S.A., Vitousek P.M., Matson K., Hughes F., Benvenuto K. and Matson P.A. 1990. Use of the exotic tree *Myrica faya* by native and exotic birds in Hawai'i Volcanoes National Park. *Pacific Science* **44**:88-93.
- Wright J.P. and Jones C.G. 2006. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: Progress, limitations, and challenges. *Bioscience* **56**:203-209.
- Wyckoff P.H. and Webb S.L. 1996. Understory influence of the invasive Norway maple (*Acer platanoides*). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **123**:197-205.
- Xiong S. and Nilsson C. 1997. Dynamics of leaf litter accumulation and its effects on riparian vegetation: a review. *Botanical Review* **63**:240-264.
- Xiong S. and Nilsson C. 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* **87**:984-994.
- Yachi S. and Loreau M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**:1463-1468.

- Yurkonis K.A., Meiners S.J. and Wachholder B.E. 2005. Invasion impacts diversity through altered community dynamics. *Journal of Ecology* **93**:1053-1061.
- Zedler J.B. and Kercher S. 2004. Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 23(5):431–452 (2004) **23**:431-452.
- Zohary D. 2004. Unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Economic Botany* **58**:5-10.

ANNEXES



ANNEXE 1 : HISTORIQUE DU CONCEPT DES INVASIONS ET MODELE GENERAL DU PROCESSUS

I. L'évidence des invasions

Dès le XIX^{ème} siècle, la présence d'espèces « étrangères » dans les communautés naturelles¹ est remarquée. Ainsi, De Candolle consacre-t-il déjà, dans son ouvrage « *Géographie botanique raisonnée* » (1855), un chapitre entier à la naturalisation des espèces végétales, détaillant leurs modes de transport, et donnant des exemples précis et une liste détaillée pour la Grande Bretagne. Darwin fait régulièrement référence, dans « *L'origine des espèces* », à des espèces importées par l'Homme et dont l'abondance dans les milieux naturels¹ augmente jusqu'à représenter une majeure partie des communautés qui les accueillent (Darwin 1859; cf. Ludsin & Wolfe 2001). Ces ouvrages, reconnaissent déjà le rôle particulier de l'Homme dans les transports d'espèces, mais mentionnent rarement les termes d'« invasion » ou d'espèce « envahissante ». Lorsqu'une telle situation est décrite (De Candolle 1855), elle n'engendre que peu de critiques ou de questionnement quant aux conséquences écologiques de ce phénomène. L'étude des origines ancienne des flores, la découverte de nouvelles espèces, et le début des jardins botaniques crée une émulation scientifique et naturaliste, alors bien supérieure à celle que provoquent actuellement les invasions.

Au début du XX^{ème} siècle, Clements (1928) définit le concept d'invasion, dans le cadre des successions végétales. Il considère alors comme envahissante toute espèce qui colonise et domine rapidement une communauté. Clements intègre dans ce concept aussi bien les espèces autochtones que les espèces introduites.

C'est le livre d'Elton, « *The ecology of invasions by animals and plants* » (1958), qui marque un changement dans la perception des invasions et dans la manière d'aborder ce phénomène par les scientifiques, puis par la société. Elton reprend la notion de colonisation et de rapidité formulée par Clements, mais y ajoute une notion biogéographique qui, aujourd'hui encore, distingue « l'écologie des invasions » du reste de l'écologie, et en particulier du contexte des successions (Davis *et al.* 2001). Bien qu'il précise au début de son livre qu'« il existe deux manières de rompre l'équilibre au sein des populations » - par le développement massif d'une

¹ L'adjectif naturel ne fait pas ici référence à des entités n'ayant pas subi l'influence de l'Homme, mais à celles n'ayant pas été créées au départ par l'homme.

espèce allochtone, ou par celui des populations autochtones -, il attribue clairement le terme d'envahisseur aux espèces introduites, sur lesquelles il concentre, par la suite, ses réflexions. Ainsi, tout en ayant conscience de la proximité des processus de colonisation massive et d'invasion, un clivage entre les deux a été établi très tôt, de sorte que la grande majorité des études modernes concernant les invasions biologiques portent sur des espèces introduites par le biais des activités humaines.

II. Les étapes du processus écologique

Le processus d'invasion, lorsque centré sur les espèces allochtones, peut être décrit en plusieurs étapes (Richardson *et al.* 2000b; Sakai *et al.* 2001)(Fig. I1).

- **Introduction** : le transport de l'espèce¹, de son aire d'origine² vers son ou ses aires d'accueil³ peut être volontaire ou fortuit, mais a comme vecteur les activités humaines. L'espèce peut directement être introduite dans le milieu naturel, ou avoir comme intermédiaire un système anthropique, tel qu'une culture ou un jardin. Dans ce dernier cas, le passage dans le milieu naturel est généralement, mais pas exclusivement, involontaire. Une fois introduite, l'espèce est considérée, dans son aire d'accueil comme allochtone.

- **Naturalisation** : après son arrivée dans le milieu naturel, une espèce peut être rapidement éliminée par des conditions environnementales (abiotiques) défavorables à sa survie ou à la suite d'interactions avec les organismes du milieu d'accueil (prédation, absence du symbionte...). Si les conditions environnementales de l'aire d'accueil sont favorables à l'espèce, celle-ci pourra se maintenir naturellement dans le milieu et se multiplier sans intervention humaine. L'espèce sera alors naturalisée.

Une espèce peut parfois se maintenir artificiellement dans les milieux naturels, en dépit de conditions non favorables, par des introductions répétées, ou par la survie des individus introduits. Cependant, elle ne pourra alors pas se reproduire et se maintenir sans intervention humaine.

¹ Seule une partie (un ou quelques individus) d'une ou de plusieurs populations de l'espèce est transportée. Le terme espèce sera toutefois employé par adéquation avec la littérature et pour ne pas alourdir l'écriture.

² Bien que non synonyme, l'aire d'origine sera assimilée tout au long du document à l'aire de répartition naturelle de l'espèce.

³ Les aires d'accueil correspondent aux endroits géographiques dans lesquels une espèce est importée.

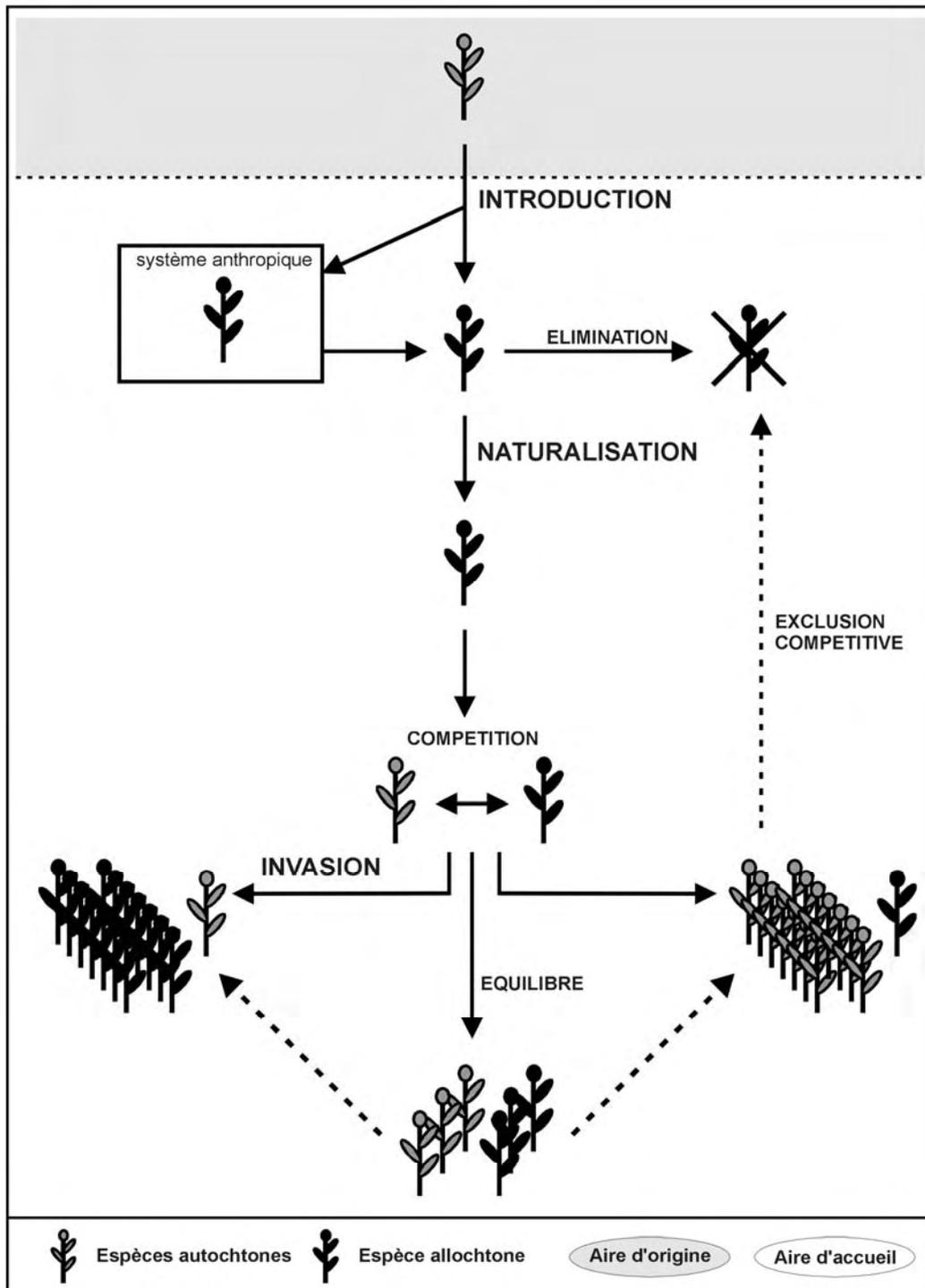


Figure A1.1 : Mécanismes principaux du processus d'invasion. Les flèches en pointillée indiquent une évolution possible, mais non obligatoire. Bien que représentées avec un seul symbole, les espèces autochtones sont multiples. Le détail des différentes étapes est donné dans le texte. Modifié d'après Planty-Tabacchi (1993).

- **Invasion :** une fois naturalisée, une espèce multiplie les interactions, en particulier compétitives, avec les espèces autochtones occupant les mêmes habitats. De ces

interactions peut ressortir la dominance des espèces autochtones, pouvant aller jusqu'à l'élimination de l'espèce introduite. Si la capacité compétitrice¹ de l'espèce introduite est supérieure à celle des espèces autochtones, celle-ci peut se développer rapidement et en abondance, réalisant alors un processus d'invasion. La dominance des communautés d'accueil par l'espèce introduite, constitue le stade final du processus d'invasion, et l'invasion peut alors être considérée comme un état de la communauté ou de l'écosystème.

Un état d'équilibre, ou phase de latence, pendant lequel l'espèce se maintient dans les communautés sans expansion ni régression visible peut s'établir et être plus ou moins temporaire. A la suite d'une modification des conditions environnementales, cet état peut aboutir à un processus d'invasion ou à une élimination de l'espèce introduite.

