

LES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES PLUS DIVERSES SONT-ELLES PLUS RÉSISTANTES AUX INVASIONS ?

Anne-Hélène PRIEUR-RICHARD* & Sandra LAVOREL

SUMMARY

Early theoretical analyses and observations of community structure have led to the hypothesis that a high diversity of communities increases their resistance to invasions. However, to this date, observation and experimental data have shown positive or negative relationships between plant community diversity and invasibility. Studies of biological invasions proposed several others mechanisms explaining invasions: disturbances, presence of empty niches and interactions with others community trophic levels. The role of plant diversity can be decomposed in two factors: is specific richness *per se* and/or the diversity of functional groups that lead to invasion resistance of communities?

A study carried out in old fields of Montpellier country showed a general picture of invasion and its complexity in this country. Our observations of these invasion patterns confirmed the difficulties to observe clear relationships with their diversity. We then resorted to semi-controlled field experiments. We sowed annual old field communities with different levels of diversity: variation in species richness, variation in functional richness and variation in functional identities for a fixed functional richness. Demographic and vegetative parameters of two exotic probes transplanted into these communities, *Conyza bonariensis* and *C. canadensis*, were measured along their life cycle. Primary community functioning parameters of the model ecosystems were measured simultaneously. Species richness had little effect on performance of the two *Conyza* species. Functional composition appeared more relevant than functional richness *per se* to explain community invasibility. Mechanisms of functional composition effects are proposed.

RÉSUMÉ

Des études de biologie des invasions ont conduit à l'hypothèse qu'une diversité élevée des communautés augmente leur résistance aux invasions. Les données d'observation ou expérimentales montrent une relation positive ou négative entre diversité et invasibilité des communautés végétales. Les études sur les invasions biologiques suggèrent plusieurs autres mécanismes les favorisant : les perturbations, la disponibilité de niches écologiques et les interactions avec les autres niveaux trophiques. Le rôle de la diversité biologique peut se décomposer en deux aspects : est-ce la richesse spécifique *per se* et/ou la diversité des groupes fonctionnels qui permet de résister aux invasions ?

Une étude réalisée dans des friches de la région de Montpellier nous a permis d'avoir une vue générale du phénomène d'invasion et de sa complexité dans la région. Les résultats ont montré qu'il était difficile de mettre en évidence des patrons clairs d'invasion et de tester les mécanismes mis en jeu. Pour cette raison, deux expériences en conditions semi-contrôlées ont

Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, CNRS UPR 9056, 34293 Montpellier cedex 5.

* E-mail : prieur@cefe.cnrs-mop.fr.

été réalisées. Nous avons semé des communautés annuelles présentant différents niveaux de diversité : variation de la richesse spécifique, de la richesse fonctionnelle et de la composition fonctionnelle. Ces communautés présentaient différentes diversités spécifiques et fonctionnelles. À l'intérieur de ces communautés, nous avons suivi les paramètres démographiques et végétatifs de deux espèces exotiques congénériques, *Conyza canadensis* et *C. bonariensis* introduites au stade plantule. Des mesures des paramètres du fonctionnement des communautés ont été réalisées simultanément. Les résultats montrent que la composition fonctionnelle de la communauté est plus importante que la richesse *per se*. De plus, ces résultats nous ont permis d'approcher les mécanismes impliqués dans la résistance des communautés végétales aux invasions.

INTRODUCTION

Suite à l'observation de la perte récente de diversité, la compréhension de la relation entre la diversité et le fonctionnement et la stabilité des écosystèmes est devenue un thème majeur de recherche (Schulze & Mooney, 1993 ; Vitousek *et al.*, 1997). Les invasions par des espèces exotiques sont un des facteurs pouvant modifier fortement la diversité et le fonctionnement des écosystèmes. La recrudescence de l'établissement et de l'extension des espèces envahissantes dans les différentes régions du monde est liée aux changements de société de ces dernières décennies. Ainsi le développement des transports a favorisé les transferts de plantes à longue distance et, en Europe, la déprise agricole a permis l'ouverture de nouveaux espaces à la colonisation.

L'augmentation du nombre d'espèces exotiques dans différentes régions du monde pose la question des causes de ces invasions. Les études sur les traits d'histoire de vie des espèces exotiques n'ont pas montré l'existence de traits garantissant le succès d'un envahisseur (Prieur-Richard & Lavorel, 2000). L'absence de traits d'histoire de vie spécifiques aux espèces envahissantes a donc conduit à rechercher les causes des invasions au niveau, non pas de l'espèce, mais de la communauté envahie. Plusieurs axes ont été étudiés : existence de niches vides, rôle des perturbations, des interactions avec les autres niveaux trophiques, de la diversité végétale native.

La niche d'une espèce est formée de quatre composantes, l'habitat, la stratégie d'histoire de vie, la phénologie et la régénération (Grubb, 1977). Ces composantes peuvent avoir de nombreuses dimensions permettant la coexistence d'espèces similaires. À cause de ce nombre de dimensions possibles, il est difficile de définir exactement la niche d'une espèce donnée et de déterminer combien il existe de dimensions vides dans une communauté pour une espèce donnée. Cette hypothèse est donc difficile à tester expérimentalement. Cette théorie est donc une bonne hypothèse de modélisation mais il existe peu de preuves empiriques applicables aux cas des invasions.

Il a été montré de façon unanime que les perturbations favorisent les invasions (Hobbs & Huenneke, 1992 ; Rejmanek, 1989). Les perturbations entraînent une augmentation des ressources (McConnaughay & Bazaz, 1991), du nombre de sites disponibles pour le recrutement (Johnstone, 1986) et diminuent la compétition par les espèces résidentes (Hobbs & Huenneke, 1992 ; Wilson & Tilman 1993). Ces caractéristiques sont favorables à l'établissement des espèces exotiques.

Les espèces exotiques arrivent dans une nouvelle région sans leur cortège d'herbivores et de pathogènes ce qui leur confère un avantage important vis-à-vis

des espèces natives. Les relations entre les différents niveaux trophiques d'une communauté sont donc essentielles pour une meilleure compréhension du processus d'invasion.

