



**Les invasions biologiques des milieux d'eau douce :
analyse du rôle des traits biologiques et écologiques d'un
nouvel envahisseur (*Dikerogammarus villosus*,
Gammaridae, Crustacea) dans le processus invasif**

Simon Devin

► **To cite this version:**

Simon Devin. Les invasions biologiques des milieux d'eau douce : analyse du rôle des traits biologiques et écologiques d'un nouvel envahisseur (*Dikerogammarus villosus*, Gammaridae, Crustacea) dans le processus invasif. Biologie animale. Université Paul Verlaine - Metz, 2003. Français. NNT : 2003METZ024S . tel-01749835

HAL Id: tel-01749835

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01749835>

Submitted on 29 Mar 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

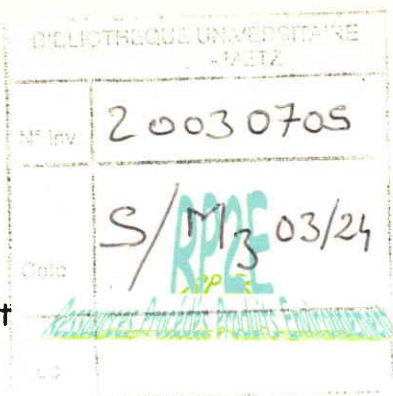
<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>



UNIVERSITE DE
METZ

L.B.F.E.

Laboratoire 'Biodiversité et Fonctionnement
des Ecosystèmes'



THESE

Présentée à l'Université de Metz en vue de l'obtention du grade de :

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE METZ

Mention : Sciences de la Vie

Option : Hydrobiologie Animale

par

Simon DEVIN

**Les invasions biologiques des milieux d'eau douce :
Analyse du rôle des traits biologiques et écologiques d'un nouvel
envahisseur (*Dikerogammarus villosus*, Gammaridae, Crustacea)
dans le processus invasif**

Soutenue le **12 décembre 2003** devant la commission d'examen :

Directeur de Thèse **Jean-Claude MORETEAU**

Professeur, Université de Metz

Co-Encadrant **Jean-Nicolas BEISEL**

Maître de Conférences, Université de Metz

Rapporteurs **Frank CEZILLY**

Professeur, Université de Bourgogne

Henri DUMONT

Professeur, Université de Ghent

Pierre NOEL

Chargé de Recherche au C.N.R.S., Muséum
National d'Histoire Naturelle

Examineur **Christian LEVEQUE**

Directeur de Recherche, Institut de
Recherche pour le Développement

BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE DE METZ



031 520569 1

Remerciements

Les remerciements...peut-être l'une des étapes les plus périlleuses de la rédaction d'une thèse, d'autant plus qu'ils sont traditionnellement rédigés dans l'urgence, entre 2 et 3 h du matin. Exercice difficile aussi, surtout dans la forme...

Tout d'abord, je tiens à remercier le Professeur Jean-Claude MORETEAU, sans qui je ne serais pas ici à l'heure actuelle. En effet, je me revois, assailli de nombreux doutes quant à ma poursuite d'étude à la fin de ma maîtrise. Et c'est lors de nombreuses discussions avec vous, cette année là, que je me décidai pour un stage de D.E.A. à Metz, poursuivi par une thèse dont voici l'aboutissement. Merci de m'avoir fait confiance et de m'avoir permis d'accomplir ce travail au sein de votre équipe.

Merci à Jean-Nicolas BEISEL, pour la manière dont il m'a encadré ces quatre dernières années, pour ses conseils avisés, ses remarques pertinentes et son expérience dont il m'a fait profiter. Cela a toujours été un plaisir de travailler avec toi, de voir les idées formidables de manip' surgir au détour d'une conversation (et d'oublier de les noter et de le regretter amèrement après, et puis finalement pas toujours quand on se les remémorait...), pour ton sens du partage (des petits gâteaux), pour ne pas m'en vouloir d'avoir oublié les grandes cuillères à chaque fois qu'on allait sur le terrain (voire tout le matériel de prélèvement...), bref, merci pour tout.

Je tiens également à exprimer ma reconnaissance à Frank CEZILLY, avec qui collaborer aura été un plaisir, Pierre NOEL, pour m'avoir régulièrement aidé dans mes recherches bibliographiques et Henri DUMONT. Je tiens à les remercier d'avoir accepté de juger la qualité scientifique de mon travail.

Toute ma gratitude va à Christian LEVEQUE, pour l'honneur qu'il m'a fait en acceptant de participer à ce jury.

Je tiens également à remercier les nombreuses autres personnes avec qui j'ai eu l'occasion de travailler lors de mon doctorat : Philippe USSEGLIO-POLATERA et Philippe WAGNER (le team « Dragage de la Marne »), Loïc BOLLACHE, Marie-Jeanne PERROT-MINOT et Thierry RIGAUD, de l'Université de Bourgogne, avec qui nous avons collaboré dans le cadre du programme INVABIO I.

De nombreuses autres personnes m'ont aidé lors de mon parcours au sein du L.B.F.E. Merci donc au staff technique du laboratoire : Catherine DRUI et Nathalie KLEINEN, Mireille OLLIVIER, Philippe ROUSSELLE, Etienne MORHAIN et Jean-François POINSAINT, et à tous les autres membres qui ont pu contribuer à la convivialité des lieux.

Je tiens aussi à remercier tous mes camarades doctorants qui participent à rendre l'ambiance au laboratoire des plus agréable.

Alors merci à Virginie, avec qui je suis actuellement au coude à coude dans la phase de rédaction. Tu as été un peu ma « grande sœur » de labo à mon arrivée, m'enseignant comment fonctionnait ce monde à part qu'est l'université, comment gérer au mieux les tracasseries administratives, et (presque) toujours au courant du dernier potin (quoique j'ai observé un certain relâchement ces derniers mois...).

Bravo aux « Back Row Boys » Samuel, Manu et Arnaud, pour leur bonne humeur quasi-permanente

Une petite parenthèse enchantée pour Gui et Vincent, et merci aussi à Karine, Jean-Marc, Edwige, Ingrid et Chafique.

Non non non Christophe, je ne t'oublie pas, merci pour l'aide que tu m'as apporté lors de ton D.E.A. pour l'acquisition des données (Ah, faire du bateau pneumatique sur une Moselle déchaînée, quelle aventure !).

Merci aussi à tous mes amsi, beloteurs (Marie, Gilles, Gus, Matthieu, Seb), bédéphiles (Joël et Julien), footballeurs, et à ceux qui ne rentrent pas dans ces catégories...

Je tiens également à remercier chaleureusement ma famille, et tout particulièrement mes parents pour leur support logistique (on travaille tellement mieux le ventre plein de bonnes choses !) et pour l'intérêt qu'ils ont porté à mes travaux ces dernières années.

Merci aussi à ma deuxième famille pour sa générosité et sa gentillesse.

Et enfin, le meilleur pour la fin, Merci à Sandrine pour tout le reste (et ça fait beaucoup !).

Merci aux quelques 45000 gammars qui ont eu la gentillesse de s'être laissés prélevés, et qui m'ont ainsi permis de réaliser cette thèse ...

Avant Propos

Ce manuscrit de thèse ne suit pas le format classique d'un mémoire rédigé d'un seul tenant. En effet, les travaux effectués au cours de mon travail doctoral m'ont conduit à rédiger plusieurs articles. Ces articles constituent des chapitres à part entière de ce mémoire, la décision a donc été prise de rédiger un manuscrit au format hybride, avec une section courte de mémoire accompagnée de mes publications. Ces publications se répartissent en 2 annexes distinctes. L'annexe 1 rassemble les articles déjà acceptés, quatre d'entre eux étant déjà publiés et le cinquième encore sous presse. L'annexe 2 comprend les publications actuellement en préparation ou seulement soumises.

Afin de ne pas redonder avec le texte de ces articles, de nombreux rappels aux annexes sont placés dans le corps du document.

Certains résultats, qui n'ont pas encore été rédigés sous forme d'articles, sont présentés de manière détaillée dans le corps du manuscrit.

Cette thèse est le fruit d'une collaboration avec l'équipe d'Ecologie Evolutive de l'U.M.R. Biogéosciences de l'Université de Dijon (U.M.R. C.N.R.S. 5561) soutenue par le Programme Invasions Biologiques (INVABIO I) du ministère de l'Ecologie et du Développement Durable. Les annexes 1e et 2a en particulier ont été rédigées dans le cadre de cette collaboration.

SOMMAIRE

Introduction Générale.....	1
I Le phénomène des invasions biologiques.....	1
1 Qu'est-ce qu'une invasion biologique ?	1
2 Quelle est l'importance du phénomène ?	3
2.1 Impacts écologiques	5
2.2 Impacts économiques.....	7
2.3 Impacts sanitaires.....	8
3 Quels sont les processus impliqués ?.....	9
3.1 Description des étapes du phénomène	9
3.2 Facteurs intervenant dans la réussite d'une invasion.....	10
4 Objectifs	13
II Présentation du site d'étude : la Moselle.....	15
1 Caractéristiques abiotiques	15
2 Caractéristiques biotiques.....	16
III Le gammare : un modèle pour l'étude des invasions biologiques	19
1 Un groupe très diversifié	19
2 Biologie et écologie	20
 Chapitre 1 : Profil bio/écologique de <i>Dikerogammarus villosus</i> ...	22
I Biologie de l'espèce	23
1 Cycle de vie et reproduction.....	23
2 Croissance.....	25
3 Patterns d'appariement	26
II Ecologie de l'espèce	27
III Physiologie : Tolérance à la salinité	28
1 Objectifs	28
2 Matériel et méthodes	29
3 Résultats	30
3.1 Battements de pléopodes	30
3.2 Mortalité.....	32
4 Discussion.....	33
IV Synthèse des caractéristiques biologiques et écologiques de <i>D. villosus</i>.....	35

Chapitre 2 : Analyse comparée des profils bio/écologiques de Gammaridae.....37

I Contexte et objectif37

II Caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques des Gammaridae d'eau douce37

Chapitre 3 : Causes et conséquences de l'introduction de *Dikerogammarus villosus* : Bilan national et focalisation sur le cas de la Moselle40

I Dynamique de dispersion et répartition actuelle40

II Le cas particulier de la Moselle.....42

1 Dynamique spatio-temporelle de la faune d'invertébrés de la Moselle42

1.1 Objectifs42

1.2 Matériel et Méthodes42

1.3 Résultats46

1.4 Discussion.....54

2 Rôle des relations inter-spécifiques dans le succès de colonisation.....57

2.1 Objectifs57

2.2 Matériel et méthodes57

2.3 Résultats60

2.4 Discussion.....67

III Vers une homogénéisation des faunes des grands cours d'eau ?.....69

Discussion Générale et Conclusion70

Bibliographie78

Annexe 1: Articles publiés ou sous presse

Annexe 1a : *Dikerogammarus villosus* (Amphipoda : Gammaridae) : another invasive species newly established in the Moselle river and French hydrosystems.89

Annexe 1b : Life history traits of the invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France97

Annexe 1c : Growth-related life history traits of an invasive gammarid species: evaluation with a Laird-Gompertz model..... **112**

Annexe 1d : Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* on a mesohabitat scale **122**

Annexe 1e : Rapid range extension of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in France: potential consequences **137**

Annexe 2 : Articles en préparation ou soumis

Annexe 2a : Pigmentation polymorphism in the invasive species *Dikerogammarus villosus*: some insights into its maintenance..... **149**

Annexe 2b : Biological, ecological and biogeographical characteristics discriminating invasive species: the case of freshwater gammarids **162**

Annexe 2c : The biomonotony concept: definition and assessment for macroinvertebrates in running water **182**

Introduction Générale

I Le phénomène des invasions biologiques

Un pré requis indispensable à l'étude des phénomènes invasifs est de définir avec précision les termes relatifs au statut des espèces. Cette mise au point préliminaire servira de base à une description du processus invasif et des implications des invasions biologiques. Enfin, les objectifs liés à cette thématique seront abordés.

1 Qu'est-ce qu'une invasion biologique ?

L'étude des invasions biologiques est relativement récente. Cette terminologie a été utilisée pour la première fois par Goeze en 1882 (Rejmánek *et al.*, 2002), mais l'étude des invasions biologiques en tant que discipline scientifique est apparue plus tard, notamment suite à l'ouvrage d'Elton (1958) sur ce sujet. Depuis cette époque, l'établissement d'une définition admise et utilisée par l'ensemble des scientifiques et gestionnaires ayant à traiter de ce sujet est une tâche récurrente.

Selon la définition la plus communément admise, une invasion biologique correspond à un transfert – ou une introduction –, intentionnel ou accidentel, d'une espèce dans un écosystème dans lequel elle n'est pas naturellement présente (Vermeij, 1996 ; Williamson, 1996 ; Kolar et Lodge, 2001).

L'écosystème dont sont originaires ces espèces est qualifié d'**écosystème donneur**. Celui dans lequel elles arrivent est l'**écosystème récepteur**. Ces termes "donneur" et "récepteur" sont à considérer du point de vue de l'espèce, et un écosystème peut donc être à la fois donneur et récepteur d'espèces.

Ces transports d'espèces peuvent conduire au maintien d'une population, et donc à l'apparition d'une **espèce exotique** dans l'écosystème récepteur. De nombreuses synonymies peuvent être rencontrées dans la littérature : on parlera ainsi d'**espèces introduites**, **allochtones**, **non-indigènes** ou encore de **néozoaires** ou d'**exotes**. Lorsque de telles espèces parviennent à étendre leur aire de répartition depuis leur point d'introduction dans l'écosystème récepteur et à atteindre de fortes densités, elles sont alors qualifiées d'**espèces exotiques proliférantes** ou **invasives**, vocable que l'on réduit souvent à **espèces invasives**.

Ces espèces exotiques ou invasives vont interagir avec la faune locale, constituée par les **espèces autochtones** ou **indigènes**. La notion d'espèce autochtone, c'est à dire naturellement présente dans une aire géographique donnée, est délicate à définir avec précision. En effet, de nombreux points de vue au sein de la communauté scientifique existent quant à ce concept de faune autochtone.

Nous nous situons là dans la problématique de l'échelle temporelle à laquelle les invasions biologiques doivent être étudiées. Ainsi, lors d'un historique de l'invasion de la mer Caspienne, Grigorovich *et al.* (2003) sont remontés plusieurs millions d'années dans le passé pour étudier le phénomène, ce qui a conduit à estimer que plusieurs centaines d'espèces exotiques avaient envahi ce milieu entre le Pliocène et le Pléistocène. Par opposition, le dingo (*Canis lupus dingo*), considéré comme autochtone en Australie, aurait en réalité été importé de l'Indonésie il y a 20 à 50 000 ans (Schultz, comm. pers.).

Si l'on fixe une limite trop éloignée dans le temps, le risque est de considérer que toutes les espèces sont exotiques. Selon Sastre (1997), cette notion d'espèce indigène est à moduler selon l'histoire des continents. Pour l'Amérique, la limite temporelle avant laquelle la faune et la flore peuvent être considérées comme autochtones est assez simple à définir. En effet, les transports intercontinentaux d'espèces vers l'Amérique ont eu lieu dans leur grande majorité après la découverte du continent au 16^{ème} siècle et l'introduction massive d'espèces qui s'ensuivit. En Europe, continent géographiquement moins isolé, la situation est plus complexe. La faune et la flore indigènes pourraient être définies comme celles présentes avant le passage de l'homme de chasseur-cueilleur à cultivateur-éleveur (-12000 ans, Sastre, 1997). Ce changement de mode de vie a entraîné une modification du milieu et est à l'origine des premiers transports d'espèces. Cependant, pour le milieu aquatique, les données historiques sur la faune en place à cette époque sont très peu nombreuses, ce qui rend ces dates peu utiles d'un point de vue pratique. La directive cadre européenne sur l'eau (Commission Européenne, 2000) permet de définir un état non perturbé comme étant celui existant avant que les activités humaines n'aient significativement modifié le milieu, ce que l'on peut dater à la révolution industrielle (19^{ème} siècle, Nijboer *et al.*, sous presse). D'une manière générale, la plupart des études sur les invasions biologiques se limitent aux introductions d'espèces survenues ces deux derniers siècles. La principale raison à cela est le manque de connaissances de la faune et de la flore avant cette époque, rendant difficile l'évaluation des modifications dans la composition des biocénoses, tout particulièrement quand l'invasion est le résultat d'une extension progressive de l'aire de répartition d'une espèce.

La notion d'impact est par ailleurs difficile à dissocier de cette terminologie d'espèce exotique et/ou invasive, et rentre pour partie dans l'attribution de ce statut à certaines espèces. Dans certains cas, une perception proche de la xénophobie pourrait s'appliquer aux espèces invasives, et justifierait, inconsciemment, la lutte contre ce phénomène (Simberloff, 2003). Cet auteur propose d'ailleurs, comme légitimité à l'étude des invasions biologiques, l'existence d'une menace contre une espèce indigène et/ou le risque de dommage économique pour les activités humaines. On peut néanmoins arguer du fait que toute introduction d'espèce peut constituer une menace, à plus ou moins long terme, pour la faune autochtone, et de ce fait un suivi de toutes les espèces exotiques apparaît nécessaire. Comme illustration de la perception d'une espèce comme invasive en relation à ses impacts, nous pouvons évoquer le cas de *Gammarus roeseli* Gervais, 1835 : Cette espèce, signalée pour la première fois en

France en 1835 (Jazdzewski, 1980), est désormais considérée par la plupart des auteurs comme une espèce autochtone, dans la mesure où elle semble s'être intégrée aux communautés en place sans engendrer d'impacts majeurs. Dans les mêmes années, les eaux douces françaises ont vu l'arrivée de la dreissène, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (1847 ; Kinzelbach, 1992), dont les conséquences sur les écosystèmes sont multiples et qui est toujours considérée comme une espèce invasive.

2 Quelle est l'importance du phénomène ?

Les invasions biologiques : un phénomène universel

Comme cela a été décrit précédemment, les introductions d'espèces sont loin d'être un phénomène récent. Les transferts d'espèces ont commencé avec le changement de mode de vie de l'homme. Les hommes ont alors introduit en Europe certaines céréales, comme le blé, originaire du Proche-Orient, ou encore des animaux, comme le poulet, originaire d'Asie (Sastre, 1997). Cependant, la prise de conscience des conséquences engendrées par ces espèces invasives, et les nombreuses études qu'elle a suscitées, est plus récente. La connaissance détaillée des biocénoses aquatiques est également relativement récente, et ce n'est qu'avec celle-ci qu'a pu commencer l'étude de l'arrivée de nouvelles espèces.

Les invasions biologiques touchent aussi bien les milieux terrestres, îles et continents, que les milieux aquatiques, marins et dulçaquicoles. C'est sur ces derniers que nous nous focaliserons dans la suite de cette introduction. Des cas d'invasions biologiques peuvent être recensés au sein de tous les grands phyla du vivant. Qu'il s'agisse des procaryotes, protistes, champignons, végétaux et animaux, tous présentent des exemples d'espèces invasives. Parmi les exemples les plus connus figure la caulerpe (*Caulerpa taxifolia*, Vahl, 1802), une algue tropicale amenée en France à l'aquarium de Monaco, d'où elle a atteint accidentellement la méditerranée en 1984. Elle s'est ensuite très rapidement répandue, jusqu'à couvrir plusieurs milliers d'hectares, et a récemment colonisé les côtes de la Californie (Jousson *et al.*, 2000) et d'Australie (Millar et Talbot, 2002). Parmi les espèces invasives médiatisées figurent aussi le ragondin (*Myocastor coypus*, Kerr, 1792), importé au 19^{ème} siècle pour sa fourrure et que l'on retrouve maintenant dans toute la France (Maurin, 1997), ou encore les Tortues de Floride (*Trachemys scripta elegans*, Weid, 1838), relâchées par leurs propriétaires lorsqu'elles atteignent des tailles trop importantes et désormais réparties sur la quasi-totalité du territoire français (Servan et Arvy, 1997). Mais derrière ces quelques espèces médiatisées, c'est une modification majeure de la composition des biocénoses qui est actuellement en cours.

Aspect quantitatif

L'existence, dans certaines régions du monde, de données assez précises sur la composition des biocénoses au début du 19^{ème} siècle a permis de décrire de manière

qualitative et quantitative les arrivées d'espèces exotiques. Ainsi, le nombre total d'espèces introduites depuis 1850, tous groupes faunistiques et floristiques confondus, est de 234 dans la baie de San-Francisco (Cohen et Carlton, 1998) et de 162 dans les Grands Lacs depuis 1810 (Ricciardi, 2001). Il existe au moins 76 espèces de poissons introduites en Europe (Lehtonen, 2002) et 163 macroinvertébrés exotiques dans le bassin Ponto-Caspien (Grigorovich *et al.*, 2002).

Depuis que ce phénomène est étudié, une augmentation constante de la fréquence des invasions a pu être observée (Fig. 1) (Cohen et Carlton, 1998), en liaison avec l'intensification du trafic maritime et fluvial, principal vecteur d'espèces. De plus, malgré les mesures prises visant à limiter le phénomène dans certaines régions du monde, comme au Canada et aux Etats-Unis (U.S. Congress, 1996), ces arrivées se poursuivent sans diminution apparente de leur fréquence (Ricciardi, 2001). Cette augmentation de la fréquence des invasions peut toutefois être en partie artefactuelle en raison de l'accroissement de l'intérêt et des moyens dévolus à ce phénomène.

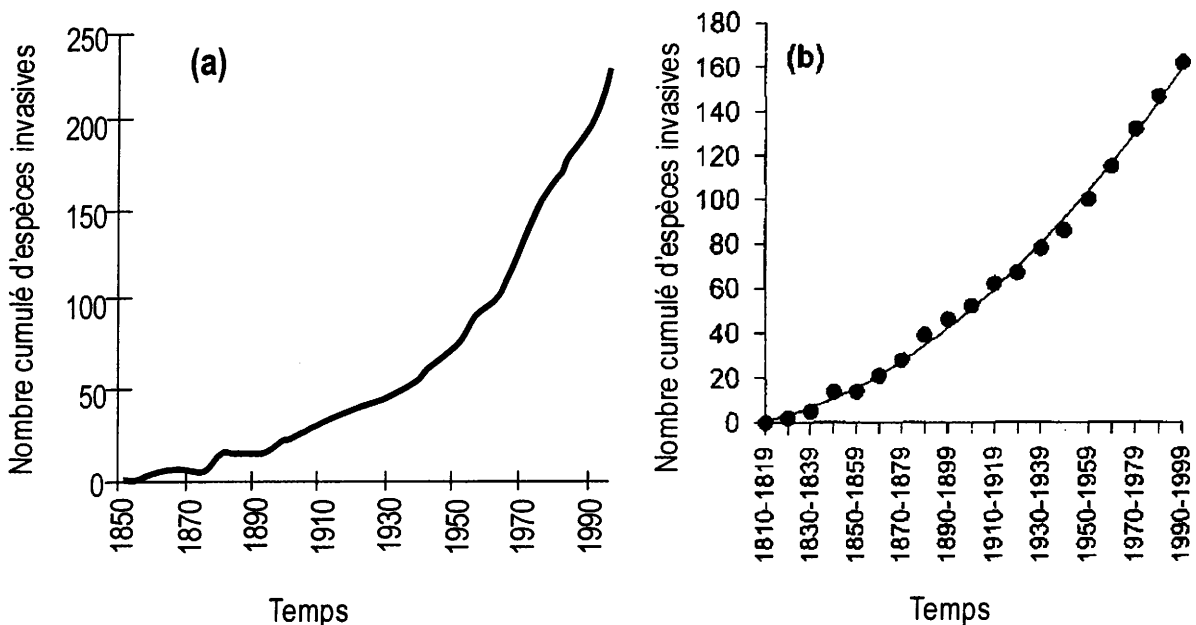


Figure 1 : Fréquence des invasions biologiques dans deux milieux aquatiques ces deux derniers siècles : le nombre cumulé d'espèces établies dans la baie de San Francisco (a) (Cohen et Carlton, 1998) et dans les Grands Lacs d'Amérique du Nord (b) (Ricciardi, 2001) augmente de manière exponentielle.

Aspect qualitatif

Au-delà de l'aspect quantitatif du phénomène, ces arrivées d'espèces ne sont pas sans conséquences sur l'écosystème envahi. Les impacts peuvent être classés en trois catégories : écologiques, économiques et sanitaires. Nous nous attarderons par la suite essentiellement sur la première catégorie dans la mesure où elle a fait l'objet d'une partie de ce travail.

Parmi les conséquences écologiques des invasions biologiques, nous pouvons citer les atteintes à la composition faunistique et floristique du milieu ainsi que les altérations du fonctionnement des écosystèmes. Ces impacts peuvent avoir des répercussions sur les usages de l'eau, et entraîner un coût économique. L'introduction d'un pathogène d'une espèce ayant une valeur marchande engendre par exemple un impact écologique (déclin voire disparition de l'espèce) mais également économique. Si ce pathogène est transmissible à l'homme, l'impact pourra alors devenir sanitaire. Une étude détaillée des conséquences écologiques et économiques des introductions d'espèces souligne que ces deux éléments sont indissociables (Pimentel *et al.*, 2001).

2.1 Impacts écologiques

L'introduction d'une espèce dans le milieu naturel n'est pas anodine, et est susceptible de modifier profondément l'écosystème récepteur (Lövei, 1997). Les invasions biologiques sont désormais considérées comme la deuxième cause d'érosion de la biodiversité dans les lacs, précédées par les modifications de l'habitat et suivies par les changements climatiques. Dans les rivières, ces invasions biologiques passent après les changements climatiques, et arrivent donc en troisième position (Sala *et al.*, 2000). Les impacts écologiques d'une espèce invasive sur un écosystème peuvent être abordés sous trois angles : modification de la composition et de la structure des communautés (diversité taxonomique et génétique), modification du fonctionnement de l'écosystème (par création de nouvelles relations interspécifiques ou modification des flux d'énergie) et modification des caractéristiques du milieu (habitat). Ces impacts interviennent à tous les niveaux d'organisation de l'écosystème, en partant de l'individu et en allant jusqu'à l'écosystème lui-même (Simon et Townsend, 2003).

Du point de vue de la composition des communautés, deux phénomènes concomitants participent à une homogénéisation de la faune aquatique. D'une part, les invasions biologiques conduisent à l'introduction des mêmes espèces dans de nombreuses régions du globe. D'autre part, une fraction importante de la faune dulçaquicole est actuellement menacée d'extinction ou déjà éteinte. En Amérique du Nord, Ricciardi et Rasmussen (1999) ont par exemple estimé le taux d'extinction de la faune dulçaquicole à 4% par décennie, soit une valeur comparable à celles avancées pour la forêt tropicale (1 à 8% par décennie ; Reid, 1997). Ces deux facteurs combinés concourent à l'homogénéisation de la faune dulçaquicole (McKinney et Lockwood, 1999 ; Rahel, 2000, 2002).

Plusieurs facteurs régissent les liens entre les introductions d'espèces et les facteurs d'extinction locale ou globale (Mooney et Cleland, 2001) :

- **Hybridation** entre la faune exotique et autochtone (fréquente chez les poissons) qui peut mener à la disparition de l'espèce autochtone, mais aussi à l'apparition de nouvelles espèces (Sax et Gaines, 2003).

- **Compétition et déplacement de niche**: l'un des effets les plus documentés en eau douce (Ricciardi, 2001). Ainsi, la compétition pour la ressource alimentaire entre deux poissons vivant normalement en zone pélagique, *Coregonus alba* Linnaeus, 1758 (invasif) et *Coregonus lavaretus mediospinatus* Pravdin, 1947 (autochtone), a entraîné un changement dans l'habitat de ce dernier, maintenant limité aux zones profondes et au littoral (Amundsen *et al.*, 1999). Dans les Grands Lacs nord-américains, *Gammarus fasciatus* (Bousfield, 1973), espèce autochtone, est généraliste vis à vis du substrat. L'arrivée en 1995 de l'amphipode ponto-caspien *Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1898), spécialiste des habitats rocheux, a provoqué l'éviction de *G. fasciatus* de ce type d'habitat (Dermott *et al.*, 1998).

- **Prédation** : de nombreux exemples peuvent être trouvés chez les Gammaridae. Dans le Rhin hollandais, la prédation de *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 et *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) sur *Gammarus pulex* (Linnaeus, 1758) a exclu ce dernier du fleuve (Van der Velde *et al.*, 2000 ; Dick et Platvoët, 2000). De plus, il a récemment été montré que la prédation des gammares invasifs sur les gammares autochtones est plus intense que la situation inverse (Kinzler et Maier, 2003).

- **Importation de parasites** : c'est le cas du nématode *Anguillicola crassus*, parasite de l'anguille japonaise *Anguilla japonica*, Temminck et Schlegel, 1847, qui s'est transmis à l'anguille européenne *Anguilla anguilla* Schrank, 1798, plus sensible et chez qui le parasite peut être mortel (Ashworth et Blanc, 1997).

D'autres phénomènes qui ne conduisent pas systématiquement à l'élimination d'une espèce peuvent également se produire:

- **Modification du comportement** : en réponse à l'invasion des rivières néo-zélandaises par la truite, une diminution du temps passé par les éphéméroptères à brouter le périphyton a été observée. Ce phénomène est probablement lié à une modification de la stratégie des éphéméroptères afin d'échapper à la prédation (Townsend, 1996).

- **Mutualisme** (*Myriophyllum spicatum* / *Dreissena polymorpha*, MacIsaac 1996), **commensalisme** (*Gammarus fasciatus* / *D. polymorpha* ; Ricciardi *et al.*, 1997), **exploitation** (*Salmo trutta* / *Bythotrephes longimanus* ; Grigorovich *et al.*, 1998), **amensalisme** (*Myriophyllum spicatum* / *Cyprinus carpio* ; Lundholm et Simser, 1999): de nouvelles relations de ce type peuvent apparaître dans l'écosystème colonisé, entre les espèces invasives, et entre celles-ci et les espèces autochtones. L'arrivée d'une nouvelle espèce conduit également quelques fois à la disparition d'une telle interaction entre deux espèces autochtones (Mooney et Cleland, 2001).

L'établissement d'une nouvelle espèce dans un écosystème peut aussi avoir des répercussions sur son fonctionnement. Une des espèces invasives pour laquelle nous disposons du plus grand nombre d'informations est la moule zébrée ou dreissène, *Dreissena polymorpha*. Cette espèce a envahi l'Amérique du Nord en 1988 (Dermott et Munawar, 1993), et a eu très rapidement des conséquences, à la fois écologiques et économiques, sur les

écosystèmes colonisés. Cette espèce a donc été l'objet de très nombreux travaux, faisant d'elle l'un des macroinvertébrés invasifs les mieux connus. Ainsi, l'invasion des écosystèmes dulçaquicoles par la dreissène a engendré un patron de réponse similaire dans les Grands-Lacs et dans la rivière Hudson, avec une modification des flux de matières dans le milieu, une diminution de la production phytoplanctonique, une augmentation de la clarté de l'eau, de la biomasse macrophytique et de l'abondance des macroinvertébrés benthiques (Ricciardi *et al.*, 1997 ; Pace *et al.*, 1998 ; Strayer *et al.*, 1999 ; Ricciardi, 2003). Cette biodéposition, due à un taux de filtration très élevé, n'affecte pas tout le benthos de la même manière. L'enrichissement en matière organique du benthos (Greenwood *et al.*, 2001) se limite aux lits de dreissènes et un appauvrissement est observé dans les zones non colonisées, provoquant une baisse des densités de macroinvertébrés (Strayer *et al.*, 1999).

La palourde asiatique, *Corbicula fluminea* (Müller O. F., 1774), est un autre bivalve invasif d'eau douce, dont l'invasion a commencé par les Etats-Unis en 1924 (Counts, 1981). Elle s'est répandue par la suite en Amérique du Sud (Darrigran, 1991), puis en Europe. Elle a alors colonisé le Rhin en 1987 (bij de Vaate et Greijdanus-Klass, 1990), pour finalement arriver dans la Moselle en 1994 (Bachmann *et al.*, 1995). Une étude menée sur le rôle des macroinvertébrés dans le bilan en oxygène de la Moselle a révélé l'importance majeure de la consommation de cette espèce et de *D. polymorpha*. Leurs fortes densités combinées à d'importants taux de filtration, participent pour plus de 80% à la consommation d'oxygène des macroinvertébrés benthiques, qui représente elle-même jusqu'à 25% de la concentration en oxygène dissous de la rivière (Bachmann *et al.*, 1998 ; Bachmann et Usseglio-Polatera, 1999).

Une dernière grande catégorie de perturbations liées aux invasions biologiques est la modification de l'habitat lui-même. L'amphipode filtreur *Chelicorophium curvispinum* (Sars G. O., 1895), qui a envahi l'Europe de l'Ouest ces deux dernières décennies, vit fixé sur les substrats d'érosion à l'intérieur de tubes construits à partir de sédiments fins. Cette espèce peut atteindre de très fortes densités (jusqu'à 750 000 individus au m², pour une moyenne de 220 000 ind./m² dans le Rhin ; Den Hartog *et al.*, 1992). L'accumulation de sédiment liée à la construction de leurs tubes entraîne alors un envasement important des substrats benthiques, rendus ainsi peu hospitaliers pour d'autres espèces épibenthiques.

2.2 Impacts économiques

Les espèces exotiques en milieu aquatique peuvent, lorsqu'elles sont proliférantes, perturber un certain nombre d'usages de l'eau. Pimentel (2002) a récemment synthétisé le coût engendré par les espèces exotiques. Si l'on considère l'ensemble des écosystèmes terrestres, les espèces introduites, qu'elles soient exotiques ou invasives, engendrent un coût estimé à 1400 milliards de dollars par an pour l'ensemble de la planète (Pimentel, 2002), mais

en contrepartie un gain de 5000 milliards de dollars par leur valeur agroalimentaire (Pimentel *et al.*, 2001).

Ce type d'impact peut lui aussi être illustré par le cas très bien documenté de la dreissène, moule d'eau douce vivant en colonies fixées sur un substrat ferme. Les tuyaux de captage de l'eau brute des rivières servant, entre autres, à alimenter les circuits de refroidissement des centrales nucléaires, constituent un substrat adéquat pour cette espèce. Lorsque les individus fixés meurent, leurs coquilles sont entraînées par le courant, colmatent les filtres et entraînent des dysfonctionnements de ces industries. La prolifération des dreissènes dans les installations industrielles engendre donc un surcoût lié au nettoyage des conduits et des filtres, estimé à 5 millions de dollars en 2000 aux Etats-Unis (Khalanski, 1997). Un autre exemple célèbre est celui de la Jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms 1883), plante originaire d'Amérique du Sud, qui a envahi un grand nombre de milieux aquatiques à travers le monde. En proliférant à la surface des eaux, elle provoque de grands désordres fonctionnels ainsi que des problèmes au niveau du captage de l'eau. Sa prolifération constitue en outre une entrave à la navigation. En Afrique du Sud, plus de 25 millions de dollars sont dépensés chaque année pour contrôler ce végétal (Pimentel *et al.*, 2001)

La modification du fonctionnement d'un écosystème suite à une introduction peut aussi réduire son intérêt économique. Ainsi, l'invasion du Cténaire *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) a modifié le peuplement zooplanctonique en mer Noire, engendrant un déclin des populations de poissons (Ivanov *et al.*, 2000 ; Shiganova *et al.*, 2001). La conséquence de cette prolifération est une diminution de la valeur du milieu du point de vue à la fois piscicole et récréatif (pêche de loisir).

2.3 Impacts sanitaires

La littérature fait état de nombreuses conséquences sanitaires des introductions d'espèces. Les déplacements humains sont mis en cause dans un grand nombre de transports de pathogènes ayant causé des épidémies atteignant aussi bien les humains que les animaux et les végétaux (Daszak *et al.*, 2000). Le cas le plus connu, et peut être le plus ancien, reste sans doute l'introduction de la variole et de la rougeole en Amérique du Sud par les conquistadores. Nous pouvons également citer l'exemple d'un champignon pathogène du riz, *Helminthosporium oryzae*, introduit au Bengale en 1943, qui détruisit 90% des récoltes et causa une famine responsable de la mort de 2 millions de personnes (Pimentel, 2002).

Des transferts involontaires sont aussi à l'origine de l'épidémie de choléra qui a décimé plus de 10000 personnes au Pérou en 1991 (Kumate *et al.*, 1998). Ces souches de la bactérie ont très probablement été transportées dans les eaux de ballast des bateaux, comme l'ont montré des analyses réalisées dans le Golf du Mexique (McCarthy et Khambaty, 1994).

Les introductions de moustiques ont également souvent comme corollaire l'introduction de pathogènes. Le moustique *Aedes aegypti*, originaire d'Egypte, véhicule la dengue et la fièvre jaune (Pimentel *et al.*, 2001) qui fait des ravages au Brésil. Une autre

espèce, *Aedes albopictus*, originaire d'Asie et identifiée en France en 1999, serait susceptible d'être vecteur de la dengue, du virus West-Nile et de nombreux autres pathogènes (Schaffner et Karch, 2000). Cette dernière espèce se retrouve fréquemment dans les eaux stagnantes s'accumulant dans les pneus entreposés, et son introduction résulte du transport de pneus usagés. Cet exemple illustre bien la multiplicité des vecteurs en cause dans les transports d'espèces, et la difficulté qui en résulte quant à la lutte contre ce phénomène.

Pour conclure, il ne faut pas perdre de vue qu'étant donné la complexité des phénomènes mis en cause, la moindre modification au niveau du comportement d'une espèce peut avoir des répercussions sur les autres niveaux d'organisation de l'écosystème. Il est donc important de toujours prendre en compte, lors de l'étude d'une espèce, sa fonction et ses relations avec les autres composantes du milieu. De plus, une modification du fonctionnement de l'écosystème aura probablement, à terme, un impact économique et/ou sanitaire.

3 Quels sont les processus impliqués ?

3.1 Description des étapes du phénomène

Généralement, il est admis que trois phases successives peuvent être identifiées dans le processus invasif (Moyle et Light, 1996 ; Vermeij, 1996 ; Williamson, 1996 ; Kolar et Lodge, 2001) :

- **Transport et introduction** de l'espèce de l'écosystème donneur à l'écosystème récepteur.

- **Etablissement** dans l'écosystème récepteur. L'espèce introduite parvient à maintenir une population du fait de sa reproduction et du recrutement des juvéniles au sein de l'écosystème récepteur, c'est à dire sans l'apport de nouveaux individus depuis l'aire d'origine (on parle alors de naturalisation de l'espèce, bien que ce terme soit essentiellement utilisé dans les cas d'invasion par des végétaux). C'est à ce stade que l'on parle d'espèce exotique selon la définition donnée précédemment (§I.1).

- **Intégration et dispersion** au sein de l'écosystème récepteur. L'espèce envahit ce milieu en atteignant de très fortes densités et interagit avec les espèces autochtones. La plupart des impacts sont généralement observés à ce stade.

Trois cas de figure sont envisagés pour expliquer les introductions :

- Transport volontaire et largage dans le milieu naturel volontaire
- Transport volontaire et largage dans le milieu naturel accidentel
- Transport accidentel et largage dans le milieu naturel accidentel

Le transport volontaire d'une espèce aquatique dans un milieu où elle est naturellement absente peut avoir été réalisé avec plusieurs objectifs :

- **Production piscicole.** Deux cas de figure rentrent dans cette catégorie. Les espèces peuvent être introduites dans des piscicultures n'étant pas en liaison avec le milieu naturel, ou bien directement dans les rivières. Les espèces impliquées sont soit des poissons ou des écrevisses, soit des espèces proies permettant d'accroître la production piscicole. Ainsi, dans les années 1970, de nombreux crustacés ont été introduits dans l'optique de suppléer à un manque de nourriture pour les poissons. Ce fut le cas pour *G. tigrinus*, importé d'Amérique du Nord dans la Weser en Allemagne en 1957, dans l'objectif de repeupler cette rivière connaissant une forte pollution par le sel (Van der Velde *et al.*, 2000). De nombreux transferts poursuivant le même objectif ont également eu lieu dans l'ex-URSS (Jazdzewski, 1980).

- **Lutte biologique.** La gambusie (*Gambusia affinis* (Baird & Girard, 1853)), un poisson originaire du Mexique et du sud des Etats-Unis, a été introduite dans de nombreux pays, dont la France, dans l'optique de lutter contre les moustiques (Eldredge, 2000). Cette espèce s'est par la suite révélée avoir un impact négatif sur de nombreuses autres espèces. Dans le même ordre d'idée, la carpe chinoise (*Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844)), destinée à contrer les proliférations végétales, entraîne un déséquilibre de l'ensemble du milieu dans lequel elle est introduite. D'une manière générale, il est difficile d'estimer dans quelle mesure une espèce introduite pour la lutte biologique est susceptible d'atteindre d'autres espèces que l'espèce cible (Simberloff et Stirling, 1996).

- **Loisir.** Dans cette catégorie peuvent être référencées toutes les introductions concernant l'utilisation d'espèces dans d'autres cadres que ceux décrits précédemment. Des exemples permettent d'illustrer les différents cas de figures existant en eau douce. Ainsi la truite a été introduite dans de nombreuses régions du monde par les colons désireux de retrouver un de leur loisir favori, la pêche (Cambray, 2003). L'aquariophilie est aussi une source importante de transfert d'espèces et est en cause dans l'introduction de la tortue de Floride. Enfin, certaines introductions de plantes ornementales pour des bassins d'agrément ont conduit à l'invasion de nombreux milieux, comme ce fut le cas pour la Jussie. Par ailleurs, ces végétaux introduits pour l'ornementation peuvent également induire le transport involontaire d'une faune associée abondante et diversifiée, et devenir eux même un vecteur d'introduction d'espèces.