L'une des avancées les plus importantes dans l'étude des invasions biologiques est la formulation de la « règle des trois dix² » (Williamson 1996). Cette relation statistique met en évidence que sur l'ensemble des espèces introduites dans une aire donnée, seules 10 % se retrouveront dans les milieux naturels. Parmi les espèces se retrouvant dans les milieux naturels, 10 % seront naturalisées, et sur ces espèces naturalisées, seules 10 % deviendront envahissantes. La vision a priori négative de l'ensemble des espèces introduites est donc basée sur une proportion très faible de ces espèces qui, en étant envahissantes, modifient les règles de coexistence au sein des communautés.

Références

Clements F.E. 1928. Plant succession and indicators. H.W. Wilson company, New York.

Darwin C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.

Davis M.A., Thompson K. et Grime J.P. 2001. Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. *Diversity and Distributions* 7:97-102.

De Candolle A. 1855. Géographie botanique raisonnée. Imprimeries de L. Martinet.

Elton C.S. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. The university of Chicago press, Chicago.

¹ La notion de compétition est ici considérée au sens large et comprend l'ensemble des interactions entre organismes aboutissant à l'amélioration ou la diminution des performances des individus.

² La « règle des trois dix » est désignée sous le nom de « tens rule » en anglais.

- Ludsin S.A. and Wolfe A.D. 2001. Biological invasion theory: Darwin's contributions from "The origin of species". *BioScience* **51**:780-789.
- Planty-Tabacchi A.M. 1993. Invasions des corridors riverains fluviaux par des espèces végétales d'origine étrangère. PhD Thesis. Université Paul Sabatier - Toulouse III, Toulouse.
- Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour G., Dane Panetta F. and West C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* **6**:93-107.
- Sakai A.K., Allendorf F.W., Holt J.S., Lodge D.M., Molofsky J., With K.A., Baughman S., Cabin R.J., Cohen J.E., Ellstrand N.C., McCauley D.E., O'Neil P., Parker I.M., Thompson J.N. and Weller S.G. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**:305-332.
- Williamson M. 1996. Biological invasions. Chapman & Hall, London.

ANNEXE 2 : TABLEAU RECAPITULATIF DES ETUDES TRAITANT DE LA DEGRADATION DES LITIERES D'ESPECE INTRODUITES ENVAHISSANTES EN MILIEUX TEMPERES

N°	Référence	Location	Milieu	Maille (mm)	Espèce introduite	Espèce autochtone	k
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Acer negundo</i>	<i>Acer campestre</i>	=
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Schinus molle</i>	<i>Pistacia terebinthus</i>	+
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Achillea filipendula</i>	<i>Achillea millefolium</i>	=
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Lonicera japonica</i>	<i>Lonicera etrusca</i>	-
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Atriplex semibaccata</i>	<i>Atriplex halimus</i>	+
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Impomea indica</i>	<i>Calistegia sepium</i>	-
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Eleagnus angustifolia</i>	<i>Rhamnus alaternus</i>	+
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Gleditsia triacanthos</i>	<i>Colutea arborescens</i>	-
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Sophora japonica</i>	<i>Ceratonia siliqua</i>	+
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Robinia pseudoaccacia</i>	<i>Coronilla glauca</i>	=
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Acacia saligna</i>	<i>Anagris foetida</i>	-
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Eucalyptus globulus</i>	<i>Myrtus communis</i>	-
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Oenothera biennis</i>	<i>Epilobium hirsutum</i>	=
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Pinus radiata</i>	<i>Pinus pinaster</i>	=
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Ailanthus altissimas</i>	<i>Cneorum tricoccom</i>	-
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Nicotiana glauca</i>	<i>Lycium intricatum</i>	-
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Solanum bonaerense</i>	<i>Solanum nigrum</i>	-
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Ulmus pumila</i>	<i>Ulmus minor</i>	=
20	Godoy et al., 2009	Espagne	terrestre, artificiel	1	<i>Lantana camara</i>	<i>Vitex agnus-castus</i>	-
19	Hladiz et al., 2009	Irlande	aquatique lotique	10	<i>Fagus sylvatica</i>	6 espèces non appariées	= ¹
19	Hladiz et al., 2009	Irlande	aquatique lotique	10	<i>Buddleja davidii</i>	6 espèces non appariées	= ¹
19	Hladiz et al., 2009	Irlande	aquatique lotique	10	<i>Aesculus hippocastaneum</i>	6 espèces non appariées	= ¹
19	Hladiz et al., 2009	Irlande	aquatique lotique	10	<i>Prunus laurocerasus</i>	6 espèces non appariées	= ¹
19	Hladiz et al., 2009	Irlande	aquatique lotique	10	<i>Tilia cordata x europaea</i>	6 espèces non appariées	= ¹
19	Hladiz et al., 2009	Irlande	aquatique lotique	10	<i>Acer pseudoplatanus</i>	6 espèces non appariées	= ¹
19	Hladiz et al., 2009	Irlande	aquatique lotique	10	<i>Acer pseudoplatanus</i> ' <i>Atropurpureum</i> '	6 espèces non appariées	= ¹
19	Hladiz et al., 2009	Irlande	aquatique lotique	10	<i>Acer pseudoplatanus</i> var. <i>corstorphinense</i>	6 espèces non appariées	= ¹
19	Hladiz et al., 2009	Irlande	aquatique lotique	10	<i>Rhododendron ponticum</i>	6 espèces non appariées	= ¹
18	Holly et al., 2009	Irlande	terrestre, envahi	1	<i>Imperata cylindrica</i>	<i>Andropogon glomeratus</i>	+

Annexe 2 suite

N°	Référence	Location	Milieu	Maille (mm)	Espèce introduite	Espèce autochtone	k
18	Holly <i>et al.</i> , 2009	Mississippi, USA	terrestre, non envahi	2	<i>Imperata cylindrica</i>	<i>Andropogon glomeratus</i>	+
17	Leicht-Young <i>et al.</i> , 2009	Connecticut, USA	terrestre, prairie	fiberglass	<i>Celastrus orbiculatus</i>	<i>Quercus rubra</i>	N.D.
16	Rodgers <i>et al.</i> , 2009	Connecticut, USA	terrestre, forêt	fiberglass	<i>Alliaria petiolata</i>	<i>Acer saccharum</i>	+
16	Rodgers <i>et al.</i> , 2009	Connecticut, USA	terrestre, forêt	fiberglass	<i>Alliaria petiolata</i>	<i>Fraxinus americana</i>	+
16	Rodgers <i>et al.</i> , 2009	Connecticut, USA	terrestre, forêt	fiberglass	<i>Alliaria petiolata</i>	<i>Quercus rubra</i>	+
15	Swan <i>et al.</i> , 2008	Maryland, USA	aquatique lotique	10	<i>Ailanthus altissima</i>	<i>Nyssa sylvatica</i>	+
15	Swan <i>et al.</i> , 2008	Maryland, USA	aquatique lotique	10	<i>Ailanthus altissima</i>	<i>Cornus florida</i>	+
15	Swan <i>et al.</i> , 2008	Maryland, USA	aquatique lotique	10	<i>Ailanthus altissima</i>	<i>Quercus rubra</i>	+
15	Swan <i>et al.</i> , 2008	Maryland, USA	aquatique lotique	10	<i>Ailanthus altissima</i>	<i>Acer rubrum</i>	+
15	Swan <i>et al.</i> , 2008	Maryland, USA	aquatique lotique	10	<i>Ailanthus altissima</i>	<i>Liriodendron tulipifera</i>	+
15	Swan <i>et al.</i> , 2008	Maryland, USA	aquatique lotique	10	<i>Ailanthus altissima</i>	<i>Quercus alba</i>	+
14	Braatne <i>et al.</i> , 2007	Idaho, USA	aquatique lotique	5	<i>Fallopia japonica</i>	<i>Populus trichocarpa</i>	=
14	Braatne <i>et al.</i> , 2007	Idaho, USA	aquatique lotique	5	<i>Fallopia japonica</i>	<i>Alnus incana</i>	=
13	Lecerf <i>et al.</i> , 2007	Angleterre	aquatique lotique, envahi	10	<i>Fallopia japonica</i>	<i>Quercus robur</i>	=
13	Lecerf <i>et al.</i> , 2007	Angleterre	aquatique, lotique, non envahi	10	<i>Fallopia japonica</i>	<i>Quercus robur</i>	=
13	Lecerf <i>et al.</i> , 2007	Angleterre	aquatique lotique, envahi	10	<i>Fallopia japonica</i>	<i>Quercus robur</i>	+
13	Lecerf <i>et al.</i> , 2007	Angleterre	aquatique lotique, non envahi	10	<i>Fallopia japonica</i>	<i>Quercus robur</i>	+
12	Vinton & Goergen, 2006	Nebraska, USA	terrestre, prairie	fiberglass	<i>Bromus inermis</i>	<i>Panicum virgatum</i>	+
11	Ashton <i>et al.</i> , 2005	New York, USA	terrestre, forêt	1	<i>Acer platanoides</i>	<i>Acer rubrum</i>	=
11	Ashton <i>et al.</i> , 2005	New York, USA	terrestre, forêt	1	<i>Ampelopsis brevipedunculata</i>	<i>Vitis novae-angliae</i>	=
11	Ashton <i>et al.</i> , 2005	New York, USA	terrestre, forêt	1	<i>Lonicera morrowii</i>	<i>Viburnum acerifolium</i>	+
11	Ashton <i>et al.</i> , 2005	New York, USA	terrestre, forêt	1	<i>Rosa multiflora</i>	<i>Cornus florida</i>	+
10	Standish <i>et al.</i> , 2004	Nouvelle Zélande	terrestre, forêt envahie	1	<i>Tradescantia fluminensis</i>	<i>Melicytus ramiflorus</i>	-
10	Standish <i>et al.</i> , 2004	Nouvelle Zélande	terrestre, forêt non envahie	1	<i>Tradescantia fluminensis</i>	<i>Melicytus ramiflorus</i>	-
9	Bärlocher & Graça, 2002	centre du Portugal	aquatique lotique 1	5	<i>Eucalyptus globulus</i> (plantation)	<i>Castanea sativa</i>	- ²