Enfin, la dernière hypothèse proposée pour expliquer la recrudescence des invasions, est qu'une diversité élevée augmenterait la résistance d'une communauté aux invasions (Elton, 1958 ; Fox & Fox, 1986 ; Rejmanek, 1989). D'un point de vue appliqué, les méthodes de contrôle intégré proposent le maintien de communautés diversifiées comme moyen de limiter la propagation des espèces envahissantes (Groves, 1989). Les données d'observation ou expérimentales montrent une relation positive ou négative entre diversité et invasibilité des communautés végétales. Ces résultats posent la question de l'existence d'une relation générale entre diversité et invasibilité des communautés. Ils sont toutefois sujets à caution à cause de la confusion des effets provenant de facteurs autres que la diversité (par exemple perturbation et fertilité) et de l'absence de séparation des effets dus aux différentes composantes de la diversité (richesse spécifique, richesse fonctionnelle et identité des espèces ou des groupes fonctionnels).

Nous nous sommes intéressées à la relation entre diversité et invasibilité afin d'essayer de déterminer les effets dus à la diversité d'une communauté en elle-même, et plus précisément de comprendre le rôle des différentes composantes de la diversité dans le processus d'invasion.

Les différentes composantes de la diversité dont nous avons tenu compte sont dans un premier temps la dichotomie espèces-groupes fonctionnels. Avec l'utilisation des groupes fonctionnels, nous faisons l'hypothèse de la redondance de l'effet des espèces à l'intérieur d'un groupe fonctionnel. Cette hypothèse est l'une des principales proposées pour le fonctionnement général d'un écosystème (Lawton & Brown 1993 ; Walker 1992). La seconde dichotomie que nous avons utilisée a été de différencier l'effet de la richesse, c'est-à-dire le nombre d'espèces ou de groupes fonctionnels, de l'identité de ces espèces ou groupes fonctionnels.

Dans ce cadre théorique, nous avons émis plusieurs hypothèses qui, testées, permettraient une meilleure compréhension de la relation diversité-invasibilité au sein d'une communauté :

- 1) Les invasions diminueraient avec une augmentation du nombre d'espèces natives de la communauté résidante.
- 2) Les invasions diminueraient avec une augmentation du nombre de groupes fonctionnels de la communauté native.
- 3) Les invasions varieraient en fonction de l'identité des groupes fonctionnels présents dans la communauté native.

Ces hypothèses entraînent la formulation d'autres hypothèses sur les mécanismes d'action des différentes composantes de la diversité :

- 1) Une plus grande diversité, spécifique ou fonctionnelle, permettrait une utilisation plus complète des ressources du milieu et ainsi réduirait les performances des espèces exotiques.
- 2) Certains groupes fonctionnels utiliseraient une ou plusieurs ressources plus capitales pour les espèces exotiques. Ces groupes fonctionnels auraient donc un effet négatif plus important sur l'installation et/ou l'extension des espèces exotiques.

Ces hypothèses ont été testées par deux études de terrain.

La première reposait sur l'observation de patrons naturels d'invasion selon différents niveaux de diversité spécifique et fonctionnelle des communautés résidentes. Les friches post-culturelles représentant différents stades successionnels constituaient le modèle étudié.

La seconde étude comportait deux expérimentations dans des communautés artificielles annuelles présentant des diversités spécifiques et fonctionnelles différentes, de manière à tester plus précisément les mécanismes mis en jeu dans l'effet de la diversité végétale sur l'invasion de deux espèces exotiques. Cette seconde étude a notamment permis de tester les hypothèses liées aux mécanismes d'action des différentes composantes de la diversité dans la résistance des communautés aux invasions.

SITE ET MODÈLE D'ÉTUDE

SITE D'ÉTUDE

Ces deux études ont été effectuées dans le bassin méditerranéen français dans la région de Montpellier. Le climat est méditerranéen subhumide avec des hivers frais (Daget, 1977). Les pluies ont essentiellement lieu en automne et au printemps mais sont très variables en quantité et dans le temps. Les gelées sont fréquentes de mi-novembre à mi-mars.

Le bassin méditerranéen présente des caractéristiques qui le placent en excellente situation pour l'étude de l'effet de la diversité biologique sur les invasions. Il possède une diversité très élevée, l'une des plus fortes du monde (Cowling *et al.*, 1996 ; Heywood, 1995). Ayant été une source importante d'espèces envahissantes pour les autres régions du monde à climat méditerranéen (Fox, 1990), il est susceptible de présenter une végétation particulièrement résistante aux invasions. Cependant, il a subi des invasions (Guillerm *et al.*, 1990) dont certaines récentes et frappantes comme celle de *Senecio inaequidens* (Chalimbaud, 1998).

MODÈLE D'ÉTUDE

Les friches post-culturelles ont constitué le modèle d'étude. Depuis le début du siècle, dans le nord du bassin méditerranéen, la déprise agricole a permis l'ouverture de nombreux espaces à la colonisation soit par des espèces natives de la région soit par des exotiques. Le premier intérêt de ces friches est donc leur susceptibilité d'accueillir des espèces exotiques en nombre assez élevé. Par ailleurs, étant laissées à l'abandon, la succession peut se mettre en place et évoluer sans intervention humaine. Dans la région, nous avons donc un paysage en mosaïque avec des friches de divers stades successionnels, dus à différentes dates d'abandon. Or, selon le stade de la succession, la diversité des friches post-culturelles change (Escarré *et al.*, 1983). Le premier stade se caractérise par un recouvrement partiel du sol. Il est dominé par des espèces annuelles dispersées par le vent. Leur établissement modifie les conditions micro-environnementales permettant ainsi aux espèces bisannuelles puis pérennes de s'établir. À ce second

stade, le recouvrement au sol devient total. Le troisième stade se caractérise par l'installation de Graminées pérennes, en particulier *Brachypodium phoenicoides*, ainsi que de ligneux bas tel que le thym. Enfin, à partir d'environ quinze ans après l'abandon des cultures, les ligneux s'installent. Au cours du temps, on observe donc des changements de la richesse spécifique et fonctionnelle des friches et également de l'identité des espèces et des groupes fonctionnels.