3.2 Facteurs intervenant dans la réussite d'une invasion

Selon la règle des 10 (Williamson, 1996), 10% en moyenne des espèces introduites dans un nouveau milieu parviennent à s'établir, et seulement 10% d'entre elles deviennent invasives. Deux grands types de paramètres, liés à l'écosystème récepteur (facteurs extrinsèques) ou à l'espèce elle-même (facteurs intrinsèques) interviennent comme facteurs de succès de l'implantation d'une espèce exotique.

Les facteurs extrinsèques.

L'un des facteurs intervenant le plus en amont dans les invasions biologiques est l'augmentation de la possibilité donnée aux espèces de se déplacer d'un écosystème à l'autre. Cet accroissement des échanges peut être relié à la disparition de barrières géographiques et à la multiplication des voies de communications entre bassins versants auparavant isolés, de très nombreux canaux ayant été construits ces deux derniers siècles (Jazdzewski, 1980). Corrélativement à ces aménagements, le trafic fluvial s'est intensifié de manière exponentielle (Ricciardi, 2001).

Par ailleurs, l'artificialisation croissante des grandes rivières et l'altération des habitats aquatiques participent également à ce phénomène (Rahel, 2002 ; Lee et Bell, 1999), en homogénéisant les mosaïques d'habitat et par conséquent la faune qu'on y trouve. En Californie, la régulation du débit des cours d'eau par la construction de barrages a favorisé le développement des espèces introduites au dépens des espèces autochtones (Marchetti et Moyle, 2001). Parallèlement à la perturbation du milieu physique, qui réduit la diversité d'habitat, les épisodes de pollution intense, entraînant une défaunation partielle du milieu, favorisent l'installation de nouvelles espèces. Un tel mécanisme est invoqué pour l'invasion du Rhin par *Chelicorophium curvispinum* après l'incendie des usines Sandoz ayant provoqué une pollution majeure de la rivière (Den Hartog *et al.*, 1992). L'homogénéisation physique et chimique des milieux à une échelle globale participe donc à l'homogénéisation biotique des milieux dulçaquicoles (Beisel et Moreteau, 2002).

Plusieurs théories sont également basées sur les caractéristiques biotiques du milieu récepteur pour expliquer le succès d'une invasion :

- **L'hypothèse de résistance biotique** (Elton, 1958), selon laquelle l'invasibilité d'une communauté est inversement proportionnelle à sa richesse. En effet, une communauté riche en espèces permettra l'exploitation d'un maximum de niches écologiques du milieu, et les assemblages d'espèces y seront plus complexes. Une espèce exotique aura alors plus de difficultés à s'intégrer au sein de telles communautés, le milieu étant déjà saturé. Des observations empiriques telles que celles réalisées sur le Rhin, où un grand nombre d'invasions biologiques ont eut lieu consécutivement à l'accident Sandoz et la défaunation partielle qui s'ensuivit (Den Hartog *et al.*, 1992), sont en conformité avec cette hypothèse, de même que des travaux expérimentaux tels que ceux de Levine (2000) sur l'invasibilité des assemblages végétaux rivulaires. Cependant, cette hypothèse est sujette à controverse (Enserink, 1999), certains travaux ayant en effet documenté des exemples d'invasions dans des écosystèmes complexes aux communautés riches et diversifiées (Dumont, 1998 ; Hall et Mills, 2000).

- **L'hypothèse de l'Invasional Meltdown** (Simberloff et Von Holle, 1999). Cette notion est assez difficile à traduire, mais pourrait se résumer à un effet boule de neige entre espèces exotiques dans l'écosystème récepteur : des interactions positives entre espèces

invasives augmenteraient l'invasibilité d'un écosystème. Des relations directes, du type commensalisme ou amensalisme, entre plusieurs espèces ayant co-évolué dans le même bassin originel favoriseraient la réussite de l'implantation de ces espèces. D'autres facteurs peuvent intervenir indirectement sur le succès invasif d'une espèce, en augmentant la densité de proies ou en fragilisant/éliminant les populations de prédateurs ou de compétiteurs. Nous pouvons citer l'exemple de la lamproie (*Petromyzon marinus* Linnaeus, 1758), parasite natif de l'Atlantique qui se nourrit des liquides organiques de poissons. Son établissement dans les Grands-Lacs nord-américains a provoqué une baisse de l'abondance des salmonidés autochtones, facilitant l'arrivée de l'aloise et de la truite arc-en-ciel (Ricciardi, 2001).

- **L'hypothèse du retrait des ennemis** (Keane et Crawley, 2002). Selon ces auteurs, une espèce introduite est transportée sans ses ennemis naturels (pathogènes et prédateurs), ce qui faciliterait l'explosion de sa population. Certaines études ont permis de confirmer la validité de cette hypothèse. Il a par exemple été montré qu'au sein de l'écosystème récepteur, les populations exotiques étaient moins sujettes au parasitisme (1) que dans leur écosystème d'origine et (2) que les populations autochtones de l'écosystème récepteur (Torchin *et al.*, 2003).

Les facteurs intrinsèques

Les traits biologiques, écologiques et physiologiques d'une espèce vont jouer un rôle clé lors des différentes étapes qui suivent son transfert dans un nouveau milieu. En effet pour se maintenir au sein de l'écosystème récepteur, l'espèce introduite doit être adaptée aux conditions du milieu (climat et physico-chimie) et y trouver un habitat et une ressource alimentaire qui lui convienne. Peu d'études quantitatives ont été menées à ce jour pour définir les caractéristiques qui distinguent une espèce invasive d'une espèce non-invasive. Le profil de ces espèces invasives a la plupart du temps été étudié chez les plantes et les oiseaux (Kolar et Lodge, 2001).

Par la suite, d'autres auteurs ont adapté ces profils pour les espèces animales aquatiques. Ainsi, Morton (1997) a établi une liste des caractères distinguant les mollusques exotiques, sur laquelle se sont basés Ricciardi et Rasmussen (1998) et Van der Velde *et al.*, (2000), pour définir les caractéristiques des espèces aquatiques invasives (Tableau I). Les discussions sur ces aspects seront intégrées dans le chapitre 2 de ce mémoire.

Les traits bio/écologiques sont reconnus par de nombreux auteurs (Lodge, 1993 ; Williamson, 1996 ; Ricciardi et Rasmussen, 1998 ; Van der Velde *et al.*, 2000 ; Kolar et Lodge, 2001) comme étant primordiaux dans la compréhension du phénomène. Ils apparaissent indispensables comme outil de prévention, permettant de surveiller les espèces ayant une forte capacité à coloniser et envahir de nouveaux milieux. Cette prévention est d'autant plus indispensable qu'une fois une espèce établie dans un nouveau milieu, il est quasiment impossible de l'en extraire et de restaurer l'état d'origine du milieu, à moins

d'entamer la procédure d'éradication à un stade très précoce de l'invasion (Kaiser, 1999 ; Beisel et Moreteau, 2002).

Tableau I : Traits biologiques participant au succès invasif (¹ : Ricciardi et Rasmussen, 1998 ; ² : Van der Velde *et al.*, 2000).

	Espèces invasives aquatiques ¹	Crustacés invasifs ²
Large tolérance environnementale	x	x
Forte variabilité génétique	x	x
Temps de génération court	x	x
Croissance rapide	x	x
Maturité sexuelle précoce	x	x
Forte fécondité	x	x
Polyphage	x	x
Grégaire	x	x
Commensalisme avec une activité humaine	x	x
Mécanismes naturels de dispersion rapide	x	
Abondance et large distribution dans l'aire d'origine	x	
Faible espérance de vie		x
Femelles capables de coloniser seules		x
Plus grands que les espèces proches		x
Forte plasticité phénotypique		x
Recolonisation de milieux défaunés		x

4 Objectifs

L'étude des invasions biologiques est donc une science jeune, dans laquelle la plupart des théories émises restent à préciser et/ou à vérifier, des exemples et des contre-exemples pouvant être documentés pour chacune d'elle.

Au cours de mon travail doctoral, je me suis plus particulièrement attaché à cerner les facteurs intrinsèques favorisant une espèce lors de l'invasion, et les conséquences écologiques d'une succession d'invasion sur un écosystème particulièrement sujet à ce phénomène, la Moselle. Les investigations menées sur ces questions s'organisent selon trois volets :

- Dans un premier temps, une approche populationnelle a permis de caractériser les **traits biologiques et écologiques d'une espèce récemment arrivée dans la Moselle, *Dikerogammarus villosus***, la littérature sur ce sujet étant très rare.
- Puis, de manière à replacer les résultats dans un cadre plus général, j'ai cherché à définir dans quelle mesure le profil biologique établi pour *D. villosus*, conforme à celui habituellement avancé dans la littérature, était le plus adéquat pour définir les gammares invasifs d'eau douce. Pour cela, une **comparaison des profils bio/écologiques de gammares invasifs et non invasifs** a été réalisée. Au-delà de la recherche de facteurs promoteurs d'invasion propres aux espèces invasives, nous

avons également étudié une caractéristique du bassin biogéographique d'origine des espèces invasives, la richesse spécifique.

- Enfin, nous avons également tenté de définir dans quelle mesure la présence d'une espèce invasive pouvait influencer la capacité de colonisation d'un milieu par d'autres espèces, et quelles étaient les **répercussions d'un point de vue fonctionnel de ces introductions répétées sur l'écosystème récepteur**.

II Présentation du site d'étude : la Moselle

Cette étude des invasions biologique s'est focalisées sur la Moselle, un affluent du Rhin qui compte beaucoup d'espèces exotiques parmi ses communautés de macroinvertébrés benthique. Cet historique de l'invasion de la Moselle sera détaillé après un bref rappel des principales caractéristiques du milieu physique.

1 Caractéristiques abiotiques

La Moselle prend sa source au col de Bussang sur le versant ouest du massif des Vosges et se dirige vers le nord-ouest. Au nord de Nancy, la Moselle reçoit la Meurthe en rive droite et poursuit ensuite son parcours en passant par Metz et Thionville, jusqu'à la frontière franco-germano-luxembourgeoise. Après un parcours d'environ 520 km, la Moselle se jette dans le Rhin à Coblenze (**Annexe 1a, Fig. 1**).

De sa source jusqu'à la confluence avec la Meurthe, l'eau de la Moselle présente une bonne qualité physico-chimique selon les critères définis par le réseau national de bassin. La confluence avec la Meurthe en aval de Nancy entraîne des modifications considérables des caractéristiques physico-chimiques, notamment au niveau de la minéralisation de l'eau (conductivité multipliée par un facteur 3 à 4 à l'aval de la confluence, **Annexe 1a, Tableau I**). L'importance de ces modifications permet de distinguer la Moselle amont de la Moselle aval au point de cette confluence. Dans sa partie aval, la Moselle fait partie des grandes rivières régulées où l'activité fluviale a entraîné un aménagement conséquent du cours, et donc une artificialisation importante du milieu physique (Bachmann *et al.*, 1997). Sur ce tronçon navigable, la Moselle présente une eau de moins bonne qualité que dans sa partie amont ; cependant la tendance générale est à l'amélioration depuis 1990.

La navigation sur la Moselle est très importante, avec 4 ports parmi les 10 plus importants ports fluviaux français au regard du trafic en millions de tonnes par an pour le transport de marchandises¹. La Moselle est au cœur du réseau fluvial européen. Elle est en effet connectée au canal de la Marne au Rhin et au canal de l'Est, ce qui lui permet d'être reliée aux bassins de la Seine, de la Loire, de la Meuse, du Rhin et du Rhône. Ainsi, la navigation intense y favorise le transport et l'introduction d'espèces. Cette position de nœud entre les principaux fleuves d'Europe rend l'étude de cette rivière particulièrement intéressante dans la compréhension des mécanismes de dispersion des espèces exotiques.

Nos travaux ont été principalement réalisés au niveau de la station d'Argancy, un village situé à 15 km à l'aval de la ville de Metz. Un barrage séparant la voie naviguée d'un secteur parallèle plus sauvage permet d'y distinguer 2 zones : à l'amont, la rivière est canalisée et navigable, et la hauteur d'eau varie peu. A l'aval du barrage, la Moselle a un cours plus naturel. Il est possible d'y faire des prélèvements au filet Surber et au haveneau sur la majeure partie de sa largeur et on y observe une variété d'habitats importante.

¹ <http://www.transports.equipement.gouv.fr>

2 Caractéristiques biotiques

La Moselle, du fait de sa connexion au Rhin et de son trafic fluvial intense a été de nombreuses fois envahie. La faune introduite se compose aussi bien de mammifères (le rat musqué, *Ondatra zibethicus*, (Linnaeus, 1766)) (Maurin, 1997), que de poissons (la perche soleil, *Lepomis gibbosus* Rafinesque, 1819) et de macroinvertébrés. L’historique de l’invasion de la Moselle par ces macroinvertébrés est détaillé ci-après et illustrera l’intensification des invasions biologiques évoquée précédemment (§I2).

Le plus ancien macroinvertébré exotique recensé dans la Moselle est la dreissène, *D. polymorpha*, arrivée en 1854 dans la rivière (Dhur et Massard, 1995). De nombreuses autres espèces exotiques sont présentes dans la Moselle, mais elles ne possèdent pas toutes un caractère invasif. Au total, 19 nouvelles espèces se sont établies dans la Moselle ces 150 dernières années (Tableau II).

Tableau II : Historique de l’invasion de la Moselle française (Dhur et Massard, 1995 ; Bachmann, 2000 ; Devin *et al.*, 2001 et données non publiées).

¹ : Date d’arrivée estimée d’après des relevés antérieurs et postérieurs

² : Espèce introduite puis disparue de la Moselle

Espèce		Origine	Date d'arrivée dans la Moselle française
Cnidaire	<i>Cordylophora caspia</i> (Pallas, 1771)	Ponto-Caspienne	1987
	<i>Craspedacusta sowerbyi</i> Lankester, 1880	Asie du Sud-Est	1978
Turbellarié	<i>Dugesia tigrina</i> (Girard, 1850)	Amérique du Nord	1950 ¹
Oligochète	<i>Branchiura sowerbyi</i> Beddard, 1892	Asie du Sud-Est	1935
Polychète	<i>Hypania invalida</i> (Grube, 1860)	Ponto-Caspienne	2001
Gastéropodes	<i>Physa acuta</i> (Draparnaud, 1805)	Méditerranéenne	1920
	<i>Lithoglyphus naticoides</i> (Pfeiffer C., 1828)	Ponto-Caspienne	1931
	<i>Potamopyrgus antipodarum</i> (Gray J. E., 1843)	Nouvelle-Zélande	1976
Bivalves	<i>Dreissena polymorpha</i>	Ponto-Caspienne	1854
	<i>Corbicula fluminea</i>	Asie du Sud-Est	1994
	<i>Corbicula fluminalis</i> (Müller O. F., 1774)	Asie du Sud-Est	1994
Crustacés	<i>Echinogammarus berilloni</i> (Catta, 1871)	Sud-Est de l'Europe	1 ^{ère} moitié du 20 ^{ème} siècle ²
	<i>Orchestia cavimana</i> Heller, 1865	Ponto-Caspienne	Au cours du 20 ^{ème} siècle ¹
		Est de la région méditerranéenne	
	<i>Atyaephyra desmaresti</i> (Millet, 1832)	Méditerranéenne	1925
	<i>Orconectes limosus</i> (Rafinesque, 1817)	Est des Etats-Unis	1978
	<i>Gammarus tigrinus</i>	Amérique du Nord	1991-1992
	<i>Chelicorophium curvispinum</i>	Ponto-Caspienne	1994
	<i>Dikerogammarus villosus</i>	Ponto-Caspienne	1999
	<i>Jaera istri</i> Veuille, 1979	Ponto-Caspienne	2001

Ce tableau illustre la grande variété de l’origine géographique des espèces, les espèces d’origine ponto-caspiennes étant néanmoins prépondérantes. Il permet de tracer, de manière similaire à Cohen et Carlton (1998) et Ricciardi (2001), la courbe du nombre cumulé

d'espèces invasives dans la Moselle française (Fig. 2). L'allure de cette courbe est comparable à celle des courbes tracées pour la Baie de San-Francisco (Fig. 1a) et les Grands-Lacs nord américains (Fig. 1b). Cela illustre le fait que le nombre croissant d'invasions biologiques n'est pas un phénomène limité à certains écosystèmes, et que les évolutions exponentielles du nombre d'espèces introduites peuvent probablement être généralisées à d'autres écosystèmes. Il est néanmoins important de signaler que, si nous omettons les deux premières périodes et que nous démarrons notre suivi en 1891, un ajustement linéaire permet de décrire l'évolution du nombre d'espèces invasives présentes dans la Moselle.

Par ailleurs, il est possible que cette courbe traduise l'intérêt grandissant pour les invasions biologiques et le suivi plus fin de la faune dulçaquicole. La connaissance des zoocénoses aquatiques au siècle dernier était moins précise, et l'arrivée d'une nouvelle espèce pouvait plus probablement passer inaperçue.

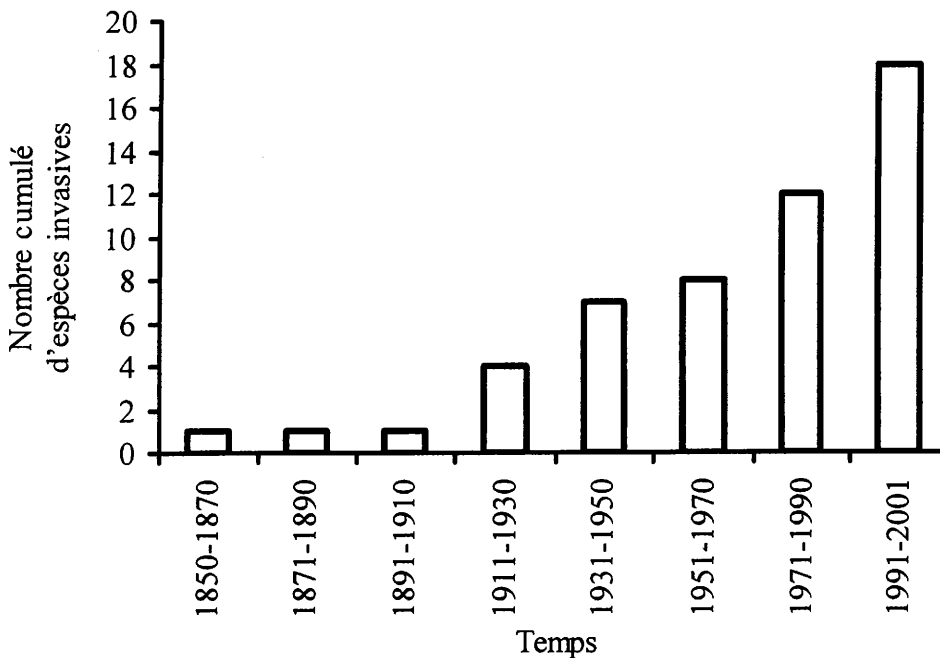


Figure 2 : Evolution du nombre cumulé d'invertébrés exotiques et/ou invasifs recensés dans la Moselle française. Le nombre final d'espèces (18) est inférieur à celui du tableau I (19) car nous avons tenu compte de la disparition d'*E. berilloni* sur la fin de la période étudiée. Trois modèles ont été testés pour décrire la courbe. Le modèle exponentiel ($R^2=0,93$) s'est avéré plus performant que les modèles linéaire ($R^2=0,89$) et polynomial d'ordre 2 ($R^2=0,82$).

Qualité biologique

Selon l'indice poisson, la qualité biologique de la Moselle est, sur le secteur étudié (Liverdun à Sierck-les-Bains), généralement comprise entre les classes "assez bonne" à

“passable”, avec une station de qualité “médiocre” en 2001² (la Moselle à Uckange, station située entre Metz et Cattenom). Au niveau des macroinvertébrés, peu de données sont disponibles, l’Indice Biologique Global Adapté ou I.B.G.A. n’étant appliqué que depuis peu de temps. L’indice dragage de l’I.B.G.A. a été calculé sur nos données. A l’amont de Pont-à-Mousson et à Metz, la qualité est moyenne (12/20), et se dégrade à l’aval (7/20 et 5/20 respectivement à Cattenom et à Sierck-les-Bains). Cette dégradation est en partie liée à la plus forte artificialisation de la rivière à l’aval. Néanmoins, ces valeurs sont à considérer avec précaution, n’ayant été calculées qu’à partir des prélèvements benthiques. Beaucoup d’espèces polluosensibles sont absentes du chenal, la désoxygénation y étant plus importante. La tendance, du point de vue des macroinvertébrés, serait plutôt à l’amélioration. En effet, la commission internationale pour la protection de la Moselle et de la Sarre (CIPMS), lors d’une étude du peuplement macrobenthique de la Moselle entre 1957 et 1997 (CIPMS, 1998), a noté le retour de certaines espèces (Odonates par exemple) ayant disparu dans les années 1970.

² DIREN Lorraine
http://www.environnement.gouv.fr/lorraine/Eau_qualite/rnb.htm

III Le gammare : un modèle pour l'étude des invasions biologiques

Etant donné que *Dikerogammarus villosus*, un représentant de la Famille des Gammaridae, a constitué le modèle de notre étude, nous nous attacherons ici à rappeler les principales caractéristiques biologiques et écologiques présentées par cette Famille.

1 Un groupe très diversifié

La Famille des Gammaridae (Crustacés, Malacostracés, Amphipodes), étant l'un des groupes zoologiques les plus impliqués dans les phénomènes invasifs, a été utilisé comme modèle pour cette étude. La classification au sein de l'Ordre des Amphipodes, et plus particulièrement du sous-Ordre des Gammaridea, est assez confuse, de nombreuses familles ayant été créées et supprimées, certaines n'étant reconnues que par certains auteurs (Martin et Davis, 2001). Ces problèmes de systématique au sein de ce groupe sont d'ailleurs bien illustrés par les travaux de Barnard et Barnard (1983), qui référencent un nombre important de synonymies, que ce soit au niveau des familles, des genres ou des espèces. Le sous-Ordre des Gammaridea est l'un des plus diversifiés, avec 4786 espèces reconnues, regroupées 763 genres et en 67 familles (Barnard et Barnard, 1983).

La Famille des Gammaridae est elle-même très diversifiée, avec des représentants en eaux douce, marine et saumâtre, dans les eaux de surface et souterraines, et dans toutes les régions du globe. Si l'on se limite à l'Europe, cette famille se divise en 56 genres et 340 espèces (Illies 1978).

Les invasions biologiques posent souvent un problème au niveau de l'identification des espèces : en effet, les clés de détermination sont la plupart du temps conçues pour une région, et n'intègrent donc pas les espèces originaires d'autres zones biogéographiques. Malgré les mises à jour effectuées, la fréquence des invasions rend rapidement ces clés obsolètes.

Les clés de détermination des Gammaridae utilisées dans le cadre de cette étude sont :

- Key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent lands, Volume 2 : Crustacea
- Fauna Republicii Populare Romîne, Crustacea, Volume IV, fascicule 4 (Cărbăușu *et al.*, 1955)
- British freshwater Crustacea Malacostraca : a key with ecological notes (Gledhill *et al.*, 1993).

Le principal critère d'identification de *Dikerogammarus villosus* est la présence de pointes sclérifiées sur les segments de l'urosome (Cărbăușu *et al.*, 1955) (Fig. 3).

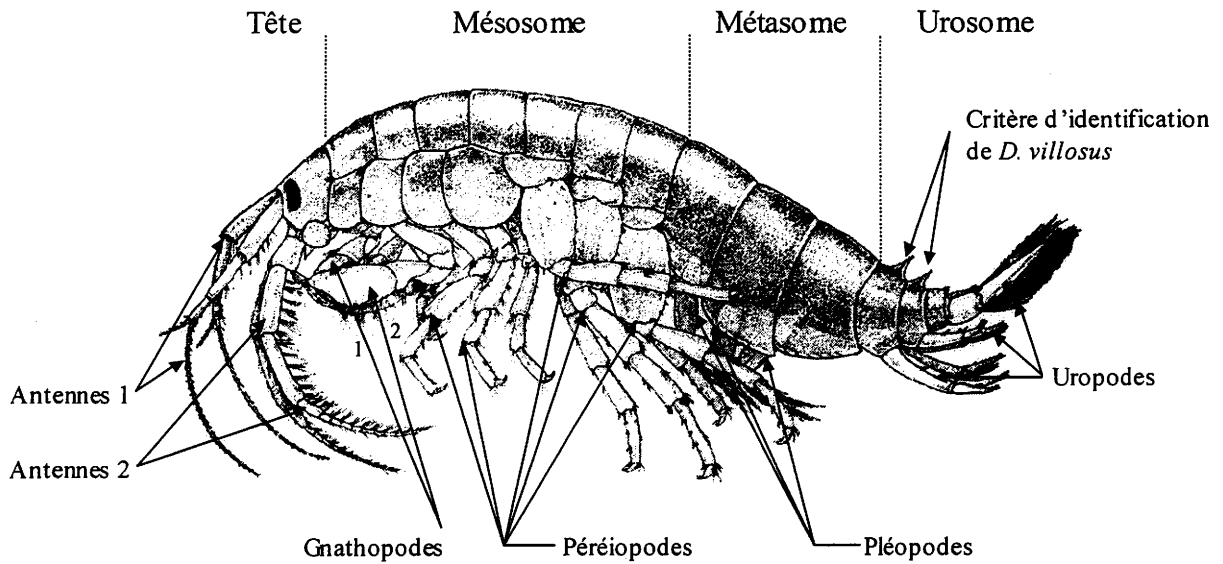


Figure 3 : Anatomie d'un gammare (*D. villosus*), modifié d'après Căraușu *et al.*, (1955).

2 Biologie et écologie

Les gammares sont des organismes benthiques, dont l'intégralité du cycle vital se déroule dans le milieu aquatique. Leur respiration est branchiale, et les pléopodes, par leurs battements, assure un renouvellement d'eau au niveau des branchies, facilitant ainsi les échanges gazeux. La structure des pièces buccales des gammares permet de les qualifier de déchiqueteurs (Cummins, 1973). Cependant, bien que réputées détritivores, plusieurs études ont montré que de nombreuses espèces pouvaient aussi exhiber un comportement prédateur (voir par exemple Embury, 1911 ; Sexton, 1928 ; Pacaud, 1945 ; Dick et Platvoet, 2000 ; Kley et Maier, 2003).

La reproduction est sexuée et a lieu après une phase de gardiennage précopulatoire ou précopula dont la durée est variable selon les espèces et les conditions du milieu. Les œufs sont incubés par les femelles dans une poche ventrale, ou marsupium, dans laquelle les œufs éclosent. Les juvéniles sont alors relâchés dans le milieu. Il existe un fort dimorphisme sexuel chez les gammares. Les mâles, plus grands que les femelles, sont pourvus de soies plus nombreuses et plus longues. Ils possèdent également des gnathopodes plus développés. Ce dimorphisme est particulièrement fort chez *D. villosus*. Ainsi la pilosité des antennes 2 et la taille des gnathopodes serviront de critères pour l'identification des sexes (Fig. 4).

La plupart des traits biologiques et écologiques variant de manière importante selon l'espèce, il reste délicat d'émettre ici des généralités pour le groupe sur ces points. En dresser un bilan fera l'objet du chapitre 2 de ce document.

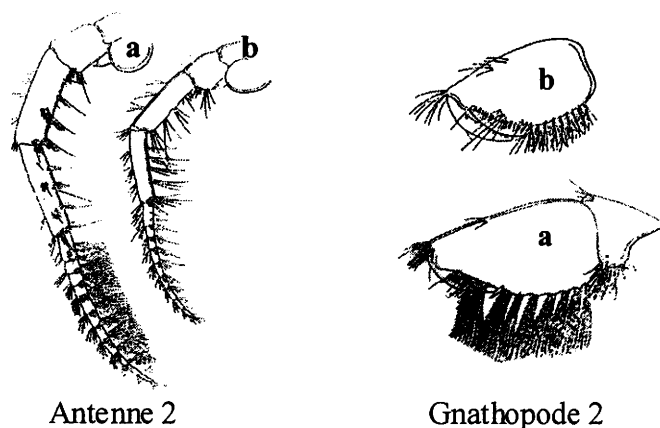


Figure 4: Dimorphisme sexuel chez *D. villosus*. Les appendices présentés sont ceux d'un mâle (a) et d'une femelle (b) de même taille. D'après Cărbăușu et al., (1955).

Les amphipodes constituent un groupe dont l'intérêt écologique est primordial. Ils jouent en effet un rôle majeur dans les relations trophiques au sein d'une rivière, en participant au processus de dégradation de la matière organique d'une part, et en représentant une source d'alimentation pour de nombreux poissons prédateurs d'autre part (Muskó, 1992 ; Kelleher *et al.*, 1998, 2000). Ils jouent également un rôle dans le développement bactériofongique à la surface de la matière organique en décomposition -via le fractionnement des feuilles mortes- et donc dans le cycle des nutriments (Covich *et al.*, 1999). Il est donc crucial d'étudier les impacts des remplacements de gammares liés aux invasions biologiques sur l'écosystème rivière.

En effet, deux espèces, même proches d'un point de vue fonctionnel, ont des rôles bien spécifiques notamment en terme de relations trophiques, ne pouvant être assurés que par elles seules. C'est pourquoi l'arrivée d'espèces exotiques peut modifier de manière importante les flux d'énergie et les relations trophiques ; il est donc difficile d'estimer les conséquences de tels phénomènes.

Chapitre 1 : Profil bio/écologique de *Dikerogammarus villosus*

Au cours de cette étude nous nous sommes penchés sur la description et l'analyse des caractéristiques biologiques et écologiques de *Dikerogammarus villosus*. Cette espèce, après avoir été recensée dans le Rhin allemand en 1994 (bij de Vaate et Klink 1995), a été détectée pour la première fois en 1999 dans la Moselle française (Devin *et al.*, 2001). L'invasion de ce cours d'eau par *D. villosus* s'est fait de manière très rapide, et l'espèce est parvenue à y dominer les communautés d'amphipodes dans un délai très court (Devin *et al.*, 2001, Annexe 1a).

D. villosus, comme une grande partie des espèces ayant envahi les écosystèmes aquatiques d'Europe occidentale, est originaire du bassin Ponto-Caspien. Les données bio/écologiques sur les espèces de cette zone géographique sont dans l'ensemble rares et/ou difficilement accessibles. Avant 2000, si l'on excepte les articles traitant de son aire de répartition et de sa dispersion en Europe de l'Ouest (Mordukhai-Boltovskoi, 1979 ; bij de Vaate et Klink, 1995 ; Neumann *et al.*, 1995 ; Sporka, 1999), seulement six articles mentionnaient cette espèce. Hormis son rôle dans le régime alimentaire des poissons dans le Rhin (Kelleher *et al.*, 1998), seule sa reproduction avait été évoquée. Muskó (1989, 1990 et 1993), dans son étude des amphipodes du Lac Balaton, a traité de la fécondité de *D. villosus*, en se restreignant cependant à de petites classes de taille (individus mesurant moins de 12 mm). Ciolpan (1987) et Mordukhai-Boltovskoi (1949), dans des articles rédigés en allemand et en russe, ont également abordé la reproduction de l'espèce. Aucune donnée précise sur l'écologie et le cycle de vie n'était donc disponible.

Etant donné le rôle des traits biologiques et écologiques dans le succès invasif et leur utilité dans la compréhension des impacts potentiels sur l'écosystème colonisé, il nous a paru nécessaire de débiter notre étude par la **description du profil bio/écologique de *D. villosus* et ses implications sur son potentiel invasif et sur les communautés de macroinvertébrés en place.**

Dans un premier temps, nous nous sommes attachés à décrire les traits d'histoire de vie de *D. villosus* (incluant son cycle vital, sa croissance et son comportement reproducteur), ainsi que son écologie. Certaines caractéristiques de ce cycle biologique seront estimées à l'aide d'un modèle de croissance. Par ailleurs, la tolérance à la salinité de cette espèce sera étudiée afin de définir si ce paramètre a joué un rôle lors de la migration de l'espèce, des processus de sélection pouvant entraîner une variation de la sensibilité des populations introduites par rapport aux populations du bassin d'origine.

I Biologie de l'espèce

Trois aspects de la biologie de *Dikerogammarus villosus* ont été abordés. Dans un premier temps, nous avons décrit le cycle de vie de cette espèce à l'aide d'une étude de dynamique de populations et d'un modèle de croissance. De plus, le comportement de cette espèce lors de la phase de gardiennage précopulatoire a été étudié, et un intérêt tout particulier a été porté au rôle des patrons de coloration dans la formation des précopulas.

1 Cycle de vie et reproduction

Devin S., Piscart C., Beisel J.N. et Moreteau J.C., 2004.

Life history traits of the invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France

International review of hydrobiology – 89(1) : 21-34 (Annexe 1b).

Les caractéristiques biologiques d'une espèce ont la réputation d'être un facteur clé dans l'invasion d'un écosystème. *D. villosus* étant devenu rapidement l'une des espèces dominantes dans de nombreux fleuves et rivières et sa biologie étant très mal documentée, la connaissance de ses principaux traits biologiques est apparue comme un pré-requis indispensable à toute étude plus approfondie des phénomènes invasifs impliquant cette espèce.

Nous avons donc réalisé sur une période d'un an (de décembre 2000 à décembre 2001), une étude de dynamique de population dans la Moselle à Argancy. Celle-ci nous a essentiellement permis de définir le cycle vital de cette espèce. Les 7872 individus récoltés lors de nos campagnes de prélèvements ont été sexés et mesurés. Le statut des femelles (ovigères ou non) a également été déterminé.

La taille de la plus petite femelle ovigère nous a permis de définir la taille d'acquisition de la maturité sexuelle, qui est de 6 mm. En dessous de cette taille, les individus sont considérés comme juvéniles.

Des femelles ovigères et des juvéniles sont observés toute l'année ; la reproduction n'est donc jamais arrêtée. Cependant, trois pics de juvéniles peuvent être identifiés au cours de l'année, en avril, août et octobre. Cette espèce multivoltine est dominée par les femelles, qui représentent entre 54 et 69% de la population selon les dates d'échantillonnage, pour une moyenne annuelle de $60 \pm 3\%$. La maturité sexuelle est atteinte à une plus faible taille, au regard de leur taille maximale (18,4 mm), que de nombreuses autres espèces de la même famille. *D. villosus* possède également une très forte fécondité, avec une moyenne de 27,3 œufs par femelle, pouvant atteindre un maximum de 94 œufs pour une femelle. Cette fécondité, bien que forte, est inférieure à celle trouvée pour d'autres populations de *D. villosus* dans le Danube (Ciolpan, 1987) et le Rhin allemand (Kley et Maier, 2003).

Ces caractéristiques (précocité sexuelle, forte fécondité, population dominée par les femelles, reproduction toute l'année) sont autant de facteurs ayant probablement facilité l'invasion des hydrosystèmes européens par *D. villosus*. De plus, ces premiers éléments du profil biologique de *D. villosus* s'intègrent parfaitement au schéma établi définissant les caractéristiques des crustacés invasifs en eau douce (Van der Velde *et al.*, 2000).

2 Croissance

Piscart C., Devin S., Beisel J.N. et Moreteau J.C., 2003.

Growth-related life history traits of an invasive gammarid species: evaluation with a Laird-Gompertz model.

Canadian Journal of Zoology – 81 : 2006-2014 (Annexe 1c).

En se limitant à une dynamique de population classique comme celle présentée dans le paragraphe précédent, certaines caractéristiques biologiques intimement liées à la croissance des individus, telles que l'espérance de vie ou l'âge de maturité sexuelle, ne peuvent pas être décrites. La croissance a donc été modélisée à l'aide des données recueillies lors de l'étude de la dynamique de la population de *D. villosus* dans la Moselle à Argancy (Chapitre 1, §I.1).

Les deux modèles classiquement utilisés pour étudier la croissance des individus sont ceux de von Bertalanffy et de Laird-Gompertz (Gamito, 1998). Chez les Gammaridae, la vitesse de croissance est plus faible chez les grands individus. Seule l'équation de Laird-Gompertz permet de prendre en compte un tel phénomène, elle servira donc de base à notre modèle. Les distributions de taille obtenue à chaque date ont été décomposées en plusieurs lois normales, correspondants aux différentes cohortes, selon la méthode de Bhattacharya (1967). Le suivi de ces cohortes entre deux dates consécutives a permis d'estimer la croissance en taille des individus. Pour prendre en compte les variations temporelles de la vitesse de croissance, intégrant les variations saisonnières de paramètres tels que la température ou la concentration en chlorophylle a, l'équation de Cloern et Nichols (1978) a été intégrée au modèle. L'équation finale utilisée est :

$$\frac{dL}{dt} = k * Lt * \ln(L_{\infty} / Lt) * \exp[\alpha * \sin(2 * \pi / 52 * (WS - \beta))]$$

où k est le taux de croissance de la population, Lt la taille au temps t , L_{∞} la taille asymptotique, WS le temps en semaines et α et β les constantes d'ajustement du modèle.

Cette étude est la première à avoir permis la modélisation de la croissance pour chaque sexe et pour une population naturelle. Le modèle ainsi établi nous a permis de définir certains paramètres biologiques de notre population. La vitesse de croissance maximale de l'espèce est très rapide (1,6 et 1,2 mm.semaine⁻¹ respectivement pour les mâles et les femelles). L'espérance de vie des mâles (11 à 17 mois) est supérieure à celle des femelles (10 à 11 mois) et ces dernières atteignent leur maturité sexuelle très rapidement (entre 33 et 55 jours). Une comparaison de ces caractéristiques avec celles d'autres espèces de gammares nous montre que *D. villosus* est une espèce ayant un cycle de vie parmi les plus rapides, avec un temps de génération très court.

Cette étude confirme les observations faites précédemment sur le profil biologique de *D. villosus*, toutes les caractéristiques mises en évidence ici étant autant d'atouts pour constituer rapidement des populations denses. Ces attributs, en particulier la croissance rapide, le temps de génération court et la précocité sexuelle, sont impliqués dans le processus d'invasion d'un milieu par une nouvelle espèce (Ricciardi et Rasmussen, 1998).

3 Patterns d'appariement

Pigmentation polymorphism in the invasive species *Dikerogammarus villosus*: some insights into its maintenance

En préparation (Annexe 2a)

Comme cela a été mentionné dans l'introduction, une phase préalable à l'accouplement chez les gammarus est le précopula. Généralement, cet appariement est régi par la taille des individus, une relation de proportionnalité existant entre la taille du mâle et celle de la femelle. Par ailleurs, *D. villosus* présente la particularité d'avoir une coloration hautement variable. En effet, cinq patrons de coloration peuvent être définis chez cette espèce : tigré, tacheté, mélanique, bande dorsale (soit un individu mélanique avec une bande non pigmentée sur la ligne de symétrie bilatérale, soit un individu ambré avec deux bandes pigmentées de part et d'autre de cette ligne de symétrie) et ambré (très rare) (**Annexe 2a, Figure 1**).

Pour deux populations de *D. villosus* de la Saône et de la Moselle, nous avons prélevé des individus en précopula afin de voir (i) quel est le patron d'appariement des différents morphotypes et (ii) si cette espèce répondait au schéma classique d'appariement par taille.

Un fort appariement par taille est observé, et ce au sein de chaque morphe. Les mâles en précopula sont toujours plus grands que les mâles libres, ce qui illustre la compétition entre mâles pour l'accès aux femelles. Les combinaisons entre morphotypes sont panmictiques, confirmant l'absence de rôle de ces deux caractéristiques dans la reproduction. Les résultats de nos autres travaux sur *D. villosus* n'ayant pas montré de différences entre les morphotypes, ni pour la fécondité ni pour l'affinité au substrat, nous émettons l'hypothèse que ces patrons de coloration correspondent à différentes stratégies de mimétisme des individus avec le substrat.

Ce polymorphisme de coloration, couplé à une absence de ségrégation spatiale des différents morphotypes, fait qu'il y a en permanence, sur chaque substrat, des individus cryptiques et d'autres non cryptiques. En présence d'un prédateur chassant à vue, une fraction de la population sera donc toujours à l'abri de ce prédateur. Cependant, l'état actuel de nos connaissances n'est pas suffisant pour éliminer l'hypothèse de neutralité de ce polymorphisme de pigmentation, et des travaux expérimentaux sont nécessaires pour approfondir le rôle de ce polymorphisme.

II Ecologie de l'espèce

Devin S., Piscart C., Beisel J.N. et Moreteau J.C., 2003

Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* on a mesohabitat scale

Archiv für Hydrobiologie – 158: 43-56 (Annexe 1d)

L'étude de l'écologie des espèces invasives dans le milieu récepteur revêt plusieurs intérêts. Du point de vue de l'autoécologie des espèces, cela permet de caractériser les habitats les plus aptes à accueillir l'espèce et de définir son organisation spatiale (ségrégation des sexes et des cohortes). A l'échelle de la communauté, nous pouvons définir les espèces cohabitant avec le nouvel arrivant, la manière dont celui-ci s'est intégré à la communauté et les relations/interactions susceptibles d'être créées.