Annexe 2 suite

N°	Référence	Location	Milieu	Maille (mm)	Espèce introduite	Espèce autochtone	k
9	Bärlocher & Graça, 2002	centre du Portugal	aquatique lotique 2	5	<i>Eucalyptus globulus</i> (plantation)	<i>Castanea sativa</i>	- ²
9	Bärlocher & Graça, 2002	centre du Portugal	aquatique lotique 3	5	<i>Eucalyptus globulus</i> (plantation)	<i>Castanea sativa</i>	- ²
9	Bärlocher & Graça, 2002	centre du Portugal	aquatique lotique 4	5	<i>Eucalyptus globulus</i> (plantation)	<i>Castanea sativa</i>	- ²
9	Bärlocher & Graça, 2002	Portugal	aquatique lotique 5	5	<i>Eucalyptus globulus</i> (plantation)	<i>Castanea sativa</i>	- ²
8	Bailey <i>et al.</i> , 2001	Arizona, USA	aquatique lotique	3	<i>Tamarix ramossissima</i>	<i>Populus fremontii</i>	+
7	Erhenfeld <i>et al.</i> , 2001	New Jersey, USA	terrestre, forêt 1	1	<i>Berberis thunbergii</i>	<i>Betula lenta</i>	+
7	Erhenfeld <i>et al.</i> , 2001	New Jersey, USA	terrestre, forêt 1	1	<i>Berberis thunbergii</i>	<i>Quercus prinus</i>	+
7	Erhenfeld <i>et al.</i> , 2001	New Jersey, USA	terrestre, forêt 1	1	<i>Microstegium vimineum</i>	<i>Betula lenta</i>	-
7	Erhenfeld <i>et al.</i> , 2001	New Jersey, USA	terrestre, forêt 1	1	<i>Microstegium vimineum</i>	<i>Quercus prinus</i>	+
7	Erhenfeld <i>et al.</i> , 2001	New Jersey, USA	terrestre, forêt 2	1	<i>Berberis thunbergii</i>	<i>Betula lenta</i>	+
7	Erhenfeld <i>et al.</i> , 2001	New Jersey, USA	terrestre, forêt 2	1	<i>Berberis thunbergii</i>	<i>Quercus prinus</i>	+
7	Erhenfeld <i>et al.</i> , 2001	New Jersey, USA	terrestre, forêt 2	1	<i>Microstegium vimineum</i>	<i>Betula lenta</i>	+
7	Erhenfeld <i>et al.</i> , 2001	New Jersey, USA	terrestre, forêt 2	1	<i>Microstegium vimineum</i>	<i>Quercus prinus</i>	+
6	Sampaio <i>et al.</i> , 2001	nord du Portugal	aquatique lotique	5	<i>Eucalyptus globulus</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	-
6	Sampaio <i>et al.</i> , 2001	nord du Portugal	aquatique lotique	5	<i>Eucalyptus globulus</i>	<i>Quercus robur</i>	+
5	Windham, 2001	New Jersey, USA	aquatique lentique	2	<i>Phragmites australis</i>	<i>Spartina patens</i>	-
4	Pereira <i>et al.</i> , 1998	Portugal	terrestre	1	<i>Acacia longifolia</i>	<i>Populus nigra</i>	-
4	Pereira <i>et al.</i> , 1998	Portugal	terrestre	1	<i>Acacia longifolia</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	-
4	Pereira <i>et al.</i> , 1998	Portugal	terrestre	1	<i>Eucalyptus globulus</i>	<i>Populus nigra</i>	+
4	Pereira <i>et al.</i> , 1998	Portugal	terrestre	1	<i>Eucalyptus globulus</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	-
3	Grout <i>et al.</i> , 1997	Colombie Britannique, Canada	terrestre inondé 1	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Carex lyngbyei</i>	=
3	Grout <i>et al.</i> , 1997	Colombie Britannique, Canada	terrestre inondé 2	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Carex lyngbyei</i>	-
3	Grout <i>et al.</i> , 1997	Colombie Britannique, Canada	terrestre inondé 3	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Carex lyngbyei</i>	=
3	Grout <i>et al.</i> , 1997	Colombie Britannique, Canada	terrestre inondé 4	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Carex lyngbyei</i>	+
3	Grout <i>et al.</i> , 1997	Colombie Britannique, Canada	terrestre inondé 5	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Carex lyngbyei</i>	=

Annexe 2 suite

N°	Référence	Location	Milieu	Maille (mm)	Espèce introduite	Espèce autochtone	k
2	Abelho & Graça, 1996	Portugal	aquatique lotique, envahi	1	<i>Eucalyptus globulus</i> (plantation)	<i>Castanea sativa</i>	=
2	Abelho & Graça, 1996	Portugal	aquatique lotique, non envahi	1	<i>Eucalyptus globulus</i> (plantation)	<i>Castanea sativa</i>	=
2	Abelho & Graça, 1996	Portugal	aquatique lotique, mixte	1	<i>Eucalyptus globulus</i> (plantation)	<i>Castanea sativa</i>	=
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 1	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	-
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 2	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	+
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 3	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	+
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 4	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	-
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 5	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	-
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 6	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	=
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 7	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	-
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 8	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	-
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 9	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	-
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 10	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	-
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 11	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	-
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 12	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	-
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 1	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	+ ; -
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 2	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	+ ; -
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 3	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	+ ; -
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 4	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	+ ; +
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 5	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	+ ; -
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 6	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	+ ; -
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 7	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	+ ; +
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 8	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	+ ; -
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 9	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	+ ; +
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 10	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	+ ; -
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 11	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	+ ; --
1	Emery & Perry, 1996	Minnesota, USA	terrestre inondé 12	1	<i>Lythrum salicaria</i>	<i>Typha</i> spp.	+ ; -

Notes : N°, numéro de l'étude (1 = première étude réalisée) ; maille, maille des sacs à litière ; k, vitesse de dégradation de l'espèce introduite – vitesse de dégradation de l'espèce autochtone. ¹, pas de paires d'espèces identifiées et k globalisé pour la totalité des espèces introduites et la totalité des espèces autochtones. ², pas de données pour chaque cours d'eau et k globalisé pour la totalité des cours d'eau envahis et la totalité des cours d'eau non envahis.

Références

- Abelho M. and Graça M.A.S. 1996. Effects of eucalyptus afforestation on leaf litter dynamics and macroinvertebrate community structure of streams in Central Portugal. *Hydrobiologia* **324**:195-204.
- Ashton I.W., Hyatt L.A., Howe K.M., Gurevitch J. and Lerdau M.T. 2005. Invasive species accelerate decomposition and litter nitrogen loss in a mixed deciduous forest. *Ecological Applications* **15**:1263-1272.
- Bailey J.K., Schweitzer J.A. and Whitham T.G. 2001. Salt cedar negatively affects biodiversity of aquatic macroinvertebrates. *Wetlands* **21**:442-447.
- Bärlocher F. and Graça M.A.S. 2002. Exotic riparian vegetation lowers fungal diversity but not leaf decomposition in Portuguese streams. *Freshwater Biology* **47**:1123-1135.
- Braatne J.H., Mažeika S., Sullivan P. and Chamberlain E. 2007. Leaf decomposition and stream macroinvertebrate colonisation of japanese knotweed, an invasive plant species. *International Review of Hydrobiology* **92**:656-665.
- Ehrenfeld J.G., Kourtev K. and Huang W. 2001. Changes in soil functions following invasions of exotic understory plants in deciduous forests. *Ecological Applications* **11**:1287-1300.
- Emery S.L. and Perry J.L. 1996. Decomposition rates and phosphorus concentrations of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) and cattail (*Typha* spp.) in fourteen Minnesota wetlands. *Hydrobiologia* **323**:129-138.
- Godoy O., Castro-Díez P., Van Logtestijn R.S.P., Cornelissen J.H.C. and Valladares F. 2009. Leaf litter traits of invasive species slow down decomposition compared to Spanish natives: a broad phylogenetic comparison. *Oecologia* **162**:781-790.
- Grout J.A., Levings C.D. and Richardson J.S. 1997. Decomposition rates of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) and lyngbyei's sedge (*Carex lyngbyei*) in the Fraser River Estuary. *Estuaries* **20**:96-102.
- Hladyz S., Gessner M.O., Giller P.S., Pozo J. and Woodward G. 2009. Resource quality and stoichiometric constraints on stream ecosystem functioning. *Freshwater Biology* **54**:957-970.
- Holly D.C., Ervin G.N., Jackson C.R., Diehl S.V. and Kirker G.T. 2009. Effect of an invasive grass on ambient rates of decomposition and microbial community structure: a search for causality. *Biological Invasions* **11**:1855-1868.
- Lecerf A., Patfield D., Boiche A., Riipinen M.P., Chauvet E. and Dobson M. 2007. Stream ecosystems respond to riparian invasion by Japanese knotweed (*Fallopia japonica*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **64**:1273-1283.

- Leicht-Young S.A., O'Donnell H., Latimer A.M. and Silander J.A. 2009. Effects of an invasive plant species, *Celastrus orbiculatus*, on soil composition and processes. *American Midland Naturalist* **161**:219-231.
- Pereira A.P., Graça M.A.S. and Molles M. 1998. Leaf litter decomposition in relation to litter physico-chemical properties, fungal biomass, arthropod colonization, and geographical origin of plant species. *Pedobiologia* **42**:316-327.
- Rodgers V.L., Wolfe B.E., Werden L.K. and Finzi A.C. 2009. The invasive species *Alliaria petiolata* (garlic mustard) increases soil nutrient availability in northern hardwood-conifer forests. *Oecologia* **157**:459-471.
- Sampaio A., Cortes R. and Leao C. 2001. Invertebrate and microbial colonisation in native and exotic leaf litter species in a mountain stream. *International Review of Hydrobiology* **86**:527-540.
- Standish R.J., Williams P.A., Robertson A.W., Scott N.A. and Hedderley D.I. 2004. Invasion by a perennial herb increases decomposition rate and alters nutrient availability in warm temperate lowland forest remnants. *Biological Invasions* **6**:71-81.
- Swan C.M., Healey B. and Richardson D.C. 2008. The role of native riparian tree species in decomposition of invasive tree of heaven (*Ailanthus altissima*) leaf litter in an urban stream. *Ecoscience* **15**:27-35.
- Vinton M.A. and Goergen E.M. 2006. Plant-soil feedbacks contribute to the persistence of *Bromus inermis* in tallgrass prairie. *Ecosystems* **9**:967-976.
- Windham L. 2001. Comparison of biomass production and decomposition between *Phragmites australis* (common reed) and *Spartina petens* (salt hay grass) in brackish tidal marshes of New Jersey, USA. *Wetlands* **21**:179-188.

ANNEXE 3: CONCEPTS LIES A L'ÉCOLOGIE DES ECOSYSTEMES AQUATIQUES FLUVIAUX ET CONTRIBUANT A LA COMPREHENSION DE LA STRUCTURE ET DU FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES RIVERAINS.