ÉTUDE EN COMMUNAUTÉS NATURELLES

HYPOTHÈSES

Le but de cette étude était de voir quels sont les patrons d'invasion naturelle en fonction des changements de diversité des communautés végétales en prenant comme modèle la succession. Des friches de trois âges différents, caractérisées par des richesses et des compositions spécifiques et fonctionnelles différentes, ont été utilisées. De plus, toutes les friches étaient bordées par une route considérée comme une source potentielle de dispersion pour les espèces exotiques. En effet, dans le cas de réserves naturelles en Australie, il a été montré que l'entrée et le passage de véhicules étaient des facteurs de transport d'espèces exotiques (Amor & Stevens, 1976 ; Lonsdale & Lane, 1994). Une diminution du nombre d'espèces introduites avec une distance croissante au bord de la route a également été montrée dans une des îles Hawaii (Wester & Juvik, 1983).

Deux hypothèses ont donc été testées : 1) le nombre d'espèces exotiques dépendrait de l'âge et de la diversité spécifique ou fonctionnelle de la friche ; 2) le nombre d'espèces exotiques diminuerait avec une distance croissante à la route considérée comme source de dispersion.

MÉTHODES

Les stades successionnels étudiés étaient des stades jeunes, entre un et quinze ans après abandon cultural, plus susceptibles aux invasions que les stades où les ligneux commencent à dominer (Lepart & Debussche, 1991). Les friches post-culturelles étudiées étaient représentatives de trois âges : 2, 7 et 15 ans après abandon cultural (appelés âges 1, 2 et 3). Ces trois âges correspondent aux trois premiers stades successionnels décrits plus haut dans le paragraphe sur le modèle d'étude. Dans les friches étudiées, des transects de distance croissante du bord de la route ont été mis en place sur lesquels ont été réalisés des relevés de composition spécifique par la méthode des abondances relatives.

Les espèces exotiques ont été identifiées dans les relevés à partir d'une liste d'espèces exotiques trouvées dans la région établie par Jacques Maillet (com. pers.).

Les données ont ensuite été analysées d'une part au niveau spécifique et d'autre part au niveau fonctionnel en recodant les espèces à l'intérieur des groupes fonctionnels. Les groupes fonctionnels utilisés ont été déterminés dans une précédente étude sur la réponse aux perturbations du sol en région méditerranéenne française (Lavorel *et al.*, 1999a). Ils ont été déterminés à partir de traits morphologiques, décrivant l'architecture de la plante, et de traits de régénération.

Nous avons considéré qu'ils étaient applicables à l'étude des invasions car les perturbations du sol ouvrent l'espace permettant la colonisation par de nouvelles espèces dont les exotiques. Les différents groupes fonctionnels utilisés furent les suivants : 1) les espèces annuelles à port érigé ; 2) les espèces pérennes à port érigé ; 3) les espèces annuelles en rosette ; 4) les espèces pérennes en rosette ; 5) les proto-rosettes annuelles qui sont des espèces ayant une morphologie plus plastique et des feuilles tout le long de la tige ; 6) les proto-rosettes pérennes ; 7) les Légumineuses qui sont des proto-rosettes possédant la capacité de fixer l'azote atmosphérique ; 8) les ligneux.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

La distance par rapport au bord de la route n'avait pas d'effet significatif sur le nombre d'espèces exotiques par quadrat que l'analyse soit réalisée au niveau de la composition spécifique ou fonctionnelle des friches (Tab. I). La route, contrairement à l'hypothèse de départ, n'était donc pas une source primaire de dispersion pour les espèces exotiques trouvées dans ces friches post-culturelles. Certaines des exotiques, telles que les espèces de *Conyza*, sont dispersées par le vent et n'ont donc pas besoin d'autres agents pour leur dissémination à longue distance. D'autres exotiques, comme *Xanthium strumarium*, sont présentes et colonisent depuis un siècle les milieux de la région. Le pool de graines dans le paysage serait donc suffisamment abondant pour que la route ne joue plus un rôle prépondérant dans leur dispersion. Ces résultats permettent de proposer l'hypothèse de la diminution du rôle des routes comme source de dispersion avec l'augmentation du temps écoulé depuis l'arrivée des exotiques dans une région.

L'analyse de la richesse et de la composition de la végétation native des friches a montré que les trois âges d'abandon des friches présentaient des compositions spécifiques et fonctionnelles natives différentes (Prieur-Richard *et al.*, soumis). L'âge des friches n'avait pas d'effet significatif sur la richesse en

TABLEAU I

Analyse par modèle linéaire généralisé du nombre d'espèces exotiques au niveau de la richesse spécifique native où la variable à expliquer est le pourcentage d'exotiques et au niveau de la richesse fonctionnelle où la variable à expliquer est dans un premier temps le pourcentage d'exotiques (1) et dans un second temps le nombre de quadrats avec une exotique ou plus (2) car l'effet distance n'avait pas d'effet. Ces analyses ont été réalisées en fonction de l'âge des friches, la parcelle pour un âge donné et la distance au bord de la route (PC-SAS, version 6.12 (SAS Institute 1990)). Les effets significatifs sont ceux ayant une probabilité inférieure ou égale à 5 %.

Variables explicatives	Âge	Parcelle/ âge	Distance/ parcelle	Diversité fonctionnelle (H')
Richesse spécifique	0,68	0,0001	0,31	/
Richesse fonctionnelle (1)	0,67	0,0001	0,22	/
Richesse fonctionnelle (2)	0,12	/	/	0,06

espèces exotiques par quadrat (Tab. I). Cependant, une tendance presque significative ($p = 0,06$) a été observée pour la relation entre la diversité fonctionnelle native et la richesse en exotiques. La fréquence en espèces exotiques augmentait dans les friches d'âge 2. Par ailleurs, celles-ci présentaient la plus faible diversité fonctionnelle native. Par contre, aucune tendance n'a été montrée au niveau de la diversité spécifique. La diversité fonctionnelle jouerait donc un rôle plus important que la diversité spécifique dans la résistance des communautés aux invasions. Les espèces d'un même groupe fonctionnel ayant une fonction redondante dans la communauté (Walker, 1992), une augmentation de la diversité fonctionnelle de la communauté permettrait une utilisation plus complète des ressources (eau, nutriments, lumière, espace au sol). Celle-ci entraînerait une pression compétitrice plus forte et donc une diminution des opportunités d'installation d'espèces externes à la communauté. L'importance de la diversité fonctionnelle native pour le succès des invasions a été suggérée dans le cas de communautés herbacées de Californie (Huenneke *et al.*, 1990) et a été montrée dans celui de l'invasion par des espèces natives de communautés herbacées au Minnesota (Symstad, 2000).