La distribution de *D. villosus* a été étudiée à l'échelle du mésohabitat dans la Moselle de l'automne 2000 à l'automne 2001, sur le site d'Argancy. Au niveau de l'espèce, nous nous sommes attachés à décrire ses substrats préférentiels, mais aussi à déterminer s'il existait une ségrégation spatiale en fonction de la taille des individus, de leur sexe et de leur patron de coloration.

Notre étude a révélé chez *D. villosus* une capacité à coloniser une grande variété de substrats. En fait, sable excepté, cette espèce semble capable de s'accommoder de tous les types d'habitats. En revanche, les différentes classes de tailles se répartissent différemment sur le benthos. Les juvéniles vivent de préférence dans les végétaux alors que les adultes de grande taille se retrouvent préférentiellement au sein des habitats minéraux plus grossiers (cailloux et pierres). Cette séparation des différentes générations permet probablement de limiter la prédation intraspécifique des cohortes les plus âgées (meilleur compétiteur) sur les cohortes les plus jeunes. De plus, une ségrégation spatiale peut faciliter la reproduction, les individus matures de taille similaire étant présents sur les mêmes substrats. Enfin, cette distribution peut refléter un choix de la part de *D. villosus*, permettant d'optimiser les rapports proies-prédateurs, en sélectionnant par exemple le substrat lui offrant la meilleure protection vis à vis des prédateurs.

Au niveau de la communauté, une association entre les espèces originaires du bassin Ponto-Caspien (*D. villosus*, *C. curvispinum* et *D. polymorpha*) est mise en évidence. Cette observation cadre avec l'hypothèse de l'Invasional Meltdown (Introduction générale, §I 3.2). Enfin, les niches spatiales de certains taxons (*Coenagrionidae*, *Calopteryx splendens*, *Chelicorophium curvispinum* et *Gammarus pulex*), tout en étant de faible amplitude, recouvrent fortement celle de *D. villosus*. Cette combinaison augmente la probabilité pour ces taxons d'être présent sur le même substrat que *D. villosus*, et donc les risques de prédation ou de mise en place d'une compétition spatiale avec les conséquences qu'elle peut entraîner.

III Physiologie : Tolérance à la salinité

1 Objectifs

Parmi les caractéristiques généralement citées comme favorisant une espèce dans sa capacité à envahir de nouveaux milieux, la tolérance à un large de spectre de conditions environnementales figure en bonne position (Ehrlich, 1984 ; Ricciardi et Rasmussen, 1998). En effet, cette plasticité physiologique peut permettre à une espèce de coloniser un panel plus vaste de nouveaux milieux. Plus spécifiquement, cette large gamme de tolérance va intervenir à deux étapes du processus invasif. Dans un premier temps, elle facilite le transport d'une espèce depuis son écosystème d'origine jusqu'à l'écosystème récepteur. Une fois ce transport réalisé, l'espèce en question doit se maintenir dans ce nouveau milieu. Se maintenir sous-entend non seulement être capable d'y survivre, mais aussi d'y accomplir l'ensemble des processus inhérents à la pérennisation d'une population.

Parmi les nombreuses méthodes proposées pour prévenir le transport d'organismes dans les eaux de ballast (traitement UV, échauffement des eaux, filtration, traitement chimique entre autres), le changement des eaux de ballast par de l'eau de mer reste la plus employée lors d'échanges intercontinentaux (Taylor *et al.*, 2002). L'efficacité de cette méthode est très variable, la fraction d'eau échangée allant de 39% à presque 100% (Rigby et Hallegraeff, 1994). De plus, ce traitement a une efficacité variable selon les taxons, et n'est quoi qu'il en soit jamais efficace à 100% (Taylor *et al.*, 2002 ; Galil et Hülsmann, 2002).

Cette méthode permet malgré tout d'éliminer une grande partie des espèces d'eau douce présentes dans les eaux de ballast, tout simplement par une intolérance à l'élévation de salinité. Néanmoins, une espèce capable de tolérer des salinités variables et assez élevées peut survivre à cette manipulation ; elle est donc susceptible d'accomplir vivante un transport intercontinental. La connaissance de la limite supérieure de tolérance à la salinité d'une espèce va donc nous informer sur sa capacité à être transportée d'un continent à l'autre.

Le choix de la salinité revêt également un intérêt dans l'étude des transferts intra continentaux d'espèces. Dans la plupart des cas, lors de leur dispersion, les individus sont confrontés à une modification de la salinité du milieu en remontant ou en descendant un cours d'eau, tout particulièrement dans le cas des espèces ponto-caspiennes, originaires d'une zone à forte salinité (de 1 à 14‰ pour la mer d'Azov et la mer Caspienne, de 13 à 22‰ pour la mer Noire ; Reid et Orlova, 2002). Il apparaît légitime de s'interroger sur la conséquence de ces gradients sur les différentes populations réparties le long du corridor migratoire. Il s'agit de mettre en évidence si un processus de sélection (filtre) a été réalisé, de sorte que les populations introduites diffèrent des populations du bassin donneur, et ce d'autant plus qu'on s'en éloigne le long du corridor migratoire.

La tolérance à la salinité de *Dikerogammarus villosus* a essentiellement été étudiée dans le cadre de ces transports intra-continentaux, afin de mieux connaître (1) les mécanismes de dispersion ayant permis à cette espèce de coloniser les hydrosystèmes d'Europe de l'Ouest,

(2) certains processus de sélection ayant éventuellement eu lieu lors de la colonisation et (3) les hydrosystèmes potentiellement colonisables -au regard de leur salinité- par cette espèce.

2 Matériel et méthodes

La physiologie de *Dikerogammarus villosus* a uniquement été étudiée sous l'angle de la tolérance à la salinité. Deux aspects de la capacité à supporter des variations de la teneur en sels dissous de l'écosystème ont été pris en compte. Nous avons dans un premier temps utilisé une méthode classique qui consiste à compter le nombre de battements de pléopodes d'un individu dans un laps de temps défini, ce qui reflète son activité respiratoire. Cette méthode a déjà fait ses preuves en écotoxicologie, chez *Gammarus duebeni* Liljeborg, 1852 (Lawrence et Poulter, 1998). Elle a aussi été utilisée pour étudier le stress provoqué par l'acidification sur *G. fossarum* (Felten et Guérol, 2001), et la tolérance à la température de nombreux Gammaridae (Bruijs *et al.*, 2001 ; Wijnhoven *et al.*, 2003). Cette approche a dans un deuxième temps été complétée par des tests de mortalité.

La tolérance à la salinité de *D. villosus* a été testée sur 5 sites : la Meuse et le Rhin en Hollande à proximité de Nijmegen, la Moselle à Argancy, Metz et Liverdun. Ces sites ont été choisis sur la base de leur localisation le long du corridor migratoire et de leur salinité (Tableau III). Les stations hollandaises ont été les premières colonisées par *D. villosus*, dont la présence est attestée sur celles-ci dès 1995 (bij de Vaate et Klink, 1995). Les stations de la Moselle ont été colonisées plus tardivement (Bollache *et al.*, sous presse, Annexe 1e), et *D. villosus* n'y est recensé que depuis 1999 (Devin *et al.*, 2001, Annexe 1a).

Tableau III. Conductivité et salinité des 5 stations pour lesquelles la tolérance à la salinité de *Dikerogammarus villosus* a été testée. Ces valeurs ont été mesurées à l'aide d'un conductimètre-salinomètre lors du prélèvement des individus.

Rivière	Moselle			Meuse	Rhin
Station	Leverdun	Metz	Argancy	Nifkrit	Erlecom
Conductivité ($\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$)	505	1480	1470	1395	1801
Salinité (‰)	0,1	0,5	0,5	0,5	0,7

Pour chaque station, le protocole mis en place est similaire. Les individus sont prélevés dans le milieu et ramenés au laboratoire dans l'eau de leur site d'origine. Avant le début des expériences, ils sont acclimatés aux conditions de laboratoire pendant 24h.

Les enceintes expérimentales contiennent 125 ml de l'eau du site, à laquelle sont rajoutés des cristaux de NaCl pur afin de constituer notre gamme de concentrations. Il est important de noter que les concentrations données sont ajoutées à celle de l'eau des sites étudiés, et ne correspondent donc pas à la salinité finale du milieu test. La gamme de salinité testée va de celle de l'eau prélevée sur le terrain (donc de 0,1 à 0,7 ‰, Tableau III) à un ajout

de 3g de NaCl (soit un ajout de 24 ‰ et une concentration finale allant de 24,1 à 24,7 ‰ selon la station), avec un pas de 4 ‰ entre deux concentrations successives. L'eau est amenée à saturation en oxygène à l'aide d'un bulleur avant le début de chaque série de mesure, et cette oxygénation est maintenue durant l'expérience.

Dans chaque enceinte sont disposés 6 individus de taille similaire pour les stations de la Moselle, et 5 pour les stations du Rhin et de la Meuse, pour lesquelles des difficultés d'échantillonnage ont été rencontrées. Les femelles ovigères n'ont pas été utilisées pour nos tests de tolérance. Pour chaque individu, le nombre de battements de pléopodes est compté 3 fois pendant 30 secondes. La moyenne de ces trois comptages sera utilisée par la suite afin de prendre en compte la variabilité intra-individuelle de cette mesure. Cette mesure répétée sur les 6 individus de l'enceinte permet de déterminer la variabilité inter-individuelle. Les battements de pléopodes sont comptés au début de l'expérience et après 3, 6 et 24h.

A l'issu de ces 24h, les individus sont laissés dans les enceintes et la mortalité est suivie pendant encore 4 jours ($t_{\max}=96h$), avec une observation toutes les 24h. Ce test de mortalité nous permet de confirmer les résultats obtenus avec le test de battements de pléopodes. Les animaux ne sont pas nourris pendant les expériences.

3 Résultats

3.1 Battements de pléopodes

Des tests de Kruskal-Wallis ont été appliqués afin de dégager des groupes homogènes de réponse des individus à la salinité en terme de nombre de battements de pléopodes en 30 secondes. Ces résultats permettent d'estimer la tolérance à la salinité des différentes populations, et de classer sur cette base les différentes stations.

Les réponses des individus de la Meuse, du Rhin, et de la Moselle à Metz et Argancy ne varient pas entre 0 et 8‰. A 12‰, une baisse significative du nombre de battements est observée sur toutes les stations, Meuse exceptée (Fig. 5). A 16‰, les seuls individus ayant survécu après 24h de traitement appartiennent aux populations mosellanes. La population de Liverdun se distingue des quatre autres par une plus faible tolérance à la salinité, avec un groupe homogène formé par les traitements 0 et 4‰, et une diminution du nombre de battements dès 8‰.

En se basant sur ce résultat seulement, une première classification des stations peut être réalisée : les populations du Rhin, de la Meuse, d'Argancy et de Metz ne semblent pas affectées par des salinités allant jusqu'à 8 ‰, et une modification de l'activité respiratoire n'est observée qu'à partir de 12‰. Nous pouvons donc définir pour ces 4 populations un seuil supérieur de tolérance à la salinité situé entre 8 et 12‰. Il est à noter que ces 4 stations présentent des concentrations en sels similaires (Tableau III). De la même manière, il est possible d'établir une limite pour la station de Liverdun situé entre 4 et 8 ‰, cette station étant par ailleurs celle qui présente la plus faible salinité (Tableau III).

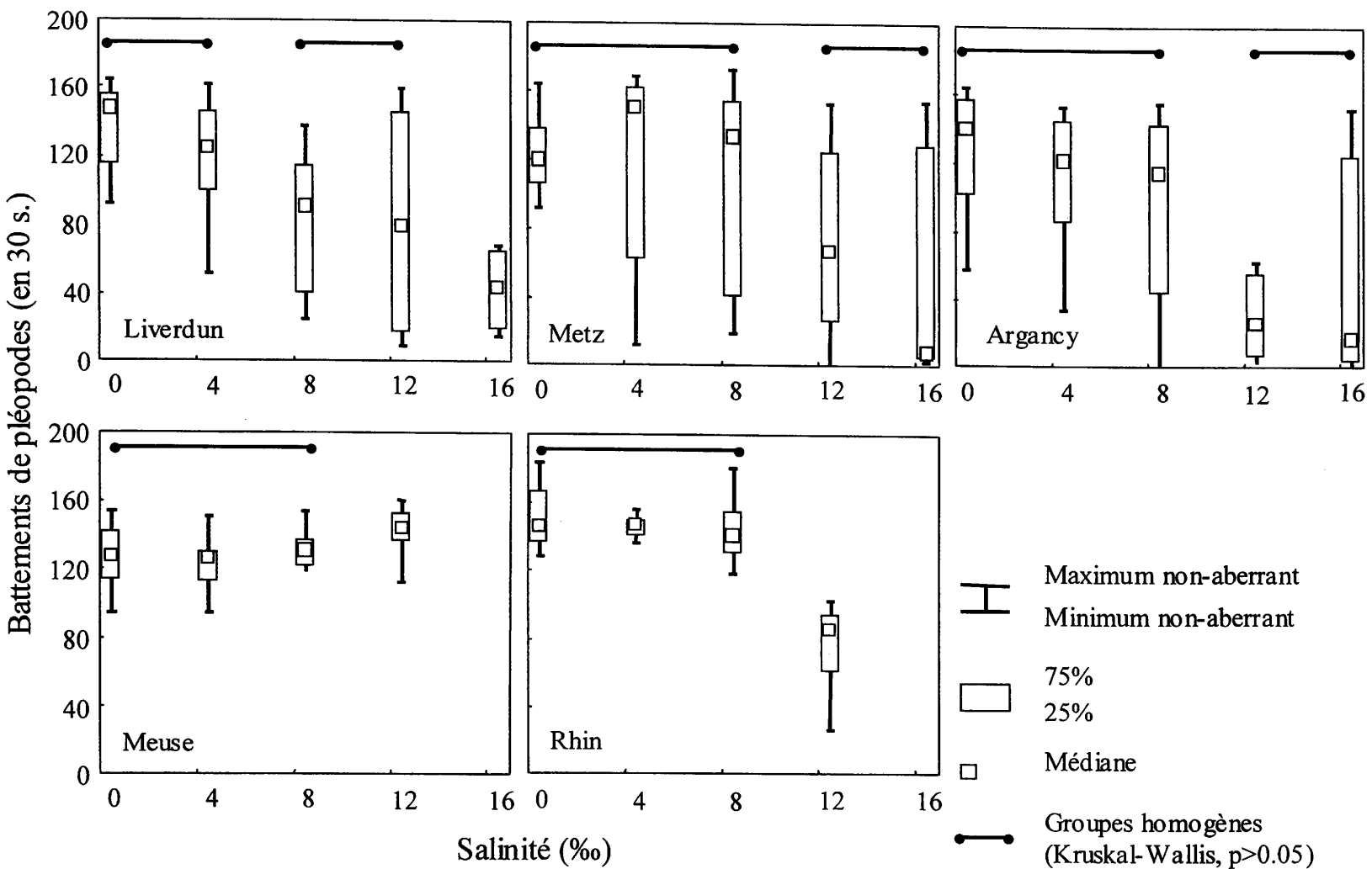


Figure 5 : Evolution du nombre de battements de pléopodes en fonction de l'augmentation de salinité sur 5 stations le long du corridor migratoire de *D. villosus*.

3.2 Mortalité

Les courbes de survie des 5 populations sur quatre jours nous permettent de confirmer les observations faites à partir du test de battements de pléopodes (Fig. 6). Les seuils de tolérance observés avec ce test sont identiques aux seuils de mortalités à 4 jours : à Liverdun, seuls les individus des traitements à 0 et 4‰ ont survécu, alors qu’une salinité de 8‰ est supportable par au moins 80% des individus des autres populations. Les courbes de réponses sont comparables d’un site à l’autre.

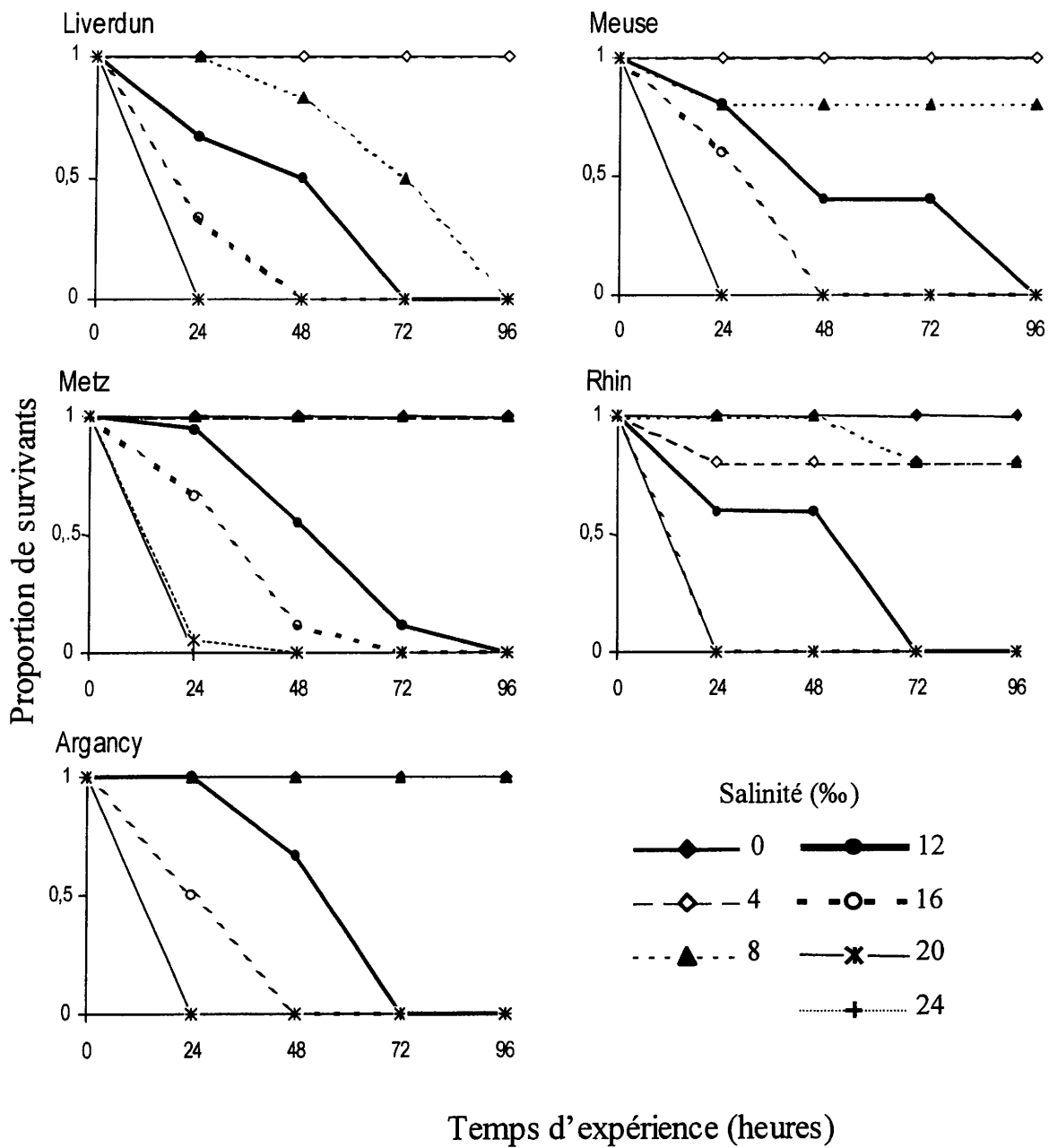


Figure 6 : Courbe de mortalité sur 4 jours de *D. villosus* suite à une exposition à différentes concentrations de sels.

4 Discussion

Des différences de tolérance à la salinité existent entre les cinq populations étudiées. Les résultats fournis par les battements de pléopodes et les tests de mortalité sont similaires : la tolérance de l'espèce est située entre 8 et 12‰, sauf à Liverdun où elle est plus faible, entre 4 et 8‰.

Ces résultats s'accordent avec ceux de la littérature. La tolérance à la salinité de l'espèce dans son aire d'origine serait de 10‰ selon la littérature (Jazdzewski et Konopacka, 1988), de même que dans le Rhin hollandais (Bruijs *et al.*, 2001). Ces auteurs ont néanmoins mis en évidence une mortalité survenant de manière beaucoup plus progressive lorsque la salinité dépasse ce seuil de 10‰ : alors qu'aucun individu ne survit plus de 72h à 20‰ dans nos expériences, ces auteurs ont observés des survivants plus de 30 jours après le début de l'expérience à la même concentration. Le protocole employé pour leur étude peut expliquer ces différences de résultats : en effet, leur gamme de salinité a été réalisée par dilution d'eau de mer dans de l'eau distillée. Le type de salinité à laquelle ont été exposés les individus était donc différent, et plus adapté à leur objectif : étudier l'impact d'un changement incomplet des eaux de ballast.

Les similitudes entre les différentes populations étudiées suggèrent qu'il n'y a pas eu de phénomène de sélection lors de la migration sur de longues distances de *D. villosus*. Cela peut s'expliquer par la dynamique de dispersion de l'espèce. Müller et Griebeler (2002), lors d'analyses génétiques effectuées sur plusieurs populations de *D. villosus* établies en différents points du corridor migratoire ont montré que l'invasion était régie à la fois par une dispersion de proche en proche et une dispersion sur de longues distances. Ce dernier type de dispersion explique la similitude génétique de populations distantes d'un point de vue géographique. Le même phénomène peut expliquer la similitude observée pour la tolérance à la salinité.

Par ailleurs, nous avons vu que la seule population se distinguant des autres était celle de Liverdun. La colonisation de la Moselle résulte probablement d'une dispersion de proche en proche à partir du point d'introduction de l'espèce dans ce bassin versant. Cette colonisation de proche en proche se fait par des individus de la population introduite. Ce type de dispersion, qui ne fait plus intervenir les transferts sur de longues distances, réduit donc le brassage des populations et est plus à même de conduire à une sélection de certaines caractéristiques.

Enfin, la présence d'une population dans les eaux faiblement minéralisées de la Moselle à Liverdun montre la capacité de l'espèce à se maintenir dans des milieux très différents du point de vue de la conductivité et de la salinité. D'autres études ont donné des résultats similaires (Wijnhoven *et al.*, 2003), confirmant la capacité de *D. villosus* à coloniser une variété de milieux présentant des chimismes très différents, et notamment des eaux peu minéralisées.

Nos travaux ont permis de définir chez *D. villosus* un large spectre de tolérance à la salinité, lui permettant de survivre en eau saumâtre, milieu dont sont exclus de nombreux

gammares non-invasifs (Illies, 1978). D'autres travaux se sont penchés sur la tolérance à la température et ont révélé, à milieu équivalent, une tolérance supérieure pour les espèces invasives (*D. villosus*, *E. ischnus* et *G. tigrinus*) en comparaison à trois espèces autochtones (*G. pulex*, *G. fossarum* Koch, 1835 et *G. roeseli*) (Wijnhoven *et al.*, 2003). L'eurytopie serait un élément commun, et propre, à de nombreux Gammaridae invasifs.

IV Synthèse des caractéristiques biologiques et écologiques de *D. villosus*

Cette première partie nous a permis de connaître avec précision le profil bio/écologique de *D. villosus*. Les principaux traits mis en évidence par nos travaux vont être résumés dans le tableau ci-dessous, complétés avec les données de la littérature (Tableau IV).

Tableau IV : Récapitulatif des principales caractéristiques biologiques et écologiques de *Dikerogammarus villosus*.

	Données acquises lors de la thèse	Bibliographie
Taille maximale (mm)	22,2	30 ¹
Taille éclosion (mm)	1,84	1,8 - 2 ²
Maturité sexuelle (mm)	6	7,4 ³
Fécondité moyenne (Nb œufs)	27.3	19 à 70 ^{2,3,4}
Nombre d'œufs	6-94	5-160 ³
Sex-ratio (M:F)	0,44-0,88:1	0,86-1,35:1 ³
Nombre de générations par an	3	
Cycle vital	Environ 1 an	6 mois ²
Salinité (‰)	Entre 8 et 12	10 en laboratoire ⁵ 20 après acclimatation ⁵ >8 ⁶
Gamme de Température (°C)	0-30	1,5-26,5 ⁷ ; 1-30 ⁸
Mode d'alimentation		Prédateur (Ephémères, Odonates, Crustacés...) ^{9,10,11}
Distribution longitudinale	Epipotamon-estuaire	
Distribution	Lacs et grandes rivières	Lacs ^{4,12}
Densité (ind./m ²)	60-9000	
Microhabitat	Tous, sable excepté	
Courant	Faible à moyen	
Variabilité génétique		Faible ¹³

¹ Neesemann *et al.*, 1995 ; ² Mordukhai-Boltovskoï, 1949 ; ³ Ciolpan, 1987 ; ⁴ Muskó, 1990 ; ⁵ Bruijs *et al.*, 2001 ; ⁶ Van der Velde *et al.*, 2000 ; ⁷ Muskó, 1993 ; ⁸ Wijnhoven *et al.*, 2003 ; ⁹ Dick et Platvoët, 2000 ; ¹⁰ Dick *et al.*, 2002 ; ¹¹ Kinzler et Maier, 2003 ; ¹² Muskó, 1989 ; ¹³ Müller, 2001

Nos résultats sont dans l'ensemble très proches de ceux cités dans la littérature. *D. villosus* possède de nombreuses caractéristiques biologiques et écologiques qui lui permettent de s'établir dans une grande variété de milieux et qui ont probablement favorisé son invasion

des hydrosystèmes d'Europe de l'Ouest. Paradoxalement, alors que plusieurs études étaient menées simultanément sur la biologie de l'espèce, et particulièrement sa fécondité, aucune donnée concernant ses densités n'est disponible dans la littérature, alors que cette information a une importance majeure dans l'étude du fonctionnement des écosystèmes.

La plupart des traits mis en évidence sont en conformité avec ceux proposés par Ricciardi et Rasmussen (1998) et Van der Velde *et al.*, (2000) (Introduction générale, I§3.2). Cependant, **ces profils de traits biologiques et écologiques des espèces invasives en eau douce n'ont jamais été comparés à ceux d'espèces non-invasives**. Cette comparaison s'avère pourtant nécessaire de manière à **confirmer ou infirmer la spécificité de certains traits ou groupes de traits à des espèces au potentiel invasif plus ou moins marqué**. Apporter des éléments de réponse à ce thème général a fait l'objet du chapitre suivant.

Chapitre 2 : Analyse comparée des profils bio/écologiques de Gammaridae

I Contexte et objectif

Comme cela a été mentionné précédemment (Introduction, §I 3.2), les caractéristiques biologiques et écologiques d'une espèce conditionnent pour partie sa capacité à envahir un nouveau milieu (Ricciardi et Rasmussen, 1998 ; Kolar et Lodge, 2001 ; bij de Vaate *et al.*, 2002). De nombreux travaux se sont attachés à préciser quels étaient ces traits, avec pour objectif la prédiction des futurs envahisseurs. Une part importante de ces travaux a été dévolue à l'emploi de méthodes statistiques pour définir les caractéristiques propres aux espèces invasives (Kolar et Lodge, 2001). Cependant, la plupart du temps, ces études se sont limitées aux végétaux (Rejmanek et Richardson, 1996) ou aux oiseaux (O'Connor, 1986). Néanmoins, quelques tentatives ont également été mises en œuvre chez les macroinvertébrés d'eau douce (Introduction, §I 3.2) mettant en avant les traits caractérisant les espèces ayant un bon potentiel colonisateur. Cependant, chez les végétaux par exemple, une aptitude à la compétition plus qu'à la colonisation caractériserait mieux les espèces invasives (Joly, 2000).

Comme nous l'avons vu dans la partie précédente, *D. villosus*, par ses caractéristiques biologiques et écologiques, cadre avec le profil classiquement attribué aux espèces invasives d'eau douce. Cependant, ce profil est très général, et ne tient pas compte des spécificités de certains groupes taxonomiques. De plus, ce profil recense les critères communs aux espèces invasives, mais ne spécifie pas si ces caractéristiques leur sont propres, où si elles peuvent être partagées avec certaines espèces non-invasives. **En nous limitant à la famille des Gammaridae, nous avons donc cherché à définir quels traits biologiques et écologiques permettaient de distinguer le mieux les espèces invasives des espèces non-invasives.**

II Caractéristiques biologiques, écologiques et biogéographiques des Gammaridae d'eau douce

Devin S. et Beisel J.N.

Biological, ecological and biogeographical characteristics discriminating invasive species: the case of freshwater gammarids

Soumis à Ecography (Annexe 2b)

Pour parvenir à définir les traits biologiques et écologiques qui définissent les gammares invasifs, il a été nécessaire, dans un premier temps, de coder ces traits pour un maximum d'espèces. Nous nous sommes focalisés sur deux zones géographiques : l'Europe de l'Ouest et l'Amérique du Nord. Nous avons ensuite, sur la base d'une large étude bibliographique, défini l'ensemble des traits pour 18 espèces, d'eau douce et d'eau saumâtre.

Les données fragmentaires sur d'autres espèces n'étaient pas suffisantes pour permettre de les intégrer à notre analyse. Des analyses multivariées (Analyse des correspondances multiples adaptée au codage flou) nous ont permis de caractériser a priori les différents groupes d'espèces : invasives, non-invasives d'eau douce et non-invasives d'eau saumâtre.

A l'analyse des traits qui décrivent la biologie et l'écologie des espèces, nous avons ajouté une analyse originale du contexte biogéographique au sein duquel chaque espèce a évolué. Cette approche permet d'analyser des caractéristiques biogéographiques potentielles d'espèces invasives. A cette fin, les différentes zones biogéographiques d'Europe, définies par Illies (1978) ont été classées et analysées selon leur richesse et leur latitude moyenne.

Les résultats ont été discutés à la lumière de quatre hypothèses :

H1 : Les espèces invasives possèdent un potentiel biotique plus important que les espèces non-invasives du même groupe zoologique (Lodge, 1993 ; Williamson, 1996 ; Van der Velde *et al.*, 2000 ; bij de Vaate *et al.*, 2002). Nos résultats montrent que la fécondité, la précocité sexuelle et le nombre de générations par an sont les caractéristiques discriminant le mieux les espèces invasives. Cependant, plusieurs espèces, comme par exemple *G. pulex*, ne rentrent pas dans ce schéma. Ces traits semblent être un atout dans le processus invasif, mais en aucun cas une règle absolue.

H2 : La taille pourrait influencer le succès lors de l'invasion (Roy *et al.*, 2002), car plusieurs traits d'histoire de vie favorisant une croissance rapide de la population seraient corrélés positivement avec la taille des individus (Ehrlich, 1989). Aucun patron de réponse clair n'a pu être défini. D'une manière générale, les espèces invasives sont néanmoins plus grandes que les espèces non-invasives. Le rôle de la taille est cependant mal connu dans le processus invasif, et nécessiterait d'être analysé plus en profondeur.

H3 : Les espèces invasives tolèrent une plus large gamme de conditions environnementales que les espèces non-invasives (McMahon, 2002). Nos résultats ont montré que les caractéristiques écologiques permettaient, plus que les traits biologiques, de différencier les gammarides invasifs des gammarides non-invasifs. Parmi ces traits écologiques, l'euryécie, représentée dans notre étude par de larges gammes de tolérance à la température et à la salinité, est une caractéristique discriminant fortement les espèces invasives des autres. Cette euryécie, en plus d'être commune aux gammarides invasifs, leur serait donc propre. Cela suggère que lors du processus invasif, les espèces sont sélectionnées dans un premier temps sur leurs traits écologiques, conditionnant leur capacité à survivre dans le nouveau milieu. Les traits biologiques n'interviendraient qu'après, en conférant à l'espèce la possibilité de proliférer.

H4 : Nous avons proposé une quatrième hypothèse dont l'originalité réside dans l'étude du contexte biogéographique : les bassins présentant des assemblages riches en espèces du même groupe zoologique –dans notre cas les Gammaridae– seraient plus susceptibles d'héberger des espèces ayant une capacité à envahir un nouveau milieu. Les résultats trouvés pour les Gammaridae d'Europe confirment cette hypothèse. Une corrélation positive entre la richesse

en Gammaridae et la latitude a été mise en évidence, et la particularité du bassin Ponto-Caspien, du point de vue de la diversité, a été mise en avant. La distribution originelle, avant invasion, des espèces exotiques coïncide avec ce gradient de richesse, mais là encore des exceptions existent. La richesse du bassin donneur apparaît donc comme un élément pouvant favoriser l'émergence d'espèces invasives, mais n'est pas suffisante pour identifier les potentielles espèces invasives.

Cette étude a révélé que le potentiel invasif ne peut pas être défini sur la base d'un nombre limité de critères, mais qu'une combinaison de facteurs participe à rendre une espèce plus apte à coloniser et envahir de nouveaux milieux. De surcroît, nous insistons sur le fait qu'en plus des caractéristiques de l'espèce et de celles de l'écosystème récepteur, il est nécessaire de prendre en compte celles du milieu d'origine des espèces.

Chapitre 3 : Causes et conséquences de l'introduction de *Dikerogammarus villosus* : Bilan national et focalisation sur le cas de la Moselle

Dikerogammarus villosus présente des caractéristiques qui en font une espèce avec un potentiel invasif important. Un bilan des bassins hydrographiques colonisés permet de mieux connaître sa répartition actuelle en France et sa dynamique de colonisation. De plus, sur certains sites pour lesquels des données quantitatives sont disponibles, nous pourrions évaluer son impact sur les assemblages d'amphipodes. Par ailleurs, le cas particulier de la Moselle est intéressant car cette rivière a été envahie par de nombreuses espèces (Introduction générale, § 1.3.1), et la fréquence de ces invasions s'est accélérée cette dernière décennie. Nous évaluerons dans un premier temps l'impact que ces invasions biologiques ont pu avoir sur les communautés de macroinvertébrés benthiques de la Moselle. Par la suite, nous verrons si ce phénomène peut être en partie lié à la présence de certaines espèces invasives et plus particulièrement de l'existence de relations de facilitations entre ces espèces.

I Dynamique de dispersion et répartition actuelle

Bollache L., Devin S., Wattier R., Chovet M., Beisel J.-N., Moreteau J.-C. et Rigaud T.
Rapid range extension of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in France: potential consequences
Sous presse dans Archiv für Hydrobiologie (Annexe 1e)

Les espèces invasives sont réputées altérer les communautés autochtones, même si les exemples précis de l'impact d'une espèce introduite ne sont pas si nombreux compte tenu du nombre d'introductions recensées. Dans ce contexte, un suivi de la progression et des impacts potentiels de *D. villosus* a été entamé. Cette étude contribue également au suivi de sa dispersion et à l'identification des différents corridors migratoires.

Sa dynamique de colonisation, déduite d'échantillonnages réalisés à plusieurs dates, montre une expansion rapide vers l'Ouest depuis son apparition dans la Saône en 1997. Sa première observation dans la Moselle est postérieure de 2 ans à cette date, et l'espèce a pu y immigrer par deux voies probablement déjà empruntées par d'autres espèces invasives (Bachmann, 2000) :

- la voie du nord-est, via les canaux allemands puis le Rhin, le passage dans la Moselle se faisant soit à partir de l'aval depuis Coblenze, soit depuis l'amont par le canal de la Marne au Rhin se jetant dans la Moselle au niveau de Nancy. Cette voie est généralement mise en cause pour les espèces originaires du bassin ponto-caspien.

- la voie du sud via le réseau de canaux français (Canal du Midi, de Briare, de la Marne à la Saône, Canal de l'Est).

En 2003, *D. villosus* a été observé dans la plupart des grands cours d'eau français (Rhin, Meuse, Moselle, Saône, Rhône, Seine et Loire), dans certains de leurs affluents et dans le lac Léman. Les rivières colonisées sont connectées aux principaux ports français, ce qui pourrait faciliter l'export de cette espèce vers d'autres pays. Sur plusieurs sites, *D. villosus* est devenu le crustacé dominant peu de temps après son apparition. La comparaison des peuplements d'amphipodes de 2003 avec des relevés antérieurs a montré le déclin de certaines espèces, suggérant que l'homogénéisation des communautés d'amphipodes en réponse à l'arrivée de nouvelles espèces est en cours.

II Le cas particulier de la Moselle

Comme cela a été mentionné dans l'introduction, la plupart de nos travaux sur les invasions biologiques ont été réalisés dans la Moselle. Les modifications des biocénoses ont été étudiées sur quatre stations de cette rivière. De plus, nous avons cherché à déterminer si certaines relations de facilitations entre espèces invasives peuvent expliquer la fréquence élevée des introductions d'espèces.

1 Dynamique spatio-temporelle de la faune d'invertébrés de la Moselle

1.1 Objectifs

En réponse aux invasions biologiques, les biocénoses aquatiques se modifient pour intégrer le nouvel arrivant. Ces modifications, comme il en a été fait mention précédemment (Introduction générale, §I.2.1), peuvent atteindre les communautés dans leur composition, leur structure et/ou leur fonctionnement.

La Moselle est une rivière qui a vu arriver de nombreuses espèces cette dernière décennie. La période sur laquelle nous étudierons ce phénomène s'étend de 1994 à 2001. La première date de notre suivi est postérieure de 2 ou 3 ans à l'arrivée de *Gammarus tigrinus*, et suit de près l'arrivée de *Chelicorophium curvispinum*, *Corbicula fluminea* et *Corbicula fluminalis*.

1.2 Matériel et Méthodes

Protocole d'échantillonnage

Quatre campagnes ont été réalisées (1994, 1996, 2000 et 2001) afin de décrire l'évolution temporelle du peuplement de la Moselle, et les conséquences de l'arrivée de nouvelles espèces sur celui-ci. Quatre stations du secteur navigué ont été échantillonnées à ces dates (voir **annexe 1a, Fig. 1**) : Dieulouard, Metz, Cattenom, et Sierck-les-Bains (excepté en 1996 pour cette dernière station).

L'échantillonnage a été réalisé à l'aide d'une drague cylindrique, d'un diamètre de 30 cm, traînée depuis l'arrière d'un bateau. Trois traits de drague sont effectués, en rive droite, en rive gauche et dans le chenal. Pour les prélèvements rivulaires, une distance minimale à la rive de 3m est respectée.

Un premier tri est effectué sur le terrain : la granulométrie grossière est mise en sachet après lavage et est conservée pour être pesée ultérieurement. Le reste du prélèvement est mis dans des bidons en polyéthylène de 2 litres et est conservé dans du formol à 4% excepté les prélèvements de 2001 qui ont été conservés par congélation à -20°C.

Au laboratoire, les échantillons sont rincés sur un tamis de 0,5 mm puis triés sous loupe monoculaire (grossissement x2) avant d'être déterminés sous loupe binoculaire, puis conservés dans de l'éthanol à 70%. Le niveau de détermination est l'espèce pour les espèces invasives, la famille ou la tribu pour les diptères et le genre pour les autres taxons. De plus, les Gammaridae et les Glossiphoniidae de moins de 3 mm, ne sont pas identifiés à l'espèce et sont référencés au niveau de la famille. Les Oligochètes, les Nématodes et les Hydroacariens sont répertoriés comme tels.

Les différentes fractions granulométriques sont mises à sécher dans des cuvettes à 20°C pendant un temps variable selon le substrat (plus les sédiments sont fins, plus la phase de séchage est longue) puis sont pesées avec une précision atteignant le dixième de gramme. Le volume représenté est alors calculé, et une estimation de la surface échantillonnée est effectuée en considérant que la drague travaille sur une épaisseur de 5 cm. Toutes les données peuvent alors être ramenées à une densité d'individus au mètre carré, cela permettant des comparaisons entre les dates d'échantillonnage et les stations.

Caractéristiques physico-chimiques

Afin de mettre en relation d'éventuelles modifications des communautés de macroinvertébrés avec une évolution des caractéristiques physico-chimiques de la Moselle, les valeurs des principaux descripteurs de la qualité de l'eau et des paramètres liés à la salinité ont été étudiées pour nos quatre sites.

Les données ont pour origine la Banque de l'eau Rhin-Meuse³ pour la période 1990-2001. Pour définir les variations spatio-temporelles de la qualité chimique des eaux, nous nous sommes essentiellement appuyés sur les grilles de qualité du Système d'Evaluation de la Qualité des eaux (SEQ-Eau).

Analyses statistiques

Les listes faunistiques obtenues à l'issue de la détermination nous ont permis d'étudier les changements qui se sont produits depuis 1994.

Dans un premier temps, des analyses multivariées ont été effectuées. Des indices de structure ont été calculés à partir de la liste faunistique complète (Magurran 1988):

- La richesse S est le nombre total de taxons rencontrés dans un prélèvement
- Le logarithme de l'abondance : $\log(Q+1)$
- La diversité de Shannon (aussi appelée indice de Shannon et Weaver ou de Shannon et Wiener ; Spellerberg et Fedor, 2003) : $H' = -\sum p_i \times \ln(p_i)$, avec p_i l'abondance relative du taxon i
- L'équitabilité de Hurlbert : $E_{\text{hurlbert}} = (H' - H'_{\min}) / (H'_{\max} - H'_{\min})$

avec $H'_{\max} = \ln(S)$

³ <http://www.eau-rhin-meuse.fr/Berm/htm/top.htm>

$$H'_{\min} = \ln(Q) - [(Q-S+1) \times \ln(Q-S+1)]/Q \text{ (Beisel et Moreteau, 1997)}$$

$$- \text{ La dominance de Simpson : } D = \sum q_i(q_i-1)/Q(Q-1)$$

Ces indices, ainsi que l'abondance relative des espèces invasives, ont permis de réaliser une Analyse en Composantes Principales. En plus de cette analyse basée sur la structure des communautés, l'évolution de la composition faunistique est étudiée à l'aide d'une Analyse Factorielle des Correspondances, pour laquelle les taxons rares (présents dans seulement 2 prélèvements et dont l'abondance totale est inférieure à 3 individus dans les listes brutes) ne sont pas pris en compte. D'une manière classique, les logarithmes des abondances ($\log(Q+1)$) sont utilisés. Des tests non-paramétriques sont utilisés pour analyser les positions relatives des différents groupes dans le plan factoriel F1-F2 (ANOVA de Kruskal-Wallis et test de Mann-Whitney, $\alpha=0,05$).