Concept	Hypothèses	Références clés
« Nutrient spiralling »	Les nutriments sont recyclés et relargués, de l'amont vers l'aval, selon un parcours en « hélice », en passant alternativement par les formes organiques et inorganiques.	Webster 1975; Wallace <i>et al.</i> 1977; Webster & Patten 1979; Elwood <i>et al.</i> 1983
« River continuum »	Le transport longitudinal de la matière et de l'énergie se produit le long d'un gradient hydro-géomorphologique amont-aval dans le cours d'eau. Il conduit à un continuum d'ajustements biotiques dans le temps et dans l'espace.	Vannote <i>et al.</i> 1980
« Serial discontinuity »	Les retenues d'eau sont des interruptions majeures des gradients longitudinaux le long des cours d'eau. Le retour aux conditions écologiques initiales est fonction de la distance en aval, depuis le barrage (distance de discontinuité).	Ward & Stanford 1983, 1995b; Stanford & Ward 2001
« Four dimensional framework »	Les systèmes des cours d'eau sont définis par quatre dimensions : longitudinale (chenal-chenal), latérale (chenal-zone riveraine), verticale (chenal-aquifère), temporelle. Les perturbations hydro-géomorphologiques sont des forces perturbant les interactions au sein de ces dimensions.	Amoros <i>et al.</i> 1987, 1988; Ward 1989, 1998; Petts & Amoros 1996
« Boundary/interface »	Les zones riveraines sont assimilables à des membranes semi-perméables qui régulent les flux d'énergie et de matière entre les sources de ressources. Une biodiversité maximum est obtenue quand le ratio entre les frontières et la taille des habitats est moyen. Les écosystèmes riverains, en tant qu'interfaces entre les systèmes terrestres et aquatiques, sont sensibles aux activités humaines.	Naiman <i>et al.</i> 1988; Naiman & Décamps 1997
« Patch dynamics of stream »	Les perturbations hydro-géomorphologiques et la colonisation de la végétation aboutit à la formation d'une mosaïque d'habitats évoluant dans le temps au sein du cours d'eau. La localisation, la taille et l'évolution de ces habitats influence les successions biologiques.	Frid & Townsend 1989; Townsend 1989
« Flood pulse/flow pulse »	Les variations du niveau d'eau (fréquence, intensité et prédictibilité) sont les moteurs principaux du fonctionnement des cours d'eau et des zones riveraines. Elles sont à la base de la connectivité latérale entre les systèmes aquatiques et les zones riveraines.	Junk <i>et al.</i> 1989; Bayley 1991; Junk 1999; Tockner <i>et al.</i> 2000
« Natural flow regime »	Chaque cours d'eau a ses propres caractéristiques hydrologiques (magnitude, fréquence et durée des variations de niveau d'eau, vitesse des changements) qui maintiennent son intégrité écologique.	Poff <i>et al.</i> 1997
« Hydrological connectivity »	Les transferts de matière, d'énergie et/ou d'organismes entre le cours d'eau et la zone riveraine et entre la surface et l'aquifère, qui sont effectués à travers les mouvements d'eau, sont essentiels à l'intégrité écologique des écosystèmes fluviaux.	Ward & Stanford 1995a; Ward <i>et al.</i> 1999; Pringle 2001, 2003

Références

- Amoros C., Bravard J.P., Reygrobellet J.L., Pautou G. and Roux A.L. 1988. Les concepts d'hydrosystème et de secteur fonctionnel dans l'analyse des systèmes fluviaux à l'échelle des écocomplexes. *Bulletin d'Écologie* **19**:531-546.
- Amoros C., Roux A.L., Reygrobellet J.L., Bravard J.P. and Pautou G. 1987. A method for applied ecological studies of fluvial hydrosystems. *Regulated Rivers-Research & Management* **1**:17-36.
- Bayley P.B. 1991. The flood pulse advantage and the restoration of river-floodplain systems. *Regulated Rivers-Research & Management* **7**:75-86.
- Elwood J.W., Newbold J.D., O'Neill R.V. and Van Winkle W. 1983. Resource spiraling: An operational paradigm for analyzing lotic ecosystems. Pages 3-27 In Fontaine T.D. and Bartell S.M., editors. *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Science, Butterworth, USA.
- Frid C.L.J. and Townsend C.R. 1989. An appraisal of the patch dynamics concept in stream and marine benthic communities whose members are highly mobile. *Oikos* **56**:137-141.
- Junk W.J. 1999. The flood pulse concept of large rivers: learning from the tropics. *Archiv Fur Hydrobiologie*:261-280.
- Junk W.J., Bayley P.B. and Sparks R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. Pages 110-127 In Dodge D.P., editor. International Large River Symposium (LARS). Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences.
- Naiman R.J. and Décamps H. 1997. The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**:621-658.
- Naiman R.J., Decamps H., Pastor J. and Johnston C.A. 1988. The potential importance of boundaries to fluvial ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* **7**:289-306.
- Petts G.E. and Amoros C., editors. 1996. Fluvial hydrosystems. Chapman & Hall, London, England.
- Poff N.L., Allan J.D., Bain M.B., Karr J.R., Prestegard K.L., Richter B.D., Sparks R.E. and Stromberg J.C. 1997. The natural flow regime. *Bioscience* **47**:769-784.
- Pringle C. 2003. What is hydrologic connectivity and why is it ecologically important? *Hydrological Processes* **17**:2685-2689.
- Pringle C.M. 2001. Hydrologic connectivity and the management of biological reserves: A global perspective. *Ecological Applications* **11**:981-998.
- Stanford J.A. and Ward J.V. 2001. Revisiting the serial discontinuity concept. *Regulated Rivers-Research & Management* **17**:303-310.

- Tockner K., Malard F. and Ward J.V. 2000. An extension of the flood pulse concept. *Hydrological Processes* **14**:2861-2883.
- Townsend C.R. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society* **8**:36-50.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. and Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**:130-137.
- Wallace J.B., Webster J.R. and Woodall W.R. 1977. The role of filter feeders in flowing waters. *Archiv Fur Hydrobiologie* **79**:506-532.
- Ward J.V. 1989. The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* **8**:2-8.
- Ward J.V. 1998. Riverine landscapes: Biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biological Conservation* **83**:269-278.
- Ward J.V. and Stanford J.A. 1983. The serial discontinuity concept of river ecosystems. Pages 29-42 In Fontaine T.D. and Bartell S.M., editors. *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Science, Michigan.
- Ward J.V. and Stanford J.A. 1995a. Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Regulated Rivers-Research & Management* **11**:105-119.
- Ward J.V. and Stanford J.A. 1995b. The serial discontinuity concept - Extending the model to floodplain rivers. *Regulated Rivers-Research & Management* **10**:159-168.
- Ward J.V., Tockner K. and Schiemer F. 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: Ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research & Management* **15**:125-139.
- Webster J.R. 1975. Analysis of potassium and calcium dynamics in stream ecosystems on three southern Appalachian watersheds of contrasting vegetation. University of Georgia, Athens, USA.
- Webster J.R. and Patten B.C. 1979. Effects of watershed perturbation on stream potassium and calcium dynamics. *Ecological Monographs* **49**:51-72.

ANNEXE 4 : PRINCIPALES CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES ET ECOLOGIQUES DES ESPECES ETUDIEES

Espèces autochtones dominantes

	<i>Agrostis stolonifera</i> L.	<i>Rubus caesius</i> L.	<i>Populus nigra</i> L.	<i>Urtica dioica</i> L.	<i>Salix alba</i> L.
Synonymes principaux	<i>Agrostis alba</i> var. <i>stolonifera</i>	-	-	-	-
Noms vernaculaires	Agrostide stolonifère, trainasse d'eau	Ronce bleuâtre	Peuplier noir	Ortie dioïque, grande ortie	Saule blanc
Type biologique Raunkier	Hémicryptophyte	Phanérophytes	Phanérophyte	Géophyte	Phanérophyte
Stratégie <i>sensu</i> Grime	RS	RC	RC	R	RC
Reproduction	Monoïque, anémogamie	Monoïque, anémogamie	Dioïque, anémogamie	Dioïque, anémogamie	Dioïque, anémogamie
Multiplication végétative	Stolons	Stolons, drageons	Bouturage possible à partir de fragments de branches	Rhizomes	Bouturage possible à partir de fragments de branches
Dispersion des graines	Anémochorie	Endozoochorie	Anémochorie	Anémochorie, barochorie	Anémochorie
Habitats	Bords de cours d'eau, prairies et bois humides	Friches, sous-bois des peupleraies, frênaies-aulnaies, saulaies	Forêts alluviales sur sols bien drainés, espèce pionnière	Haies, fossés, voisinage des habitations, sous-bois des saulaies blanches, espèce nitrophile	Forêts alluviales sur sols fréquemment engorgés et inondés, espèce pionnière

Espèces introduites envahissantes

	<i>Paspalum distichum</i> L.	<i>Fallopia japonica</i> (Houtt.) Ronse Decr.	<i>Buddleja davidii</i> Franch.	<i>Impatiens glandulifera</i> Royle	<i>Acer negundo</i> L.
Synonymes principaux	<i>Paspalum paspalodes</i> (Michx.) Scribn. <i>Digitaria paspalodes</i> Michx.	<i>Reynoutria japonica</i> Houtt. (nom valide en France) <i>Polygonum cuspidatum</i> Siebold & Zucc.	<i>Buddleia davidii</i> Franch.	<i>Impatiens roylei</i> Walp.	-
Noms vernaculaires	Chiendent d'eau	Renouée du japon	Buddleia du père David, arbre aux papillons	Balsamine de l'Himalaya, balsamine géante	Erable negundo, érable à feuilles de frêne
Origine	Amérique centrale	Chine, Japon, Corée, Taiwan	Chine	Cachemire, Népal	Amérique du nord
Date d'introduction en Europe	19 ^{ème} siècle	1825	1893	1839	1750
Type biologique Raunkier	Hémicryptophyte	Géophyte	Phanérophyte	Thérophyte	Phanérophyte
Stratégie Grime	RC	RC	RC	RC	RC
Multiplication végétative	Stolons	Rhizomes	Bouturage à partir des tiges		Marcotage possible à partir des branches secondaires
Dispersion des graines	Anémochorie	Anémochorie	Anémochorie	Ballochorie	Anémochorie
Habitats	Habitats temporairement inondés, rizières, mares, bords de cours d'eau, espèce héliophile	Friches, bords de routes et de voies ferrées, milieux ouverts des zones riveraines	Friches, talus, décombres, Berges de cours d'eau sur sol bien drainé	Berges des rivières et canaux sur sols humides, forêts alluviales, en particulier saulaies blanches	Forêts alluviales sur sols riches et peu drainés, tolérant à l'ombre à l'état de plantule mais héliophile à l'état adulte

ANNEXE 5: DEGRADATION DES ESPECES INTRODUITES ENVAHISSANTES ET DES ESPECES AUTOCHTONES DOMINANTES EN MILIEU RIVERAIN PERTURBE

Contexte de l'étude

En réponse à l'hétérogénéité des conditions environnementales en zone riveraine, le processus de dégradation des litières, et en particulier la vitesse de dégradation, s'avère fortement variable (Chauvet 1989; Chergui & Pattee 1990; Langhans *et al.* 2006). La vitesse de dégradation des litières est principalement contrôlée par la qualité de ces litières (Cadish & Giller 1997), mais dépend également du couvert végétal, des conditions hydrologiques locales et de la nature du substrat, qui influencent à la fois le microclimat et l'abondance et la richesse spécifique des communautés de décomposeurs (Brinson *et al.* 1981; Langhans 2006; Langhans & Tockner 2006).

Nos précédentes études de la dégradation de litières ont été réalisées dans des conditions d'absence de perturbation hydrologique (chapitre 3). Au-delà de l'effet mécanique de cette perturbation (fragmentation des litières par les forces des mouvements de la masse d'eau, Heard *et al.* 1999), on peut en effet penser que la dynamique sédimentaire, les variations thermiques plus importantes et les submersions récurrentes des berges peuvent affecter ce processus en bordure immédiate du cours d'eau (Vargo *et al.* 1998; Langhans & Tockner 2006). Une étude de la dégradation des litières des espèces étudiées dans le chapitre 3 a donc également été effectuée en milieu aquatique lotique et en milieu riverain perturbé. Les résultats partiels présentés dans cette annexe sont limités au milieu riverain perturbé et centrés sur la comparaison globale des espèces autochtones dominantes et introduites envahissantes, ainsi que sur le couple particulier *Buddleja davidii*/*Populus nigra*.