Le fait d'obtenir des tendances peu différentes entre les divers âges d'abandon des friches peut être dû, en premier lieu, au faible nombre d'espèces exotiques présentes dans la région. De plus, l'absence d'effet de l'âge des friches sur le nombre d'espèces exotiques peut être expliqué par des questions d'échelle soit spatiale (taille des quadrats étudiés) soit temporelle (la gamme d'âge d'abandon des cultures était réduite aux premiers stades successionnels). Les faibles effets de la composition native sur la richesse en exotiques peuvent également s'expliquer par la multiplicité des facteurs entrant en jeu dans les études en conditions naturelles. Cela rend les patrons d'observation plus complexes et moins clairs.

À cause de ce type de confusion possible, l'observation de patrons naturels d'invasion est une étape préliminaire à l'étude de la relation entre diversité et invasibilité d'une communauté. Celle-ci doit obligatoirement être approfondie par des études plus précises faisant intervenir un nombre limité de facteurs (Lavorel *et al.*, 1999b). Les expérimentations en conditions semi-contrôlées ont permis de résoudre ce biais.

ÉTUDE EN COMMUNAUTÉS ARTIFICIELLES

HYPOTHÈSES

Le but des expérimentations était de mettre en évidence l'effet des différentes composantes de la diversité végétale native (richesse spécifique, richesse fonctionnelle et composition fonctionnelle) sur l'invasibilité de communautés annuelles. De plus, ces expérimentations nous ont permis d'explorer les mécanismes régissant les patrons d'invasion observés dans les friches. Les hypothèses testées étaient : 1) la résistance d'une communauté aux invasions augmenterait avec le nombre d'espèces et/ou de groupes fonctionnels à l'intérieur de cette communauté ; 2) la résistance des communautés varierait en fonction de l'identité des groupes fonctionnels présents.

MÉTHODES

Des communautés d'espèces annuelles ont été semées en octobre 1996. Ces espèces, communes dans les jeunes stades successionnels de la région, appartiennent

Expérience 2: effet du
nombre et de l'identité des
groupes fonctionnels
↓

3 GF 2 GF 1 GF	1G+1A+1L (6)	2G+2A+2L (6)	6G+6A+6L (3)	← Expérience 1: effet du nombre d'espèces
		3G+3A (3) 3G+3L (3)		
		6G (3) 6A (3) 6L (3)		
	3 espèces	6 espèces	18 espèces	

Figure 1. — Protocole expérimental des parcelles semées : G : Graminées (*Avena sterilis*, *Bromus madritensis*, *Bromus lanceolatus*, *Bromus hordeaceus*, *Lolium italicum*, *Hordeum murinum*), L : Légumineuses (*Medicago polymorpha*, *Medicago orbicularis*, *Medicago trunculata*, *Vicia sativa*, *Vicia tetrasperma*, *Melilotus alba*), A : Astéracées (*Crepis sancta*, *Crepis taraxacifolia*, *Crepis foetida*, *Senecio vulgaris*, *Lapsana communis*, *Sonchus oleraceus*). L'identité des espèces a été choisie de façon aléatoire dans le pool total des espèces de chaque groupe fonctionnel. Le nombre entre parenthèses est le nombre de répétitions de chacun des traitements de diversité.

ment à trois des groupes fonctionnels de l'étude en communautés naturelles : 1) les Graminées représentant les espèces ayant une morphologie érigée ; 2) les Astéracées représentant les espèces ayant une morphologie en rosette ; et 3) les Légumineuses appartenant au groupe des proto-rosettes.

La première expérimentation avait pour but de tester la relation entre richesse spécifique et invasibilité. Le nombre de groupes fonctionnels dans chacune des communautés était fixé à trois, c'est-à-dire qu'ils étaient tous présents. Le nombre d'espèces était de 3, 6 ou 18 espèces par communauté mais fixe par groupe fonctionnel (Fig. 1).

La seconde expérimentation nous a permis de tester d'une part le rôle du nombre de groupes fonctionnels dans la résistance d'une communauté aux invasions et d'autre part le rôle de l'identité des groupes fonctionnels c'est-à-dire la composition fonctionnelle de la communauté. Le nombre d'espèces par communauté était fixé à six et le nombre de groupes fonctionnels était de 1, 2 ou 3 par communauté (Fig. 1). Un dispositif substitutif a été mis en place pour tester l'effet de l'identité des groupes fonctionnels, pour un niveau donné de richesse fonctionnelle (Fig. 1). Par exemple, pour une richesse de 2 groupes fonctionnels, certaines communautés présentaient 3 espèces de Graminées et 3 espèces d'Astéracées (3G + 3A) et d'autres communautés avaient comme combinaison 3 espèces de Graminées et 3 espèces de Légumineuses (3G + 3L). Le mélange à deux groupes fonctionnels (3A + 3L) n'a pas été réalisé car ce type de communauté, dans lesquelles les Graminées sont totalement absentes, n'existe pas dans la nature.