Une fois les principales modifications des communautés macrobenthiques décrites, nous nous sommes focalisés sur les assemblages d'amphipodes aux différentes dates, sur chaque station. Dans l'optique d'évaluer l'homogénéité des assemblages d'amphipodes entre les stations au sein de chaque date d'échantillonnage, le χ^2 a été calculé sur les listes faunistiques et a permis de classer les dates en fonction de cette valeur. Cependant, afin d'éliminer le biais lié aux fortes différences d'abondance entre les dates d'échantillonnage, le χ^2 a été calculé après transformation des abondances totales à chaque date, qui ont été rapportées à l'abondance moyenne sur l'ensemble du suivi.

Pour analyser l'évolution de la diversité fonctionnelle, nous nous sommes basés sur les travaux d'Usseglio-Polatera *et al.*, (2001). A partir de 22 traits biologiques et écologiques codés pour 472 taxons de macroinvertébrés d'eau douce d'Europe, principalement déterminés au genre, ces auteurs ont proposé une typologie, définissant 6 groupes et 9 sous-groupes présentant des profils bio/écologiques similaires (Tableau V). Les 22 traits biologiques et écologiques pris en compte pour la constitution des groupes intègrent les processus écologiques liés à la morphologie et à la physiologie, les caractéristiques démographiques et les facteurs environnementaux qui définissent où une espèce va remplir sa fonction. De plus, la fonction d'un taxon peut être considérée comme la conséquence de ses traits et de son mode d'utilisation des ressources offertes par un milieu donné (Rosenfeld, 2002). Les espèces appartenant au même groupe peuvent donc être considérées comme fonctionnellement redondantes pour la plupart des processus se déroulant dans le milieu naturel, et la diversité des groupes présents dans une communauté permet alors de mesurer la diversité fonctionnelle de cette communauté.

Sur la base des caractéristiques définissant chaque groupe, les espèces invasives récemment arrivées dans la Moselle (*H. invalida*, *P. antipodarum*, *G. tigrinus*, *D. villosus* et *J. istri*) ont été classées selon cette typologie fonctionnelle.

Une fois cette étape réalisée, les listes faunistiques peuvent être réduites à des listes de groupes fonctionnels, l'abondance de chaque groupe étant la somme des abondances des espèces qui le composent. La diversité de Shannon calculée sur ces listes nous a permis d'évaluer la diversité fonctionnelle de l'écosystème étudié.

Tableau V : Caractéristiques biologiques et écologiques des principaux groupes fonctionnels bio-écologiques (d'après Usseglio-Polatera et al., 2001).

	β	$\delta 1$	$\delta 2$	ε	$\gamma 1$	$\gamma 2$	ζ
Taille maximale	petite à moyenne			petite	moyenne	moyenne	
Nombre de générations par an		> 1	> 1	> ou = 1			> ou = 1
Stades aquatiques				> 1			
Technique de reproduction	production d'œufs isolés ou de pontes cimentées			pontes cimentées et fixées, ou œufs isolés fixés			reproduction asexuée ou ovoviviparité
Dispersion				aérienne			
Forme de résistance		diapause larvaire	diapause larvaire				œufs et cocons
Respiration	aquatique (branchiale)	aérienne (spiracle) ou aquatique (branchiale, tégumentaire)	aérienne (spiracle) ou aquatique (branchiale, tégumentaire)	aérienne			aquatique (branchiale et tégumentaire)
Relation au substrat		rampants ou nageurs	rampants ou nageurs	rampants ou nageurs			
Nourriture	microphytes, végétaux ou macroinvertébrés	invertébrés	invertébrés				microphytes ou fines particules organiques
Mode d'alimentation	racleurs ou broyeurs	perceurs, avaleurs ou broyeurs	perceurs, avaleurs ou broyeurs	prédateurs			mangeurs de fins dépôts organiques ou filtreurs
Distribution longitudinale	rithron				rithron à potamon	rithron à potamon	
Distribution transversale	chenal principal et/ou rives	lacs, marais	lacs, marais	tout sauf chenal principal	étangs, bras déconnectés	étangs, bras déconnectés	
Substrat	minéraux	organiques	organiques	macrophytes, litière et vase	minéraux	minéraux	
Vitesse du courant	rapide			lente			
Altitude	piedmont ou plaine				plaine	plaine	
Statut trophique	oligo à mésotrophe			eutrophe			
Température	eurytherme	eurytherme	eurytherme		eurytherme	eurytherme	
Valeur saprobiale	oligo à β -mésosaprobe	β -mésosaprobe	β -mésosaprobe	β - à α -mésosaprobe	β -mésosaprobe	β -mésosaprobe	

1.3 Résultats

Physico-Chimie

La tendance générale cette dernière décennie est à une légère amélioration de la qualité physico-chimique de la Moselle (CIPMS, 2003 ; Tableau VI), particulièrement en ce qui concerne les altérations par les matières organiques et oxydables et les matières phosphorées. Selon la grille du Système d'Evaluation de la Qualité des eaux (SEQ-eau), la Moselle, à l'aval de la confluence avec la Meurthe, appartient à la classe de qualité « passable ». Etant donné l'amplitude des classes de qualité pour les différents paramètres physico-chimiques, l'amélioration constatée ces dernières années n'a pas été suffisante pour permettre à la Moselle de passer dans la classe de qualité supérieure.

Tableau VI : Variations des principaux descripteurs de la qualité physico-chimique de l'eau à l'amont (Dieulouard) et à l'aval (Sierck-les-Bains) de la Moselle pendant les quatre années de suivi de la faune benthique. Les données présentées sont des moyennes mensuelles avec les écart-types entre parenthèses (*Source : Banque de l'eau Rhin-Meuse*).

	Dieulouard				Sierck-les-Bains			
	1994	1996	2000	2001	1994	1996	2000	2001
Calcium mg/l	155,9 (45,9)	191,8 (39,7)	174,1 (30,1)	158,0 (53,5)	149,8 (36,9)	192,6 (24,5)	164 (23,7)	143,1 (44,0)
Température °C	13,6 (7)	13,3 (6,8)	14,4 (5,9)	14 (6,5)	14,6 (7)	14,4 (6,8)	15 (5,8)	14,3 (6,6)
Chlorophylle totale µg/l	29,8 (39,0)	37,9 (32,0)	9,08 (7,02)	8,54 (6,72)	31,0 (51,4)	26,8 (31,7)	6,94 (5,78)	5,90 (3,78)
Chlorures mg/l	338,3 (122)	457,1 (107)	406,4 (71,2)	342,2 (139)	285,2 (113)	443,1 (68,3)	301,3 (79,3)	239,1 (116)
COD mg/l	3,21 (1,07)	3,50 (0,67)	3,54 (1,27)	3,61 (1,13)	3,54 (1,35)	3,93 (0,75)	3,57 (0,87)	3,57 (0,77)
Conductivité µS/cm	1273 (373)	1750 (537)	1589 (274)	1425 (377)	1180 (349)	1806 (366)	1437 (269)	1280 (345)
DBO5 mg/l	2,87 (1,56)	2,37 (0,76)	2,04 (0,19)	2,29 (0,55)	3,29 (1,96)	2,25 (0,53)	2,12 (0,43)	2,54 (1,10)
DCO mg/l	19,2 (5,79)	19,1 (6,04)	19,3 (6,92)	19,2 (4,53)	20,6 (10,8)	20,4 (3,21)	21,6 (7,84)	19,0 (4,21)
MES mg/l	18,8 (13,4)	13,4 (6,16)	14,0 (12,5)	20,1 (22,4)	30,8 (40,4)	15,3 (9,66)	21,7 (27,1)	26,1 (35,2)
Sodium mg/l	100,2 (48,3)	135,9 (35,9)	110,7 (26,2)	94 (36,2)	92 (44,0)	144,5 (31,8)	88,58 (22,0)	83,66 (31,8)
O2 dissous mg/l	10,5 (2,39)	9,75 (2,71)	8,80 (2,05)	9,16 (2,55)	9,73 (3,19)	9,55 (2,92)	8,72 (1,93)	8,92 (2,34)
NH4+ mg/l NH4	0,31 (0,20)	0,59 (0,27)	0,43 (0,23)	0,32 (0,19)	0,29 (0,16)	0,33 (0,13)	0,20 (0,12)	0,18 (0,09)
NK mg/l N	0,78 (0,38)	0,90 (0,25)	1,15 (0,57)	0,72 (0,34)	0,79 (0,43)	0,68 (0,32)	1,05 (0,55)	0,68 (0,34)
NO2- mg/l NO2	0,17 (0,08)	0,33 (0,19)	0,28 (0,43)	0,34 (0,31)	0,24 (0,10)	0,22 (0,06)	0,16 (0,12)	0,20 (0,15)
NO3- mg/l NO3	9,40 (2,82)	9,58 (3,60)	6,14 (1,72)	6,96 (1,62)	13,4 (4,50)	13,4 (4,60)	9,13 (2,41)	9,3 (2,31)
Phosphore total mg/l	0,25 (0,07)	0,30 (0,08)	0,22 (0,11)	0,19 (0,07)	0,34 (0,13)	0,33 (0,06)	0,24 (0,09)	0,19 (0,08)

Les paramètres qui subissent les plus fortes variations sont ceux liés à la minéralisation et la salinité du milieu (calcium, chlorures et sodium), ainsi qu'un indicateur de l'eutrophisation du milieu, la concentration en chlorophylle totale (chlorophylle a et phéopigments). Parmi ceux-ci, l'examen détaillé de deux paramètres permet d'appréhender l'évolution de la qualité de la rivière : les concentrations en chlorures et les concentrations en chlorophylle totale, sur la station la plus en amont (Dieulouard) et la plus en aval (Sierck-les-Bains) du secteur étudié (Fig. 7). Des corrélations négatives significatives ont été trouvées pour chaque combinaison paramètre/station en fonction du temps (r_{Pearson} compris entre 0,66 et 0,89, valeur critique $r_{0,05;12}=0,497$). De plus, des différences significatives à 5% existent entre les valeurs de 1990 et de 2001 (Mann-Whitney, $p<0,001$), illustrant l'amélioration de la qualité physico-chimique de la Moselle pour ces paramètres.

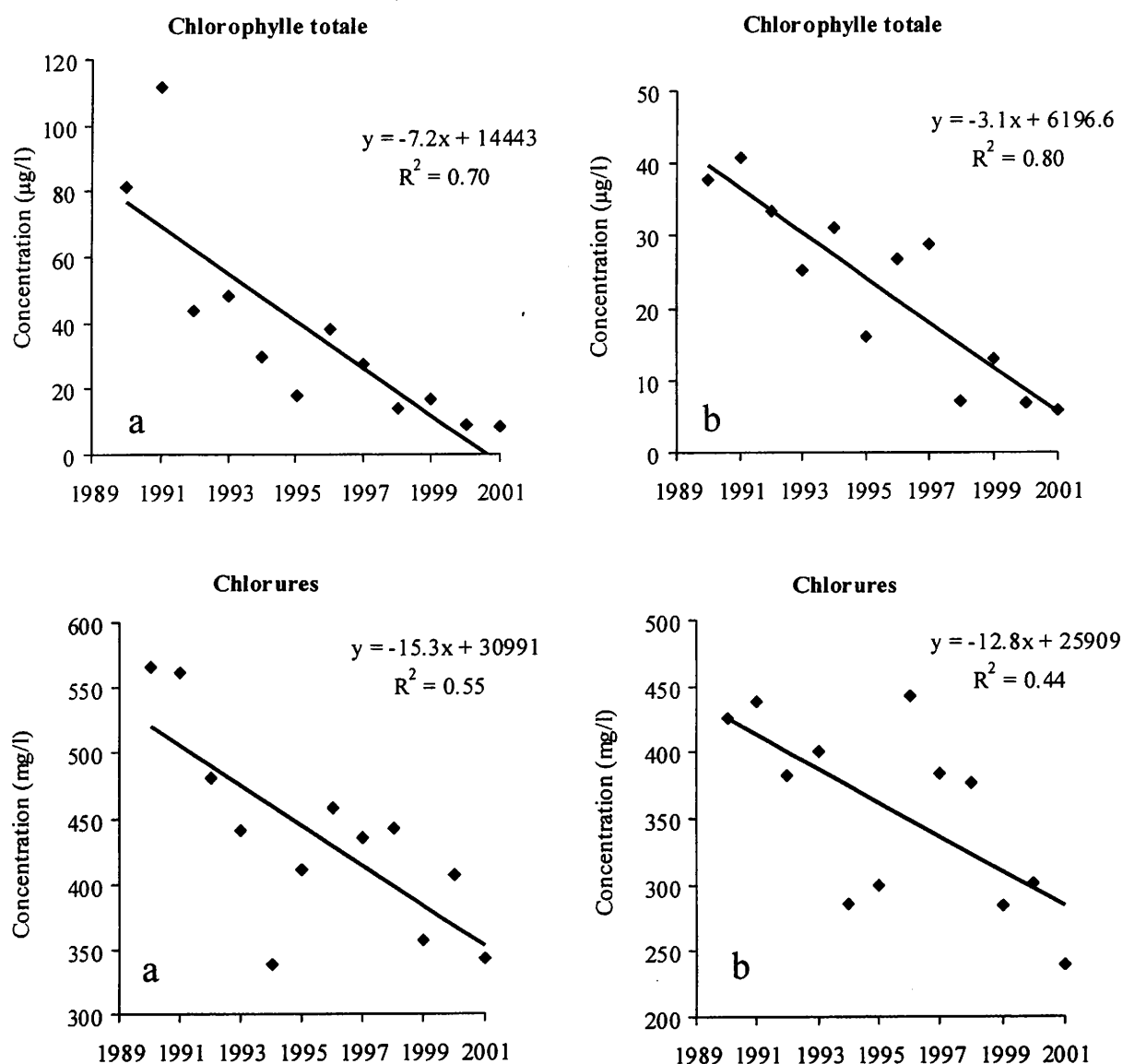


Figure 7 : Evolution des concentrations en chlorophylle totale et en chlorures de la Moselle à Dieulouard (a) et Sierck-les-Bains (b) de 1990 à 2001. Chaque régression linéaire présente un R^2 significatif (Source : Banque de l'eau Rhin-Meuse).

Les chlorures restent, à l'aval de la confluence avec la Meurthe, le point le plus préoccupant de la Moselle. Leurs concentrations ont fortement baissé cette dernière décennie, mais restent bien au-delà de ce qui est normalement acceptable.

Caractéristiques des communautés de 1994 à 2001

L'Analyse en Composantes Principales (Fig. 8) réalisée sur le tableau des indices de structure calculés pour chaque prélèvement ne permet pas de différencier les quatre stations étudiées (ANOVA de Kruskal-Wallis appliquée aux coordonnées factorielles, $p=0,87$ et $0,78$ respectivement sur F1 et F2). Du point de vue temporel, les trois dernières dates du suivi forment un groupe homogène sur F1 (ANOVA de Kruskal-Wallis, $p=0,45$). L'année 1994 se caractérise par la plus forte dominance et la plus faible diversité.

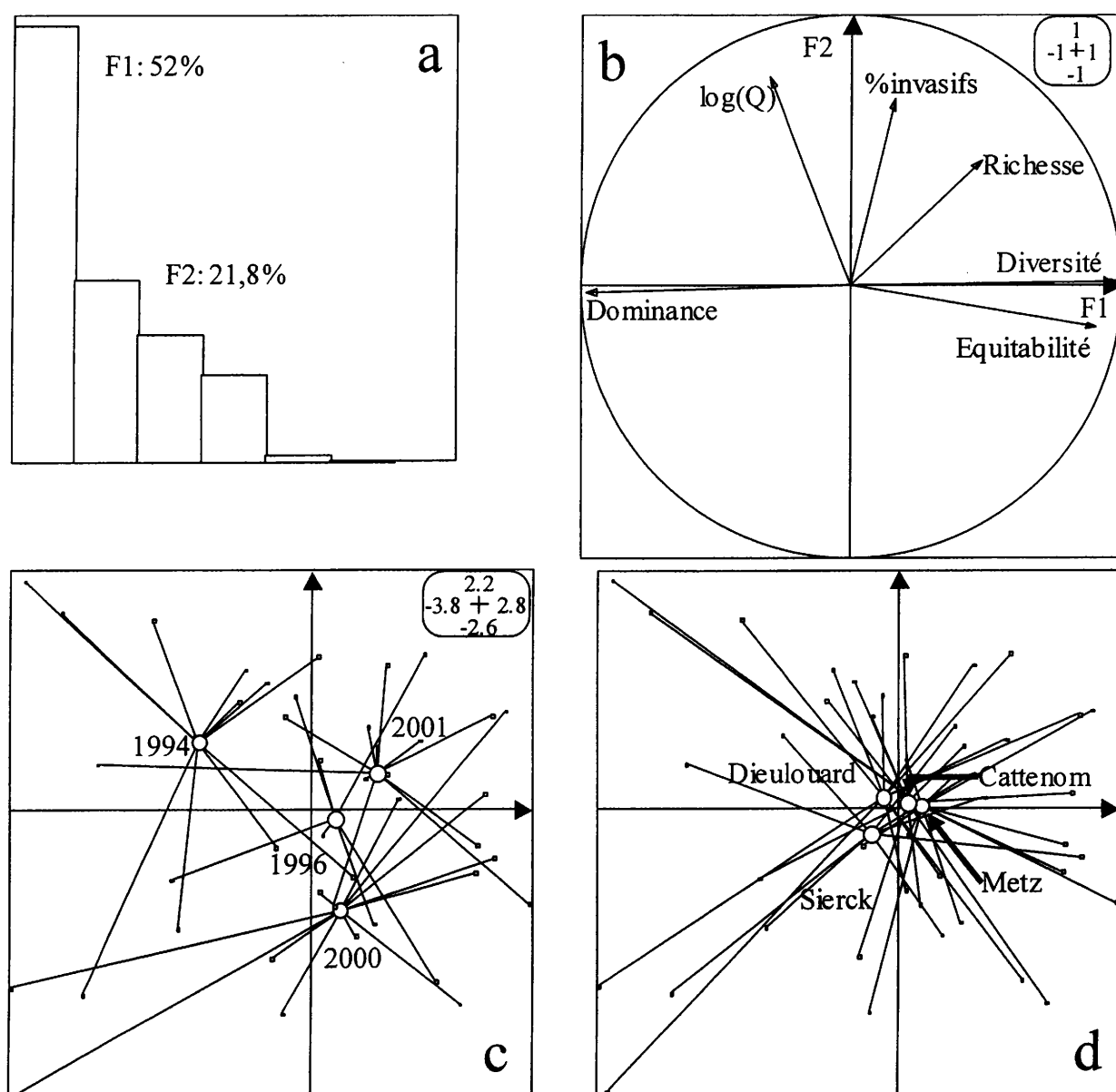


Figure 8: Analyse en Composantes Principales. (a) Histogramme des valeurs propres. Le cercle des corrélations (b) nous permet de mettre en évidence des différences de structure en fonction du temps (c) et de la station (d) .

L'axe F2 permet de séparer les prélèvements effectués en 1994, 1996 et 2001, formant un groupe homogène (ANOVA de Kruskal-Wallis, $p=0,23$) de ceux réalisés en 2000. Cette année se caractérise par de plus faibles abondances totales ainsi que par une plus faible abondance relative des espèces invasives.

La même absence de différences significatives entre les stations est mise en évidence par l'Analyse Factorielle des Correspondances appliquée au tableau faunistique [47 taxons x 43 relevés] (Fig. 9, ANOVA de Kruskal-Wallis appliquée aux coordonnées factorielles, $p=0,56$ et $0,096$ respectivement sur F1 et F2).

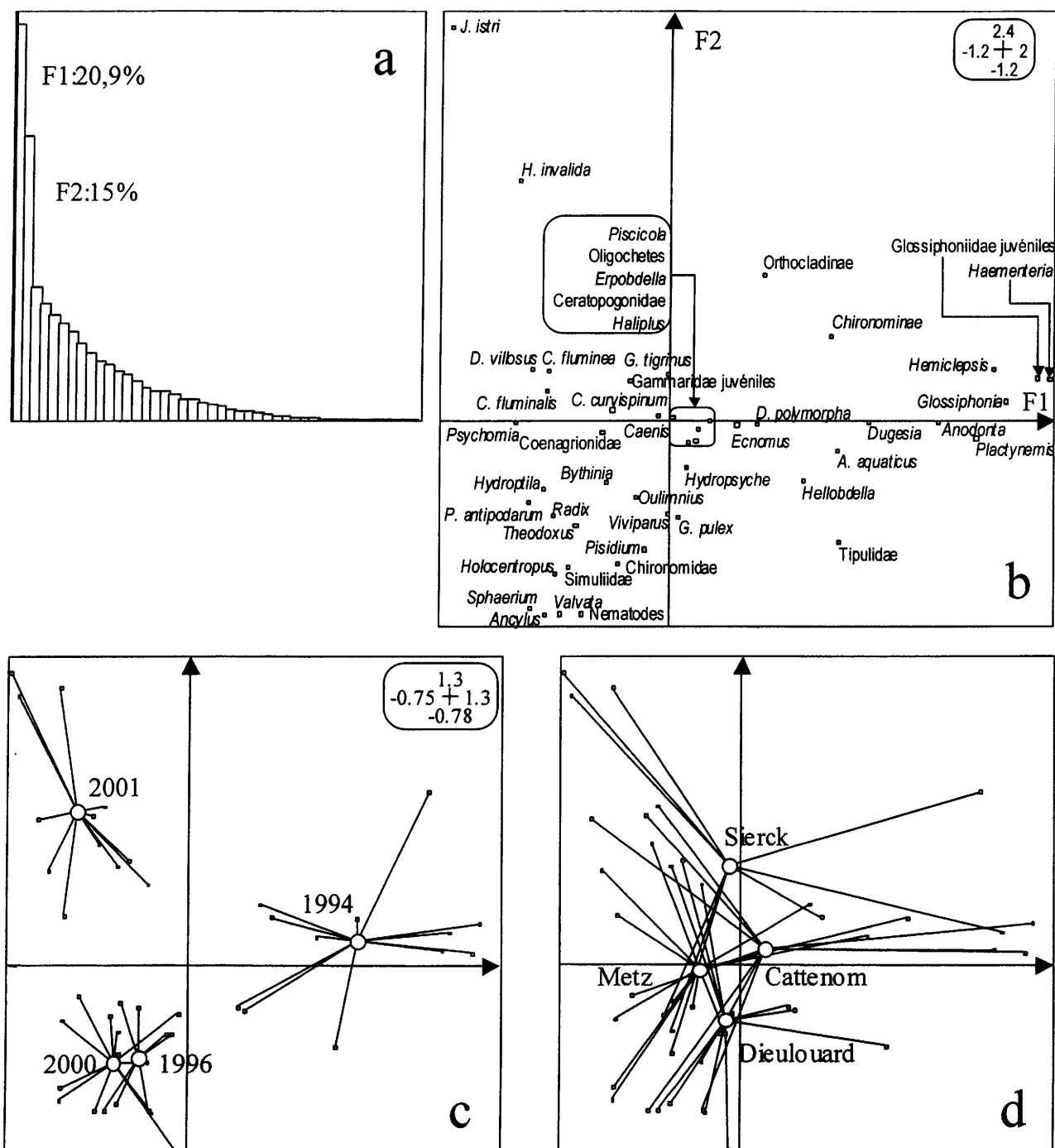


Figure 9: Analyse Factorielle des Correspondances. (a) Histogramme des valeurs propres. Le plan factoriel des espèces (b) nous permet de définir les différences en terme de composition faunistique selon la date d'échantillonnage (c) et la station (d).

Une tendance à un gradient amont-aval se dégage néanmoins sur F2, lié à la présence de l'isopode *Jaera istri*, échantillonné uniquement dans les deux stations de l'aval, et à la plus forte abondance du polychète *Hypania invalida* à l'aval qu'à l'amont.

Le plan factoriel des années met en évidence de fortes différences entre les dates d'échantillonnage (ANOVA de Kruskal-Wallis, $p < 0,001$ sur les 2 axes). Seules les années 1996 et 2000 sont similaires (Mann Whitney, $p = 0,24$ sur F1 et $p = 0,87$ sur F2). La première date de notre suivi se caractérise par une forte présence d'achètes (Glossiphoniidae et Erpobdellidae), et par la présence du mollusque bivalve *Anodonta*, qui régresse pendant tout le suivi jusqu'à être absent en 2001. Les années 1996 et 2000 sont similaires du point de vue de la composition faunistique. L'arrivée de *Dikerogammarus villosus* entre ces deux dates ne semble pas avoir eu d'impact majeur sur la composition faunistique, comme en témoigne la proximité de ces deux dates sur le plan factoriel (Fig. 9c). La dernière date de notre suivi, 2001, se distingue par l'arrivée de deux nouvelles espèces, *J. istri* et *H. invalida*.

D'une manière générale, sur l'ensemble du suivi, nous avons pu remarquer une très forte baisse des abondances, avec cependant une tendance à la hausse en 2001 (Tableau VII). Alors que le nombre d'espèces autochtones de la Moselle est relativement stable, celui des espèces invasives augmente continuellement. Enfin, les espèces invasives dominent le peuplement à chaque date d'échantillonnage, excepté en 2000. Leur plus forte abondance relative est observée la dernière année de notre suivi, avec une valeur proche de 90%. La forte baisse des abondances (diminution de 94% entre 1994 et 1996) est imputable pour sa plus grande partie à 4 taxons. Les Chironomidae (-28 000 ind./m²), les oligochètes (-13 000 ind./m²), *C. curvispinum* (-20 000 ind./m²) et surtout *D. polymorpha* (-84 000 ind./m²) contribuent pour 84% à cette baisse des effectifs.

Tableau VII : Richesse, abondance totale et abondance relative des espèces autochtones et exotiques (tous groupes zoologiques confondus) de la Moselle entre 1994 et 2001.

		1994	1996	2000	2001
Espèces autochtones	Richesse	30	32	32	29
	Abondance (ind./m ²)	57944	4235	7648	2243
	Abondance relative (%)	34,1	41,3	64,8	11,6
Espèces invasives	Richesse	6	8	9	10
	Abondance (ind./m ²)	111940	6011	4156	17008
	Abondance relative (%)	65,9	58,7	35,2	88,4

Les changements de la macrofaune benthique de la Moselle méritent d'être étudiés plus en détail. Pour cela, nous avons analysé l'évolution temporelle des abondances relatives des principaux groupes zoologiques présents dans la Moselle : Crustacés, Mollusques, Insectes et Divers, cette dernière catégorie regroupant les Cnidaires, les Turbellariés, les Nématodes, les Oligochètes, les Polychètes et les Achètes (Fig. 10).

Les espèces autochtones appartenant à la catégorie « Divers » voient leurs abondances relatives progresser de 1994 (11,6%) à 2000 (30,2%) puis décliner de manière très importante en 2001 (1,4%), suite à installation d'un polychète exotique, *H. invalida*, qui représente dès son arrivée plus d'un tiers du peuplement de la Moselle (33,7%).

Les mollusques autochtones sont très faiblement représentés sur toute la période étudiée (2,9% au maximum en 1996). Les espèces invasives du même groupe ont vu leurs proportions baisser fortement, passant de 50,5 à 13% du peuplement de la Moselle. Cette baisse est à relier essentiellement au déclin de la dreissène entre 1994 et 1996.

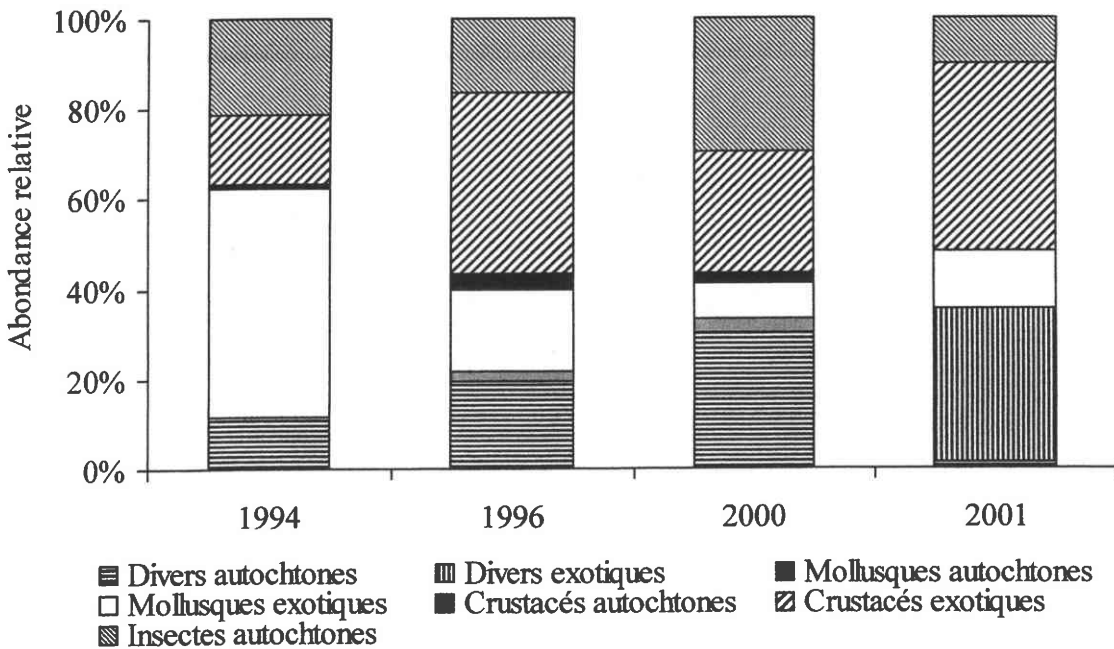


Figure 10: Evolution des abondances relatives des espèces invasives et autochtones des différents groupes zoologiques entre 1994 et 2001

On note aussi sur la période d'étude la quasi-disparition des crustacés autochtones, dont l'abondance relative, toujours très faible (jamais plus de 4% du peuplement), n'est plus que de 0,025% en 2001. En parallèle à ce déclin des espèces autochtones, les crustacés exotiques passent de 15,4 à 41,6% du peuplement.

Outre les isopodes et les décapodes, minoritaires en terme de densité, ces crustacés exotiques sont principalement représentés par 3 amphipodes : *Dikerogammarus villosus*, *Gammarus tigrinus* et *Chelicorophium curvispinum* (Fig. 11). Une seule espèce autochtone,

Gammarus pulex, est présente dans la Moselle. Au regard de la distribution des amphipodes, les deux stations de l'amont peuvent être regroupées en 1994 et 1996. Les assemblages d'amphipodes y sont dominés par *C. curvispinum*, qui représente plus de 80% du peuplement. Dans le même temps, les assemblages des stations de l'aval sont dominés par *G. tigrinus*.

En 2000, le profil change, et *C. curvispinum* devient minoritaire à Dieulouard et domine sur les trois stations de l'aval. Dès son arrivée, *D. villosus* devient sur ces trois mêmes stations le deuxième amphipode le plus représenté, et les abondances relatives des quatre espèces sont très semblables d'une station à l'autre. A Dieulouard, un déclin des espèces invasives est noté, et *G. pulex* domine les assemblages d'amphipodes.

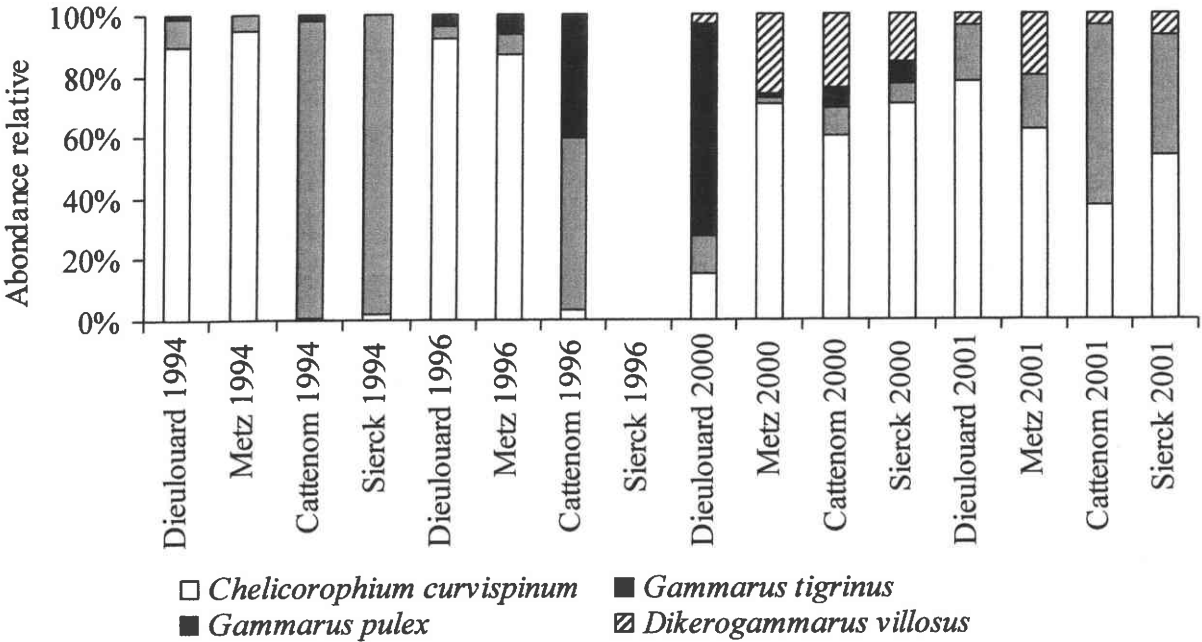


Figure 11 : Modifications des assemblages d'amphipodes de la Moselle entre 1994 et 2001

L'homogénéisation de l'aval vers l'amont de ces assemblages se poursuit en 2001, le profil de distribution des amphipodes est de plus en plus proche d'une station à l'autre. Les distances du Chi² calculées entre les stations diminuent fortement durant la période d'étude : 17208 en 1994 ; 6383 en 1996 ; 6194 en 2000 et 4909 en 2001. Cette diminution du Chi², donc de la dissimilarité, avec le temps illustre l'homogénéisation croissante des assemblages d'amphipodes le long du profil de la Moselle. *C. curvispinum* est toujours majoritaire en 2001, sauf à Cattenom où il est supplanté par *G. tigrinus*, alors que les abondances relatives de *D. villosus* sont sur toutes les stations plus faibles qu'en 2000. Enfin, nous pouvons noter la disparition de *G. pulex* de nos échantillons, la seule espèce autochtone d'amphipode de la Moselle.

L'évolution de la faune de macroinvertébrés benthiques de la Moselle a également été abordée sous l'angle du fonctionnement. Pour cela, nous avons utilisé les groupes bio/écologiques définis par Usseglio-Polatera *et al.*, (2001).

La diversité de Shannon calculée sur l'abondance des différents groupes bio/écologiques augmente au cours du temps (Fig. 12). Cette augmentation n'est significative qu'entre 1994/1996 et 2000/2001 (Mann Whitney, $p=0,034$), la diversité fonctionnelle étant stable entre 1994 et 1996 (Mann Whitney, $p=0,29$) ainsi qu'entre 2000 et 2001 (Mann Whitney, $p=0,15$).

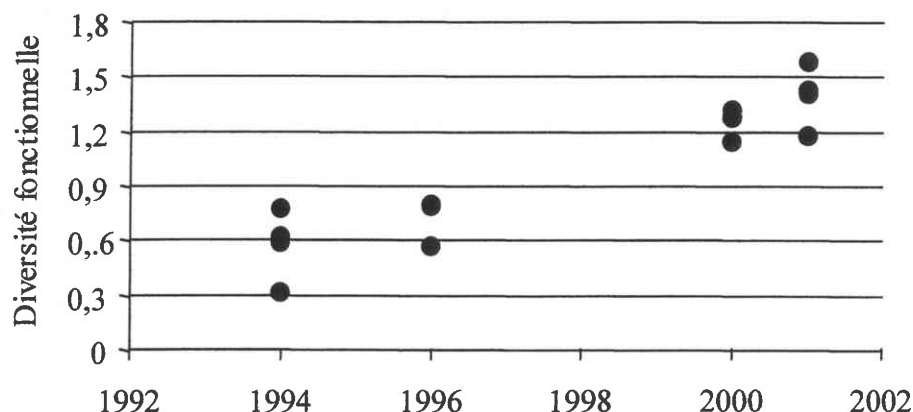


Figure 12: Evolution de la diversité bio/écologique dans la Moselle entre 1994 et 2001

Cette augmentation de la diversité bio/écologique n'est pas liée à une modification du nombre de groupes présents dans la Moselle (6 en 1994, 1996 et 2001, 7 en 2000), mais à un changement de l'abondance relative des différents groupes. Nous assistons en effet entre 1994 et 2001 à un rééquilibrage des abondances relatives des différents groupes bio/écologiques dans la Moselle (Fig. 13), avec une diminution du groupe ζ , constitué par les filtreurs. Le déclin de *D. polymorpha* et de *C. curvispinum* semble donc être la cause de cette augmentation de la diversité fonctionnelle de la Moselle.

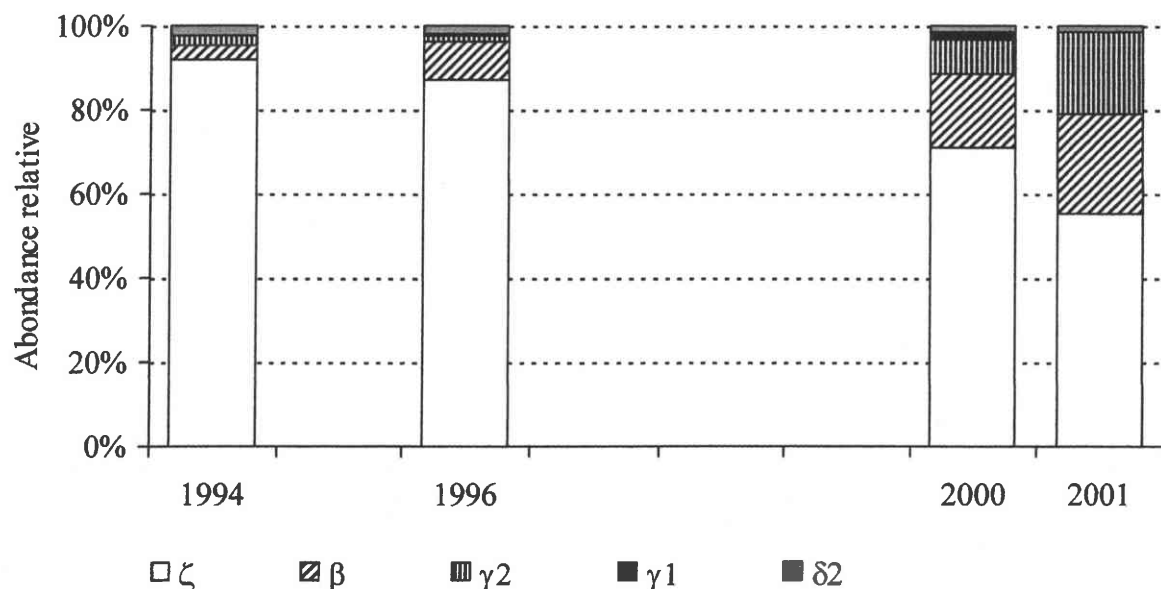


Figure 13: Evolution temporelle des proportions relatives des différents groupes bio/écologiques. Les groupes $\delta 1$ et ϵ , très rares, ne sont pas représentés sur cette figure.

1.4 Discussion

Depuis 1994, 6 nouvelles espèces se sont établies dans la Moselle. Notre suivi débute avec l'installation de *Chelicorophium curvispinum*, *Corbicula fluminea* et *C. fluminalis*, pour s'achever avec les premières observations d'*Hypania invalida* et de *Jaera istri*. La seule espèce pour laquelle notre étude permet de dresser un bilan avant et après établissement est *D. villosus*. En 1994, les populations très denses de *D. polymorpha* et *C. curvispinum* déséquilibraient les communautés caractérisées par une faible diversité spécifique et fonctionnelle due à la surabondance de ces deux espèces de filtreurs. Puis, dès 1996, une forte baisse de la densité des macroinvertébrés benthiques est observée, qui touche principalement quatre taxons : les Oligochètes, les Chironomidae, *C. curvispinum* et *D. polymorpha*, tous méso- à eutrophes (Tachet *et al.*, 2000). Leurs déclin coïncident avec une amélioration de la qualité physico-chimique de l'eau, et en particulier des apports en nutriments de la Moselle. Cependant, cette amélioration n'est pas assez brutale, ni spectaculaire, particulièrement entre 1994 et 1996, et ne permet pas d'expliquer à elle seule ces diminutions de densités de taxons mésotrophes.