Matériel et méthodes

Les litières des différentes espèces ont été ramassées sur la végétation en pied, durant la période de sénescence, dans la zone riveraine du Parc de Portet-sur-Garonne (chapitre 3). La technique et le protocole employés sont exactement les mêmes que ceux décrits dans le chapitre 3. Les sacs à litières ont été placés sur la berge, dont la végétation est dominée par *Phalaris arundinacea* L. et accessoirement *Rubus caesius* L. (Fig. A5.1). La litière présente au sol est principalement composée de feuilles de *Populus nigra* L., dont plusieurs individus se trouvent en arrière de la zone pionnière.

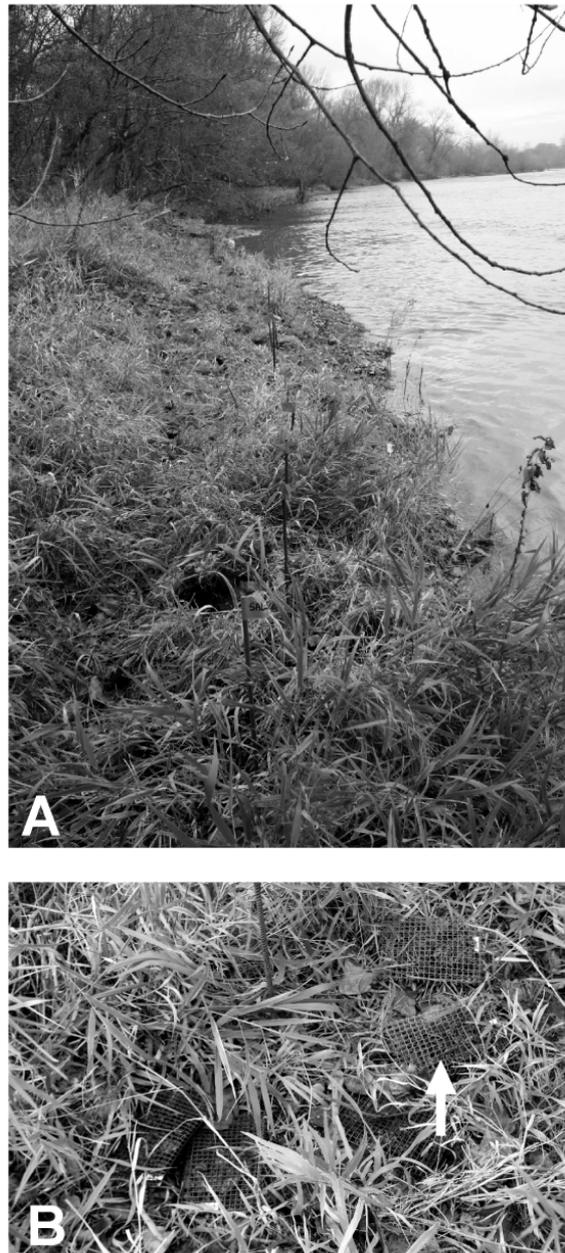


Figure A5.1 : Site d'étude (A) et installation (B) des sacs de litière pour l'expérimentation de dégradation des litières en milieu riverain perturbé. La flèche indique un sac de litière.

Résultats et discussion

La masse restante de litière est inférieure à 10 % de la masse initiale pour toutes les espèces à la fin de l'expérimentation. La cinétique de dégradation des litières des espèces introduites envahissantes est très proche de celle des espèces autochtones dominantes (Fig. A5.2 A) et les masses restantes à chaque date sont similaires (Table A5.1). Ainsi, en accord avec les résultats obtenus lors de l'analyse des vitesses de dégradation des litières des mêmes espèces en milieu

aquatique lentique et terrestre peu perturbé (chapitre 3), la vitesse de dégradation des litières ne dépend pas de l'origine des espèces (Table A5.1).

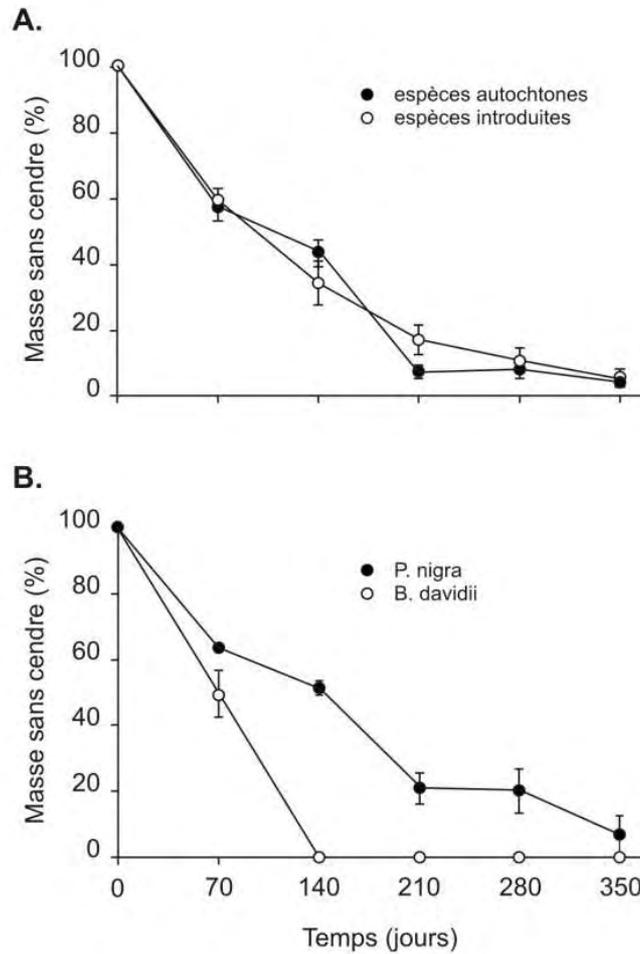


Figure A5.2 : Evolution des masses restantes de litière au cours de l'expérimentation pour la totalité des espèces autochtones et des espèces introduites (A), et pour *P. nigra* et *B. davidii* (B). La masse restante de litière est exprimée en pourcentage de la masse initiale (moyenne \pm erreur standard).

	Ddl	SC	MC	F	p
Origine	1	0,3	0,3	0,5	0,51
Espèce(origine)	8	5,2	0,6	3,4	0,001
Temps	1	90,2	90,2	477,1	< 0,0001
Origine*temps	1	0,2	0,2	1,1	0,30
Espèce(origine)*temps	8	6,9	0,8	4,5	< 0,0001
Erreur	222	41,9			
Total	241				

Table A5.1 : Résultats de l'ANCOVA réalisée sur les masses restantes sans cendres de litière.

Les dynamiques de dégradation des litières sont significativement différentes selon les espèces (Table A6.1). Parmi les espèces sélectionnées, la dégradation rapide des litières de

B. davidii aboutit à la disparition totale des litières de cette espèce au bout de 5 mois d'expérimentation, alors que plus de 50 % de la masse initiale des litières de l'espèce autochtone de référence, *P. nigra*, est encore présente dans les sacs de litière. La dégradation particulièrement rapide des litières de *B. davidii* a déjà été signalée en milieu aquatique lotique (Hladyz *et al.* 2009), aquatique lentique et riverain peu perturbé (chapitre 3). Comme dans ces précédentes études, la disparition des litières de *B. davidii*, cinq mois avant la prochaine chute des feuilles, pourrait entraîner une discontinuité des ressources dans les milieux fortement envahis.

Ces résultats confirment les conclusions du chapitre 3. Des données détaillées sur chacune des espèces sélectionnées permettront d'analyser les différences entre les espèces introduites envahissantes et les espèces autochtones dominantes au sein de chaque couple. Par ailleurs, des données concernant les conditions abiotiques durant l'expérimentation (fréquence et durée des submersions, variation de température, quantité de sédiments déposés sur les feuilles pour chaque date d'échantillonnage) et la structure des communautés de macroinvertébrés devraient permettre d'analyser les mécanismes qui sous-tendent les dynamiques de dégradation des litières et les différences entre les espèces.

Références

- Brinson M.M., Lugo A.E. and Brown S. 1981. Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater wetlands. *Annual Review of Ecology and Systematics* **12**:123-161.
- Cadish G. and Giller K.E., editors. 1997. Driven by nature: plant litter quality and decomposition. CAB International, Wallingford.
- Chauvet E. 1989. Production, flux et décomposition des litières en milieu alluvial. Dynamique et rôle des hyphomycètes aquatiques dans le processus de décomposition. . Université Paul Sabatier, Toulouse III, Toulouse, France.
- Chergui H. and Pattee E. 1990. The processing of leaves of trees and aquatic macrophytes in the network of the river Rhone. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* **75**:281-302.
- Heard S.B., Schultz G.A., Ogden C.B. and Griesel T.C. 1999. Mechanical abrasion and organic matter processing in an Iowa stream. *Hydrobiologia* **400**:176-186.
- Hladyz S., Gessner M.O., Giller P.S., Pozo J. and Woodward G. 2009. Resource quality and stoichiometric constraints on stream ecosystem functioning. *Freshwater Biology* **54**:957-970.

- Langhans S.D. 2006. Riverine floodplain heterogeneity as a controller of organic matter dynamics and terrestrial invertebrate distribution. PhD Thesis. Swiss federal institute of technology, Zurich.
- Langhans S.D., Tiegs S.D., Uehlinger U. and Tockner K. 2006. Environmental heterogeneity controls organic matter dynamics in river floodplain ecosystems. *Polish Journal of Ecology* **54**:675-680.
- Langhans S.D. and Tockner K. 2006. The role of timing, duration, and frequency of inundation in controlling leaf litter decomposition in a river-floodplain ecosystem (Tagliamento, northeastern Italy). *Oecologia* **147**:501-509.
- Vargo S.M., Neely R.K. and Kirkwood S.M. 1998. Emergent plant decomposition and sedimentation: response to sediments varying in texture, phosphorus content and frequency of deposition. *Environmental and Experimental Botany* **40**:43-58.

ANNEXE 6 : CONSEQUENCES DE L'INVASION DES RYPISYLVES PAR LA RENOUEE DU JAPON

Contexte de l'étude

Les renouées asiatiques du genre *Fallopia* (= *Reynoutria*) font partie des espèces introduites les plus envahissantes en Europe et en Amérique du nord (Beerling *et al.* 1994; Schnitzler & Müller 1998; Child 1999; Barney *et al.* 2006). Dans les zones riveraines du sud-ouest de la France, la renouée du Japon (*Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decr.) a été décrite comme l'espèce la plus répandue du genre (Planty-Tabacchi 1993). Bien qu'elle soit principalement envahissante dans les milieux ouverts des zones riveraines (Planty-Tabacchi 1993), elle peut également envahir les sous-bois de diverses formations forestières, en particulier les saulaies blanches et les peupleraies noires. Ces deux types de ripisylves sont caractérisés par des conditions environnementales différentes : *S. alba*, plus tolérant à l'engorgement en eau des sols que *P. nigra*, constitue des forêts plus proches du niveau moyen de l'eau et qui sont donc plus fréquemment inondées que les peupleraies (Karrenberg *et al.* 2002; Piégay *et al.* 2003). De récentes études effectuées dans le cadre du programme INPLANTBEL ont démontré que les conséquences fonctionnelles de l'invasion par *F. japonica* peuvent varier en fonction du contexte environnemental (Dassonville *et al.* 2007, 2008). Bien que relativement classique en écologie, cette relativité des conséquences d'une invasion est rarement démontrée dans les études de cas. Par ailleurs, pour *F. japonica*, elle semble associée à une diminution systématique de l'abondance des autres espèces et de la richesse spécifique des communautés végétales envahies (Gerber *et al.* 2008; Urgenson *et al.* 2009; Aguilera *et al.* 2010). Cette étude a pour objectif d'estimer les variations des conséquences de l'invasion par *F. japonica* selon le contexte environnemental (habitat), pour la structure des communautés envahies et le processus de dégradation des litières. Les résultats présentés dans cette annexe sont partiels et ne concernent que la structure des communautés végétales.