Afin de tester les variations d'invasibilité selon la diversité de ces communautés, deux espèces-sondes (espèces introduites dans une communauté et dont les paramètres démographiques sont mesurés), *Conyza bonariensis* et *C. canadensis*, ont été implantées à l'intérieur des communautés en mars 1997. Cette méthode permet de mesurer de manière indirecte mais précise l'effet d'un facteur du milieu. Les deux espèces exotiques ont été introduites au stade plantule et non au stade de graines afin d'avoir un nombre homogène de plantes par parcelle et les individus d'une même espèce exotique suffisamment espacés afin d'éviter la compétition

intraspécifique. Les paramètres végétatifs, de reproduction et de survie de ces plantules ont été suivis tout au long du cycle de vie c'est-à-dire jusqu'à la fin du mois de septembre.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

*La richesse spécifique affecte les performances végétatives et démographiques de *Conyza bonariensis* et *C. canadensis**

La biomasse finale de *C. bonariensis* décroissait significativement avec le nombre d'espèces à l'intérieur de la communauté (Fig. 2). Cette relation est en accord avec l'hypothèse d'une augmentation de la résistance aux invasions d'une communauté possédant une richesse spécifique élevée. Cette hypothèse a été vérifiée dans le cadre de communautés herbacées du Minnesota (Tilman, 1997) et pour des prairies du Colorado à une échelle locale (Stohlgren *et al.*, 1999). Cette relation négative s'explique par une compétition plus forte de la végétation native due à une utilisation plus complète des ressources et des sites d'établissement en présence d'un plus grand nombre d'espèces (Tilman *et al.*, 1996). Par contre la biomasse finale de *C. canadensis* n'était pas affectée.

Le seul effet significatif du nombre d'espèces par communauté, sur les paramètres démographiques des deux espèces de *Conyza*, était un effet sur la fécondité nette de *C. bonariensis* via l'effet sur sa biomasse. En effet, les deux espèces de *Conyza* étant des annuelles, leur biomasse et leur fécondité nette sont corrélées. La richesse spécifique a donc un faible impact sur les paramètres démographiques de ces deux espèces exotiques (Fig. 2) et donc sur le processus d'invasion.

La richesse fonctionnelle joue-t-elle un rôle plus important ?

Aucun des paramètres végétatifs et de reproduction n'était influencé par le nombre de groupes fonctionnels des communautés. Cette absence d'effet est observée pour les deux espèces de *Conyza*.

Qu'en est-il de la composition fonctionnelle ?

Des études récentes ont montré l'importance du rôle joué par l'identité des groupes fonctionnels sur les paramètres du fonctionnement primaire des écosystèmes (Hooper & Vitousek, 1998 ; Symstad *et al.*, 1998 ; Tilman *et al.*, 1997). D'autres études l'ont suggérée pour les invasions (Huenneke *et al.*, 1990 ; Tilman, 1997). Cependant une seule étude a quantifié l'effet de la composition fonctionnelle pour la résistance aux invasions (Symstad, 2000). L'effet de la composition fonctionnelle native sur les différents paramètres du cycle de vie des deux espèces exotiques a donc été testé.

*Effet sur la biomasse de *Conyza bonariensis* et *C. canadensis* :*

La biomasse finale de *C. bonariensis* augmentait dans les communautés contenant des Légumineuses (Fig. 3). L'explication serait un effet de fertilisation

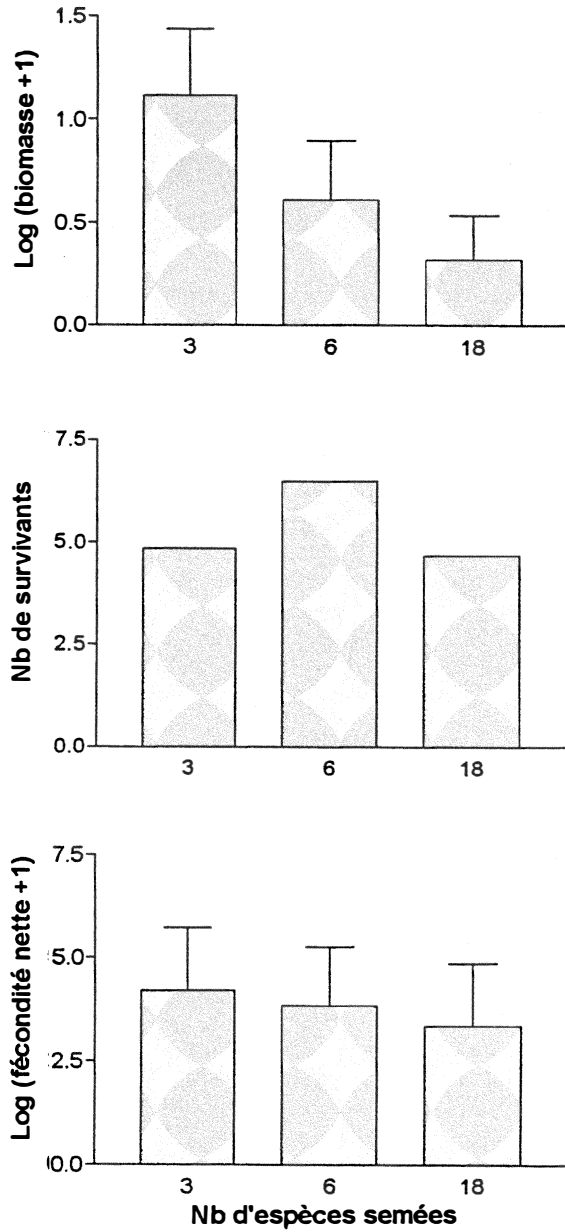


Figure 2. — Données brutes de la biomasse, de la survie et de la fécondité nette de *Conyza bonariensis* en fonction du nombre d'espèces par parcelle. Pour la biomasse et la fécondité nette, les données brutes ont été transformées par logarithme (paramètre + 1), afin de les normaliser.

du sol par ces espèces. En effet, l'analyse des éléments nutritifs du sol a montré une plus grande quantité de nitrates dans les communautés présentant des Légumineuses (Lavorel *et al.*, 1999c).