Les changements observés entre 1994 et 2001 impliquent essentiellement les populations des différentes espèces invasives de la Moselle. Du point de vue de la composition, le gradient temporel est principalement défini par l'arrivée régulière de nouvelles espèces.

Les déclin des abondances de la dreissène et de *C. curvispinum* ont été spectaculaires entre 1994 et 1996. Le déclin de la dreissène peut, au moins en partie, être lié à la compétition spatiale et alimentaire avec *C. curvispinum* (Van der Velde *et al.*, 1998 ; Bachmann *et al.*, 2001). Le déclin de cette dernière espèce peut quant à lui avoir été provoqué par la diminution des concentrations en chlorophylle dans la Moselle ces dernières années, la fécondité et la croissance chez cet amphipode étant fortement corrélé à la concentration en chlorophylle *a* (Rajagopal *et al.*, 1999). Cette diminution de la concentration en Chlorophylle *a* est également invoquée pour expliquer la chute des densités de *C. curvispinum* dans le Rhin (Van der Velde *et al.*, 2000).

De telles variations dans les abondances relatives des différentes espèces au cours du temps ne sont pas surprenantes. En effet, Savage (2000), lors d'un suivi sur 27 ans des communautés de macroinvertébrés d'un lac, a montré que les structures, compositions et abondances des communautés de macroinvertébrés variaient naturellement dans le temps, sous l'influence des variations de paramètres environnementaux. De plus, cet auteur n'exclut pas que *G. tigrinus*, espèce introduite dans la communauté étudiée, puisse jouer un rôle sur ces variations lorsqu'il atteint de fortes densités. Van der Velde *et al.*, (2003) ont pour leur part montré que dans le Rhin, un déplacement d'une compétition entre les espèces autochtones et les espèces invasives vers une compétition entre espèces invasives avait eu lieu, conduisant à des communautés instables avec un remplacement rapide des espèces

invasives. Enfin, une dynamique de population propre aux espèces invasives animales consiste en la succession d'une phase de croissance explosive des densités, puis d'une baisse, pour aboutir à une stabilisation (Hicks, 2003). Cette dynamique pourrait s'appliquer à *C. curvispinum*, expliquant le pic d'abondance observé peu après son introduction, puis le décroît se produisant par la suite.

Le rééquilibre observé dans la structure des communautés peut être lié à l'arrivée de plusieurs espèces originaires du bassin Ponto-Caspien : les interactions interspécifiques se produisant dans leur bassin d'origine pourraient, au moins en partie, se reproduire dans les écosystèmes colonisés, conduisant à une régulation de leurs populations. Ces interactions pouvant avoir lieu dans le bassin récepteur entre espèces invasives feront l'objet de la partie suivante. Parallèlement à cette modification de la structure, une augmentation de la diversité fonctionnelle se produit. En 1994 et 1996, la diversité fonctionnelle était particulièrement basse, illustrant la modification des communautés après l'explosion démographique d'espèces invasives au début de la décennie 1990 (Bachmann *et al.*, 1995). La diversité fonctionnelle augmente en 2000, en réponse au déclin de la dreissène et de *C. curvispinum*, et traduit une meilleure représentation des différentes combinaisons de traits bio/écologiques. De plus, l'échelle d'observation influence notre perception de ce phénomène: les espèces invasives, à l'échelle locale, peuvent en effet souvent être à l'origine d'un gain de diversité (Sax et Gaines, 2003), d'autant qu'elles se développent facilement dans des écosystèmes très perturbés (Rahel, 2002).

Concernant les assemblages d'amphipodes, le fait le plus marquant est sans doute la disparition de *G. pulex*, le seul amphipode autochtone présent dans la Moselle en 2001. L'exclusion de cette espèce ne peut pas être reliée à l'évolution de la physico-chimie depuis 1994. En effet, la baisse de la salinité de la Moselle ne permet pas d'expliquer le déclin d'une espèce oligohaline au profit de deux espèces mésohalines. Cette disparition de *G. pulex* doit plus probablement être mise en relation avec un phénomène de prédation ou de compétition avec les deux Gammaridae exotiques *G. tigrinus* et *D. villosus*. Tous les gammares ont une propension à la prédation, plus ou moins accentuée selon les espèces. De nombreux travaux se sont penchés sur ce régime prédateur, et les espèces présentant le plus d'aptitude à ce comportement alimentaire semblent être *G. tigrinus*, *E. ischnus* et *D. villosus* (Dick et Platvoët, 2000 ; Van der Velde *et al.*, 2000 ; Dick *et al.*, 2002 ; Kinzler et Maier, 2003 ; MacNeil *et al.*, 2003). Le remplacement d'espèces essentiellement détritivores, comme *G. pulex* dans la Moselle ou *G. duebeni celticus* en Irlande, par des espèces essentiellement prédatrice, comme *G. tigrinus* ou *D. villosus*, pourrait entraîner une modification importante du fonctionnement des écosystèmes colonisés. De plus, cette prédation qui s'exerce sur de nombreux taxons pourrait avoir des répercussions importantes sur la diversité des écosystèmes envahis (Kelly *et al.*, 2002, 2003 ; MacNeil *et al.*, 2003).

Par ailleurs, lors de notre suivi, nous avons pu mettre en évidence une homogénéisation des peuplements d'amphipodes de la Moselle. A chacune de nos dates d'échantillonnage, les mêmes espèces étaient présentes sur chaque station, mais avec des abondances relatives qui se différenciaient fortement au début du suivi et qui sont devenues très similaires en 2001. Cette homogénéisation des biocénoses est un phénomène classiquement lié aux invasions biologiques (McKinney et Lockwood, 1999 ; Rahel, 2002 ; **annexe 2c**).

Les fortes densités d'amphipodes exotiques pourraient également avoir des conséquences sur les stocks de poissons, dont ils constituent une part importante du régime alimentaire (Kelleher *et al.*, 1998, 2000).

Il eut été intéressant de disposer de plus de données sur les communautés de macroinvertébrés benthiques de la Moselle avant son invasion. Mais cela s'avère difficilement réalisable pour plusieurs raisons :

- les données historiques sur les zoocénoses sont la plupart du temps fragmentaires, acquises avec des protocoles variables, donc difficilement comparables. D'autre part, quand des données sont disponibles, elles sont la plupart du temps transformées en classes d'abondance (cas des données de Mauch, 1963 sur la Moselle aval).
- le caractère imprévisible des invasions biologiques ne permet pas de mettre en œuvre des suivis pré- et post-invasion, et c'est bien souvent l'arrivée d'une espèce dans un milieu qui suscite le suivi de son état écologique (Van der Velde *et al.*, 2000)
- enfin, la quête d'un état non perturbé ou non envahi d'une rivière est une chimère, car comme nous l'avons vu dans l'introduction générale (§I.1), les invasions biologiques sont aussi vieilles que les civilisations humaines. Dans le meilleur des cas, il sera donc possible d'évaluer les conséquences des invasions récentes, pour les milieux où un suivi régulier est réalisé, permettant ainsi d'"encadrer" l'arrivée d'une nouvelle espèce.

2 Rôle des relations inter-spécifiques dans le succès de colonisation

2.1 Objectifs

D'après l'hypothèse de l'“invasional meltdown” (Simberloff et Von Holle, 1999), le jeu des interactions positives entre espèces invasives ayant évoluées sur le même bassin d'origine pourrait expliquer en partie leur succès. Ainsi, il a été montré dans les Grands Lacs que la moule zébrée, *Dreissena polymorpha*, avait favorisé l'installation des populations de Gammaridae, facilitant ainsi l'établissement et l'explosion des populations de *Echinogammarus ischnus* (Ricciardi, 2003). Dans ce cas, *D. polymorpha* a joué un rôle à deux niveaux : (1) la production de pseudofécès par les filtreurs a enrichi le benthos en nourriture potentiellement utilisable par les gammares et (2) les coquilles de moules ont augmenté l'hétérogénéité de l'habitat à l'échelle de perception des individus. Dans le même esprit, nous avons cherché le rôle qu'auraient pu avoir deux autres espèces de filtreurs, *Corbicula fluminea* et *C. fluminalis*, deux espèces de palourdes d'eau douce originaires d'Asie, dans le succès de colonisation d'un milieu par des amphipodes. Ces deux bivalves sont présents dans la Moselle depuis 1994 (Bachmann *et al.*, 1995), où leur densité sur les substrats de sédimentation a rapidement atteint des valeurs très fortes, jusqu'à 9000 individus au m² (Bachmann *et al.*, 1997). Une expérience a été menée afin de cerner l'incidence des relations interspécifiques faisant intervenir ces bivalves massivement implantés sur l'étape de colonisation des hydrosystèmes par de nouvelles espèces et notamment par *Dikerogammarus villosus*. Les mécanismes potentiels mis en cause lors de ces éventuelles interactions sont discutés dans un cadre général.

2.2 Matériel et méthodes

Collecte des données

L'ensemble des expérimentations et des prélèvements a eu lieu sur le site d'Argancy. Pour étudier le rôle des corbicules dans la colonisation d'un milieu, nous avons utilisé des substrats artificiels constitués de grillage, formant des bacs d'une surface de 1/20^{ème} de m² et de 15 cm de profondeur. Le fond de ce bac était doublé de deux couches de tulle, remontant sur les bords sur une hauteur de 10 cm. Ce tulle permet d'éviter un lessivage d'individus lorsque le piège est sorti de l'eau.

Trois types de substrats ont été disposés à l'intérieur de ces bacs : des corbicules vivantes (CP, mélange des deux espèces respectant les proportions trouvées sur la station), des coquilles de corbicules (CC) et des graviers (GR). Dans les trois cas, une inspection minutieuse des substrats lors du prélèvement nous a permis de retirer tous les macroinvertébrés qui y étaient déjà fixés. Une quantité suffisante de matériel pour remplir les 5 premiers centimètres de chaque récipient composant un substrat artificiel a été échantillonnée. Dans tous les cas, seules les particules correspondant à la granulométrie des

graviers (vide de maille compris entre 2 et 16 mm, Cummins 1962) sont retenues. L'utilisation de ces trois types de substrats a permis de distinguer la faune attirée par une certaine granulométrie (Graviers) ou par un habitat particulier (Coquilles) de celle attirée par les corbicules vivantes, c'est à dire par l'une de leurs activités au sein de l'écosystème.

Ces substrats artificiels ont ensuite été déposés sur les deux principaux habitats qui composent le fond de la Moselle à Argancy : les bancs de graviers et les bancs de corbicules. Sur chacun d'eux, trois exemplaires de chaque type de substrat artificiel sont déposés selon la disposition suivante:

CC	CP	GR
GR	CC	CP
CP	GR	CC

Ces substrats artificiels ont été déposés en juin, août et octobre sur le fond de la rivière. Khalaf (1975), lors de son étude de la colonisation de substrats artificiels, a montré qu'une image qualitative des espèces d'un milieu était disponible après 6 jours de colonisation, et que la stabilisation des effectifs n'intervenait qu'après le 12^{ème} jour. Le temps d'immersion nécessaire pour avoir une communauté semblable, en diversité et en abondance, à celle que l'on trouve naturellement dans le milieu est de 1 mois (Leglize, 1978). Nous avons donc fixé un temps de colonisation intermédiaire, qui nous permet d'assurer une stabilisation des communautés ayant colonisé les substrats artificiels. A l'issue de ces 3 semaines, les substrats ont été relevés et en parallèle un échantillonnage des habitats "naturels" graviers et corbicules a été réalisé. Cet échantillonnage a été fait au filet Surber de 1/20^{ème} de m², et les 5 premiers centimètres sont prélevés, afin d'avoir un volume comparable à celui disposé dans les substrats artificiels. Pour l'ensemble des analyses qui suivent, les corbicules n'ont pas été comptabilisées dans les listes faunistiques, constituant dans certaines combinaisons le substrat en lui-même. Dans la suite de cette partie, nous parlerons de substrat benthique pour qualifier le substrat sur lequel reposent les substrats artificiels.

Analyses statistiques

Des indices de structure ont été calculés à partir de la liste faunistique complète: la richesse, le logarithme de l'abondance, la diversité de Shannon, l'équitabilité de Hurlbert et la dominance de Simpson. Quatre autres descripteurs de la composition des communautés ont été calculés : la proportion d'individus appartenant à une espèce exotique ou invasive, ainsi que les abondances relatives des trois Gammaridae présents dans la Moselle : *Dikerogammarus villosus*, *Gammarus tigrinus* et *G. pulex*. La décomposition de la variance totale révèle un fort effet temporel (Fig. 14a), une Analyse en Composantes Principales intradate a donc été réalisée afin de mettre l'accent sur d'éventuelles différences de structure en fonction de la nature du substrat benthique et du contenu des substrats artificiels.

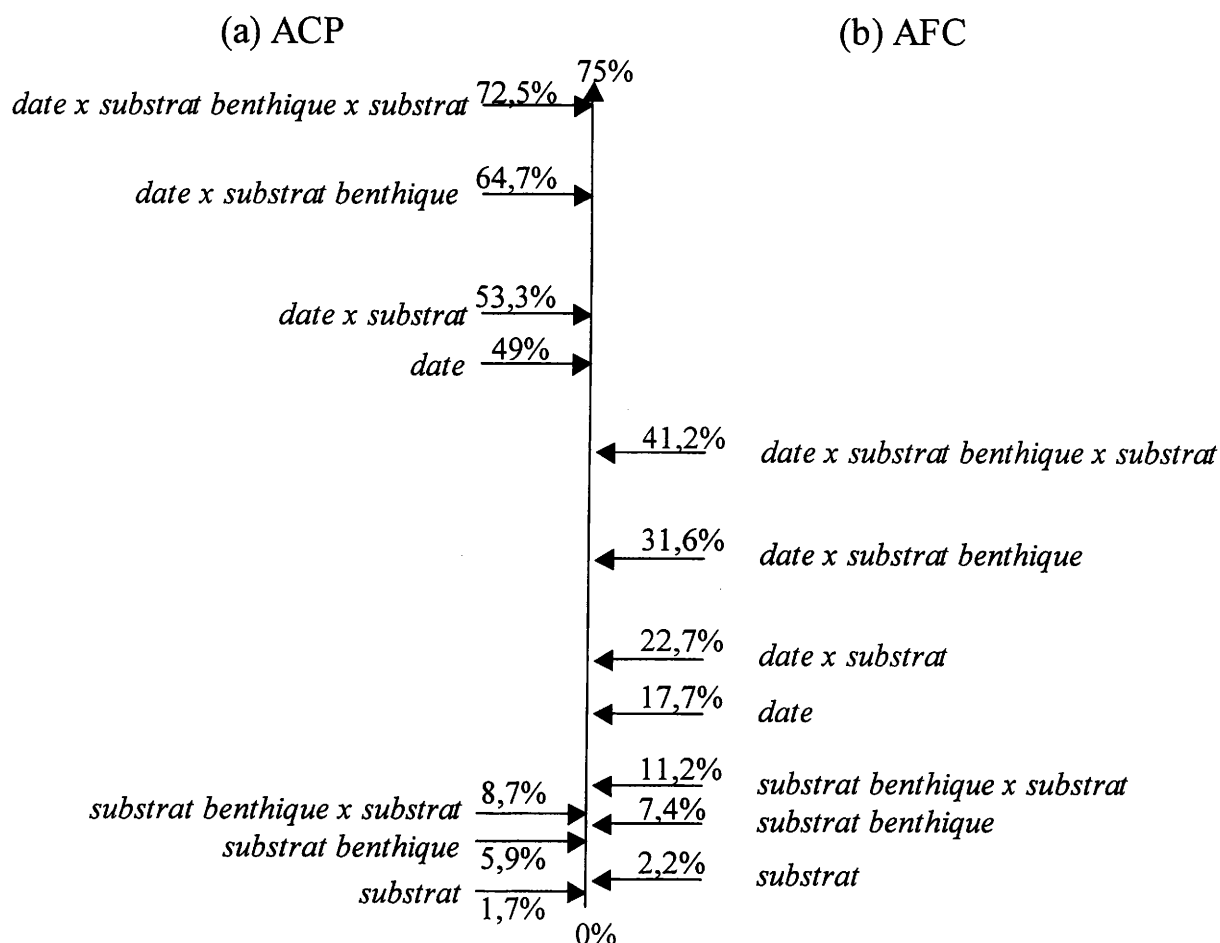


Figure 14: Contribution des différents facteurs de variation et de leurs combinaisons à la variabilité totale pour l'Analyse en Composantes Principales (a) et l'Analyse Factorielle des Correspondances (b).

Pour mettre en évidence des différences de compositions entre les différents cas de figure, les espèces rares, c'est à dire présentes dans moins de 5% des relevés et dont l'abondance totale est inférieure à 5 individus n'ont pas été prises en compte. Une analyse factorielle des correspondances appliquée au tableau faunistique ainsi obtenu montre que l'effet temporel est de nouveau très important (Fig. 14b). Par conséquent, afin d'éliminer cet effet, une AFC intra-date a été réalisée. Les différences entre les traitements seront testées à l'aide du test de Mann-Whitney et de l'ANOVA de Kruskal-Wallis appliqués aux coordonnées factorielles sur F1 et F2 des points constituant les différents groupes.

2.3 Résultats

Les résultats sont abordés sous deux angles: l'influence de la présence ou non d'une espèce invasive sur la structure et la composition d'une communauté, et la dynamique de colonisation d'un milieu vierge par des espèces invasives.

Les substrats artificiels

L'ACP réalisée sur la structure des communautés dans les substrats artificiels met en évidence une corrélation négative entre les proportions de *D. villosus* et celles de *G. tigrinus* (Fig. 15). Aucun de ces deux descripteurs n'est corrélé avec l'abondance relative des espèces invasives dans les substrats. La nature du substrat artificiel n'influence pas la structure de la communauté qui s'y trouve (Kruskal-Wallis, $p=0,31$ et $0,65$ respectivement sur F1 et F2 pour les substrats posés sur les corbicules, et $p=0,46$ et $0,83$ pour F1 et F2 pour ceux posés sur les graviers). Cependant, une différence de structure existe selon la nature du substrat benthique (Mann-Whitney, $p<0,0001$ sur F1 et $p=0,31$ sur F2).

Les substrats posés sur corbicules ont une plus grande richesse et diversité. La dominance, le logarithme de l'abondance et l'abondance relative des espèces invasives sont corrélées, et sont associées au substrat gravier. La proportion de *G. pulex* est très mal représentée sur le plan F1-F2, mais cette espèce est très rare et n'est recensée que dans 3 prélèvements. Les proportions des deux Gammaridae introduits ne peuvent être reliées à aucun des substrats considérés en particulier.

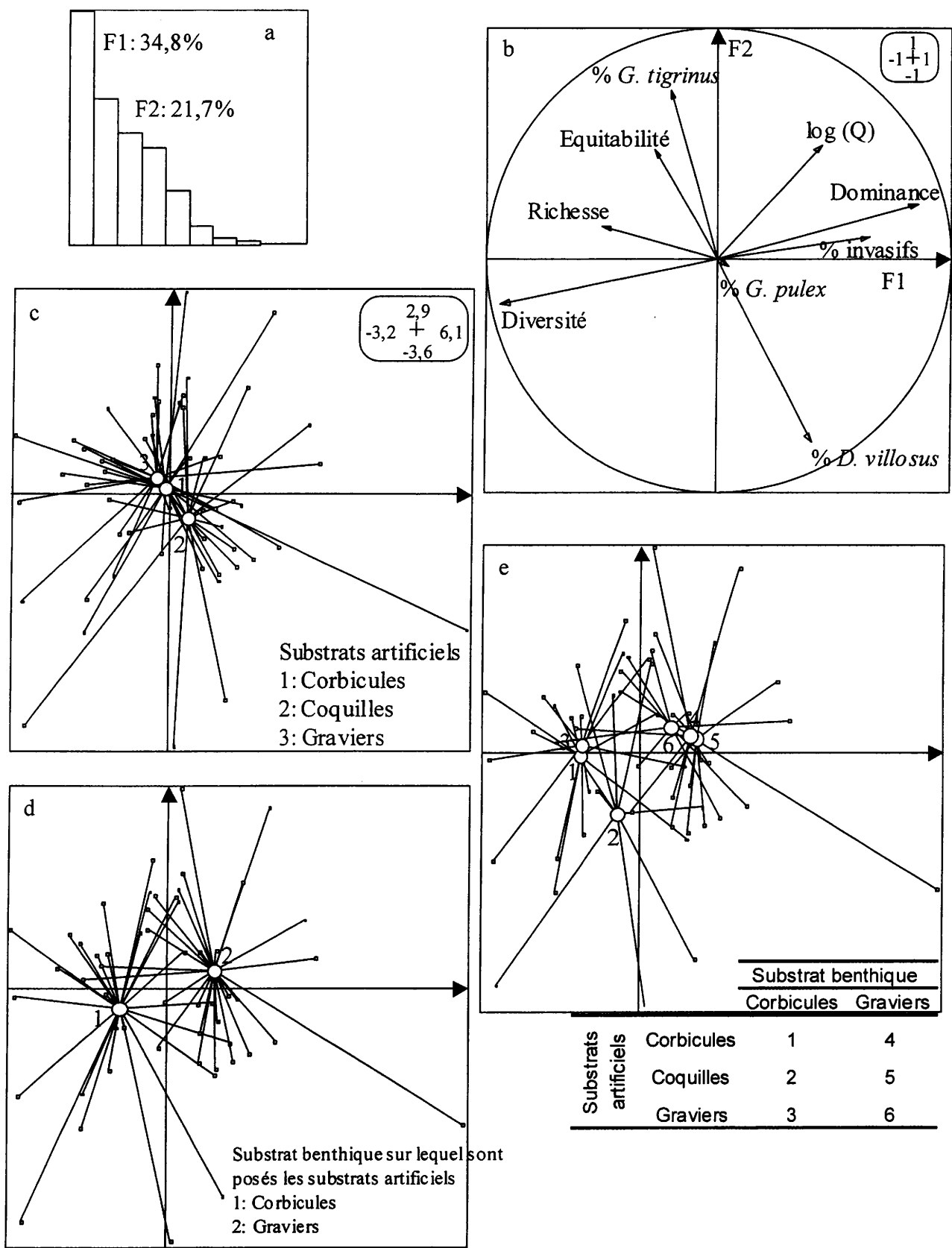


Figure 15: Analyse en Composantes Principales. (a) Histogramme des valeurs propres. Le cercle des corrélations (b) nous permet de mettre en évidence des différences de structure en fonction du contenu des substrats artificiels (c), du substrat benthique (d) et de la combinaison de ces deux éléments (e).

L'AFC réalisée sur la liste faunistique [36 taxons x 54 relevés] fournit des informations similaires (Fig. 16) : quelle que soit la nature du contenu des paniers, il n'y a pas de différences dans la composition de leurs communautés ($p=0,06$ et $0,23$ sur F1 et F2 pour les substrats posés sur corbicules, $p=0,99$ et $0,8$ sur F1 et F2 pour les substrats posés sur graviers). Les substrats posés sur corbicules semblent être caractérisés par la présence d'Odonates, d'Oligochètes et d'Erpobdellidae. Les gammares, ainsi que les autres espèces invasives de la Moselle, sont au centre du plan factoriel, et ne semblent avantagés ou défavorisés par aucune des combinaisons testées.

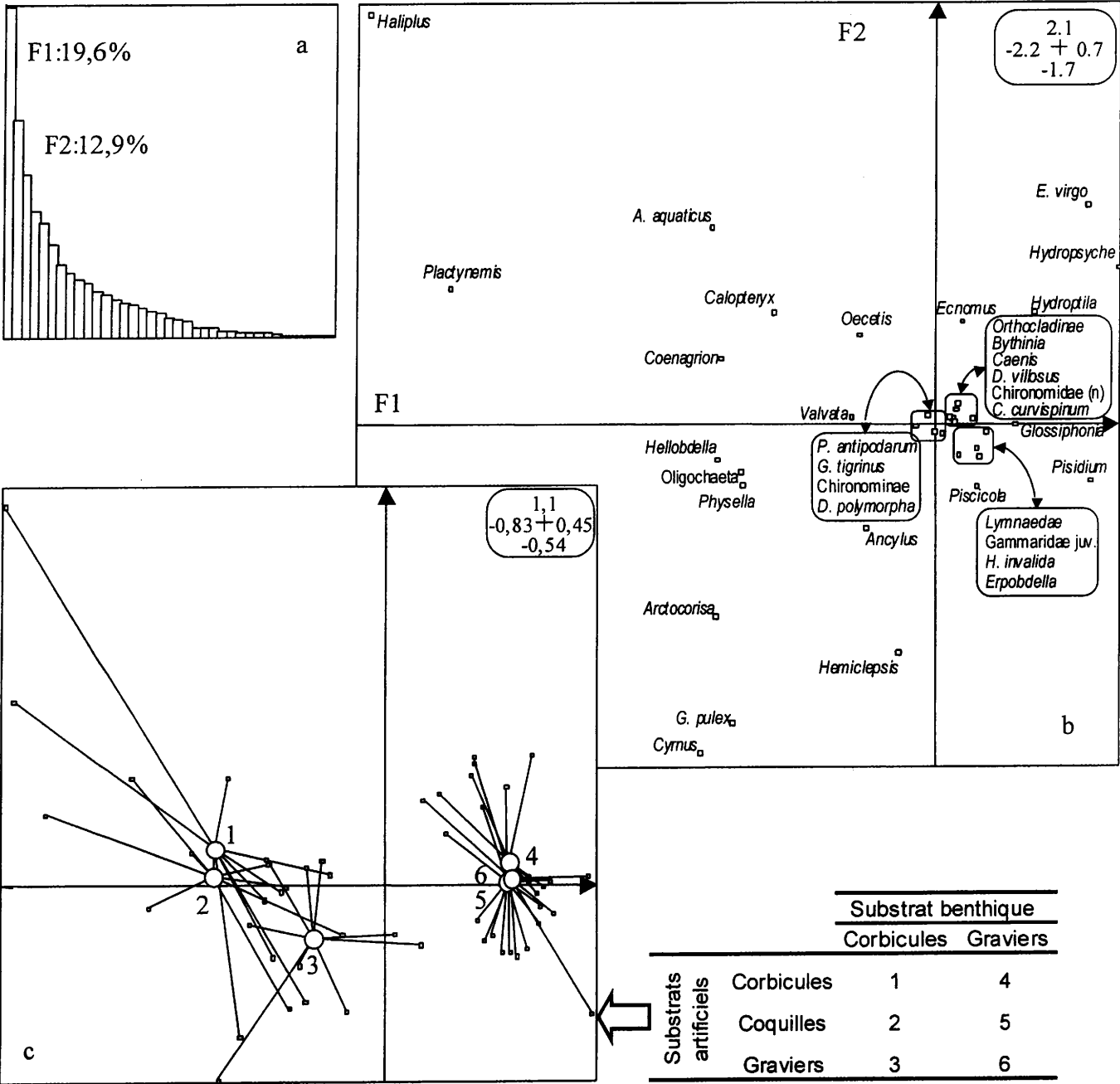


Figure 16: Analyse Factorielle des Correspondances. (a) Histogramme des valeurs propres. Le plan factoriel des espèces (b) nous permet de définir les différences en terme de composition des différentes combinaisons substrat artificiel x substrat benthique (c).

Patron de colonisation

Comme nous l'avons vu précédemment, le contenu des substrats artificiels n'influence que très faiblement la composition des communautés qui s'y trouvent. Pour les analyses qui vont suivre, seule la nature du substrat échantillonné sera prise en considération.

L'Analyse en Composantes Principales révèle que, pour un même substrat, de fortes différences existent selon F2 entre les substrats artificiels et les prélèvements benthiques (Fig. 17) (Mann-Whitney, $p < 0,001$ pour les corbicules et les graviers).

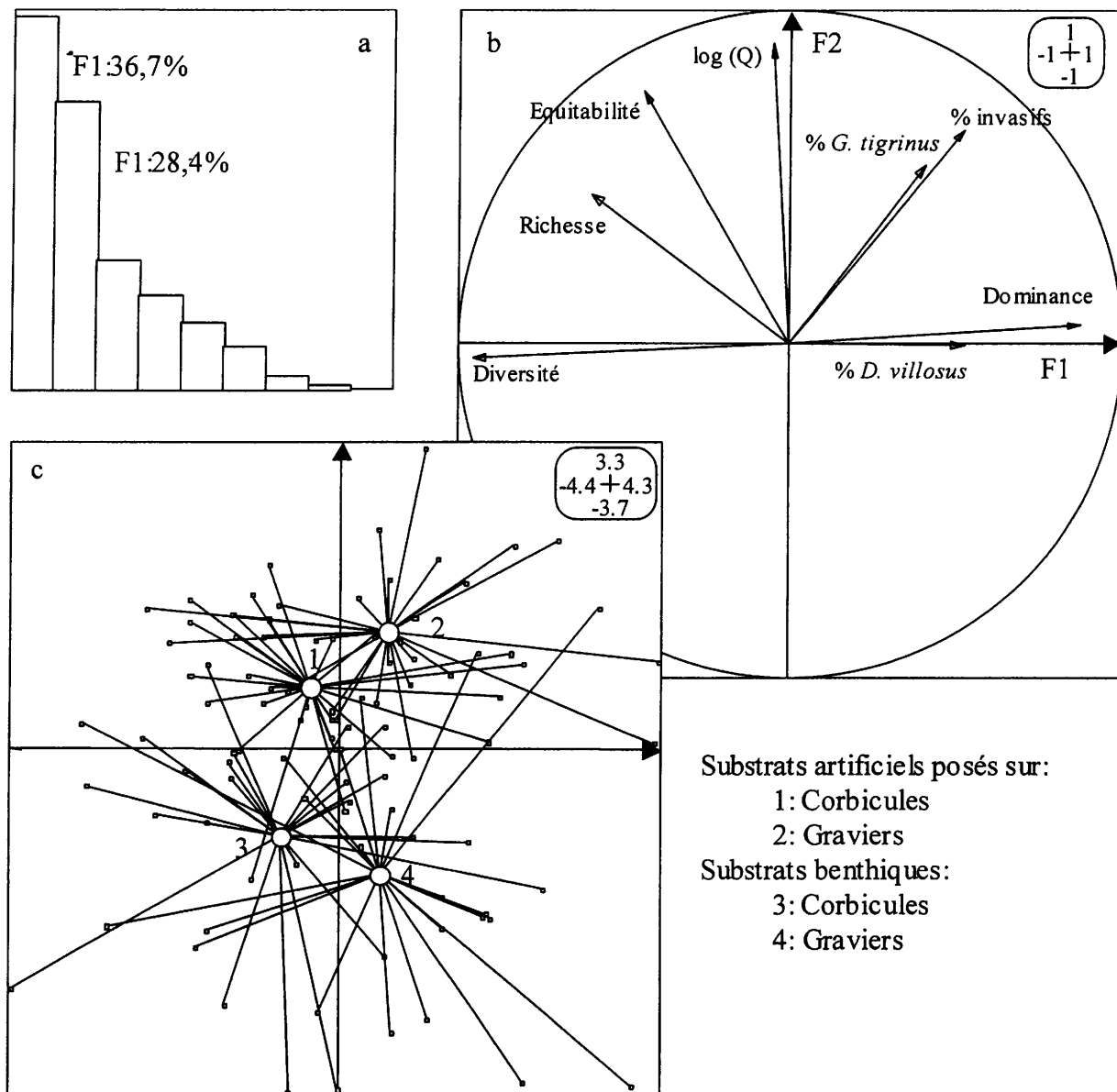


Figure 17: Analyse en Composantes Principales. (a) Histogramme des valeurs propres. Le cercle des corrélations (b) nous permet de mettre en évidence des différences de structure entre les substrats artificiels et le substrat benthique et entre les deux substrats benthiques étudiés (c).

L'abondance totale est plus élevée dans les substrats artificiels, de même que l'abondance relative des espèces invasives et de *G. tigrinus*. L'équitabilité y est aussi plus élevée que dans le benthos (Fig. 17).

Des différences selon F1 apparaissent entre les corbicules et les graviers uniquement pour les prélèvements benthiques ($p=0,015$). Une tendance similaire existe pour les substrats artificiels, mais les différences ne sont pas significatives ($p=0,068$). D'une manière générale, l'abondance relative de *D. villosus* est plus élevée sur les graviers (11% dans les corbicules contre 13,6% dans les graviers), de même que la dominance. Les communautés de macroinvertébrés présente sur les corbicules possèdent une plus forte diversité (0,92 contre 0,85 sur les graviers).

Les différences de structure sont donc plus importantes si l'on considère l'aspect substrats artificiels/prélèvements benthiques que la nature de ces substrats (Graviers ou Corbicules). L'abondance relative et le rang des taxons au sein des listes faunistiques établies pour chaque couple date/substrat nous permet d'évaluer à la fois le potentiel des espèces à coloniser rapidement un support vierge, et, par comparaison avec les prélèvements benthiques, sa capacité à conserver une part prépondérante dans une communauté sur du long terme (Tableau VIII).

D'une manière générale, quel que soit le substrat, plus de la moitié du peuplement est constituée de seulement 3 taxons. *C. curvispinum* fait toujours partie du trio de tête dans les substrats artificiels après trois semaines de colonisation, et maintient cette position dans une communauté naturelle, à une exception près. *G. tigrinus* est souvent la deuxième espèce la plus abondante dans nos prélèvements. *D. villosus* n'est l'espèce dominante que deux fois dans les substrats artificiels, et n'occupe jamais cette position dans les prélèvements benthiques. Cette classification permet d'illustrer soit une plus forte aptitude à la colonisation chez *C. curvispinum* et *G. tigrinus*, soit une interaction négative entre les corbicules et *D. villosus*.

H. invalida occupe aussi une meilleure position dans les substrats artificiels que dans les prélèvements benthiques, tout comme *P. antipodarum*. Au contraire, *D. polymorpha* est en général mieux représentée dans les substrats benthiques.

Tableau VIII : Abondance relative et rang dans les substrats artificiels et les prélèvements benthiques effectués au printemps, en été et en automne. Nous ne présenterons ici que les 15 espèces majoritaires dans les substrats artificiels.

Date	Printemps			
	Substrat benthique		Corbicules	
	Prélèvement	Substrat artificiel	Substrat benthique	
	Proportion	Rang	Proportion	Rang
<i>Chironominae</i>	25,9	1	3,1	9
<i>C. curvispinum</i>	14,8	2	8,3	3
<i>P. antipodarum</i>	11,4	3	1,8	13
<i>G. tigrinus</i>	8,5	4	4,3	8
<i>Orthocladinae</i>	7,5	5	37,5	1
<i>D. villosus</i>	5,4	6	5,8	5
<i>Gammaridae juv.</i>	5,1	7	1,4	14
<i>Ancylus</i>	4,7	8	1,1	15
<i>Caenis</i>	3,9	9	4,9	7
<i>H. invalida</i>	1,9	10	6,1	4
<i>Chironomidae (n)</i>	1,7	11	2,9	10
<i>Erpobdella</i>	1,6	12	2,8	11
<i>D. polymorpha</i>	1,6	13	9,2	2
<i>Valvata</i>	1,5	14	0,9	16
<i>Bythinia</i>	1,2	15	0,4	19

Date	Printemps			
	Substrat benthique		Graviers	
	Prélèvement	Substrat artificiel	Substrat benthique	
	Proportion	Rang	Proportion	Rang
<i>C. curvispinum</i>	22,2	1	2,9	8
<i>Orthocladinae</i>	20,0	2	33,2	1
<i>Chironominae</i>	15,3	3	2,5	10
<i>Caenis</i>	8,2	4	2,7	9
<i>P. antipodarum</i>	7,2	5	1,5	13
<i>D. villosus</i>	5,9	6	9,1	4
<i>G. tigrinus</i>	3,0	7	13,2	2
<i>Erpobdella</i>	2,8	8	1,9	11
<i>Hydropsyche</i>	2,5	9	0,0	25
<i>H. invalida</i>	2,3	10	1,7	12
<i>Chironomidae (n)</i>	2,0	11	5,3	6
<i>Bythinia</i>	1,9	12	0,2	17
<i>Gammaridae juv.</i>	1,5	13	6,0	5
<i>D. polymorpha</i>	1,4	14	10,9	3
<i>Valvata</i>	1,4	15	0,9	16

Date	Eté			
	Substrat benthique		Corbicules	
	Prélèvement	Substrat artificiel	Substrat benthique	
	Proportion	Rang	Proportion	Rang
<i>G. tigrinus</i>	35,0	1	9,5	3
<i>C. curvispinum</i>	20,8	2	9,8	2
<i>Valvata</i>	10,1	3	0,0	26
<i>P. antipodarum</i>	7,7	4	55,8	1
<i>D. villosus</i>	5,1	5	2,7	6
<i>Gammaridae juv.</i>	3,4	6	4,5	4
<i>Chironominae</i>	3,1	7	1,5	11
<i>Hellobdella</i>	2,6	8	0,1	20
<i>Caenis</i>	2,2	9	1,4	12
<i>Erpobdella</i>	1,7	10	2,4	7
<i>H. invalida</i>	1,7	11	0,5	15
<i>Bythinia</i>	1,2	12	0,2	17
<i>Coenagrion</i>	1,1	13	0,0	26
<i>Orthocladinae</i>	1,0	14	0,7	13
<i>D. polymorpha</i>	0,9	15	2,4	8

Date	Eté			
	Substrat benthique		Graviers	
	Prélèvement	Substrat artificiel	Substrat benthique	
	Proportion	Rang	Proportion	Rang
<i>D. villosus</i>	32,3	1	4,5	8
<i>C. curvispinum</i>	23,9	2	20,4	1
<i>G. tigrinus</i>	17,5	3	5,0	7
<i>Gammaridae juv.</i>	10,3	4	9,3	4
<i>P. antipodarum</i>	5,5	5	2,2	11
<i>Erpobdella</i>	2,9	6	14,2	3
<i>H. invalida</i>	1,5	7	1,5	13
<i>Bythinia</i>	1,1	8	0,3	17
<i>Caenis</i>	1,0	9	16,1	2
<i>D. polymorpha</i>	0,9	10	5,2	6
<i>Chironominae</i>	0,7	11	7,9	5
<i>Orthocladinae</i>	0,4	12	2,1	12
<i>Pisidium</i>	0,4	13	0,0	28
<i>Glossiphonia</i>	0,3	14	0,6	16
<i>Radix</i>	0,3	14	0,0	28

Date	Automne			
	Substrat benthique		Corbicules	
	Prélèvement	Substrat artificiel	Substrat benthique	
	Proportion	Rang	Proportion	Rang
<i>D. villosus</i>	33,3	1	7,6	5
<i>G. tigrinus</i>	29,9	2	20,1	1
<i>C. curvispinum</i>	11,5	3	19,0	2
<i>Oligochaeta</i>	3,4	4	7,4	6
<i>H. invalida</i>	3,1	5	6,6	8
<i>Gammaridae juv.</i>	2,7	6	8,6	4
<i>D. polymorpha</i>	2,7	7	3,1	10
<i>Coenagrion</i>	2,0	8	0,0	29
<i>A. aquaticus</i>	1,8	9	0,1	21
<i>Caenis</i>	1,2	10	6,8	7
<i>P. antipodarum</i>	1,1	11	1,3	12
<i>Bythinia</i>	1,0	12	0,3	17
<i>Pisidium</i>	0,8	13	1,9	11
<i>Erpobdella</i>	0,8	14	8,6	3
<i>Valvata</i>	0,7	15	0,4	14

Date	Automne			
	Substrat benthique		Graviers	
	Prélèvement	Substrat artificiel	Substrat benthique	
	Proportion	Rang	Proportion	Rang
<i>G. tigrinus</i>	47,8	1	27,5	1
<i>D. villosus</i>	17,4	2	6,4	7
<i>C. curvispinum</i>	16,9	3	11,1	2
<i>H. invalida</i>	5,1	4	9,3	4
<i>Gammaridae juv.</i>	4,3	5	8,5	5
<i>Erpobdella</i>	2,2	6	6,3	8
<i>D. polymorpha</i>	1,6	7	10,9	3
<i>Caenis</i>	1,4	8	3,1	9
<i>Radix</i>	0,8	9	0,9	12
<i>P. antipodarum</i>	0,5	10	0,8	14
<i>Bythinia</i>	0,5	11	1,1	11
<i>Pisidium</i>	0,4	12	0,9	12
<i>Hydropsyche</i>	0,2	13	0,0	29
<i>Orthocladinae</i>	0,2	14	0,2	20
<i>Coenagrion</i>	0,2	14	0,0	29

Enfin, l'analyse plus détaillée de la répartition de *G. tigrinus* et *D. villosus* au sein des différents substrats confirme que les différences entre les prélèvements benthiques et les substrats artificiels sont plus importantes que les différences entre les graviers et les corbicules (Fig. 18). Les densités sont plus importantes dans les substrats artificiels, principalement en été et en automne. De nouveau, la présence de corbicules ne semble pas favoriser les gammares, les densités étant en général plus fortes dans les substrats artificiels posés sur les graviers. Quelle que soit l'espèce considérée, nous n'observons jamais de différences d'abondance entre les prélèvements benthiques effectués dans les graviers et les corbicules (Mann-Whitney, $p > 0,05$).