Matériels et méthodes

Sites d'étude

Les ripisylves sélectionnées pour cette étude sont situées sur les rives du Gave de Pau, dans le sud-ouest de la France (Fig. A6.1 ; 0° 34' 53'' O ; 43° 12' 14'' N). Le Gave de Pau, qui dévale rapidement des Pyrénées jusqu'à son confluent (Gave d'Oloron), présente un régime

hydrologique subtorrentiel de type nival (Adour-Garonne 2010). Les deux sites d'étude, une saulaie blanche et une peupleraie noire, se trouvent respectivement sur la rive gauche et la rive droite du Gave de Pau, en amont d'un barrage hydroélectrique construit en 1957 (barrage d'Artix). Ce barrage détermine une large zone riveraine, la zone humide de Bésingrand, parcourue par de nombreux chenaux dérivés du cours principal. Cette zone humide, classée Natura 2000, est dominée par des formations boisées, comprenant des saulaies blanches fréquemment inondées (plusieurs fois par an) et des peupleraies noires, qui ne sont inondées que par les crues majeures (moins d'une fois par an, non inondée pendant la durée de l'étude). Leur âge est estimé entre 30 à 40 ans. Le niveau moyen de la nappe phréatique du site se trouve près de la surface (2 m et 50 cm respectivement dans la peupleraie et la saulaie) et la nappe s'avère suffisamment alimentée pour être exploitée en rive droite comme source d'eau potable.

La saulaie et la peupleraie sont fortement envahies par *F. japonica* (Fig. A6.2). Dans les zones non envahies du secteur étudié, le sous-bois de la saulaie est dominé par *Urtica dioica* L., et le sous-bois de la peupleraie par *Rubus discolor* Weihe & Nees.

Analyses floristiques

Des relevés de végétation ont été réalisés au sein de quatre types de végétations : saulaie envahie, saulaie non envahie, peupleraie envahie, peupleraie non envahie. Le pourcentage de recouvrement de chaque espèce a été estimé au sein de quarante quadrats de 1*1m, en mars et en juillet 2009. L'inondation presque permanente de la saulaie en automne a rendu impossible la réalisation des relevés floristiques durant cette saison.

Les différences de richesse spécifique et d'abondance (pourcentages de recouvrement cumulés sans l'espèce dominante : *F. japonica*, *U. dioica*, *R. discolor*) de la végétation entre les types de végétation ont été évaluées avec des analyses de variance (ANOVA de type 3 ; Statistica, version 6, Statsoft). Des tests *post-hoc* de Tuckey ont été effectués après les effets significatifs de l'ANOVA. Les différences de composition des communautés ont été testées à l'aide d'analyses de similarité (ANOSIM ; PRIMER, version 5.2.2, Primer-E Ltd).

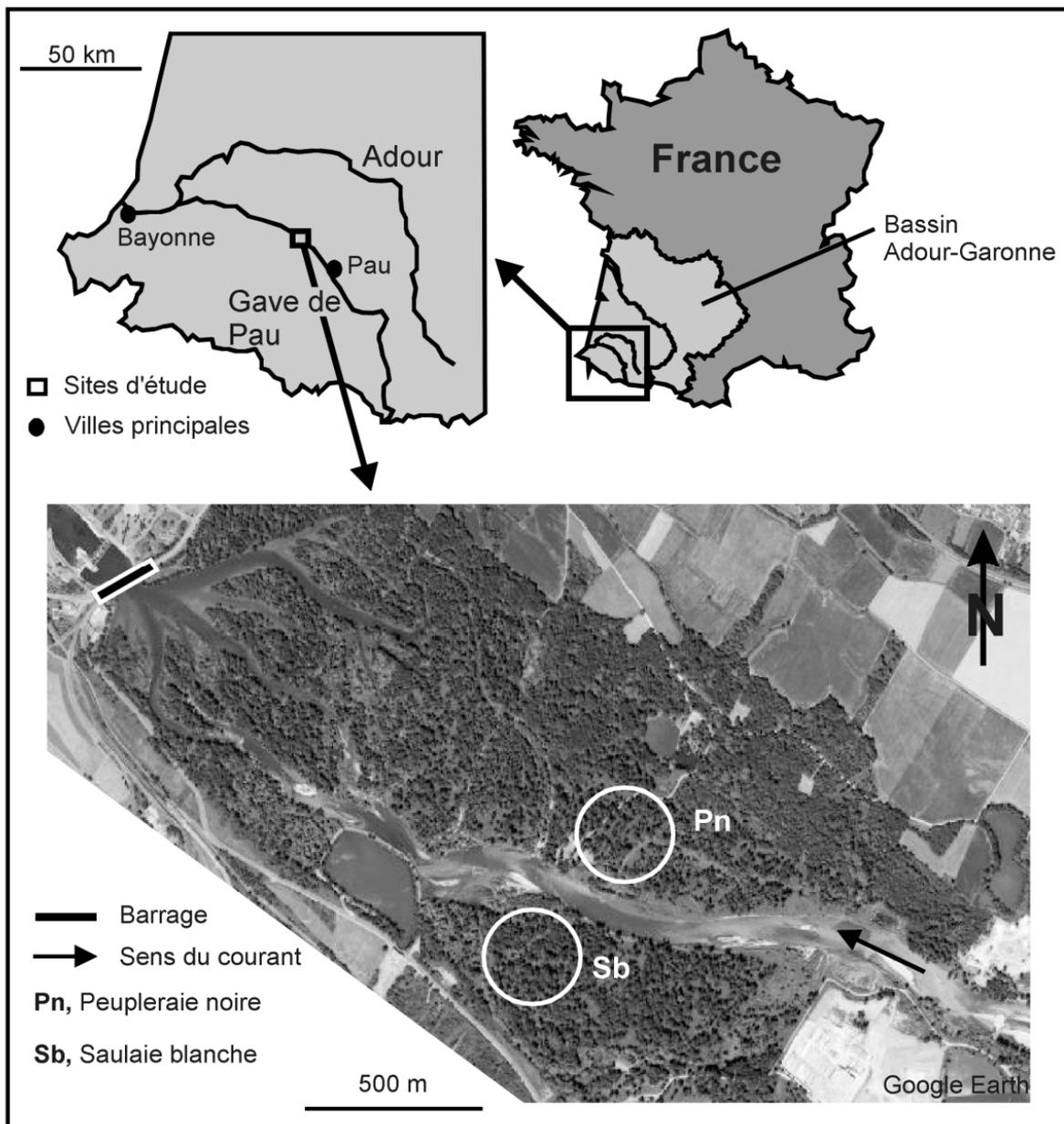


Figure A6.1 : Carte de situation des sites sélectionnés pour l'étude.



Figure A6.2 : Saulaie blanche (A) et peupleraie noire (B) envahies par *F. japonica* (février 2009). Les tiges dressées dans la saulaie (A) et couchées dans la peupleraie (B) sont les tiges sèches des individus de *F. japonica* ayant poussé l'année précédente.

Résultats

Les pourcentages de recouvrement de *F. japonica* dans les zones envahies sont plus élevés dans la saulaie en mars, mais similaires entre les deux sites en juillet (ANOVA, $p < 0,05$; Table A6.1). Les espèces autochtones dominantes démontrent une faible variation saisonnière dans leur recouvrement durant la période de croissance. Cette faible variation est attendue pour *R. discolor*, qui est une espèce ligneuse pérenne conservant une partie de son feuillage durant l'hiver.

		Envahies	Non envahies	
		<i>F. japonica</i>	<i>U. dioica</i>	<i>R. discolor</i>
Saulaie	mars	20 ± 1	88 ± 2 <i>a</i>	-
	juillet	86 ± 3 <i>a</i>	89 ± 2 <i>a</i>	-
Peupleraie	mars	2 ± 0	-	88 ± 2
	juillet	98 ± 1 <i>a</i>	-	96 ± 1

Table A6.1 : Recouvrement des espèces dominantes dans les quatre types de végétation étudiés. Les lettres font référence aux résultats des tests *post-hoc* après l'ANOVA sur les données de recouvrement des trois espèces dominantes (n = 160). Des lettres identiques indiquent des recouvrements non significativement différents. Une absence de lettre indique des recouvrements significativement différents ($p < 0.05$).

La végétation associée à *F. japonica* est plus abondante dans la peupleraie que dans la saulaie, ($p < 0,01$) et en mars qu'en juillet (Fig. A6.3). La végétation associée à *R. discolor* est plus abondante en juillet ($p < 0,01$). Celle associée à *U. dioica* est également abondante en mars et en juillet. Dans la saulaie, la végétation des sous-bois envahis est aussi abondante que celle des sous-bois dominés par *U. dioica*, en mars, mais dix-neuf fois moins abondante en juillet (Fig. A6.3). Dans la peupleraie, la végétation des sous-bois envahis est cinq fois plus abondante que celle des sous-bois dominés par *R. discolor* en mars, mais elle est deux fois moins abondante en juillet (Fig. A6.3).

Les richesses spécifiques sont similaires entre la saulaie et la peupleraie (ANOVA imbriquée ; $F = 3,4$; $p = 0,06$), mais différentes entre les types de végétation (ANOVA ; $F = 6,3$; $p < 0,0001$). Globalisés sur les deux dates, les sous-bois envahis de la peupleraie ont une richesse spécifique supérieure à ceux de la saulaie ($p < 0,01$) et à ceux de la peupleraie dominés par *R. discolor* ($p = 0.04$). Dans la saulaie, la richesse spécifique des sous-bois envahis est similaire en mars et en juillet. Les sous-bois envahis ont une richesse spécifique similaire aux sous-bois dominés par *U. dioica* en mars, mais deux fois plus faible en juillet (Fig. A5.3). Dans la peupleraie, la richesse spécifique des sous-bois envahis est plus élevée en mars qu'en juillet ($p < 0,0001$). Les sous-bois envahis ont une richesse spécifique une fois et demie plus élevée que celle des sous-bois dominés par *R. discolor* en mars (Fig. A5.3). La richesse des deux sites est similaire en juillet.