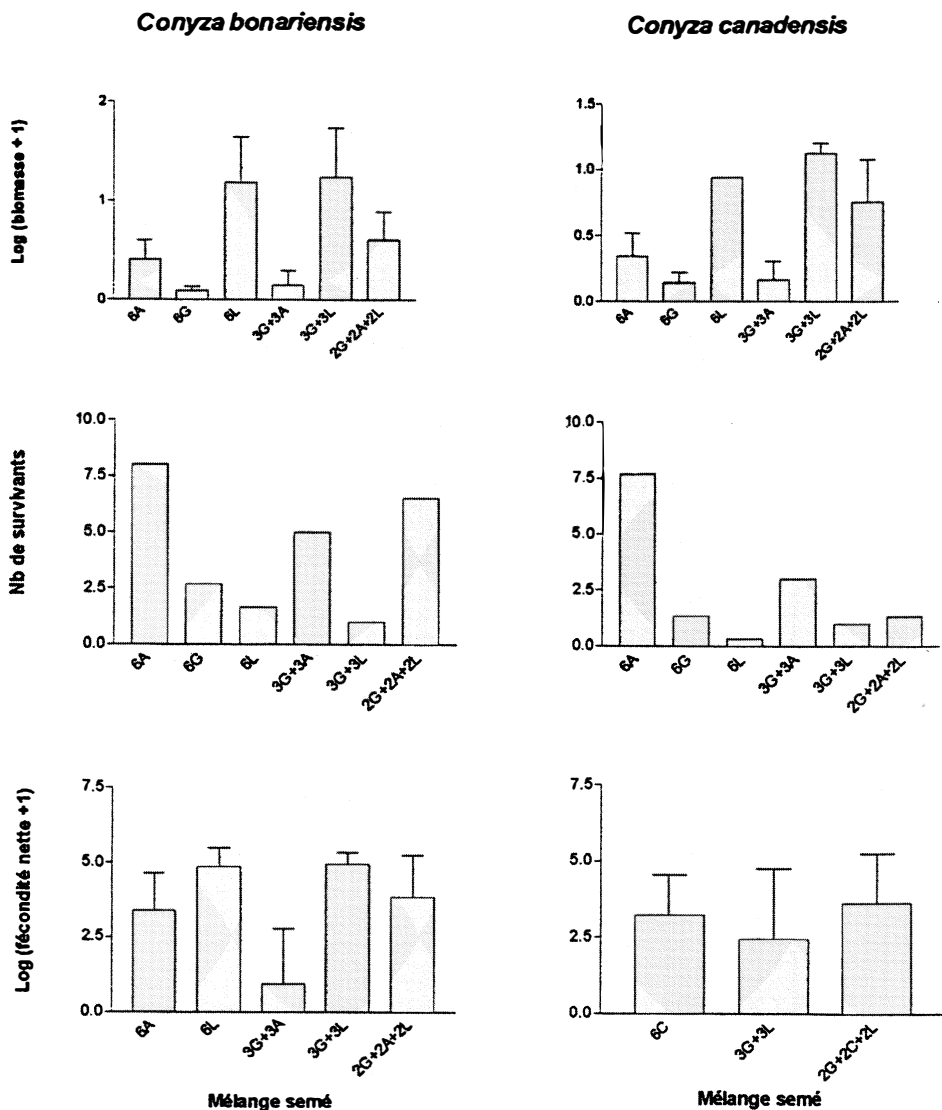


Figure 3. — Données brutes de la biomasse, de la survie et de la fécondité nette de *Conyza bonariensis* et *C. canadensis* en fonction du type de mélange (identité des groupes fonctionnels ; G : Graminées, A : Asteracées, L : Légumineuses). Pour la biomasse et la fécondité nette, les données brutes ont été transformées par logarithme (paramètre + 1), afin de les normaliser.

De plus, la biomasse de *C. bonariensis* diminuait dans les communautés contenant six espèces de Graminées (Fig. 3). Les mécanismes proposés font intervenir deux ressources qui seraient limitantes dans les communautés dominées par les Graminées : le pourcentage de lumière arrivant au sol et l'humidité présente dans les 15 premiers centimètres du sol. Les Graminées, grâce à leur port érigé et

à leur taille, interceptent la lumière avant que celle-ci n'atteigne les rosettes. Elles possèdent également un important système racinaire leur permettant d'extraire une quantité d'eau du sol plus élevée que les espèces en rosette comme les *Conyza*. Ce dernier atout est particulièrement important dans les régions à climat méditerranéen, comme celle de Montpellier, où la compétition pour l'eau est très forte (Vilà & Sardans, 1999). Le pourcentage de lumière arrivant au sol avait une valeur significativement inférieure dans les communautés contenant six Graminées (Lavorel *et al.*, 1999c). L'hypothèse d'une compétition pour l'eau reste valable mais nous n'avons pas les données expérimentales suffisantes pour la tester.

La biomasse finale de *C. canadensis* augmentait, comme celle de *C. bonariensis*, dans les communautés contenant des Légumineuses ; de plus, la présence d'Astéracées diminuait significativement la biomasse de *C. bonariensis* (Fig. 3). Cette espèce serait donc plus susceptible à une compétition intra-groupe qui pourrait s'exercer pour l'espace libre au sol (McConnaughay & Bazzaz, 1991).

Effet sur la survie de *Conyza bonariensis* et *C. canadensis* :

La survie des deux espèces de *Conyza* était influencée positivement par l'augmentation du nombre d'Astéracées dans les parcelles (Fig. 3). La compétition intra-groupe fonctionnel ne semble donc pas être limitante. Cependant, le protocole expérimental mis en place étant substitutif pour l'identité des groupes fonctionnels à l'intérieur d'un niveau de richesse fonctionnelle (cf. Fig. 1), l'effet positif des Astéracées pourrait être un effet négatif indirect des Graminées et des Légumineuses. Leur présence diminuerait la survie des espèces envahissantes par une plus forte compétition pour l'eau et/ou la lumière.

Effet sur la fécondité nette de *Conyza bonariensis* et *C. canadensis* :

Conyza bonariensis et *C. canadensis* étant des espèces annuelles, la composition fonctionnelle des communautés avait un effet significatif sur leur fécondité nette *via* leur biomasse. Pour *C. canadensis*, c'était le seul effet de l'identité des groupes fonctionnels sur ses paramètres de reproduction.

Par contre, à cet effet, s'ajoutait un effet positif de la présence de Légumineuses sur la fécondité nette de *C. bonariensis* (Fig. 3). Cet effet était dû à une augmentation du nombre de graines par capitule en présence de Légumineuses. La concentration en nitrates du sol étant favorisée en présence de Légumineuses (Lavorel *et al.*, 1999c), la fertilisation serait donc le mécanisme responsable de ces tendances. La fertilisation aurait donc un double effet sur la fécondité nette : un effet direct d'augmentation de l'allocation à la reproduction et un effet *via* l'augmentation de la biomasse.