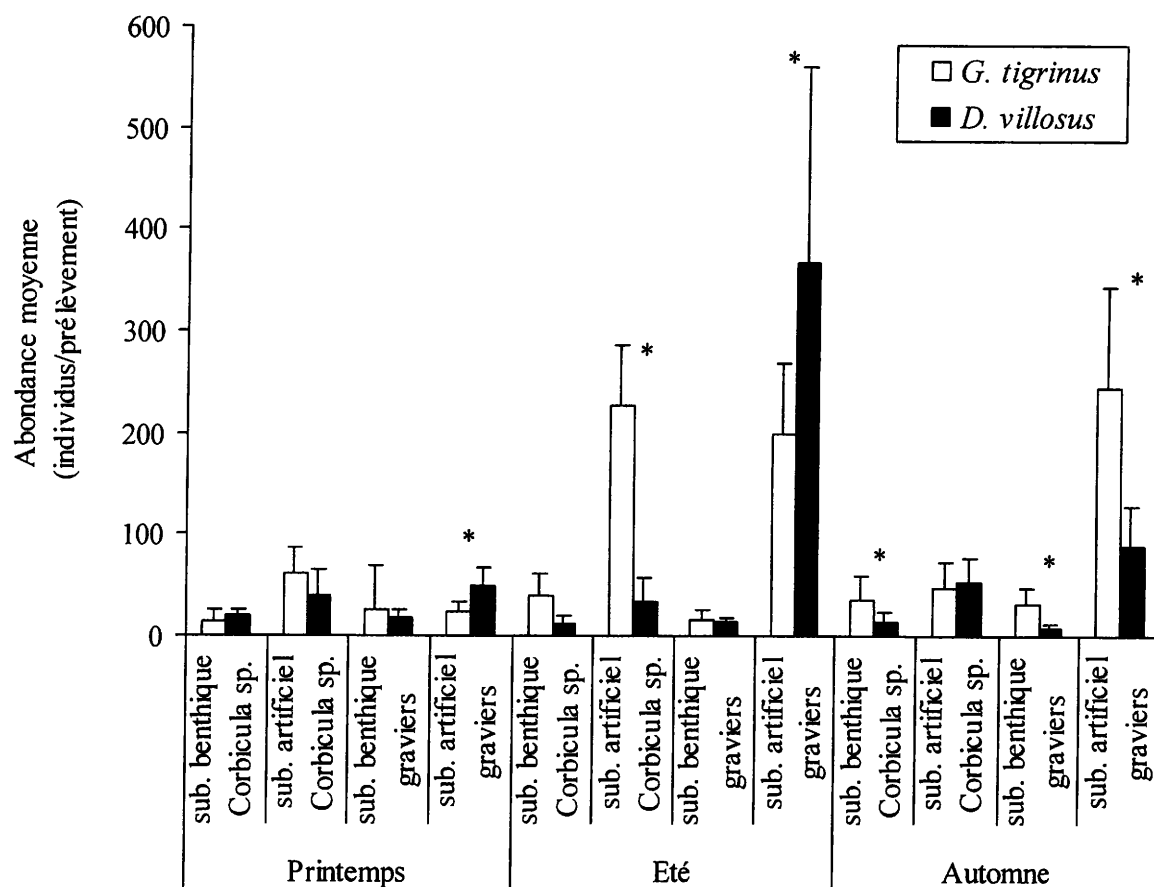


Figure 18 : Abondances moyennes ($\pm$ écart-type) de *D. villosus* et *G. tigrinus* dans les différents substrats échantillonnés ($n=9$ à toutes les saisons pour les substrats artificiels, $n=10$ pour les substrats benthiques sauf en été $n=3$). *: différences significatives entre les abondances des deux espèces (Mann-Whitney, $p < 0,05$).

Nous remarquons qu'au printemps et en été, *G. tigrinus* domine les substrats artificiels posés sur des corbicules par rapport à *D. villosus*, alors que le patron inverse apparaît sur ceux posés sur les graviers. En automne, *G. tigrinus* domine dans toutes les situations par rapport à *D. villosus*, excepté dans les substrats artificiels posés sur les corbicules, dans lesquels les deux espèces présentent des abondances similaires (Mann-Whitney, $p=0,86$). La figure 18

montre également que *D. villosus* est systématiquement plus abondant dans les substrats artificiels que dans les substrats benthiques de même nature.

2.4 Discussion

Le principal objectif de cette étude est de déterminer si la présence massive de *Corbicula fluminea* et *C. fluminalis* dans la Moselle avait pu être un facteur facilitant l'établissement d'autres espèces exotiques. Nos résultats montrent que cela ne semble pas être le cas : en effet, les communautés de macroinvertébrés diffèrent peu entre les différents types de substrats artificiels, que ce soit dans leur structure ou leur composition. Les communautés présentes dans les substrats artificiels sont essentiellement influencées par le substrat sur lequel ils sont posés, probablement du fait d'une colonisation de proximité. En ne considérant que la nature du benthos, aucun avantage pour les invasifs ne semble être lié à la présence de *C. fluminea* et *C. fluminalis*. Cela peut s'expliquer pour des espèces comme le polychète *Hypania invalida*, l'amphipode tubicole *Chelicorophium curvispinum* et le mollusque bivalve *D. polymorpha*, tous trois filtreurs, qui rencontreraient avec la corbicule une espèce compétitrice pour la ressource alimentaire. De plus, ces trois espèces vivent fixées sur un substrat : chez les corbicules, l'ouverture des valves pour se nourrir et se déplacer rend le substrat instable, constituant ainsi un habitat inadéquat pour ces espèces. Cette instabilité de l'habitat pourrait aussi nuire au gastéropode d'origine néo-zélandaise *P. antipodarum*.

Il est plus difficile d'expliquer pourquoi cette absence d'interaction positive se retrouve également entre les corbicules et les Gammaridae. En effet, il a été démontré dans les Grands Lacs que les densités de Gammaridae augmentaient en présence d'un autre bivalve, la dreissène (Stewart et Haynes, 1994 ; Ricciardi *et al.*, 1997 ; Stewart *et al.*, 1998). Le mécanisme invoqué était l'enrichissement du benthos en matière organique et la création d'un habitat particulier. Dans le cas présent, les deux espèces de gammares ont un régime alimentaire incorporant des proies animales (Ruoff, 1968 ; Dick et Platvoet, 2000 ; Dick *et al.*, 2002 ; Kinzler et Maier, 2003). Or l'abondance des macroinvertébrés étant plus importante dans les graviers que dans les corbicules, les deux espèces introduites seraient plus à même d'y trouver une ressource alimentaire. De plus, les corbicules vivent enfouies dans le substrat ou en bancs, leur présence modifie donc peu la structure de l'habitat originel.

La plus faible abondance de macroinvertébrés dans le substrat corbicule peut en partie être expliquée par les résultats d'expériences réalisées sur *C. fluminea* en Amérique du Nord. Il a été montré que les densités de bactéries et de protistes benthiques diminuaient quand les densités de corbicules augmentaient (Hakenkamp *et al.*, 2001). Aucune différence au niveau de la méiofaune n'était observée, et les macroinvertébrés n'ont pas été étudiés. Cependant, les bactéries et les protistes sont des éléments du régime alimentaire de nombreux macroinvertébrés. Le déclin de ces microorganismes modifie la disponibilité d'une ressource alimentaire dans le réseau trophique, et peut provoquer alors une diminution des effectifs des organismes qui en dépendent.

Le rang de *D. villosus* dans les substrats artificiels montre que la capacité de cette espèce à coloniser un milieu vierge est inférieure à celle des deux autres amphipodes exotiques de la Moselle, *C. curvispinum* et *G. tigrinus*, même si son abondance est toujours plus élevée dans les substrats artificiels que dans le milieu naturel. De plus, contrairement à ces deux espèces, *D. villosus* maintient difficilement son rang dans un substrat à l'équilibre, soulignant soit son plus faible potentiel compétiteur, soit une interaction négative entre cet amphipode et les corbicules.

Parallèlement au rôle des corbicules dans la structure et la composition des communautés de macroinvertébrés benthiques, nous avons mis en évidence une corrélation négative entre les abondances relatives de *G. tigrinus* et de *D. villosus*. Les deux espèces ne présentent que rarement de fortes abondances (brutes et relatives) simultanément. Le fait que le substrat dominé par l'une ou l'autre de ces espèces n'est pas toujours le même indique que ce phénomène n'est pas la résultante d'une affinité différente au substrat, d'autant plus que si l'on ne fait pas de distinction de tailles, *D. villosus* ne montre que peu de préférence quant à un type de substrat particulier (Devin *et al.*, 2003). Un phénomène de compétition entre *G. tigrinus* et *D. villosus* pourrait être à l'origine des résultats obtenus, à l'instar de la situation dans les Grands Lacs entre l'espèce introduite *E. ischmus* et l'autochtone *G. fasciatus* (Dermott *et al.*, 1998).

Enfin, l'absence de relations mises en évidence par le cercle des corrélations entre les abondances relatives des espèces invasives, de *D. villosus* et de *G. tigrinus* indique que ces deux espèces ne figurent pas parmi les meilleurs colonisateurs d'un substrat vierge de faible granulométrie, et qu'ils sont supplantés à cette étape par *C. curvispinum*.

En conclusion, la présence de *C. fluminea* et *C. fluminalis* dans la Moselle ne semble pas pouvoir expliquer le succès de la colonisation de cette rivière par *D. villosus* et *H. invalida*. De plus, ces deux bivalves ont une action sur le macrobenthos différente de celle de la dreissène, puisqu'en leur présence l'abondance des macroinvertébrés associés a tendance à diminuer. Sur la base de ces résultats, aucune relation de facilitation n'a pu être mise en évidence.

III Vers une homogénéisation des faunes des grands cours d'eau ?

Beisel, J.N. et Devin, S.

The biomonotony concept: definition and assessment for macroinvertebrates in running water

Soumis (Annexe 2c)

De nombreux travaux attestent de l'homogénéisation, à une échelle globale, de la faune dulçaquicole, et lient directement ce phénomène aux invasions biologiques (McKinney et Lockwood, 1999 ; Lodge *et al.*, 2000 ; Rahel, 2000, 2002). Ces modifications des écosystèmes atteignent un taux sans précédent, et il n'existe pas encore de moyen adéquat pour définir leurs impacts. La méthode la plus couramment utilisée est basée sur le calcul d'indices de similarité, tel que l'indice de Jaccard, mais n'intègre que la composition des communautés étudiées. Les aspects fonctionnels sont beaucoup plus rarement étudiés alors qu'ils ont à la base des répercussions que peut avoir une espèce sur l'ensemble de l'écosystème.

Nous définissons le concept de « biomonotonie » comme une perte de diversité fonctionnelle due à un remplacement ou une disparition d'espèce, et à l'établissement d'espèces exotiques fonctionnellement redondantes ou non, en comparaison aux espèces autochtones. Ce cadre de travail est basé à la fois sur les modifications de la composition faunistique d'une communauté et de son fonctionnement. Ces deux éléments sont considérés conjointement car ils peuvent être interdépendants et avoir un effet cumulatif qui altère et fragilise l'écosystème colonisé.

Les changements faunistiques sont évalués qualitativement par une comparaison avec des listes faunistiques de référence et quantitativement par la proportion d'espèces exotiques. Pour évaluer les modifications fonctionnelles, nous nous basons sur les récents travaux de Usseglio-Polatera *et al.* (2001), développant une typologie fonctionnelle des macroinvertébrés d'eau douce à l'aide des traits bio/écologiques. Dans cette typologie, les espèces appartenant au même groupe peuvent être considérées comme fonctionnellement redondantes, et une évaluation de la diversité fonctionnelle peut alors être réalisée sur la base des groupes présents dans une communauté.

L'exemple présenté concerne la Moselle à trois périodes : 1975, 1996 et 2001 pour lesquelles des données faunistiques de différentes origines ont été rassemblées. L'étude de ce gradient temporel montre, parallèlement à une proportion grandissante des espèces exotiques, une perte de diversité fonctionnelle des communautés macrobenthiques particulièrement importante entre 1975 et 1996. Les différences entre les trois grands secteurs considérés s'amenuisent à chaque date d'échantillonnage : en plus d'une perte de diversité fonctionnelle, nous assistons donc à une homogénéisation des communautés le long du gradient amont-aval.

Cette méthodologie peut être adaptée à tous les groupes faunistiques dont les caractéristiques biologiques et écologiques sont bien documentées, et permet de rendre compte de l'homogénéisation biotique des faunes dulçaquicoles à différentes échelles spatiales et temporelles.

Discussion Générale et Conclusion

Les travaux réalisés dans le cadre de cette thèse ont permis de compléter les rares données bibliographiques disponibles sur la biologie de *Dikerogammarus villosus*. Parallèlement à ce travail sur la biologie de l'espèce, nous avons également documenté ses caractéristiques écologiques, et défini sa capacité à tolérer une élévation de la salinité du milieu. Le rôle de la pigmentation de *D. villosus*, originale au sein des Gammaridae, a été abordé par le biais des patrons d'appariement lors de la phase de gardiennage précopulatoire.

Nous avons pu mettre en évidence chez *D. villosus* une faible spécialisation pour l'habitat. Cette espèce semble capable d'occuper, à l'exception du sable, l'ensemble des substrats disponibles dans la mosaïque d'habitats. Certaines caractéristiques de sa distribution spatiale à l'échelle de la station se révèlent être un avantage pour cette espèce. Ainsi, la ségrégation spatiale des différentes classes de tailles permettrait de limiter la prédation intraspécifique des adultes sur les juvéniles, phénomène fréquent chez les Gammaridae (MacNeil *et al.*, 1999).

Notre étude n'a révélé aucune différence de distribution de *D. villosus* en fonction des différents patrons de coloration qu'il présente. Ces patrons de coloration se sont aussi avérés n'influencer ni la fécondité des individus, ni les patrons d'appariement. Il apparaît probable que ce polymorphisme de pigmentation joue un rôle d'homochromie vis à vis du substrat, afin de limiter la prédation.

Les caractéristiques biologiques mises en évidence chez cette espèce, à savoir un temps de génération court, une faible espérance de vie, une maturité sexuelle précoce, une faible taille à l'éclosion, une forte fécondité et une croissance rapide sont toutes en adéquation avec le modèle de sélection r défini par MacArthur et Wilson (1967), qui caractérise les espèces à fort potentiel colonisateur. Nous avons également montré, lors de nos travaux sur la faune de la Moselle, que les densités des espèces invasives variaient fortement dans le temps. Cette variation peut également être considérée comme une caractéristique des espèces à stratégie r (Pianka, 1970).

Néanmoins, les espèces ayant adopté une telle stratégie sont généralement de faible taille, or parmi les Gammaridae d'Europe de l'Ouest, *D. villosus* est une espèce de taille supérieure à la moyenne. Cependant, il est rare de trouver des espèces présentant l'intégralité des caractéristiques propres à chacune des stratégies (r et K), les caractéristiques étant souvent liées sans pour autant constituer une combinaison type. De plus, les organismes aquatiques possèdent plus souvent que les organismes terrestres des profils intermédiaires entre les stratégies r et K (Pianka, 1970).

Cette forte similitude entre les caractéristiques du modèle de sélection r , commun à un grand nombre d'espèces invasives (Lodge, 1993 ; Ricciardi et Rasmussen, 1998), et les traits de *D. villosus* n'est pas surprenante, particulièrement pour les espèces originaires du bassin

Ponto-Caspien. En effet, ce dernier est connu pour avoir eu, ces dernières dizaines de milliers d'années, une hydrologie et une salinité très variables (Dumont, 1998 ; Ricciardi et MacIsaac, 2000, Reid et Orlova 2002). De tels environnements opèrent une sélection sur les traits permettant une recolonisation rapide du milieu après les épisodes de perturbation intense. De plus, les densités des espèces à stratégie *r* sont régulées, dans leur bassin d'origine, par les perturbations périodiques qui s'y produisent (Williamson, 1996). Dans le bassin récepteur, si ce mécanisme de régulation des populations ne se produit pas, c'est à dire si le bassin récepteur est plus stable que le bassin donneur, l'espèce atteint rapidement de très fortes densités (McMahon, 2002).

La stratégie adoptée par une espèce est une conséquence du milieu dans lequel elle a évolué, et résulte à la fois des conditions abiotiques (stabilité du milieu, fréquence des événements catastrophiques provoquant de fortes mortalités) et des conditions biotiques (intensité des phénomènes de compétition qui s'y déroulent) (Pianka, 1972). Ce rôle des paramètres externes sur la biologie d'une espèce mériterait d'être étudié dans le cas des espèces invasives, par comparaison des profils de traits bio/écologiques des populations d'une même espèce dans le bassin donneur et dans le bassin récepteur. Cela nous permettrait d'affiner notre connaissance du processus invasif, en nous indiquant si une sélection des individus ayant une combinaison de traits facilitant le transport, l'établissement et l'invasion a lieu lors de la migration, et si des paramètres comme la fécondité ou la vitesse de croissance sont affectés par les caractéristiques – biotique et/ou abiotique – du bassin récepteur.

Les traits biologiques et écologiques dégagés chez *D. villosus* recoupent en grande partie ceux définis pour les crustacés invasifs proposés par Van der Velde *et al.*, (2000) sur la base des travaux de Ehrlich (1984), Lodge (1993), Williamson (1996), Morton (1997) et Ricciardi et Rasmussen (1998) : faible espérance de vie, temps de génération court, croissance rapide et maturité sexuelle précoce, forte fécondité, femelles capables de coloniser seules, taille supérieure à celle des espèces proches, euryèce et eurytope, capacité à recoloniser les habitats défaunés (stratégie *r*), large spectre alimentaire et association aux activités humaines. Une autre caractéristique des espèces invasives évoquée par ces auteurs est la forte variabilité génétique. Néanmoins, de récents travaux ont montré que *D. villosus* ne se distinguait pas des autres gammares de ce point de vue (Müller *et al.*, 2002).

Le profil de *D. villosus* ainsi établi et basé en grande partie sur les traits biologiques est commun à la plupart des gammares invasifs, mais peut aussi être mis en évidence chez de nombreuses autres espèces de la même famille. Cependant, notre analyse sur les traits biologiques et écologiques des Gammaridae a révélé qu'il était plus pertinent d'utiliser les traits écologiques pour caractériser la capacité d'une espèce à s'établir dans de nouveaux milieux. D'une manière générale, l'euryèce et l'eurytopie sont ressorties comme les paramètres permettant la meilleure discrimination des différents groupes (Fig. 19).

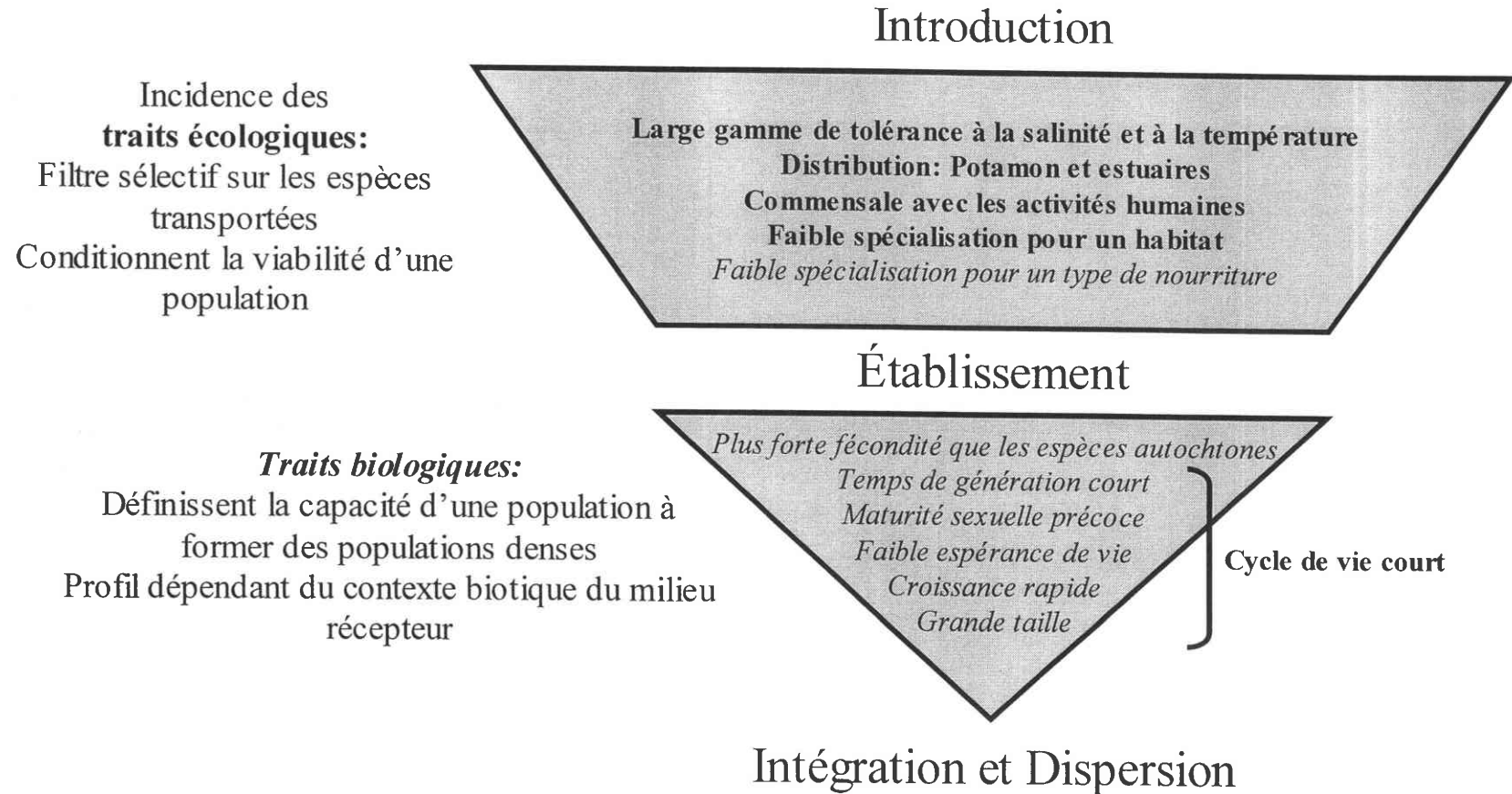


Figure 19: Incidence des traits biologiques et écologiques des Gammaridae invasifs aux différentes étapes du processus d'invasion d'un écosystème

Lors du processus invasif, les espèces doivent, avant de pouvoir former des populations importantes, parvenir à être introduites et à s'établir dans le milieu récepteur. Ces deux étapes sont conditionnées, majoritairement, par la capacité des individus qui constituent l'inoculat à supporter les conditions qu'elle rencontre dans son nouvel écosystème. Les traits écologiques interviennent donc à ce niveau là, une faible spécialisation pour un environnement donné permettant à une espèce de trouver un habitat et des conditions physico-chimiques adéquates, ou au moins supportables, rendant possible l'accomplissement de l'intégralité de son cycle de vie. Les premières étapes de l'invasion agissent donc sur le pool d'espèces transportées comme un filtre très sélectif basé principalement sur les traits écologiques.

Le potentiel biotique n'intervient que plus tard, une fois la phase d'établissement accomplie. C'est lui qui définit la capacité à envahir le milieu, capacité variable en fonction du milieu proprement dit, des phénomènes de compétition qui s'y déroulent et des prédateurs en place. Un profil biologique type d'une espèce invasive, valable pour tous les groupes zoologiques et pour tous les types de milieu semble donc délicat à mettre en évidence, car les caractéristiques nécessaires à une espèce pour proliférer varieront en fonction des conditions biotiques du milieu récepteur (Fig. 19).

Les traits biologiques permettent aussi en partie d'estimer les impacts potentiels d'une espèce exotique sur l'écosystème récepteur. Par exemple *D. villosus*, prédateur d'une grande variété de macroinvertébrés (Dick *et al.*, 2002) peut modifier, s'il atteint de fortes densités, la composition, la structure et le fonctionnement de l'écosystème récepteur.

D'une manière générale, dans la Moselle, la diversité spécifique et la diversité fonctionnelle ont augmenté entre 1994 et 2001, conjointement à l'établissement de nouvelles espèces exotiques. Ce processus est reconnu comme étant commun dans les processus invasifs, les modifications de la diversité différant selon l'échelle de perception du phénomène. Un déclin est par exemple observé si l'on considère l'ensemble de la planète, alors qu'une augmentation peut se produire à l'échelle locale (Sax et Gaines, 2003). La disparition de *Gammarus pulex* du peuplement de la Moselle, subséquent à l'arrivée de *D. villosus*, est cependant à noter.

Il est malgré tout délicat, dans l'étude des conséquences des invasions biologiques, d'imputer toutes les modifications observées uniquement aux espèces nouvellement arrivées. Il est en effet important de prendre en compte les autres facteurs externes susceptibles d'avoir progressivement modifié le fonctionnement de l'écosystème, l'habitat et la qualité du milieu. Le caractère perturbé d'une majorité des écosystèmes envahis est en effet un phénomène reconnu (Den Hartog *et al.*, 1992 ; Van der Velde *et al.*, 2000). Les espèces invasives apparaissent donc dans ce cas comme une perturbation supplémentaire agissant sur les écosystèmes. Cette perturbation, cumulée aux autres facteurs, peut être « la goutte qui fait déborder le vase » et sera alors présentée comme le facteur déclencheur de la modification des biocénoses. Il semblerait ainsi que l'introduction de la perche du Nil (*Lates niloticus*

Linnaeus, 1758) ait occupé cette position de déclencheur dans le lac Victoria, mais que l'extinction massive d'espèces qui s'y est produit soit aussi liée à l'intensification de la pêche, de l'urbanisation et de l'eutrophisation (Lévêque, 2001). Dans notre cas, il est possible que l'installation dans la Moselle de *Gammarus tigrinus* dans les années 1990 ait fragilisé les populations de l'espèce autochtone *G. pulex*. L'arrivée de *D. villosus* en 1999 au sein de ces assemblages d'amphipodes a pu exercer sur les populations ainsi fragilisées de *G. pulex* une nouvelle pression, et provoquer sa disparition des assemblages d'amphipodes.

Par ailleurs, nous n'avons pas pu mettre en évidence l'existence de relations de facilitation entre espèces invasives dans la Moselle. Néanmoins, les bivalves choisis pour étudier ces interactions entre plusieurs espèces exotiques (*Corbicula fluminea* et *C. fluminalis*) sont tous deux originaires d'Asie du Sud-Est et sont les seules espèces ayant cette origine. Dans le même temps, l'étude de la microrépartition de *D. villosus* a montré une forte association spatiale entre cette espèce, *Dreissena polymorpha* et *Chelicorophium curvispinum*, toutes trois en provenance du bassin Ponto-Caspien, ce qui suggère une forme de relations interspécifiques. Les interactions positives invoquées dans l'hypothèse de l'"invasional meltdown" (Simberloff et Von Holle, 1999) seraient très logiquement plus à même de se produire entre des espèces ayant un passé co-évolutif commun qu'entre espèces originaires de bassins distincts. D'autres études sont nécessaires pour préciser ce phénomène, qui pourrait être partiellement impliqué dans la forte proportion d'espèces invasives originaires de la même région.

Nous avons également pu mettre en évidence une homogénéisation de la faune de macroinvertébrés benthiques de la Moselle depuis 1975. Cette homogénéisation se produit à la fois sur la diversité fonctionnelle, qui a baissé depuis 1975, et sur le nombre croissant d'espèces exotiques, cosmopolites. Ces deux phénomènes ont conduit à une augmentation de la similitude des communautés de macroinvertébrés le long du gradient amont-aval de la Moselle. Cette homogénéisation biotique fragilise les écosystèmes, en standardisant la réponse de la communauté à une perturbation (Olden *et al.*, sous presse). La dynamique de dispersion de *D. villosus* permet d'illustrer ce phénomène. En effet, cet amphipode est désormais commun dans la plupart des grands hydrosystèmes Européens. De plus, il s'est très rapidement répandu au sein du réseau hydrographique français, et est actuellement recensée dans tous les grands cours d'eau, Garonne exceptée. Les assemblages d'amphipodes des cours d'eau colonisés ont par conséquent tendance à s'homogénéiser.

Une synthèse de ces résultats et des perspectives de travail associées aux différentes échelles d'étude des invasions biologiques figure dans le tableau IX.

Tableau IX: Synthèse des principaux résultats et des perspectives de travail à différentes échelles d'observation des invasions biologiques dans les milieux d'eau douce

Échelle d'étude	Informations recherchées	Principaux résultats obtenus	Perspectives
Population: <i>Dikerogammarus villosus</i>	Facteurs promoteurs d'invasion Relations susceptibles d'être établies avec la faune déjà en place Impact potentiel	Euryécie et eurytopie favorisant le maintien dans de nombreux hydrosystèmes ; Espèce à stratégie r Compétition pour l'habitat avec plusieurs espèces Menace certains macroinvertébrés	Comparaison des profils bio/écologiques en différents points du corridor migratoire
Famille des Gammaridae	Comparaison des profils bio/écologiques Recherche des traits influençant le succès invasif Étapes du processus où ils interviennent Rôle du contexte biogéographique	Traits écologiques plus pertinents que les traits biologiques pour cerner le potentiel invasif Voir la figure 19 Importance des caractéristiques abiotiques et biotiques du bassin d'origine Les gammares invasifs sont originaires de zones biogéographiques riches en Gammaridae	Affiner l'analyse: nombre d'espèces en compétition avec les gammares plutôt que les espèces de la même famille
Communauté: Le cas de la Moselle	Impact à moyen terme sur la: - Composition et structure des peuplements - Diversité fonctionnelle	Disparition de <i>G. pulex</i> Structure moins perturbée en 2001 qu'en 1994 Augmentation de la diversité fonctionnelle entre 1994 et 2001	
Écosystème	Homogénéisation des zoocénoses aquatiques: le cas général des macroinvertébrés benthiques	Milieu biomonotone : augmentation des espèces cosmopolites, homogénéisation en cours, problème de redondance fonctionnelle	Modification des réseaux trophiques et des cycles de la matière? Nouvelles interactions Évolution à long terme

Conclusion

Nous avons donc montré que le profil bio/écologique de *D. villosus* était conforme au modèle de stratégie *r* développé par MacArthur et Wilson (1967). Cependant, bien que commun à de nombreuses espèces invasives (bij de Vaate *et al.*, 2002), qu'elles appartiennent aux crustacés, comme *D. villosus* dans notre cas ou *C. curvispinum* (Rajagopal *et al.*, 1998, 1999), ou aux mollusques comme les corbicules et *Dreissena polymorpha* (McMahon, 2002), ce modèle ne suffit pas, au moins chez les Gammaridae, à caractériser la capacité à envahir un milieu. Nous avons pu montrer qu'au sein de ce groupe zoologique, les traits écologiques étaient plus à même de discriminer les espèces invasives des espèces non-invasives. Cette prépondérance des caractéristiques écologiques dans le profil d'un gammare invasif suggère que toutes les espèces ayant les caractéristiques adéquates sont susceptibles de devenir invasives, si l'opportunité leur en est donnée.

Parmi les facteurs promoteurs d'invasions, et au-delà des capacités intrinsèques de l'espèce, il est nécessaire de prendre en compte les caractéristiques des écosystèmes récepteurs. En effet, de récents développements dans l'étude des invasions biologiques proposent que l'existence d'opportunité de niche dans un écosystème conditionne son invasibilité. Cette hypothèse est un développement des travaux de Elton (1958), mais, alors que ce dernier ne prenait en compte que la richesse du milieu récepteur, l'opportunité de niche est définie à partir de caractéristiques telles que la disponibilité des ressources, la présence d'ennemis naturels à l'envahisseur, l'environnement physique, les relations interspecifics et les interactions de ces facteurs (Shea et Chesson, 2002). En résumé, l'opportunité de niche définie par ces auteurs est une combinaison des facteurs promoteurs d'invasions exposés dans l'introduction générale de ce mémoire.

Il est également primordial d'étudier, à une échelle locale, les conséquences de l'établissement d'une nouvelle espèce dans un milieu. Un axe d'étude essentiel à développer par la suite est l'influence que peuvent avoir ces modifications de structure, de diversité spécifique et de diversité fonctionnelle sur les réseaux trophiques des milieux envahis (Olden *et al.*, sous presse). En effet, les espèces invasives sont susceptibles de modifier divers aspects de la chaîne alimentaire, en rendant un maillon rare (élimination d'une espèce autochtone) ou au contraire surabondant (prolifération des espèces exotiques ou prolifération d'une espèce autochtone). Par ailleurs, les interactions qui s'établissent entre le nouvel arrivant et les espèces déjà en place, qu'elles soient exotiques ou non, n'ont que peu été abordées, et mériteraient de plus amples investigations. Enfin, l'homogénéisation de la faune dulçaquicole fragilise les communautés en standardisant la réponse à une perturbation, et pourrait ainsi constituer un facteur supplémentaire augmentant la perméabilité des biocénoses à l'établissement de nouvelles espèces exotiques (Olden *et al.*, sous presse).

Comme le préconisait Vermeij (1996), les études expérimentales apparaissent indispensables pour compléter et préciser à la fois notre connaissance des mécanismes à la

base des invasions biologiques, et les conséquences de celles-ci sur les écosystèmes récepteurs. Les processus impliqués, du fait de leur complexité, nécessitent d'être étudiés pas à pas par une approche combinée expérimentation/terrain afin d'être mieux appréhendés. Enfin, la nature de l'écosystème étudié (terrestre ou aquatique) est une donnée essentielle à prendre en considération, l'existence d'un patron commun à tous les milieux étant peu probable (Beisel, 2001).

Bibliographie

- AMUNDSEN, P.A., STALDVIK, F.J., RESHETNIKOV, Y.S., KASHULIN, N., LUKIN, A., BOEHN, T., SANDLUND, O.T. & POPOVA, O.A. (1999): Invasion of vendace *Coregonus albula* in a subarctic watercourse. - *Biological Conservation* **88**: 405-413.
- ASHWORTH, S.T. & BLANC, G. (1997): *Anguillosa crassus*, un colonisateur agressif récemment introduit dans les stocks européens d'anguilles. - *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **344/345**: 335-342.
- BACHMANN, V. (2000): Dynamique spatio-temporelle d'espèces invasives, particulièrement *Corbicula spp.* et *Dreissena polymorpha* (Mollusca : Bivalvia) en hydrosystème fluvial : évolution des populations et effets de l'artificialisation sur les peuplements macrobenthiques. Thèse, Université de Metz: 229p.
- BACHMANN, V., BEISEL, J.N., USSEGLIO-POLATERA, P. & MORETEAU, J.C. (2001): Decline of *Dreissena polymorpha* in the River Moselle: biotic and abiotic key factors involved in dynamics of invasive species. - *Archiv für Hydrobiologie* **151**: 263-281.
- BACHMANN, V., CEGIELKA, E., WAGNER, P., USSEGLIO-POLATERA, P. & MORETEAU, J.C. (1995): Installation de l'Amphipode *Corophium curvispinum* et de la palourde asiatique *Corbicula sp.* dans la partie française de la Moselle. - *Hydroécologie Appliquée* **7**: 185-190.
- BACHMANN, V. & USSEGLIO-POLATERA, P. (1999): Contribution of the macrobenthic compartment to the oxygen budget of a large regulated river : the Mosel. - *Hydrobiologia* **410**: 39-46.
- BACHMANN, V., USSEGLIO-POLATERA, P., CEGIELKA, E., WAGNER, P., POINSAINT, J.F. & MORETEAU, J.C. (1997): Premières observations sur la coexistence de *Dreissena polymorpha*, *Corophium curvispinum* et *Corbicula spp.* dans la rivière Moselle. - *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **344/345**: 373-384.
- BACHMANN, V., USSEGLIO-POLATERA, P., MORETEAU, J.C. & WAGNER, P. (1998): A new method to assess the contribution of the macrobenthic compartment to the dissolved oxygen budget of a large river. - In: Bretschko, G. & Helesic, J. (eds.): Advances in river bottom ecology. - Backhuys Publishers, Leiden, pp. 143-153.
- BARNARD, J.L. & BARNARD C.M. (1983): Freshwater Amphipoda of the world I. Evolutionary patterns. II. Handbook and bibliography. - Hayfield Associates (éditeur) 717p.
- BEISEL, J.N. (2001): The elusive model of a biological invasion process: time to take differences among aquatic and terrestrial ecosystems into account? - *Ethology Ecology & Evolution* **13**: 193-195.
- BEISEL, J.N. & MORETEAU, J.C. (1997): A simple formula for calculating the lower limit of the Shannon's diversity index. - *Ecological modelling* **99**: 289-292.
- BEISEL, J.N. & MORETEAU, J.C. (2002): Les facteurs promoteurs d'invasions des milieux d'eau douce par des macroinvertébrés. - *Tribunes de l'eau (Journées d'étude du CEBEDEAU)* **619-620**: 40-45.
- BHATTACHARYA, C.G. (1967): A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. - *Biometrics* **45**: 115-135.
- BIJ DE VAATE, A. & GREIJANUS-KLAAS, M. (1990): The Asiatic clam, *Corbicula fluminea* (Müller 1774) (Pelecypoda, Corbiculidae), a new immigrant in the Netherlands. - *Bulletin of the Zoölogisch Museum of Amsterdam* **12**: 173-178.

- BIJ DE VAATE, A., JAZDZEWSKI, K., KETELAARS, H.A.M., GOLLASCH, S. & VAN DER VELDE, G. (2002): Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrates species in Europe. - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 1159-1174.
- BIJ DE VAATE, A. & KLINK, A.G. (1995): *Dikerogammarus villosus* SOWINSKY (Crustacea: Gammaridae) a new immigrant in the Dutch part of the Lower Rhine. - *Lauterbornia* **20**: 51-54.
- BRUIJS, M.C.M., KELLEHER, B., VAN DER VELDE, G. & BIJ DE VAATE, A. (2001): Oxygen consumption, temperature and salinity tolerance of the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus*: indicators of further dispersal via ballast water transport. - *Archiv für Hydrobiologie* **152**: 633-646.
- CAMBRAY, J.A. (2003): Impact on indigenous species biodiversity caused by the globalisation of alien recreational freshwater fisheries. - *Hydrobiologia* **500**: 217-230.
- CĂRĂUȘU, S., DOBREANU, E. & MANOLACHE, C. (1955): Amphipoda. - Fauna Republicii Populare Romîne. - Vol. 4.
- CIOLPAN, O. (1987): Zur Fortpflanzung von *Dikerogammarus villosus* (Sow.) Mart. (Crustacea-Amphipoda) im Eisernes Tor - Stausee (Bahna-Golf, 1983-1984). - *Revue Roumaine de Biologie* **32**: 71-74.
- CIPMS (1998): Le macrozoobenthos de la Moselle et de la Sarre de 1957 à 1997, 35p.
- CIPMS (2003): Programme d'action Moselle-Sarre: Bilan 1990-1999. Evolution de la qualité des eaux, 42p.
- CLOERN, J.E. & NICHOLS, F.H. (1978): A von Bertalanffy growth model with a seasonally varying coefficient. - *Journal of the Fishery Research Board of Canada* **35**: 1479-1482.
- COHEN, A.N. & CARLTON, J.T. (1998): Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. - *Science* **279**: 555-558.
- COMMISSION EUROPÉENNE (2000): Directive 2000/60/CE du Parlement européen et du Conseil du 23 octobre 2000 établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau. - *Journal Officiel des Communautés Européennes* **L-327**: 1-73.
- COUNTS, C.L. (1981): *Corbicula fluminea* (Bivalvia : Sphaeriacea) in British Columbia. - *Nautilus* **95**: 12-13.
- COVICH, A.P., PALMER, M.A. & CROWL, T.A. (1999): The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems. - *BioScience* **49**: 119-127.
- CUMMINS, K.W. (1962): An evaluation of some techniques for the collection and analysis of benthic samples with a special emphasis on lotic waters. - *American Midland Naturalist* **67**: 477-504.
- CUMMINS, K.W. (1973): Trophic relations of aquatic insects. - *Annual Review of Entomology* **18**: 183-206.
- DARRIGRAN, G.A. (1991): Competencia entre dos especies de Pelecipodos Invasores, *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) and *C. largillierti* (Philippi, 1844), en el Litoral Argentino del Estuario del Rio De La Plata. - *Biologia Acuatica* **15**: 214-215.
- DASZAK, P., CUNNINGHAM, A.A. & HYATT, A.D. (2000): Emerging infectious diseases of wildlife - Threats to biodiversity and human health. - *Science* **288**: 443-449.
- DEN HARTOG, C., VAN DEN BRINK, F.W.B. & VAN DER VELDE, G. (1992): Why was the invasion of the river Rhine by *Corophium curvispinum* and *Corbicula* species so successful? - *Journal of Natural History* **26**: 1121-1129.
- DERMOTT, R. & MUNAWAR, M. (1993): Invasion of Lake Erie offshore sediments by *Dreissena*, and its ecological implications. - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**: 2298-2304.