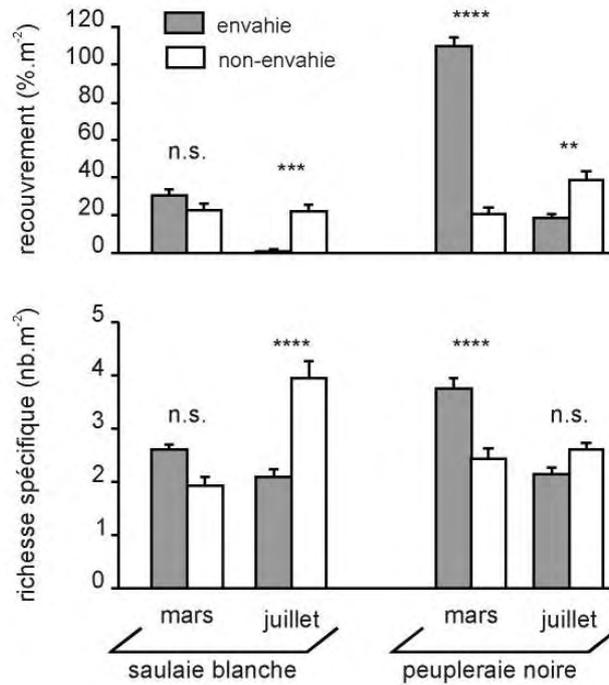


Figure A6.3 : Recouvrement et richesse spécifique des communautés végétales dans les différents faciès, en mars et en juillet. Les communautés envahies sont dominées par *F. japonica* dans les deux sites. Les communautés non envahies sont dominées par *U. dioica* dans la saulaie et par *R. discolor* dans la peupleraie. Les résultats des test *post-hoc* de Tuckey sont indiqués : n.s., non significatif ; **, $p < 0,01$; ***, $p < 0,001$; ****, $p < 0,0001$.

La composition des communautés végétales diffère significativement entre les deux ripisylves (ANOSIM ; $R = 0,2$; $p < 0,001$) et entre les dates d'échantillonnage ($R = 0,4$; $p < 0,001$). La composition des communautés est également différente entre l'ensemble des types de végétation ($p < 0,001$). Dans la saulaie, cette différence est associée à la spécificité de certaines espèces pour les communautés dominées par *U. dioica* (Table A5.2, A5.3). Dans la peupleraie, chaque type de communauté, envahie et non envahie, présente des espèces qui lui sont caractéristiques (Table A5.2, A5.3). Ces espèces sont plus nombreuses pour les communautés envahies.

		Communes	Envahies	Non envahies
Saulaie	Mars	4	1	12
	Juillet	4	0	12
Peupleraie	Mars	7	7	3
	Juillet	2	7	4

Table A6.2 : Nombre d'espèces communes ou spécifiques à l'une des deux zones (communautés envahies ou non envahies) pour chaque ripisylve.

		Mars	Juillet
Saulaie	Non envahies	<i>Duchesnea indica</i> (Adrews) Focke <i>Rubus fruticosus</i> L. <i>Viola reichenbachiana</i> Jord. ex. Boreau	<i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br. <i>Galium aparine</i> L. <i>Glechoma hederacea</i> L. <i>Phalaris arundinacea</i> L.
	Envahies	<i>Galium aparine</i> L. <i>Lamium maculatum</i> (L.) L. <i>Asplenium scolopendrium</i> L.	<i>Lamium maculatum</i> (L.) L. <i>Urtica dioica</i> L.
	Non-envahies	<i>Clematis vitalba</i> L.	<i>Clematis vitalba</i> L.

Table A6.3 : Principales espèces caractéristiques des différentes communautés étudiées. Les espèces identifiées comme telles présentent soit une occurrence supérieure à 3 quadrats, soit un recouvrement supérieur à 5 % pour au moins un quadrat. Aucune espèce n'a été identifiée comme caractéristique des communautés envahies dans la saulaie.

Discussion

Bien que la renouée du Japon se développe plus précocement dans la saulaie, elle domine de façon assez uniforme les deux ripisylves au maximum de son développement en juillet.

Entre mars et juillet, le recouvrement des communautés végétales envahies diminue sur les deux sites. Ces diminutions sont en partie dues à la disparition des parties aériennes des espèces vernales. Elles traduisent également une contrainte exercée par le développement des individus de *F. japonica* sur les communautés végétales associées. Les espèces du complexe *Fallopia* sont les géophytes les plus grandes d'Europe et d'Amérique du nord (Beerling *et al.* 1994; Barney *et al.* 2006). L'interception du rayonnement lumineux par *F. x bohemica* est le principal facteur limitant la croissance et la survie de deux espèces, avant la compétition pour les nutriments et une inhibition allélopathique (Siemens & Blossey 2007). Il pourrait également expliquer l'influence négative du développement de *F. japonica* sur le recouvrement des espèces associées.

Dans la saulaie, le recouvrement et la richesse spécifique des sous-bois envahis par rapport aux sous-bois dominés par *U. dioica* sont similaires en mars, mais plus faibles en juillet. Ces différences sont dues à une diminution du recouvrement du sous-bois dans les zones envahies et à une augmentation de la richesse spécifique dans les zones non envahies entre mars et juillet. Ces observations complètent des études précédentes ayant montré des abondances et des richesses spécifiques inférieures dans les communautés envahies par *F. japonica*. Cependant, la plupart de ces études établissent ces constats en comparaison de communautés non envahies qui ne sont pas dominées par une espèce autochtone (Gerber *et al.* 2008; Urgenson *et al.* 2009; Aguilera *et al.* 2010). Le maintien de telles différences entre des zones envahies par *F. japonica* et des zones dominées par une espèce autochtone peut provenir de

plusieurs types de mécanismes non exclusifs. Le gigantisme des parties aériennes de *F. japonica* suggère un prélèvement de nutriments supérieur à celui d'*U. dioica*, pouvant limiter la disponibilité des ressources nutritives pour les espèces associées. L'importance d'une limitation des ressources en nutriments dans cette étude pourra être évaluée par la suite, à partir d'analyses de sol qui sont en cours. Toutefois, une étude des conséquences de l'invasion par *F. japonica* de milieux variés (forêts, prairies, friches) a démontrée que le développement de cette espèce a tendance à augmenter la concentration en nutriments des horizons superficiels (Dassonville *et al.* 2007). Un effet allélopathique des composés secondaires de *F. japonica* ne peut être exclu (Beerling *et al.* 1994; Kim *et al.* 2005). Il n'a toutefois été formellement démontré qu'en laboratoire (Vrchotova & Sera 2008) et serait moins contraignant qu'une limitation des ressources lumineuses (Siemens & Blossey 2007). Il est également possible qu'une accumulation des litières dans les zones envahies inhibe le recrutement des individus, notamment pour les espèces annuelles. Une accumulation des litières de *F. japonica* a été démontrée dans les friches non riveraines (Beerling *et al.* 1994; Dassonville *et al.* 2009). Une expérimentation de dégradation des litières de *F. japonica*, *S. alba* et *P. nigra* a été effectuée durant l'année 2009. Bien que les données soient encore en cours de traitement, les premiers résultats tendent à montrer que la litière de *F. japonica* se dégrade moins rapidement que la litière de *S. alba* (Bottollier-Curtet *et al.* soumis). Une analyse de la qualité des litières, de la quantité de sédiments déposés durant les crues et associés aux litières lors des dates d'échantillonnage, ainsi que de la structure des communautés de macroinvertébrés associés aux litières permettront de mieux comprendre ces différences. Cependant, une accumulation des litières de *F. japonica* a bien été observée dans les zones envahies de la saulaie et pourrait limiter l'accès au substrat pour les plantules parvenant à germer. Cette accumulation de litière et une interception élevée de la lumière par *F. japonica*, sont ainsi probablement les principaux facteurs limitant le développement des sous-bois dans les saulaies envahies.

Dans la peupleraie, le recouvrement et la richesse spécifique des communautés envahies sont plus élevés que dans les communautés dominées par *R. discolor* en mars. Cette différence est très probablement due à la persistance des tiges ligneuses et d'une grande partie du feuillage de *R. discolor*, qui intercepte la lumière. Comme dans la saulaie, le recouvrement des communautés envahies est plus faible que celui des communautés non-envahies en juillet, après le développement des individus de *F. japonica*. Cependant, contrairement à la saulaie, la richesse spécifique des deux types de communautés reste similaire. Par ailleurs, le nombre d'espèces strictement inféodées à l'un des types de communauté apparaît supérieur pour les

communautés envahies dans la peupleraie. Il est également important de noter que, considérée globalement sur les deux dates d'échantillonnage, la richesse spécifique des communautés envahies dans la peupleraie est plus élevée que celle des communautés non envahies. Contrairement à ce qui a été observé dans la saulaie, les premiers résultats de l'expérimentation de dégradation des litières tendent à montrer que la litière de *F. japonica* se dégrade plus rapidement que la litière de *P. nigra* dans la peupleraie, et probablement plus rapidement que la litière de *F. japonica* dans la saulaie. Ainsi, moins de 15 % de la litière de *F. japonica* initialement présente dans les sacs persiste après 10 mois d'exposition. Des résultats similaires ont été obtenus par une expérimentation de dégradation des litières effectuée dans une peupleraie de bord de Garonne (Bottollier-Curtet *et al.* soumis). *F. japonica* pourrait ainsi limiter l'abondance des espèces de sous-bois dans la peupleraie, principalement par une interception de la lumière, qui est également élevée dans les zones non envahies, dominées par *R. discolor*. La contrainte imposée par *F. japonica* aux espèces de sous-bois serait alors saisonnière et associée à sa période de croissance, alors qu'elle serait permanente pour les zones dominées par *R. discolor*, expliquant la richesse spécifique supérieure des zones envahies de la peupleraie.

Conclusion

L'étude conduite sur le site d'Artix montre que les conséquences de l'invasion par *F. japonica* sur la structure et la composition des communautés peuvent varier au sein du même écosystème en fonction du type d'habitat envahi. En particulier, la richesse spécifique des communautés envahies est plus faible (dans la saulaie) ou au contraire plus élevée (dans la peupleraie) que celle des communautés non envahies. La modulation de l'incidence lumineuse par le développement des espèces dominantes dans chaque type de communauté peut majoritairement expliquer ces différences. Cependant, l'accumulation des litières de *F. japonica* semble pouvoir être en partie responsable du faible développement de la végétation dans les communautés envahies de la saulaie. Cette différence entre la saulaie et la peupleraie est probablement la conséquence de contraintes abiotiques plus importantes dans la saulaie, en lien avec des inondations récurrentes et persistantes. Des données en cours d'analyse concernant les stocks de nutriments des sols superficiels et le processus de dégradation des litières permettront de mieux comprendre les mécanismes qui sous-tendent la structuration des communautés végétales par *F. japonica*. Elles permettront également

d'évaluer certaines conséquences fonctionnelles possiblement associées à l'invasion des ripisylves par *F. japonica*.

Références

Adour-Garonne A.d.l.e. 2010. <http://www.eau-adour-garonne.fr>.

Aguilera A.G., Alpert P., Dukes J.S. and Harrington R. 2010. Impacts of the invasive plant *Fallopia japonica* (Houtt.) on plant communities and ecosystem processes. *Biological Invasions* **12**:1243-1252.

Barney J.N., Tharayil N., DiTommaso A. and Bhowmik P.C. 2006. The biology of invasive alien plants in Canada. 5. *Polygonum cuspidatum* Sieb. & Zucc. [= *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decr.]. *Canadian Journal of Plant Science* **86**:887-905.

Beerling D.J., Bailey J.P. and Conolly A.P. 1994. *Fallopia Japonica* (Houtt.) Ronse Decraene. *Journal of Ecology* **82**:959-979.

Bottollier-Curtet M., Charcosset J.Y., Planty-Tabacchi A.M. and Tabacchi E. submitted. Leaf litter degradation of riparian invasive plants: general and species specific effects. *Freshwater Biology*.