CONCLUSIONS

Ces expériences ont montré que l'étude des différentes phases du cycle de vie d'une espèce exotique a une importance capitale. En effet, certains effets de la composition fonctionnelle ou de la richesse des communautés concernent uniquement une partie du cycle de vie de l'espèce et peuvent avoir des impacts neutres ou opposés sur une autre partie de ce cycle. Ces résultats sont tout à fait

primordiaux pour la compréhension des mécanismes permettant le succès d'une espèce envahissante et dans un objectif de gestion. Ils permettent l'identification de la phase du cycle de vie de l'espèce la plus importante pour son établissement et/ou son extension.

L'hypothèse qu'une plus forte diversité d'une communauté soit garante ou non d'une plus grande stabilité des communautés est en fait plus compliquée que les premières études sur les invasions ne l'ont montré. C'est la composition de la communauté qui serait essentielle et non sa richesse comme la majorité des études l'ont traitée (par exemple Planty-Tabacchi *et al.*, 1996 ; Palmer & Maurer, 1997 ; Tilman, 1997). Depuis 1997, l'hypothèse que la composition d'une communauté jouerait un rôle prépondérant, par rapport à la richesse, dans les processus de fonctionnement des écosystèmes, a été proposée. L'impact de la richesse mis en évidence serait en fait un effet d'échantillonnage. Cela signifie que l'accroissement de la richesse d'une communauté augmente les chances de trouver une espèce ou un groupe fonctionnel-clé pour une fonction de l'écosystème (Aarssen, 1997 ; Huston, 1997). La première démonstration de l'importance de la composition des communautés *versus* leur richesse, dans le cas des invasions, a été publiée en 1999. Ce résultat a été montré d'une part au niveau spécifique dans le cas de l'invasion par la pluie de graines de communautés herbacées expérimentales en Grande Bretagne (Crawley *et al.*, 1999), et d'autre part au niveau fonctionnel dans le cas de l'invasion par des espèces natives de communautés herbacées au Minnesota (Symstad, 2000) et dans cette étude (Prieur-Richard *et al.*, 2000). Le rôle de la composition végétale pourrait être généralisable aux différents processus du fonctionnement des communautés. La composition des communautés serait donc un des facteurs-clés de leur stabilité.

Dans le cas de *Conyza bonariensis* et *C. canadensis*, les Graminées seraient le groupe fonctionnel ayant le plus fort impact négatif sur leur succès d'invasion. Pour *C. canadensis*, les Astéracées auraient également un impact négatif sur sa survie.

LES LEÇONS

Ces deux études nous ont montré que l'observation de patrons d'invasion ne suffit pas à la compréhension des mécanismes d'invasion dans les communautés végétales et que des expérimentations plus fines sont nécessaires à cette compréhension.

De plus, la mesure de paramètres de fonctionnement des communautés est essentielle à une meilleure compréhension du processus d'invasion. En effet, elle permet d'accéder aux mécanismes permettant à une communauté d'être plus ou moins résistante à l'installation et l'extension d'une espèce exotique.

Pendant, un autre facteur, non traité dans ces études, et qui aurait un effet important dans la résistance d'une communauté aux invasions, est l'impact de l'herbivorie sur le processus d'invasion. En effet, il a été montré que celle-ci diffère selon la diversité végétale d'une communauté (Brown, 1994). Cette hypothèse a fait l'objet de nos travaux ultérieurs (Prieur-Richard *et al.*, soumis).

RÉFÉRENCES

- AARSEN, L.W. (1997). — High productivity in grassland ecosystems : effected by species diversity or productive species ? *Oikos*, 80 : 183-184.