- DERMOTT, R., WITT, J., UM, Y.M. & GONZALEZ, M. (1998): Distribution of the Ponto-Caspian amphipod *Echinogammarus ischnus* in the Great Lakes and replacement of native *Gammarus fasciatus*. - *Journal of Great Lakes Research* **24**: 442-452.
- DEVIN, S., BEISEL, J.N., BACHMANN, V. & MORETEAU, J.C. (2001): *Dikerogammarus villosus* (Amphipoda: Gammaridae): Another invasive species newly established in the Moselle River and French hydrosystems. - *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* **37**: 21-27.
- DEVIN, S., PISCART, C., BEISEL, J.N. & MORETEAU, J.C. (2003): Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* on a mesohabitat scale. - *Archiv für Hydrobiologie* **158**: 43-56.
- DHUR, G. & MASSARD, J.A. (1995): Etude historique et faunistique des invertébrés immigrés ou introduits dans la Moselle luxembourgeoise et ses affluents. - *Bulletin de la Société Naturelle luxembourgeoise* 127-156.
- DICK, J.T.A. & PLATVOET, D. (2000): Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. - *Proceedings of the Royal Society of London - Series B: Biological Sciences* **267**: 977-983.
- DICK, J.T.A., PLATVOET, D. & KELLY, D.W. (2002): Predatory impact of the freshwater invader, *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda). - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 1078-1084.
- DUMONT, H.J. (1998): The Caspian Lake: history, biota, structure, and function. - *Limnology and Oceanography* **43**: 44-52.
- EHRlich, P.R. (1984): Which animal will invade? - In: Mooney, H. A. & Drake, J. A. (eds.): Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. - Springer-Verlag, New-York, pp. 79-95.
- EHRlich, P.R. (1989): Attributes of invaders and the invading process. - 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. - John Wiley & Sons, pp.
- ELDRIDGE, L.G. (2000): Non-indigenous freshwater fishes, amphibians, and crustaceans of the Pacific and Hawaiian islands. In *Invasive Species in the Pacific: A Technical Review and Draft Regional Strategy*, Samoa, pp. 173-190.
- ELTON, C.S. (1958): The ecology of invasions by animals and plants. - Chapman & Hall, London, 181p.
- EMBODY, G.C. (1911): A preliminary study of the distribution, food and reproductive capacity of some fresh-water Amphipods. - *International Revue Gesamten Hydrobiologie* **3**: 1-33.
- ENSERINK, M. (1999): Biological invaders sweep in. - *Science* **285**: 1834-1836.
- FELTEN, V. & GUEROLD, F. (2001): Hyperventilation and loss of hemolymph Na^+ and Cl^- in the freshwater amphipod *Gammarus fossarum* exposed to acid stress: a preliminary study. - *Disease of Aquatic Organisms* **45**: 77-80.
- GALIL, B. & HÜLSMANN, N. (2002): The biological efficacy of open ocean exchange - Implications for ballast water management. - In: Leppäkoski, E., Gollasch, S., & Olenin, S. (eds.): Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. - Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, The Netherlands, pp. 508-510.
- GAMITO, S. (1998): Growth models and their use in ecological modelling: an application to a fish population. - *Ecological Modelling* **113**: 83-94.
- GLEDHILL, T., SUTCLIFF, D.W. & WILLIAMS, W.D. (1993): British freshwater Crustacea Malacostraca: a key with ecological notes, 173p.

- GREENWOOD, K.S., THORP, J.H., BRENT SUMMERS, R. & GUELDA, D.L. (2001): Effects of an exotic bivalve mollusc on benthic invertebrates and food quality in the Ohio River. - *Hydrobiologia* **462**: 169-172.
- GRIGOROVICH, I.A., MACISAAC, H.J., SHADRIN, N.V. & MILLS, E.L. (2002): Patterns and mechanisms of aquatic invertebrate introductions in the Ponto-Caspian region. - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 1189-1208.
- GRIGOROVICH, I.A., PASHKOVA, O.V., GROMOVA, Y.F. & VAN OVERDIJK, C.D.A. (1998): *Bythotrephes longimanus* in the Commonwealth of Independent States: variability, distribution and ecology. - *Hydrobiologia* **379**: 183-198.
- GRIGOROVICH, I.A., THERIAULT, T.W. & MACISAAC, H.J. (2003): History of aquatic invertebrate invasions in the Caspian Sea. - *Biological Invasions* **5**: 103-115.
- HAKENKAMP, C.C., RIBBLETT, S.G., PALMER, M.A., SWAN, C.M., REID, J.W. & GOODISON, M.R. (2001): The impact of an introduced bivalve (*Corbicula fluminea*) on the benthos of a sandy stream. - *Freshwater Biology* **46**: 491-501.
- HALL, S.R. & MILLS, E.L. (2000): Exotic species in large lakes of the world. - *Aquatic ecosystem health and management* **3**: 105-135.
- HICKS, G.R.F. (2003): Turning the tide: is aquatic bioinvader research heading in the right direction? 12th conference on aquatic invasive species, Windsor, Canada.
- ILLIES, J. (1978): Limnofauna Europaea. - G. Fischer Verlag, Stuttgart.
- IVANOV, V.P., KAMAKIN, A.M., USHIVTZEY, V.B., SHIGANOVA, T., ZHUKOVA, O., ALADIN, N., WILSON, S.I., HARBISON, G.R. & DUMONT, H.J. (2000): Invasion of the Caspian sea by the comb jellyfish *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora). - *Biological Invasions* **2**: 255-258.
- JAZDZEWSKI, K. (1980): Range extension of some gammaridean species in european inland waters caused by human activity. - *Crustaceana Suppl.* **6**: 84-107.
- JAZDZEWSKI, K. & KONOPACKA, A. (1988): Notes on the gammaridean amphipoda of the Dniester river basin and eastern Carpathians. - *Crustaceana Suppl.* **13**: 72-89.
- JOLY, P. (2000): Invasions biologiques: état de l'art et perspectives. - *Revue d'Ecologie (Terre et Vie) Suppl.* **7**: 21-35.
- JOUSSEON, I., PAWLOWSKI, J., ZANINETTI, L., ZECHMAN, F.W., DINI, F., DI GUISEPPE, G., WOODFIELD, R., MILLAR, A. & MEINESZ, A. (2000): Invasive alga reaches California. - *Nature* **408**: 9.
- KAISER, J. (1999): Stemming the tide of invading species. - *Science* **285**: 1836-1841.
- KEANE, R.M. & CRAWLEY, M.J. (2002): Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. - *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 164-170.
- KELLEHER, B., BERGERS, P.J.M., VAN DEN BRINK, F.W.B., GILLER, F.W.B., VAN DER VELDE, G. & BIJ DE VAATE, A. (1998): Effects of exotic amphipod invasions on fish diet in the Lower Rhine. - *Archiv für Hydrobiologie* **143**: 363-382.
- KELLEHER, B., VAN DER VELDE, G., GILLER, P.S. & BIJ DE VAATE, A. (2000): Dominant role of exotic invertebrates, mainly Crustacea, in diets of fish in the lower Rhine River. - *Crustacean Issues* **12**: 35-46.
- KELLY, D.W., DICK, J.T.A. & MONTGOMERY, I. (2002): The functional role of *Gammarus* (Crustacean, Amphipoda): shredders, predators, or both? - *Hydrobiologia* **485**: 199-203.
- KELLY, D.W., DICK, J.T.A., MONTGOMERY, W.I. & MACNEIL, C. (2003): Differences in composition of macroinvertebrates communities with invasive and native *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda). - *Freshwater Biology* **48**: 306-315.
- KHALAF, G. (1975): Utilisation de substrats artificiels, en eau courante, pour l'étude de la répartition et de la dynamique de colonisation des macroinvertébrés benthiques. Thèse, Université de Lyon: 91p.

- KHALANSKI, M. (1997): Conséquences industrielles et écologiques de l'introduction de nouvelles espèces dans les hydrosystèmes continentaux : la moule zébrée et autres espèces invasives. - *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **344/345**: 385-404.
- KINZELBACH, R. (1992): The main features of the phylogeny and dispersal of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. - In: Neumann, D. & Jenner, H. A. (eds.): The zebra mussel *Dreissena polymorpha*. - Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Vol. 4, pp. 5-17.
- KINZLER, W. & MAIER, G. (2003): Asymmetry in mutual predation: possible reason for the replacement of native gammarids by invasives. - *Archiv für Hydrobiologie* **157**: 473-481.
- KLEY, A. & MAIER, G. (2003): Life history characteristics of the invasive freshwater gammarids *Dikerogammarus villosus* and *Echinogammarus ischnus* in the river Main and the Main-Donau canal. - *Archiv für Hydrobiologie* **156**: 457-469.
- KOLAR, C.S. & LODGE, D.M. (2001): Progress in invasion biology: predicting invaders. - *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 199-204.
- KUMATE, J., SPULVEDA, J. & GUTTIÉREZ, G. (1998): Cholera epidemiology in Latin America and perspectives for eradication. - *Bulletin de l'Institut Pasteur* **96**: 217-226.
- LAWRENCE, A.J. & POULTER, C. (1998): Development of a sub-lethal pollution bioassay using the estuarine amphipod *Gammarus duebeni*. - *Water Research* **32**: 569-578.
- LEE, C.E. & BELL, M.A. (1999): Causes and consequences of recent freshwater invasions by saltwater animals. - *Trends in Ecology and Evolution* **14**: 284-288.
- LEGLIZE, L. (1978): Approche méthodologique de la faune benthique de la Moselle: description d'un substrat artificiel composite et résultats préliminaires. - *Cahiers du laboratoire de Montereau* **7**: 61-66.
- LEHTONEN, H. (2002): Alien freshwater fishes of Europe. - In: Leppäkoski, E., Gollasch, S., & Olenin, S. (eds.): Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. - Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, The Netherlands, pp. 153-161.
- LÉVÊQUE, C. (2001): Ecologie: De l'écosystème à la biosphère. - Dunod, Paris, 502p.
- LEVINE, J.M. (2000): Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. - *Science* **288**: 852-854.
- LODGE, D.M. (1993): Biological invasions: lessons for ecology. - *Trends in Ecology and Evolution* **8**: 133-137.
- LODGE, D.M., TAYLOR, C.A., HOLDICH, D.M. & SKURDAL, J. (2000): Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: lessons from Europe. - *Fisheries* **25**: 7-20.
- LÖVEI, G.L. (1997): Biodiversity: Global change through invasion. - *Nature* **388**: 627.
- LUNDHOLM, J.T. & SIMSER, W.L. (1999): Regeneration of submerged macrophyte populations in a disturbed Lake Ontario Coastal Marsh. - *Journal of Great Lakes Research* **25**: 395-400.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967): The theory of island biogeography. - Princeton University Press, Princeton, 203p.
- MACISAAC, H.J. (1996): Potential abiotic and biotic impacts of zebra mussels on the inland waters of North America. - *American Zoologist* **36**: 287-299.
- MACNEIL, C., BIGSBY, E., DICK, J.T.A., HYNES, H.B.N., HATCHER, M.J. & DUNN, A.M. (2003): Temporal changes in the distribution of native and introduced freshwater amphipods in Lough Neagh, Northern Ireland. - *Archiv für Hydrobiologie* **157**: 379-395.
- MACNEIL, C., DICK, J.T.A. & ELWOOD, R.W. (1999): The dynamics of predation on *Gammarus* spp. (Crustacea : Amphipoda). - *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **74**: 375-395.

- MAGURRAN, A.E. (1988): Ecological Diversity and its Measurement. Princeton, N.J., 179 p.
- MARCHETTI, M.P. & MOYLE, P.B. (2001): Effects of flow regime on fish assemblages in a regulated California stream. - *Ecological Application* **11**: 530-539.
- MARTIN, J.W. & DAVIS, G.E. (2001): An updated classification of the recent Crustacea. Science Series 39, Natural History Museum of Los Angeles County, 124p.
- MAUCH, E. (1963): Untersuchungen über das benthos der deutschen Mosel unter besonderer berücksichtigung der wassergüte. - *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* **39**: 1-172.
- MAURIN, H. (1997): L'homme et les mammifères de France métropolitaine : évolution historique et introductions d'espèces dans les milieux humides et aquatiques. - *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **344/345**: 117-132.
- MCCARTHY, S.A. & KHAMBATY, F.M. (1994): International dissemination of epidemic *Vibrio cholerae* by cargo ship ballast and nonpotable waters. - *Applied Environmental Microbiology* **60**: 2597-2601.
- MCKINNEY, M.L. & LOCKWOOD, J.L. (1999): Biotic homogenization : a few winners replacing many losers in the next mass extinction. - *Trends in Ecology and Evolution* **14**: 450-453.
- MCMAHON, R.F. (2002): Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animales: *r* selection versus resistance. - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 1235-1244.
- MILLAR, A. & TALBOT, B. (2002): The introduction of *Caulerpa taxifolia* in New South Wales, Australia. Proceedings of the International *Caulerpa taxifolia* Conference, San Diego.
- MOONEY, H.A. & CLELAND, E.E. (2001): The evolutionary impact of invasive species. - *Proceedings of the National Academy of Science, USA* **98**: 5446-5451.
- MORDUKHAI-BOLTOVSKOI, P.D. (1949): The life cycle of some Caspian gammarids. - *Dokl. Akad. Nauk. SSSR* **66**: 997-999.
- MORDUKHAI-BOLTOVSKOI, P.D. (1979): Composition and distribution of Caspian fauna in the light of modern data. - *International Revue Gesamten Hydrobiologie* **64**: 1-38.
- MORTON, B. (1997): The aquatic nuisance species problem: a global perspective and review. - In: D'Itri, F. (ed.): Zebra mussels and aquatic nuisance species. - Ann Arbor Press, Chelsea, Michigan, pp. 1-53.
- MOYLE, P.B. & LIGHT, T. (1996): Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. - *Biological Conservation* **78**.
- MÜLLER, J. (2001): Invasion history and genetic population structure of riverine macroinvertebrates. - *Zoology* **104**: 346-355.
- MÜLLER, J. & GRIEBELER, E.M. (2002): Genetics on invasive species. - In: Leppäkoski, E., Gollasch, S., & Olenin, S. (eds.): Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. - Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, The Netherlands, pp. 173-182.
- MÜLLER, J., SCHRAMM, S. & SEITZ, A. (2002): Genetic and morphological differentiation of *Dikerogammarus* invaders and their invasion history in Central Europe. - *Freshwater Biology* **47**: 2039-2048.
- MUSKÓ, I.B. (1989): Amphipoda (Crustacea) in the Littoral Zone of Lake Balaton (Hungary). Qualitative and quantitative studies. - *International Revue Gesamten Hydrobiologie* **74**: 195-205.
- MUSKÓ, I.B. (1990): Qualitative and quantitative relationships of Amphipoda (Crustacea) living on macrophytes in Lake Balaton (Hungary). - *Hydrobiologia* **191**: 269-274.

- MUSKÓ, I.B. (1992): Amphipoda species found in Lake Balaton since 1987. - *Miscellanea Zoologica Hungarica* **7**: 59-64.
- MUSKÓ, I.B. (1993): The life history of *Dikerogammarus haemobaphes* (EICHW.) (Crustacea: Amphipoda) living on macrophytes in Lake Balaton (Hungary). - *Archiv für Hydrobiologie* **127**: 227-238.
- NESEMANN, H., PÖCKL, M. & WITTMANN, M. (1995): Distribution of epigean Malacostraca in the middle and upper Danube (Hungary, Austria, Germany). - *Miscellanea Zoologica Hungarica* **10**: 49-68.
- NIJBOER, R.C., JOHNSON, R.K., VERDONSCHOT, P.F.M., SOMMERHÄUSER, M. & BUFFAGNI, A. Establishing reference conditions of European streams. - *Hydrobiologia* **sous presse**.
- O'CONNOR, R.J. (1986): Biological characteristics of invaders among bird species in Britain. - *Philosophical Transaction of the Royal Society of London Serie B* **314**: 583-598.
- OLDEN, J.D., LEROY POFF, N., DOUGLAS, M.R., DOUGLAS, M.E. & FAUSCH, K.D. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. - *Trends in Ecology and Evolution* **sous presse**.
- PACAUD, A. (1945): Les amphipodes de la faune nutritive des eaux douces françaises. - *Bulletin Français de pisciculture* **136**: 105-120.
- PACE, M.L., FINDLAY, S.E.G. & FISCHER, D. (1998): Effects of an invasive bivalve on the zooplankton community of the Hudson River. - *Freshwater Biology* **39**: 103-116.
- PIANKA, E.R. (1970): On *r*- and *K*- selection. - *The American Naturalist* **102**: 592-597.
- PIANKA, E.R. (1972): *r* and *K* selection or *b* and *d* selection? - *The American Naturalist* **106**: 581-588.
- PIMENTEL, D. (2002): Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal and microbe species. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- PIMENTEL, D., MCNAIR, S., JANECKA, J., WIGHTMAN, J., SIMMONDS, C., O'CONNELL, C., WONG, E., RUSSEL, L., ZERN, J., AQUINO, T. & TSOMONDO, T. (2001): Economic and environmental threats of alien plant, animal and microbe invasions. - *Agriculture, Ecosystems and environment* **84**: 1-20.
- RAHEL, F.J. (2000): Homogenization of fish faunas across the United-States. - *Science* **288**: 854-856.
- RAHEL, F.J. (2002): Homogenization of freshwater faunas. - *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 291-315.
- RAJAGOPAL, S., VAN DER VELDE, G., PAFFEN, B.G.P. & BIJ DE VAATE, A. (1998): Ecology and impact of the exotic amphipod, *Corophium curvispinum* Sars, 1895 (Crustacea: Amphipoda), in the River Rhine and Meuse. RIZA, Lelystad, The Netherlands, 75p.
- RAJAGOPAL, S., VAN DER VELDE, G., PAFFEN, B.G.P., VAN DEN BRINK, F.W.B. & BIJ DE VAATE, A. (1999): Life history and reproductive biology of the invasive amphipod *Corophium curvispinum* (Crustacea: Amphipoda) in the Lower Rhine. - *Archiv für Hydrobiologie* **144**: 305-325.
- REID, D.F. & ORLOVA, M.I. (2002): Geological and evolutionary underpinnings for the success of Ponto-Caspian species invasions in the Baltic Sea and North American Great Lakes. - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 1144-1158.
- REID, W.V. (1997): Strategies for conserving biodiversity. - *Environmental pollution* **39**: 16-43.
- REJMANEK, M. & RICHARDSON, D.M. (1996): What attributes make some plant species more invasive? - *Ecology* **77**: 1655-1661.
- REJMANEK, M., RICHARDSON, D.M., BARBOUR, M.G., CRAWLEY, M.J., HRUSA, G.F., MOYLE, P.B., RANDALL, J.M., SIMBERLOFF, D. & WILLIAMSON, M.

- (2002): Biological invasions: politics and the discontinuity of ecological terminology. - *Bulletin of the Ecological Society of America* **83**: 131-133.
- RICCIARDI, A. (2001): Facilitative interactions among aquatic invaders: is an "invasional meltdown" occurring in the Great Lakes? - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 2513-2525.
- RICCIARDI, A. (2003): Predicting the impacts of an introduced species from its invasion history: an empirical approach applied to zebra mussel invasions. - *Freshwater Biology* **48**: 972-981.
- RICCIARDI, A. & MACISAAC, H.J. (2000): Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. - *Trends in Ecology and Evolution* **15**: 62-65.
- RICCIARDI, A. & RASMUSSEN, J.B. (1998): Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 1759-1765.
- RICCIARDI, A. & RASMUSSEN, J.B. (1999): Extinction rates of North American freshwater fauna. - *Conservation biology* **13**: 1220-1222.
- RICCIARDI, A., WHORISKEY, F.G. & RASMUSSEN, J.B. (1997): The role of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structuring macroinvertebrate communities on hard substrata. - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 2596-2608.
- RIGBY, G. & HALLEGRAEFF, G. (1994): The transfer and control of harmful marine organisms in shipping ballast water: behaviour of marine plankton and ballast water exchange on the MV "Iron Whyalla". - *Journal of Marine Environment and Engineering* **1**: 91-110.
- ROSENFELD, J.S. (2002): Functional redundancy in ecology and conservation. - *Oikos* **98**: 156-162.
- ROY, K., JABLONSKI, D. & VALENTINE, J.W. (2002): Body size and invasion success in marine bivalves. - *Ecology Letters* **5**: 163-167.
- RUOFF, K. (1968): Experimentelle Untersuchungen über den in die Weser eingebürgerten amerikanischen Bachflohkrebs *Gammarus tigrinus* Sexton. - *Archiv für Fishereiwissenschaft* **19**: 134-158.
- SALA, O.E., CHAPIN, F.S., ARMESTO, J.J., BERLOW, E., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., HUBER-SANWALD, E., HUENNEKE, L.F., JACKSON, R.B., KINZIG, A., LEEMANS, R., LODGE, D.M., MOONEY, H.A., OESTERHELD, M., POFF, N.L., SYKES, M.T., WALKER, B.H., WALKER, M. & WALL, D.H. (2000): Global biodiversity scenarios for the year 2100. - *Science* **287**: 1770-1774.
- SASTRE, C. (1997): Les introductions d'espèces dans le milieu aquatique. Le contexte biogéographique : aspects généraux et paléohistoire. - *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **344/345**: 9-14.
- SAVAGE, A.A. (2000): Community structure during a 27-year study of the macroinvertebrate fauna of a chemically unstable lake. - *Hydrobiologia* **421**: 115-127.
- SAX, D.F. & GAINES, S.D. (2003): Species diversity: from global decreases to local increases. - *Trends in Ecology and Evolution* **18**: 561-566.
- SCHAFFNER, F. & KARCH, S. (2000): Première observation d'*Aedes albopictus* (Skuse, 1894) en France métropolitaine. - First record of *Aedes albopictus* (Skuse, 1894) in metropolitan France. - *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Série III - Sciences de la Vie* **323**: 373-375.
- SERVAN, J. & ARVY, C. (1997): Introduction de la tortue de Floride *Trachemys scripta* en France. Un nouveau compétiteur pour les espèces de tortues d'eau douce européennes. - *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **344/345**: 173-177.
- SEXTON, E.W. (1928): On the rearing and breeding of *Gammarus* in laboratory conditions. - *Journal of the Marine Biological Association of U.K.* **15**: 33-55.

- SHEA, K. & CHESSON, P. (2002): Community ecology theory as a framework for biological invasions. - *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 170-176.
- SHIGANOVA, T.A., MIRZOYAN, Z.A., STUDENIKINA, E.A., VOLOVIK, S.P., SIOKOU-FRANGOU, I., CHRISTOU, E.D., STIRKA, Y.A. & DUMONT, H.J. (2001): Population development of the invader Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Black sea and in other seas of the Mediterranean basin. - *Marine Biology* **139**: 431-445.
- SIMBERLOFF, D. (2003): Confronting introduced species: a form of xenophobia? - *Biological Invasions* **5**: 179-192.
- SIMBERLOFF, D. & STILING, P. (1996): Risks of species introduced for biological control. - *Biological Conservation* **78**: 185-192.
- SIMBERLOFF, D. & VON HOLLE, B. (1999): Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? - *Biological Invasions* **1**: 21-32.
- SIMON, K.S. & TOWNSEND, C.R. (2003): Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. - *Freshwater Biology* **48**: 982-994.
- SPELLERBERG, I.F. & FEDOR, P.J. (2003): A tribute to Claude Shannon (1916-2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the 'Shannon-Wiener' index. - *Global Ecology & Biogeography* **12**: 177-179.
- SPORKA, F. (1999): First record of *Dikerogammarus villosus* (Amphipoda, Gammaridae) and *Jaera istri* (Isopoda, Asseleta) from the Slovak-Hungarian part of the Danube River. - *Biologia* **54**: 538.
- STEWART, T.W. & HAYNES, J.M. (1994): Benthic macroinvertebrate Communities of Southwestern Lake Ontario Following Invasion of *Dreissena*. - *Journal of Great Lakes Research* **20**: 479-493.
- STEWART, T.W., MINER, J.G. & LOWE, R.L. (1998): Quantifying mechanisms for zebra mussel effects on benthic macroinvertebrates: organic matter production and shell-generated habitat. - *Journal of the North American Benthological Society* **14**: 81-94.
- STRAYER, D.L., CARACO, N.F., COLE, J.J., FINDLAY, S. & PACE, M.L. (1999): Transformation of freshwater ecosystems by bivalves. A case study of zebra mussels in the Hudson River. - *BioScience* **49**: 19-27.
- TACHET, H., RICHOUX, P., BOURNAUD, M. & USSEGLIO-POLATERA, P. (2000): Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie. CNRS éditions, Paris, 588p.
- TAYLOR, A., RIGBY, G., GOLLASCH, S., VOIGT, M., HALLEGRAEFF, G., MCCOLLIN, T. & JELMERT, A. (2002): Preventive treatment and control techniques for ballast water. - In: Leppäkoski, E., Gollasch, S., & Olenin, S. (eds.): Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. - Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, The Netherlands, pp. 484-507.
- TORCHIN, M.E., LAFFERTY, K.D., DOBSON, A.P., MCKENZIE, V.J. & KURIS, A.M. (2003): Introduced species and their missing parasites. - *Nature* **421**: 628-630.
- TOWNSEND, C.R. (1996): Invasion biology and ecological impacts of brown trout *Salmo trutta* in New-Zealand. - *Biological Conservation* **76**: 13-22.
- US CONGRESS (1996): National Invasive Species Act (NISA). - *Public Law 104-332* 4073-4092.
- USSEGLIO-POLATERA, P., RICHOUX, P., BOURNAUD, M. & TACHET, H. (2001): A functional classification of benthic macroinvertebrates based on biological and ecological traits: application to river condition assessment and stream management. - *Archiv für Hydrobiologie* **139/1, Monogr. Stud.**: 53-83.

- VAN DER VELDE, G., NAGELKERKEN, I. & RAJAGOPAL, S. (2003): An analysis of the exotic invasions in the Rhine Delta. 12th conference on aquatic invasive species, Windsor, Canada.
- VAN DER VELDE, G., RAJAGOPAL, S., KELLEHER, B., MUSKÓ, I.B. & BIJ DE VAATE, A. (2000): Ecological impacts of crustacean invaders: General considerations and examples from the river Rhine. - *Crustacean Issues* **12**: 3-33.
- VAN DER VELDE, G., RAJAGOPAL, S., VAN DEN BRINK, F.W.B., KELLEHER, B., PAFFEN, B.G.P., KEMPERS, A.J. & BIJ DE VAATE, A. (1998): Ecological impact of an exotic amphipod invasion in the River Rhine. - In: Nienhuis, P. H., Leuven, R. S. E. W., & Ragas, A. M. J. (eds.): New concepts for sustainable management of river basins. - Backhuys Publishers, Leiden, pp. 159-169.
- VERMEIJ, G.J. (1996): An agenda for invasion biology. - *Biological Conservation* **78**: 3-9.
- WIJNHOFEN, S., VAN RIEL, M.C. & VAN DER VELDE, G. (2003): Exotic and indigenous freshwater gammarid species: physiological tolerance to water temperature in relation to ionic content of the water. - *Aquatic ecology* **37**: 151-158.
- WILLIAMSON, M. (1996): Biological invasions. - Chapman & Hall, London, 244p.

Annexe 1:

Articles publiés ou sous presse

Annexe 1a :

***Dikerogammarus villosus* (Amphipoda : Gammaridae) : another
invasive species newly established in the Moselle river and French
hydrosystems.**

Devin S., Beisel J.N., Bachmann V. et Moreteau, J.C.

**Annales de Limnologies – International Journal of Limnology
2001 : 37 (1) : 21-27**

***Dikerogammarus villosus* (Amphipoda : Gammaridae) : another invasive species newly established in the Moselle river and French hydrosystems**

S. Devin¹
J.N. Beisel¹
V. Bachmann¹
J.C. Moreteau¹

Keywords : *Dikerogammarus villosus*, *D. haemobaphes*, exotic gammarid, French hydrosystem, Moselle, Danube, Rhine, morphs, Ponto-Caspian basin.

Based on field observations performed in 1999 and 2000, the exotic amphipod *Dikerogammarus villosus* is now well established throughout the navigable sector of the River Moselle in France. *D. villosus* co-occurs with *Gammarus pulex*, *G. tigrinus* and *D. haemobaphes*, another recent exotic species found in this tributary of the River Rhine. The maximal size of individuals of *D. villosus* collected (15.7 mm) is lower in the River Moselle than in other basins, where this species could reach up to 30 mm (Neseman et al. 1995). Nevertheless it represents the largest gammarids found in the French sector of the River Moselle. Other particular traits are its wide phenotypic plasticity, varying from a melanistic to a striped form, and its predatory behavior. These particular traits may favour the establishment of this species on a recipient ecosystem. The occurrence of *D. villosus* was noted in the Alsace Canal and in the River Rhône, showing that its immigration across French hydrosystems is still in progress.

***Dikerogammarus villosus* (Amphipoda : Gammaridae) : une nouvelle espèce invasive récemment établie dans la Moselle et les hydrosystèmes français**

Mots clés : *Dikerogammarus villosus*, *D. haemobaphes*, Gammaridae exotiques, hydrosystèmes français, Moselle, Danube, Rhin, morphotypes, bassin Ponto-Caspien.

Sur la base de campagnes d'échantillonnage réalisées en 1999 et en 2000, nous avons constaté que l'amphipode exotique *Dikerogammarus villosus* est désormais bien établi sur le secteur navigable de la Moselle française. *D. villosus* cohabite avec *Gammarus pulex*, *G. tigrinus* et *D. haemobaphes*, une autre espèce exotique récemment trouvée dans cet écosystème. La taille maximale des individus de l'espèce *D. villosus* récoltés (15,7 mm) est moindre dans la Moselle que dans d'autres bassins, l'espèce pouvant atteindre 30 mm (Neseman et al. 1995), mais représente les plus grands Gammaridae du secteur français de la Moselle. Des traits particuliers, tels que sa grande plasticité phénotypique, allant d'une forme mélanique à une forme zébrée, et son comportement prédateur, pourraient favoriser l'établissement de cette espèce dans de nouveaux écosystèmes. La présence de *D. villosus* a été notée dans le canal d'Alsace et dans le Rhône, montrant que son immigration au sein des hydrosystèmes français est toujours en cours.

1. Introduction

Invasion of freshwater ecosystems by exotic species may involve plants, vertebrates or invertebrates. Among the invertebrate invaders, mollusc and crusta-

cean species are often numerous and successful (Van der Velde et al. 2000).

In Central and Western European inland waters, many recent exotic invaders arrived from the Ponto-Caspian Region (Black Sea, Azov Sea and Caspian Sea). One of the most important connections between Eastern and Western European ecosystems is the Main-Danube Canal, completed and officially opened in 1992 (Van der Velde et al. 2000). It links the Danube River with the Rhine catchment area via the Main tributary. This Canal has become a viable migration route between the Black Sea and the North Sea for two

¹ UPRES "Ecotoxicité, Biodiversité et Santé Environnementale", Equipe de Démécologie, Université de Metz, UFR SciFA - Campus Bridoux, Av. du Général Delestraint, 57070 Metz, France. E-mail: simon.devin@univ-metz.fr

reasons. First, water transfer from the Danube to the Main (the upper section of the canal is continuously filled with water from the Danube basin) allows some mobile species to easily migrate westwards (Bij de Vaate & Hulea 2000). Secondly, shipping traffic, in both directions, facilitates the dispersal of species (attached to ship hulls or transported in ballast water) across natural barriers and hence increases opportunities for the immigration of exotic species. For example, the colonization of the Upper Danube via the Main-Danube Canal by the clam *Corbicula fluminea*, established in the River Rhine since 1986, was observed in 1997 (Tittizer & Taxacher 1997), with a range extending to the Romanian part of the River Danube (Bij de Vaate & Hulea 2000).

Recently, the same route was taken in the opposite direction by the gammarid *Dikerogammarus villosus*. This species is widely distributed in the lower reaches and the delta of the River Danube (Nesemann et al. 1995). *D. villosus* was collected for the first time in several sites in Austria in 1989, in the Upper Danube in 1992 (Nesemann et al. 1995), and spread along the Main-Danube Canal (1993) and the River Main (1994) to the River Rhine in 1995 (Bij de Vaate & Klink 1995, Van der Velde et al. 2000).

Macroinvertebrate sampling was performed along the French part of the Rivers Moselle and Meurthe to (1) confirm the extension of *Dikerogammarus villosus* into Western Europe and (2) evaluate its importance within crustacean assemblages along the French part of the Rivers Moselle and Meurthe.

2. Material and methods

2.1. Study areas and sampling design

Following qualitative observations of *Dikerogammarus villosus* on the French part of the River Moselle in October 1999, field sampling was done at 9 stations in June/July 2000. All nine stations were located on the French sector of the River Moselle, in Northeastern France (Fig. 1). Monthly or fortnightly physico-chemical measurements were recorded during the period January-December 1999 by the Regional Office of the French Environmental Ministry. Data of these measurements were obtained from a regional, freshwater database, the 'Banque de l'Eau Rhin-Meuse - Réseau National des Données sur l'Eau'. Table 1 presents minimum, median and maximum values for major parameters.

Samples were collected at each station with a hand-net, allowing for sampling in a wide range of organic

Table 1. Yearly median, minimal and maximal values for major water quality parameters for the Moselle River and the Meurthe River, one of its tributaries, in 1999.

Tableau 1. Valeurs annuelles moyennes, minimales et maximales de paramètres majeurs de la qualité de l'eau pour la Moselle et un de ses affluents, la Meurthe, en 1999.

Parameters		Sierck	Cattenom	Argancy	Ars	Vandières	Liverdun	Velle	Bouxières	Rosières
Cl	Median	289.5	278.5	286	335.5	313.5	15.8	13.75	786.5	19.75
	minimum	29	37.6	38.3	32.2	140	12.2	8.7	47.5	10.8
	maximum	447	442	526	520	448	27.1	23.6	1180	27.5
Conductivity										
µS/cm	Median	1398	1370.5	1392	1364.5	1268.5	328.5	208.5	2965	278.5
	minimum	147	146	161	145	640	145	108	208	129
	maximum	2120	1952	1890	1970	1720	502	438	3830	360
pH										
	Median	7.4	7.4	7.35	7.4	7.5	7.3	7.4	7.85	7.4
	minimum	7	6.8	6.7	6.9	6.7	6.7	6.8	7.1	6.6
	maximum	8.8	8.6	8.6	8.5	8	8.1	8.1	8.9	8.1

(3)

ESTABLISHMENT OF *DIKEROGAMMARUS VILLOSUS* IN THE MOSELLE RIVER

23

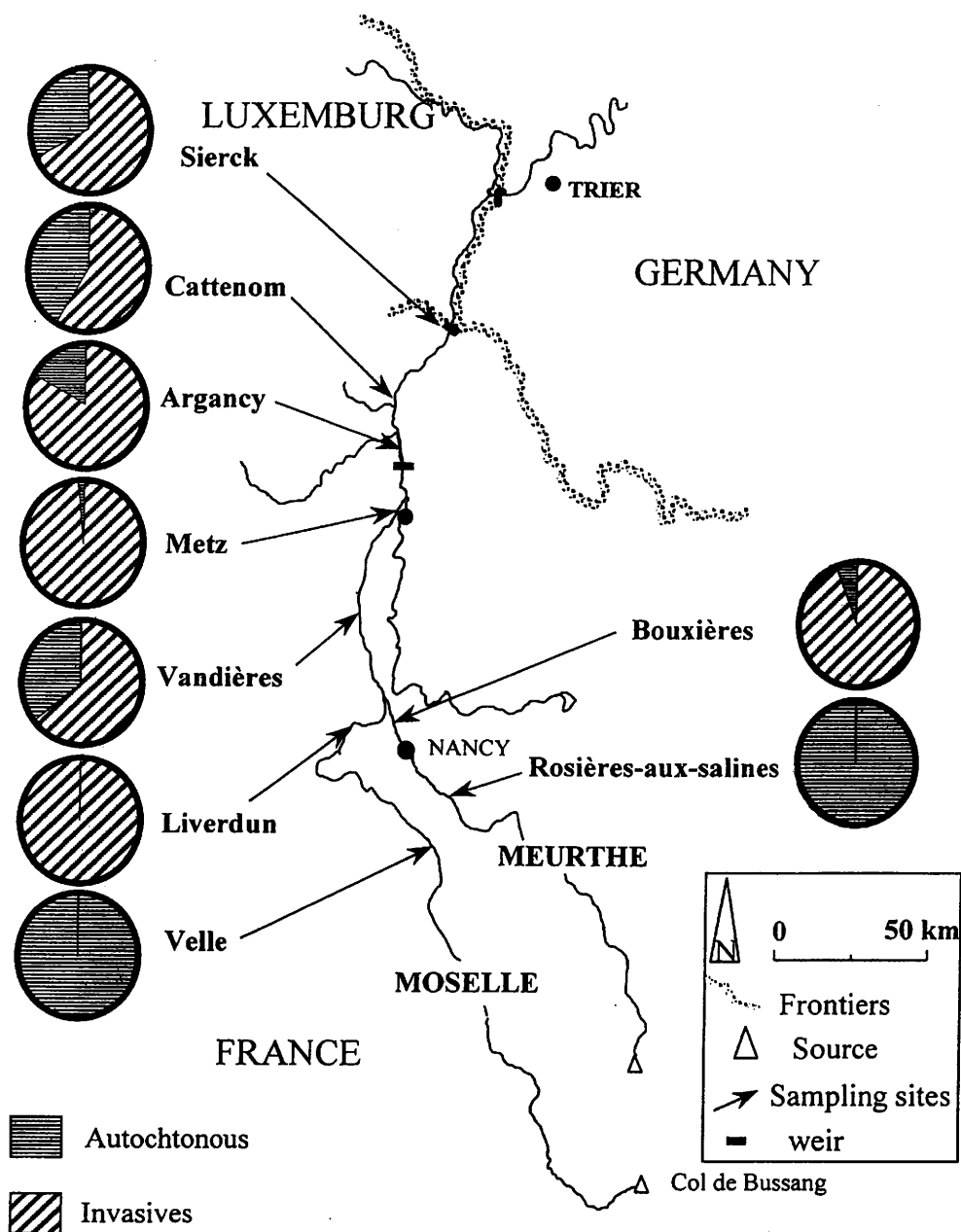


Fig. 1. Map showing sampling sites along the Moselle River and its tributary, the Meurthe. Pie charts show abundance of exotic amphipods from the Ponto-Caspian region (*Dikerogammarus villosus*, *D. haemobaphes*, *Corophium curvispinum*) based on at least 100 individuals collected per site, except at Vandières, Velle and Rosières-aux-Salines, where respectively 41, 19 and 7 specimens of Gammaridae were found.

Fig. 1. Carte montrant les sites échantillonnés le long de la Moselle et d'un de ses affluents, la Meurthe. Les camemberts montrent l'abondance relative des amphipodes exotiques originaires du bassin Ponto-Caspien (*Dikerogammarus villosus*, *D. haemobaphes*, *Corophium curvispinum*) basée sur au moins 100 individus par site, sauf à Vandières, Velle et Rosières-aux-Salines, où respectivement 41, 19 et 7 individus ont été trouvés.

microhabitats (aquatic vegetation and/or tree roots and/or organic debris) near the river bank. Sampling was carried out at each station until approximately 100 Gammaridae were caught. 41, 19 and 7 specimens of Gammaridae were found respectively at three stations : Vandières, Velle and Rosières-aux-Salines. Organic habitats were scarce within these sectors and did not shelter many Gammaridae. Formaldehyde and alcohol solutions, where gammarids natural coloration faded rapidly, cannot be used for preservation if the different morphs (see Nesemann et al. 1995, and "Results" section for description) have to be separated. So samples were frozen before separation and identification of the macroinvertebrates.

2.2. Examination of biological samples

The species were identified according to Carausu et al. (1955).

D. villosus specimens were measured to the nearest 0.1 mm from the base of the first antenna to the base of the telson under a stereomicroscope fitted with an eyepiece micrometer. Following Muskó (1993) on *D. haemobaphes*, animals longer than 5.4 mm were sexed (females on the basis of the presence of oostegites, males on the basis of the presence of sexual plates).

3. Results and discussion

In October 1999, *D. villosus* was observed in the River Moselle at each of the four prospected stations : Sierck-les-Bains, Cattenom, Argancy and Metz, and this species represents between 25 and 50 % of the Gammaridae population.

In June and July 2000, further study of macroinvertebrate communities led to the discovery that five different species of gammarids occur in the Moselle River : *Gammarus pulex*, *G. roeseli*, *G. tigrinus*, *Dikergammarus villosus* and *D. haemobaphes*. *G. pulex* is native of and widespread in Western Europe. *G. roeseli* was introduced in Western Europe in 1845, after the opening of the Ludwigskanal between the Rivers Rhine and Danube (Nesemann et al. 1995). The North American *G. tigrinus* was introduced into Germany (Weser and Werra River) as fish food in 1957 and progressively colonized the Rhine catchments (Van der Velde et al. 2000). These three species have coexisted in the French River Moselle since the 1990's. *Dikergammarus villosus* and *D. haemobaphes* are two Ponto-Caspian gammarid species which recently colonized the Rivers Main and Rhine. During this sampling program, the exotic amphipod Corophiidae *Coro-*

phium curvispinum, established in the River Moselle since 1994 (Bachmann et al. 1995), was also collected.

Focusing on *Dikergammarus villosus*, it occurred throughout the navigable sector of the River Moselle but was still absent from the upstream sector and from the Meurthe River. The Velle and Rosières-aux-Salines sampling stations did not shelter a great density of gammarids, only 19 and 7 specimens were found respectively. In macrophytes and organic debris near the banks, we observed proportions of *D. villosus* specimens ranging from 11.1 to 91.8 % of gammarids depending on the station sampled (Fig. 2). These proportions are valid for this kind of microhabitats, in summer, but could be different in the channel or in lotic habitats. *Dikergammarus haemobaphes* was found for the first time in the River Moselle, at two locations (Sierck-les-Bains and Liverdun) and in lower numbers than *D. villosus*. The two *Dikergammarus* species cohabited with an autochthonous species, *Gammarus pulex*, and with *Gammarus tigrinus*. *G. roeseli* and *Dikergammarus* were never found together in the River Moselle (Fig. 2).