Child L.E. 1999. Vegetative regeneration and distribution of *Fallopia japonica* and *Fallopia x bohemica*: implications for control and management. PhD Thesis. Loughborough University, Loughborough.

Dassonville N., Domken S., Herpigny B., Meerts P. and Poly F. 2009. Impact of *Fallopia* spp. on nitrogen cycle and implicated soil biota. BIOLIEF, World Conference on Biological Invasions and Ecosystem Functioning, Porto, Portugal.

Dassonville N., Vanderhoeven S., Gruber W. and Meerts P. 2007. Invasion by *Fallopia japonica* increases topsoil mineral nutrient concentrations. *Ecoscience* **14**:230-240.

Dassonville N., Vanderhoeven S., Vanparys V., Hayez M., Gruber W. and Meerts P. 2008. Impacts of alien invasive plants on soil nutrients are correlated with initial site conditions in NW Europe. *Oecologia* **157**:131-10.

Gerber E., Krebs C., Murrell C., Moretti M., Rocklin R. and Schaffner U. 2008. Exotic invasive knotweeds (*Fallopia* spp.) negatively affect native plant and invertebrate assemblages in European riparian habitats. *Biological Conservation* **141**:646-654.

- Karrenberg S., Edwards P.J. and Kollmann J. 2002. The life history of *Salicaceae* living in the active zone of floodplains. *Freshwater Biology* **47**:733-748.
- Kim Y.S., Hwangb C.S. and Shinb D.H. 2005. Volatile constituents from the leaves of *Polygonum cuspidatum* S. et Z. and their anti-bacterial activities. *Food Microbiology* **22**:139-144.
- Lecerf A., Patfield D., Boiche A., Riipinen M.P., Chauvet E. and Dobson M. 2007. Stream ecosystems respond to riparian invasion by Japanese knotweed (*Fallopia japonica*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **64**:1273-1283.
- Piégay H., Pautou G. and Ruffinoni C. 2003. Les forêts riveraines des cours d'eau: écologie, fonctions et gestion. Institut pour le Développement Forestier, Paris.
- Planty-Tabacchi A.M. 1993. Invasions des corridors riverains fluviaux par des espèces végétales d'origine étrangère. PhD Thesis. Université Paul Sabatier - Toulouse III, Toulouse.
- Schnitzler A. and Müller S. 1998. Ecologie et biogéographie des plantes hautement invasives en Europe : les renouées géantes du Japon (*Fallopia japonica* et *F. sachalinensis*). *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* **53**:3-38.
- Siemens T.J. and Blossey B. 2007. An evaluation of mechanisms preventing growth and survival of two native species in invasive bohemian knotweed (*Fallopia x bohemica*, Polygonaceae). *American Journal of Botany* **94**:776-783.
- Vrchotova N. and Sera B. 2008. Allelopathic properties of knotweed rhizome extracts. *Plant Soil and Environment* **54**:301-303.

Table des figures

Figure I1 : Comparaison des traits écologiques des espèces introduites envahissantes et des espèces non envahissantes congénériques.....	22
Figure I2 : Théorie de la fluctuation de la disponibilité des ressources.....	29
Figure I3 : Relations entre dominance et fonctionnement	36
Figure I4 : Distribution des publications scientifiques en fonction du type de conséquences fonctionnelles abordées.	37
Figure I5 : Modèle d'interactions entre trois facteurs principaux de contrôle de la structure et du fonctionnement des écosystèmes riverains fluviaux.	41
Figure I6 : Modèle de succession végétale en zone riveraine.....	44
Figure I7 : Toposéquence de la succession végétale en zone riveraine.....	45
Figure I8 : Carte de situation des sites sélectionnés pour les travaux de thèse.....	56
Figure I9 : Espèces autochtones dominantes et introduites envahissantes sélectionnées comme modèles d'étude. H, herbacée ; L, ligneuse.....	57
Figure II.1: Experimental installation at the beginning of the experiment (April 2008), in the Botanical Garden Henri Gaussen, Toulouse.	71
Figure II.2: Mortality monitoring in both monocultures and mixtures.	74
Figure II.3: Aboveground (above the x-axis) and belowground (below the x-axis) biomasses (A, B, C, D, mean + SE) and belowground:aboveground ratio (E, F, G, H) of the exotic and native species (A, C, E, G) and the woody and herbaceous species (B, D, F, H).....	75
Figure II.4: Aboveground (above the x-axis) and belowground (below the x-axis) biomasses (A, mean + SE), and belowground:aboveground ratio (B) of the ten selected species in monocultures.	76
Figure II.6: Relative yield of the shoot biomass (A, D, G), the root biomass (B, E, H) and the root:shoot ratio (C, F, I) showed for competitor species (A, B, C), competitor origin (D, E, F) and competitor growth form (G, H, I) (mean ± SE).....	80
Figure III.1: Selected sites (A, B) and the leaf litter bags (C,D).....	97
Figure III.2: Time course of AFDM remaining in aquatic (A) and terrestrial (B) environments.	102
Figure III.3: Aquatic (A) and terrestrial (B) breakdown rates as a function of initial litter C:N ratio.....	105

Figure III.4: Mean densities of saprophytic invertebrates in aquatic and terrestrial environment.....	107
Figure IV.1: Riparian forests, respectively invaded by <i>A. negundo</i> (A, B) and dominated by native <i>S. alba</i> (C, D), in early spring (A,C) and autumn (B, D).....	123
Figure IV.2: Understory mean plant species richness (A) and plant biomass produced (B) under <i>A. negundo</i> (An) and <i>S. alba</i> (Sa) cover.....	129
Figure IV.3: Percentage of tree canopy cover (A) and relative PAR at the ground level (B) in the <i>S. alba</i> and the <i>A. negundo</i> stand at the three sites.....	131
Figure IV.4: Soil characteristics under <i>S. alba</i> and <i>A. negundo</i> cover.	132
Figure IV.5: Changes of the <i>U. dioica</i> stem number per pot for each of the selected PAR level and each of the selected water level during the 8 weeks of experiment.....	134
Figure IV.6: Biomass produced by <i>Urtica dioica</i> during the experiment for each selected PAR level, according soil type and water level.	136
Figure A1.1 : Mécanismes principaux du processus d'invasion.....	207
Figure A5.1 : Site d'étude (A) et installation (B) des sacs de litière pour l'expérimentation de dégradation des litières en milieu riverain perturbé.....	224
Figure A5.2 : Evolution des masses restantes de litière au cours de l'expérimentation pour la totalité des espèces autochtones et des espèces introduites (A), et pour <i>P. nigra</i> et <i>B. davidii</i> (B).....	225
Figure A6.1 : Carte de situation des sites sélectionnés pour l'étude.....	231
Figure A6.2 : Saulaie blanche (A) et peupleraie noire (B) envahies par <i>F. japonica</i> (février 2009).....	232
Figure A6.3 : Recouvrement et richesse spécifique des communautés végétales dans les différents faciès, en mars et en juillet.....	234

Table des tables

Table I.1 : Caractéristiques principales des trois cours d'eau du bassin Adour-Garonne sélectionnés pour les travaux de thèse.....	56
Table II.1: Number of replicates considered in the experiment.....	72
Table III.1: Physical and chemical characteristics of water and soil (0-10 cm).....	100
Table III.2: Initial C:N ratio of litters and parameters of the breakdown model. Leach., percent litter mass loss after leaching.....	101
Table III.3: Nested ANCOVAs on remaining AFDM in aquatic and terrestrial environments	103
Table III.4: Initial chemical composition of litters.....	104
Table IV.1: Main characteristics of the selected sites. b.f.l., base flow line.....	121
Table IV.2: Summary of the field results.....	128
Table IV.3: Summary of ANOVA on <i>U. dioica</i> shoot and root biomass (n = 10) of the greenhouse experiment.....	135
Table A5.1 : Résultats de l'ANCOVA réalisée sur les masses restantes sans cendres de litière.	225
Table A6.1 : Recouvrement des espèces dominantes dans les quatre types de végétation étudiés.....	233
Table A6.2 : Nombre d'espèces communes ou spécifiques à l'une des deux zones (communautés envahies ou non envahies) pour chaque ripisylve.	234
Table A6.3 : Principales espèces caractéristiques des différentes communautés étudiées. ..	235

TITRE en anglais : Plant invasion consequences on the functioning of fluvial riparian ecosystems

RESUME en anglais

The objective of this work is to evaluate plant species origin importance for biological invasion consequences, through the analysis of the influence of native and exotic dominant plant species for ecosystem functioning. Five pairs of native dominant species (*Agrostis stolonifera*, *Rubus caesius*, *Populus nigra*, *Urtica dioica* et *Salix alba*) and exotic invasive species (*Paspalum distichum*, *Fallopia japonica*, *Buddleja davidii*, *Impatiens glandulifera* et *Acer negundo*) were compared for litter breakdown process and primary production. A more detailed analysis evaluates the consequences of *A. negundo* invasion for riparian forests. Our results indicate that the lack of coevolution between exotic species and the organisms of recipient areas has little implications for ecosystem functioning, even if exotic invasive species can be more efficient in some ecological processes. No general pattern can be drawn for functional consequences of native dominant species replacement by exotic invasive ones.

“Nature has no stake in our understanding its interactions”

Nelson G. Hairston

« Une mauvaise herbe est une bonne herbe qui n'est pas à sa place »

Rudolph Steiner

AUTEUR : Marion Bottollier-Curtet

TITRE : Conséquences des invasions végétales sur le fonctionnement des écosystèmes riverains fluviaux

DIRECTEURS DE THESE : Eric Tabacchi & Anne-Marie Planty-Tabacchi

LIEU ET DATE DE SOUTENANCE : le 13 décembre 2010 à Toulouse, OMP

RESUME en français

Dans le contexte des invasions, l'objectif de ce travail est d'évaluer dans quelle mesure l'origine des espèces végétales conditionne le fonctionnement d'un écosystème en situation de dominance. Cinq paires d'espèces autochtones dominantes (*Agrostis stolonifera*, *Rubus caesius*, *Populus nigra*, *Urtica dioica* et *Salix alba*) et introduites envahissantes (*Paspalum distichum*, *Fallopia japonica*, *Buddleja davidii*, *Impatiens glandulifera* et *Acer negundo*) ont été comparées en milieu riverain pour les processus de production primaire et de dégradation des litières. Ces études ont été complétées par une analyse détaillée des conséquences de l'invasion des ripisylves par *A. negundo*. Nos résultats montrent que si les espèces introduites envahissantes peuvent être plus efficaces dans la réalisation de certains processus écologiques, l'absence de coévolution entre les espèces introduites et les organismes des milieux récepteurs n'a pas d'implication systématique pour le fonctionnement des écosystèmes.

TITRE et résumé en anglais au recto de la dernière page

MOTS-CLES

Décomposition de la litière, invertébrés saprophytes, production primaire, compétition, espèce ingénieur, cycle de l'azote, nutriments, communautés végétales.

DISCIPLINE ADMINISTRATIVE : Ecologie

INTITULE ET ADRESSE DE L'U.F.R. OU DU LABORATOIRE :

Laboratoire d'écologie fonctionnelle, EcoLab
Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, Bât. IVR1
31062 Toulouse Cedex 9, France