- AMOR, R.L. & STEVENS, P.L. (1976). — Spread of weeds from a roadside into sclerophyll forests at Dartmouth, Australia. *Weed Research*, 16 : 111-118.
- BROWN, V.K. (1994). — Herbivory : a structuring force in plant communities. Pp. 299-308, in : S.R. Leather, A.D. Watt, N.J. Mills & K.F.A. Walters (Eds). *Individuals, Populations & Patterns in Ecology*. Intercept Ltd., Hampshire.
- CHALIMBAUD, J. (1998). — *Proposition pour la gestion par l'élevage d'une plante envahissante : le Sénéçon du Cap. Etude dans la réserve de Nohèdes*. DAA Agroenvironnement. Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie, Montpellier, 38 p.
- COWLING, R.M., RUNDEL, P.W., LAMONT, D.B., ARROYO, M.K. & ARIANOUTSOU, M. (1996). — Plant diversity in mediterranean-climate regions. *Trends in Ecology & Evolution*, 11 : 362-366.
- CRAWLEY, M.J., BROWN, S.L., HEARD, M.S. & EDWARDS, G.R. (1999). — Invasion-resistance in experimental grassland communities : species richness or species identity ? *Ecology Letters*, 2 : 140-148.
- DAGET, P. (1977). — Le bioclimat méditerranéen : caractères généraux, modes de caractérisation. *Vegetatio*, 34 : 1-20.
- ELTON, C.S. (1958). — *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen and Co Ltd, London, 181 p.
- ESCARRÉ, J., HOUSSARD, C. & DEBUSSCHE, M. (1983). — Evolution de la végétation et du sol après abandon cultural en région méditerranéenne : étude de succession dans les garrigues du Montpelliérais (France). *Acta Oecologica*, 4 (18) : 221-239.
- FOX, M.D. (1990). — Mediterranean weeds : exchanges of invasive plants between the five Mediterranean regions of the world. Pp. 179-200, in : Di Castri, F., Hansen, A.J. & Debussche, M. (Eds). *Biological invasions in Europe and Mediterranean Basin*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London.
- FOX, M.D. & FOX, B.J. (1986). — The susceptibility of natural communities to invasion. Pp. 57-66, in : Groves, R.H. & Burdon, J.J. (Eds). *Ecology of biological invasions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GROVES, R.H. (1989). — Ecological control of invasive terrestrial plants. Pp. 437-461, in : Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, F.J., Rejmanek, M. & Williamson, M. (Eds). *Biological Invasions. A Global Perspective*. SCOPE ; John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- GRUBB, P.J. (1977). — The maintenance of species-richness in plant communities : the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, 52 : 107-145.
- GUILLEM, J.L., LE FLOCH, E., MAILLET, J. & BOULET, C. (1990). — The invading weeds within the Western Mediterranean Basin. Pp. 61-84, in : Di Castri, F., Hansen, A.J. & Debussche, M. (Eds). *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Kluwer Academic Publishers.
- HEYWOOD V.H. (1995). — The Mediterranean flora in the context of world biodiversity. *Ecologia Mediterranea*, 21 : 11-18.
- HOBBS, R.J. & HUENNEKE, L.F. (1992). — Disturbance, diversity and invasion : implication for conservation. *Conservation Biology*, 6 : 324-337.
- HOOPER, D.U. & VITOUSEK, P.M. (1998). — Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs*, 68 : 121-249.
- HUENNEKE, L.F., HAMBURG, S.P., KOIDE, R., MOONEY, H.A. & VITOUSEK, P.M. (1990). — Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology*, 71 : 478-491.
- HUSTON, M.A. (1997). — Hidden treatments in ecological experiments : re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110 : 449-460.
- JOHNSTONE, I.M. (1986). — Plant invasion windows : a time based classification of invasion potential. *Biological Review*, 61 : 369-394.
- LAVOREL, S., ROCHETTE, C. & LEBRETON, J.-D. (1999a). — Functional groups for response to disturbance in Mediterranean old fields. *Oikos*, 84 : 480-498.
- LAVOREL, S., PRIEUR-RICHARD, A.-H. & GRIGULIS, K. (1999b). — Invasibility and diversity of plant communities : from patterns to processes. *Diversity and Distributions*, 5 : 41-49.
- LAVOREL, S., PRIEUR A.-H., DOS SANTOS, A. & GRIGULIS, K. (1999c). — Biodiversité et fonctionnement des friches méditerranéennes : une approche *in situ*. (Poster) *Journées d'Ecologie Fonctionnelle*. La Grande Motte, France. 15-17 mars.
- LAWTON, J.H. & BROWN, V.K. (1993). — Redundancy in ecosystems. Pp. 255-270, in : Schulze, E.-D. & Mooney, H.A. (Eds). *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Heidelberg.

- LEPART, J. & DEBUSSCHE, M. (1991). — Invasion processes as related to succession and disturbance. Pp. 159-177, in : Groves, R.H. & Di Castri, F. (Eds). *Biogeography of Mediterranean invasions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- LONSDALE, W.M. & LANE, A.M. (1994). — Tourist vehicles as vectors of weed seeds in Kakadu National Park, Northern Australia. *Biological Conservation*, 69 : 277- 283.
- MCCONNAUGHAY, K.D.M. & BAZZAZ, F.A. (1991). — Is physical space a soil resource ? *Ecology*, 72 : 94-103.
- PALMER, M.W. & MAURER, T.A. (1997). — Does diversity beget diversity ? A case study of crops and weeds. *Journal of Vegetation Science*, 8 : 235-240.
- PLANTY-TABACCHI, A.-M., TABACCHI, E., NAIMAN, R.J., DEFERRARI, C. & DÉCAMPS, H. (1996). — Invasibility of species-rich community in riparian zones. *Conservation Biology*, 10 : 598-607.
- PRIEUR-RICHARD, A.-H. & LAVOREL, S. (2000). — Invasions : the perspective of diverse plant communities - a review. *Austral Ecology*, 25 : 1-7.
- PRIEUR-RICHARD, A.-H., LAVOREL, S., GRIGULIS, K. & DOS SANTOS, A. (2000). — Plant community diversity and invasibility by exotics : the example of *Conyza bonariensis* and *C. canadensis* invasion in Mediterranean annual oldfields. *Ecology Letters*, 3 : 412-422.
- REJMANEK, M. (1989). — Invasibility of plant communities. Pp. 369-388, in : Drake, J.A., Mooney, H.A., Di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, F.J., Rejmanek, M. & Williamson, M. (Eds). *Biological Invasions. A Global Perspective*. SCOPE ; John Wiley & Sons Ltd.
- SCHULZE, E.-D. & MOONEY, H.A. (1993). — Ecosystem function of biodiversity : a summary. Pp. 497-510, in : Schulze, E.-D. & Mooney, H.A. (Eds). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- STOHLGREN, T.J., BINKLEY, D., CHANOG, G.W., KALKHAN, M.A., SCHELL, L.D., BULL, K.A., OTSUKI, Y., NEWMAN, G., BASHKIN, M. & SON, Y. 1999. — Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs*, 69 : 25-46.
- SYMSTAD, A.J. (2000). — A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology*, 81 : 99-109.
- SYMSTAD, A.J., TILMAN, D., WILSON, J. & KNOPS, J.M.H. (1998). — Species loss and ecosystem functioning : effect of species identity and community composition. *Oikos*, 81 : 389-397.
- TILMAN, D. (1997). — Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, 78 : 81-92.
- TILMAN, D., KNOPS, J., WEDIN, D., REICH, P., RITCHIE, M. & SIEMANN, E. (1997). — The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277 : 1300-1302.
- TILMAN, D., WEDIN, D. & KNOPS J. (1996). — Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379 : 718-720.
- VILÀ, M. & SARDANS, J. (1999). — Plant competition in mediterranean-type vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 10 : 281-294.
- VITOUSEK, P.M., D'ANTONIO, C.M., LOOPE, L.L., REJMANEK, M. & WESTBROOKS, R. (1997). — Introduced species : a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21 : 1-16.
- WALKER, B.H. (1992). — Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, 6 : 18-23.
- WESTER, L. & JUVIK, J.O. (1983). — Roadside plant communities on Mauna Loa, Hawaii. *Journal of Biogeography*, 10 : 307-316.
- WILSON, S.D. & TILMAN, D. (1993). — Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology*, 74 : 599-611.