The relative abundance of invasive amphipods was high in the navigable sector of the River Moselle. The absence of invasive species upstream could be explained by inadequate conditions for their establishment or the fact that individuals have not yet had the opportunity to move into this sector. The invasion of *D. villosus*, into the Moselle catchment and other French hydrosystems is considered to be still in progress. Specimens of this species were observed in various samples collected in summer 2000 in the Alsace Canal at Fessenheim, where it represents 90 % of gammarids, and in the River Rhône.

In the River Moselle, observations demonstrated that *D. villosus* can survive and develop in water with high levels of conductivity, up to 2000 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (Table 1). Considered as a brackish water species, *D. villosus* is salt-tolerant (Van der Velde et al. 2000) but also supports relatively low values of conductivity - mean of 328 $\mu\text{S}/\text{cm}$ at Liverdun - (Table 1). We noticed that *G. tigrinus* and *G. pulex* supported the high salinity at the Bouxières station with a conductivity level of at least 2965 $\mu\text{S}/\text{cm}$ for half of the year (median values) and a chloride concentration of 786 mg/l. For aquatic ecosystems colonized by *D. villosus*, Nesemann et al. (1995) suggested that its abundance depended on water discharge.

Exotic amphipod species represented between 60 and 100 % of amphipod specimens collected on the downstream sectors of the Rivers Moselle and

(5)

ESTABLISHMENT OF *DIKEROGAMMARUS VILLOSUS* IN THE MOSELLE RIVER

25

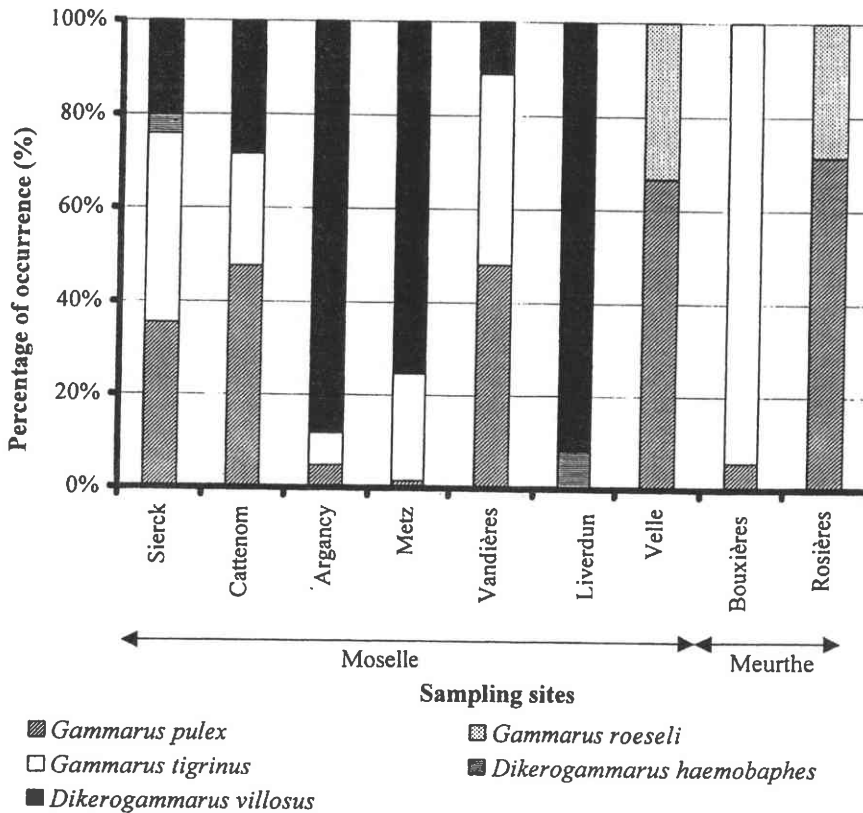


Fig. 2. Proportions of different gammarid species at each of the 9 sampling stations (Rivers Moselle and Meurthe).

Fig. 2. Proportions des différentes espèces de Gammaridae prélevées aux 9 stations d'échantillonnage (Moselle et Meurthe).

Meurthe (Fig. 1). Consequences of this massive establishment on species in place are not yet known. The largest individuals are usually the most aggressive and superior competitors (MacNeil et al. 1997). The large size of *D. villosus* relative to other freshwater amphipods is in part likely to explain its successful predatory behavior (Dick & Platvoet 2000). 270 specimens of this species were measured in the samples collected at Argancy. The mean length of individuals in the June sample was 10.6 mm, and the maximum size 15.7 mm (Table 2). The prevailing length of *D. villosus* was 9-13.5 mm, the percentage of adult specimens being very high (Fig. 3 ; Table 2). In other basins, adult males reached up to 30 mm total body length (Nesemann et al. 1995). Specimens with a maximum size of 21 mm were found in the Alsace Canal. Concerning the French River Moselle, lengths of *D. villosus* speci-

mens were the longest observed among the amphipods collected.

According to Nesemann et al. (1995), the coloration of living animals is highly variable. Three morphs of *D. villosus* (striped, melanic and amber) can be easily distinguished but this remarkable phenotypic plasticity was scarcely studied. The two dominant groups in number of individuals were by far the striped and the melanic morphs (52.8 and 39.9 % respectively) in the River Moselle. The sex ratio for each morph was generally about 1 : 1 (Table 2). The length distribution of the melanic specimens was significantly higher than that of the striped specimens ($p = 0.015$ %, Mann-Whitney test). The length distribution of the amber morph seemed to be the shortest, but only 9 individuals were measured. Nesemann et al. (1995) suggested that pale specimens had simply moulted more recently.

Table 2. Distribution by morph and sex of *Dikerogammarus villosus* samples from the River Moselle at Argancy in June 2000.
Tableau 2. Répartition par morphe et par sexe d'un échantillon de *Dikerogammarus villosus* de la Moselle à Argancy, en juin 2000.

	Morph	Proportion (%)	Male (%)	Female (%)	Length in mm Median (min.) (max.)
Adults			47.7	52.3	10.7 (5.5) (15.7)
	Striped	52.8	55.2	44.8	10.5 (5.5) (15.1)
	Melanic	39.9	49.1	50.9	11.3 (6.2) (15.7)
	Amber	3.3	44.4	55.6	9.9 (5.6) (13.1)
Youngs		4.1	-	-	4.35 (3.7) (5.3)

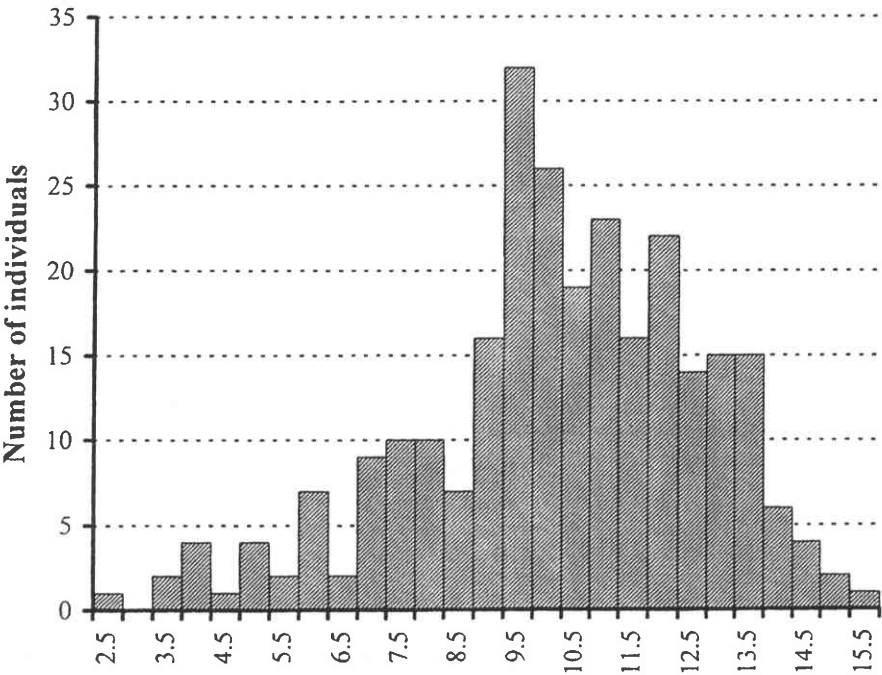


Fig. 3. Length-frequency histogram of *Dikerogammarus villosus* in the River Moselle at Argancy (sample of June 2000).
Fig. 3. Histogramme de distribution des tailles de *Dikerogammarus villosus* à Argancy, Moselle (échantillon de juin 2000).

4. Conclusion

Many Ponto-Caspian species colonized the River Moselle and *D. villosus*, recently established, seems to be already a prevailing amphipod species in terms of abundance, even if the river bottom heterogeneity was scarcely considered in our sampling program. The Ponto-Caspian basin could be clearly identified as a donor region considering its disproportionate contribution to the aquatic fauna of French Northeastern ecosystems.

The immigration of *Dikerogammarus villosus* is probably not stabilized in French hydrosystems and the extended range of this amphipod could reach many other waterways. *D. villosus* has a higher tolerance to high water temperature than *Gammarus roeseli* (Muskó 1992). Furthermore, *D. villosus* has a broad salinity tolerance, and can be found in the Azov Sea and in the estuaries of rivers discharging in the Black Sea (Bij de Vaate & Klink 1995). Due to a particular profile that could facilitate ballast water transport, this invertebrate was identified as a potential invader of worldwide waterways, and could become a cosmopolitan species, like the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* (Ricciardi & Rasmussen 1998, MacIsaac 1999).

In addition, particular biological traits, such as its reproductive capacity (Van der Velde et al. 2000), favors their rapid population growth in a new territory. Considering its biological and ecological characteristics, *Dikerogammarus villosus* will probably become a cosmopolitan species in large European rivers. Further researches are currently underway to define the life cycle of this amphipod in our ecosystems and the impact of its establishment on autochthonous macroinvertebrates.

Acknowledgments

We would like to thank the 'Banque de l'Eau Rhin-Meuse - Réseau National des Données sur l'Eau' for the physicochemical data. We are grateful to Dr. Ilona B. Muskó (Balaton Limnological Research, Hungary) and Dr. Abraham Bij de Vaate (RIZA, The Netherlands) for their help in obtaining documents on *Dikerogammarus* species.

References

- Bachmann V., Cegielka E., Wagner P., Usseglio-Polatera P. & Moreteau J.C. 1995. — Installation de l'Amphipode *Corophium curvispinum* et de la palourde asiatique *Corbicula* sp. Dans la partie française de la Moselle. *Hydroécol. Appl.*, 7 (1-2) : 185-190.
- Bij de Vaate A. & Greijdanus-Klaas M. 1990. — The Asiatic clam, *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Pelecypoda, Corbiculidae), a new immigrant in The Netherlands. *Bull. Zool. Mus. Amsterdam*, 12 (12) : 3-7.
- Bij de Vaate A. & Hulea O. 2000. — Range extension of the Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller 1774) in the River Danube : first record from Romania. *Lauterbornia*, 38 : 23-26.
- Bij De Vaate A. & Klink A.G. 1995. — *Dikerogammarus villosus* Sowinsky (Crustacea : Gammaridae) a new immigrant in the Dutch part of the Lower Rhine. *Lauterbornia*, 20 : 51-54.
- Carausus S., Doboreanu E. & Manolache C. 1955. — Amphipoda Forme salmastre si de apa dulce. In : Bodnariuc N. et al. (eds). *Fauna republicii populare romine 4, Crustacea 4*, Bucuresti : 1-407.
- Dick J.T.A. & Platvoet D. 2000. — Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. *Proc. R. Soc. Lond.*, B 267 : 977-983.
- MacIsaac H.J. 1999. — Biological invasions in Lake Erie : past, present and future : 305-322. In : M. Munawar, T. Edsall & I.F. Munawar (eds), *The State of Lake Erie (SOLE) - Past, Present and Future - A tribute to Drs. Joe Leach & Henry Regier*. Backhuys Publishers, The Netherlands : 533 p.
- MacNeil C., Dick J.T.A., & Elwood R.W. 1997. — The trophic ecology of freshwater *Gammarus* spp. (Crustacea : Amphipoda) : problems and perspectives concerning the functional feeding group concept. *Biol. Rev.*, 72 : 349-364.
- Muskó I.B. 1992. — Amphipoda species found in lake Balaton since 1987. *Miscnea. Zool. Hung.*, 7 : 59-64.
- Muskó I.B. 1993. — The life history of *Dikerogammarus haemobaphes* (EICHW.) (Crustacea : Amphipoda) living on macrophytes in Lake Balaton (Hungary). *Arch. Hydrobiol.*, 127 (2) : 227-238.
- Nesemann H., Pockl M. & Wittmann K.J. 1995. — Distribution of epigeal Malacostraca in the middle and upper Danube (Hungary, Austria, Germany). *Miscnea. Zool. Hung.*, 10 : 49-68.
- Ricciardi A. & MacIsaac H. J. 2000. — Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. *Trends Ecol. Evol.*, 15 : 62-65.
- Ricciardi A. & Rasmussen J. B. 1998. — Predicting the identity and impact of future biological invaders : a priority for aquatic resource management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55 : 1759-1765.
- Tittizer T. & Taxacher M. 1997. — Erstnachweis von *Corbicula fluminea fluminalis* (Müller 1774) (Corbiculidae, Mollusca) in der Donau. *Lauterbornia*, 31 : 103-107.
- Van der Velde G., Rajagopal S., Kelleher B., Muskó I.B., & Bij de Vaate A. 2000. — Ecological impacts of crustacean invaders : general considerations and examples from the Rhine river. *Crustacean Issues*, 12 : 3-33.

Annexe 1b :

**Life history traits of the invader *Dikerogammarus villosus*
(Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France**

Devin S., Piscart C., Beisel J.N. et Moreteau J.C.

International Review of Hydrobiology

2004 : 89(1) : 21-34

Internat. Rev. Hydrobiol.	89	2004	1	21–34
---------------------------	----	------	---	-------

DOI: 10.1002/iroh.200310667

SIMON DEVIN*, CHRISTOPHE PISCART, JEAN-NICOLAS BEISEL and JEAN-CLAUDE MORETEAU

Laboratory "Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes", Université de Metz, Campus Bridoux,
Avenue du Général Delestraint, 57070 Metz, France;
e-mail: devin@sciences.univ-metz.fr

Life History Traits of the Invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France

key words: biological invasions, Gammaridae, *Dikerogammarus villosus*, biological traits, population dynamics

Abstract

The latest threatening invader in European freshwaters is *Dikerogammarus villosus*, a large gammarid of Ponto-Caspian origin exhibiting a predatory behaviour. Its biology and population dynamics were studied over a one-year period in a recipient ecosystem to determine bio/ecological traits having facilitated its rapid establishment. The study revealed that *D. villosus* reaches sexual maturity early, at six mm in length, and produces three reproductive peaks, though the species reproduces all year long, hence reflecting its multivoltine character. The study also revealed a female-biased sex ratio, exceptional growth rates of up to 2.6 mm in two-weeks in spring, and one of the highest fecundities of Western Europe gammarids. *D. villosus* exhibits a biological profile suggesting that only a few individuals can rapidly establish a new population in a recipient ecosystem, and allow this gammarid to become cosmopolitan in the near future.

1. Introduction

Biological invasions in large rivers have been increasing worldwide over recent years at unprecedented rates, due to the intensification of shipping traffic and the high level of perturbation – chemical, physical and biological – of aquatic ecosystems (DEN HARTOG *et al.*, 1992). These two main factors have contributed to the breakdown of geographical and ecological barriers to the transfer of aquatic species. The invasion of a river by a species may have many consequences, as described by PARKER *et al.* (1999) and MOONEY and CLELAND (2001). The impact can be ecological, such as the modification of the river oxygen level (BACHMANN and USSEGLIO-POLATERA, 1999) and/or economic, with biofouling and impacts on fishing activities, and/or on public health, such as the epidemic of cholera in Peru in 1991 due to *Vibrio cholera* transported in ballast water (KOLAR and LODGE, 2001). Finally, biological invasions can influence species evolution through hybridisation and competitive exclusion (MOONEY and CLELAND, 2001).

Two taxonomic groups are particularly involved in freshwater biological invasions: molluscs, especially bivalves, and crustaceans, especially amphipods. In Western Europe, the latest invader is a gammarid amphipod, *Dikerogammarus villosus* SOWINSKI. This large species (30 mm in its native area, NESEMANN *et al.*, 1995) shows a variable morphology (PIATAKOVA and TARASOV, 1996) and coloration (NESEMANN *et al.*, 1995; DEVIN *et al.*, 2001). It has been spreading rapidly into European hydrosystems from its origin in the Danube estuary. It began invading the Danube River in or about 1989, reaching the Austro-Ger-

* Corresponding author

man border by 1992 (NESEMANN *et al.*, 1995), the Rhine estuary by 1995 (BIJ DE VAATE and KLINK, 1995) and the Moselle River by 1999 (DEVIN *et al.*, 2001). It is also suspected to be the next successful invader of the North-American Great Lakes (RICCIARDI and RASMUSSEN, 1998; BRUIJS *et al.*, 2001), after *Echinogammarus ischnus* STEBBING (WITT *et al.*, 1997). It belongs to the pool of invading species from the Ponto-Caspian basin (GRIGOROVICH *et al.*, 2002), such as the bivalve *Dreissena polymorpha* PALLAS and the amphipod *Chelicorophium curvispinum* SARS. This basin is often associated with invasion events because of its erratic hydrology and variable salinity, and current trading patterns between it and western European hydrosystems (RICCIARDI and MACISAAC, 2000).

An invasion process can be divided into three stages: arrival, establishment and integration (VERMEIJ, 1996; WILLIAMSON, 1996). The arrival and the establishment of *D. villosus* in Western Europe have occurred, and in each colonised ecosystem, the species is widespread and abundant. Following the definition by KOLAR and LODGE (2001), it gives to *D. villosus* the status of an invasive species. Despite its importance as a threat to aquatic ecosystems, the biological factors underlying the colonisation success of *D. villosus* remain poorly studied. Recent studies have shown that the species can tolerate a wide range of temperature (up to 23 °C) and salinity (up to 20‰) (BRUIJS *et al.*, 2001), and can have a major predatory impact on macroinvertebrates (DICK and PLATVOET, 2000; DICK *et al.*, 2002). However, data on the biology of *D. villosus* are scarce (MORDUKHAI-BOLTOVSKOI, 1949; CIOLPAN, 1987; MUSKÓ, 1989, 1990).

The aim of the present study was to investigate the life history traits of *D. villosus* that may have contributed to its spread in an area of recent colonisation. To this end, we carried out a one-year survey of the population dynamics of *D. villosus* in the Moselle River.

2. Materials and Method

2.1. Population Dynamics

We studied the population dynamics of *D. villosus* from December 2000 to December 2001 in the Moselle River, near Metz (49°12' N, 6°12' E), in Northeastern France. Samples were obtained using six artificial substrates made of plastic, with volumes of 5 liters and aperture surfaces of 122 cm², filled with cobbles. The location was always the same: an area with both mineral and organic substrates, to limit the selectivity of our artificial substrates. They were deposited on the river bottom, between 0.5 and 1 m in depth, within 2 m from the bank, for one month. In order to collect a minimum of 300 specimens of *D. villosus* for each sampling date, it was necessary to collect additional samples using a handnet (500 µm mesh size) in several mesohabitats (roots, macrophytes, boulders and cobbles) in the vicinity of our artificial substrates. *D. villosus* were collected monthly in fall and winter, and twice each month in spring and summer. In the laboratory, the traps were washed and the *D. villosus* removed. The gammarids were frozen (-25 °C) shortly after collection in order to preserve their individual coloration.

The river temperature was recorded on each sampling occasion. Main physicochemical parameters for our study site were obtained from a regional freshwater database, the 'Banque de l'Eau Rhin-Meuse - Réseau National des Données sur l'Eau'. Conductivity fluctuated from 576 to 1630 µS cm⁻¹, pH from 7.4 to 8, BOD5 from 2 to 3 mg l⁻¹ and COD from 10 to 31 µg l⁻¹ in 2001.

Each individual was measured from the tip of the rostrum to the base of the telson with a stereomicroscope fitted with an eye-piece micrometer. Individuals below three mm were not taken into account in this study because species identification criterias were not fully developed. All specimens below six mm were classified as juveniles. Individuals larger than six mm were sexed, based on sexual dimorphism, with males showing densely setose antennae and gnathopods. Females were examined to determine whether their brood pouches were empty or not (ovigerous females). The pattern of coloration was also considered: although the genetic status of the coloration patterns is unknown, biological characteristics could be different between them. Our description is based on NESEMANN *et al.* (1995), with some modifications: laterally striped, thereafter referred to as Type 1, spotted (Type 2), melanistic

(Type 3), melanic or amber with a dorsal stripe (Type 4), and lastly, amber (Type 5). The coefficient of variation (CV, the standard deviation expressed as a percentage of the mean) of the proportion of each type was calculated.

The proportion of juveniles was smoothed to improved determination of the reproduction peaks. The BHATTACHARYA method (1967) was used to separate each length-frequency distribution into Gaussian components for each sampling date. Cohorts could then be followed from one sample to another. – One-tailed binomial tests were applied in the analysis of sex-ratio data. To perform the statistical analysis of growth data, we determined the specific growth increment (growth increment – initial length of the cohort ratio) of males and females for each season.

2.2. Determination of Fecundity and Hatching Length

The fecundity of individuals from population samples could not be studied because brood pouches often broke when frozen and the eggs were lost, leading to unreliable estimates. Therefore, a sample was taken exclusively of recognizable ovigerous females in June 2001 in the Moselle River in Metz (49°7'6" N, 6°10' E). Females of all size classes were sought in order to establish a length/egg number relationships. Each individual was isolated in a separate test tube. Under a stereomicroscope, the brood pouch was opened and the number of eggs counted. The females were also measured and their coloration was recorded to determine whether fecundity varied in relation to colour type. To compare the fecundity of the four types, a logarithmic transformation was applied to linearize data and perform a covariance analysis. To determine hatching length, ovigerous females were collected and kept alive in separate enclosures until the eggs hatched. Females and juveniles were then stored frozen until their lengths could be measured.

3. Results

3.1. Population Structure and Sex Ratio

D. villosus males were longer than females, the uppermost length classes often being constituted exclusively of males (Fig. 1). The mean lengths (mean $\pm$ standard deviation) were 11.4 ± 3 mm for males and 9.6 ± 2.3 mm for females in 2001 (one-tailed t test: $t_{6804} = 27.03$, $p < 0.001$), while maximum lengths were 22.2 mm for males and 18.4 mm for females.

Juveniles were present all year long, although their frequency was highly variable. From December 2000 to March 2001, adult females dominated the population and the distribution tended to be unimodal. The frequency of juveniles increased greatly in April and the population structure became multimodal, with large adults becoming less frequent. This shift was probably the consequence of the death of overwintering individuals. The size structure often shifted progressively from multimodal to unimodal.

An overall Chi-square test showed that the proportions of each colour type were variable throughout the year ($\chi^2_4 = 1771.2$ $p < 0.001$), with relative abundance (mean $\pm$ standard deviation) of 0.179 ± 0.032 , 0.323 ± 0.028 , 0.253 ± 0.041 , 0.21 ± 0.050 and 0.034 ± 0.017 for types 1 to 5, respectively (Fig. 2). The type 2 (spotted) morph was the most stable (CV = 8.3%), while the rare type 5 was the most variable (CV = 48.6%).

The mean proportion of females in the adult population from December 2000 to December 2001 was 0.60 ± 0.03 . From December 2000 to May 2001, the proportion of males decreased, with females representing 69.5% of the whole population in mid-May. After an increase of the proportion of males to 45.6% in mid-June, the sex-ratio stabilized and there were about 59% of females in the population. Except for type 5, there was a significant female-biased sex-ratio within each colour (one-tailed binomial test, $4.38 < z < 11.31$, $p < 0.001$ for type 1 to 4, and $z = 1.42$, $p = 0.078$ for type 5).

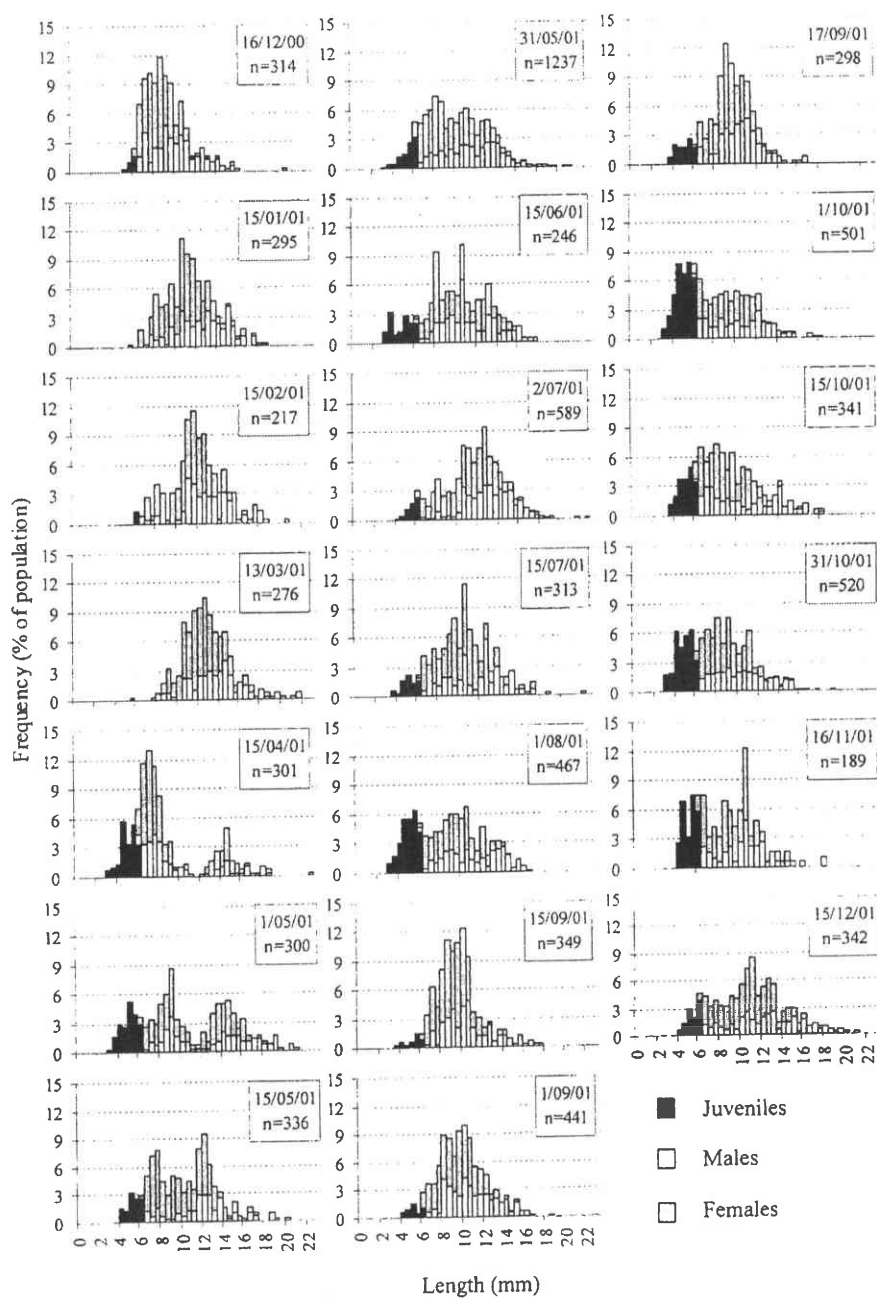


Figure 1. Size distribution of *Dikerogammarus villosus* from December 2000 to December 2001 in the Moselle River at Argancy. *n* corresponds to the number of individuals measured.

Life History Traits of *Dikerogammarus villosus*

25

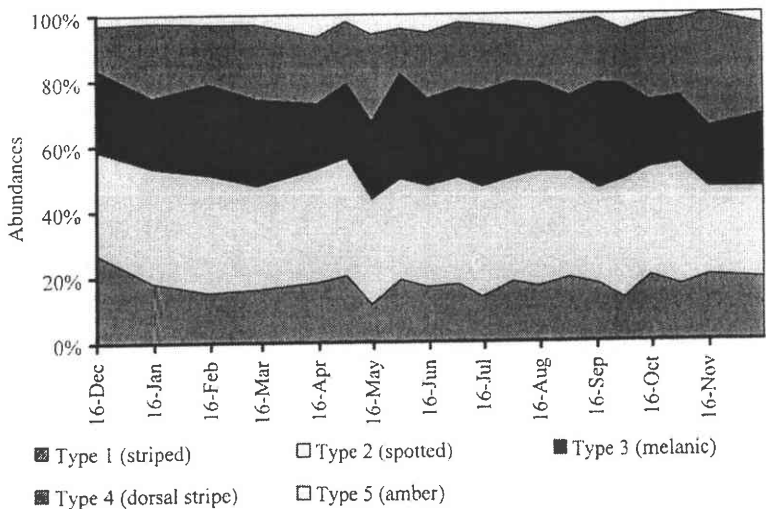


Figure 2. Relative abundance of the five coloration patterns of *D. villosus*.

3.2. Reproduction Period

Ovigerous females as small as 6 mm were found during the yearly survey. However, among the 199 breeding females collected in the fecundity samples, none was less than 7.5 mm and only four were below 9 mm. A comparison of the size frequencies of all females and breeding females showed that the majority in the size classes between 6 and 9 mm were not ovigerous (Fig. 3).

Breeding females were present all year round (Table 1). This percentage of ovigerous females was not correlated either with the percentage of juveniles (Fig. 4) or water temperature (Fig. 5).

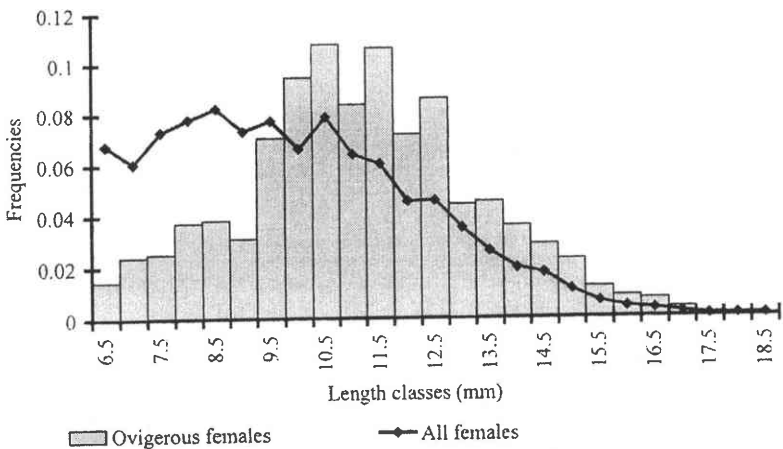


Figure 3. Size distribution of ovigerous females and of all females from December 2000 to December 2001.

Table 1. Variation of the sex-ratio of *D. villosus* in the Moselle River between December 2000 and December 2001, and results of one-tailed binomial test. The ovigerous females proportions are given within the whole sexually mature population. *N*: number of sexually matures individuals in each sample.

	<i>N</i>	Proportion			Sex-ratio
		Ovigerous females	Females	Males	
16-Dec-00	306	0.062	0.575	0.425	1.354**
15-Jan-01	294	0.126	0.602	0.398	1.513***
15-Feb-01	214	0.051	0.603	0.397	1.518**
13-Mar-01	275	0.131	0.636	0.364	1.75***
15-Apr-01	239	0.079	0.632	0.368	1.716***
01-May-01	240	0.179	0.604	0.396	1.526***
15-May-01	299	0.137	0.696	0.304	2.286***
31-May-01	1121	0.202	0.619	0.381	1.625***
15-Jun-01	213	0.117	0.545	0.455	1.196 ns
02-Jul-01	554	0.123	0.579	0.421	1.378***
15-Jul-01	289	0.170	0.616	0.384	1.604***
01-Aug-01	337	0.116	0.579	0.421	1.373**
15-Aug-01	335	0.140	0.621	0.379	1.638***
01-Sep-01	421	0.154	0.572	0.428	1.339**
17-Sep-01	267	0.127	0.581	0.419	1.384**
01-Oct-01	316	0.092	0.563	0.437	1.29*
15-Oct-01	275	0.025	0.593	0.407	1.455**
31-Oct-01	366	0.049	0.585	0.415	1.408***
16-Nov-01	140	0.057	0.600	0.400	1.5*
15-Dec-01	305	0.046	0.613	0.387	1.585***

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; ns: non significant.

The frequencies of juveniles and median length of breeding females varied throughout the year (Fig. 4). Significant variations in length were calculated with the median test (SOKAL and ROLF, 1995). Following a continuous increase in median ovigerous female length from December 2000 to the mid-April 2001 (9.4 to 13.4 mm, $p = 0.0158$), there was a decrease to 10.3 mm in June ($p < 0.0001$). A similar decrease occurred from 12.15 mm in July to 9.75 mm in mid-August ($p < 0.0001$). Two months after the spring decrease and 1.5 months after that of summer, the second and third peaks of juveniles were observed, the latter starting in October was finished in mid-November.

From December 2000 to March 2001, the frequency of juveniles was at its lowest level, amounting to less than five percent of the population (Fig. 1 and 4). Then, from April to mid-November, three peaks of juveniles were observed, centred in mid-April, August and mid-October. The last peak decreased slowly, with more than 10% of juveniles in mid-December. No particular increase in breeding females proportion was seen before April (Table 1), thus it could not explain the first peak of juveniles (Fig. 4), but both temperature and chlorophyll *a* concentration were increasing (Fig. 5). The results also showed that the period when the juveniles were most abundant was not in spring or summer, but in autumn. This phenomenon coincided with high water temperatures that persisted until December (Fig. 5).

Life History Traits of *Dikerogammarus villosus*

27

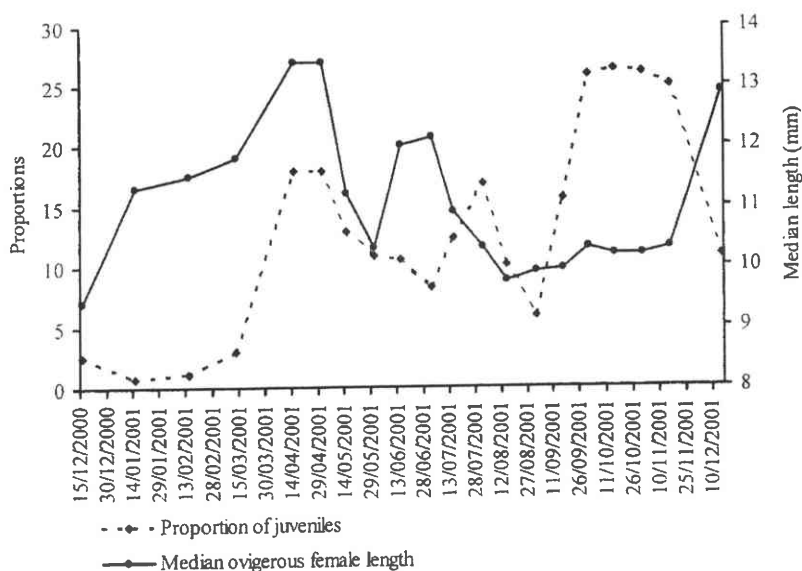


Figure 4. Variation in the median length of *D. villosus* ovigerous females throughout the reproduction period and comparison with the proportion of juveniles within the population.

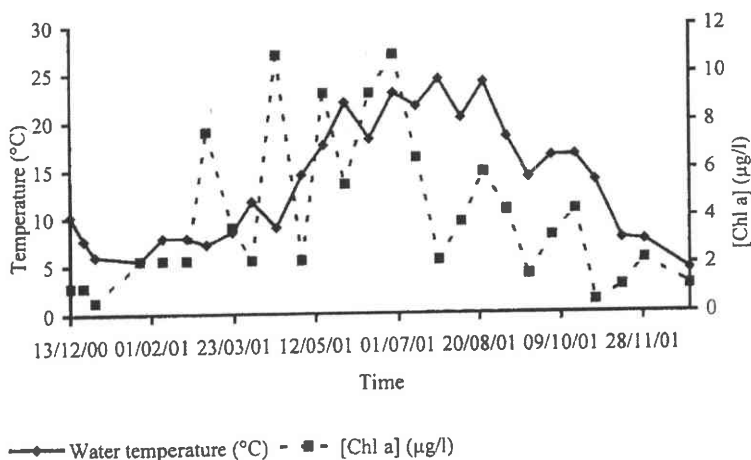


Figure 5. Variation of chlorophyll *a* concentrations and water temperature from December 2000 to December 2001.

3.3. Fecundity and Hatching Length

In order to study the fecundity of *D. villosus*, the population was separated into four groups corresponding to the different coloration types. It was very difficult to find enough type 5 (amber) breeding females to perform statistical analyses, so they were excluded from the fecundity study (Fig. 6). A difference between the slopes was found (covariance analysis, $F_{3,194} = 6.304$, $p = 0.0006$). However, after excluding type 1, there was no difference between slopes (covariance analysis, $F_{2,155} = 0.671$, $p = 0.513$), but the intercept for type 3 was significantly different from that for the two remaining types.

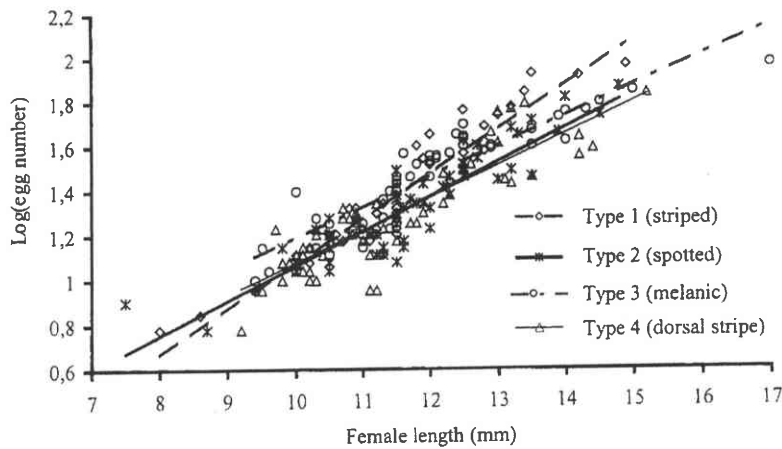


Figure 6. Fecundity of the four main colouration patterns of *D. villosus*, and general regression for the whole population. Equations linking the egg number E to the ovigerous female length F_{ol} are: Type 1: $E_1 = 0.00008 \cdot F_{ol}^{5.1846}$ ($R^2 = 0.8766$), Type 2, 3 and 4: $E_{2,3,4} = 0.0011 \cdot F_{ol}^{4.0426}$ ($R_2 = 0.7024$).

The fecundity of *D. villosus* can thus be described by two power function relationships between egg number and female length: the first one for the type 1, and the second for the three remaining types.

The mean hatching length was calculated with the 167 newborns of eight *D. villosus* females ranging from 10 to 14.2 mm in length. The mean hatching length was 1.84 ± 0.2 mm.

3.4. Growth

As shown in the length frequencies histograms (Fig. 1), *D. villosus* growth seemed to be very rapid. While reproduction occurred all year long, the existence of reproductive peaks made the decomposition of length frequencies histograms into gaussian component possible with the BHATTACHARYA method (1967). Based upon the mean length of cohorts, it was observed that in winter females were growing between 2.2 and 2.9 mm in one month (when water temperature ranged from 5.5 to 10.5 °C), whereas males grew from 1.3 to 1.6 mm (Table 2). Thus, females were growing faster than males (one-tailed t test, $t_4 = 4.354$, $p = 0.005$). In spring, when water temperature ranged from 14.5 to 22 °C, growth rate was not statistically different between males and females (one-tailed t test, $t_5 = 0.460$, $p = 0.332$). In addition, in spring, individuals were growing twice faster than in winter (one-tailed t test, $t_5 = 2.201$, $p = 0.039$ for females and $t_4 = 3.134$, $p = 0.017$ for males). The different growth rates of males and females, higher for females, could explain the transition between the plurimodal and the unimodal structures, with overlapping cohorts. Life spans could not be precisely estimated from length frequencies histograms owing to the difficulty of following a cohort from hatching to death.

Table 2. Mean cohort length and growth increment for males and females during winter (four week period) and spring (two week period). Lengths are given in mm. The specific growth rate is the growth increment divided by the initial length of the individuals.

Females				Males			
16/12/00	15/01/01	Growth increment (mm in 4 weeks)		16/12/00	15/01/01	Growth increment (mm in 4 weeks)	
		absolute	specific			absolute	specific
6.4	8.6	2.2	0.344	7.1	8.5	1.4	0.197
8.2	11.1	2.9	0.354	9.3	10.6	1.3	0.140
10.4	13.1	2.7	0.260	11.5	13.1	1.6	0.139

Females				Males			
01/06/01	15/06/01	Growth increment (mm in 2 weeks)		01/06/01	15/06/01	Growth increment (mm in 2 weeks)	
		absolute	specific			absolute	specific
6.6	8.4	1.8	0.273		8.4*		
8.1	10.4	2.3	0.284	8.2	10.6	2.4	0.293
10.4	12.8	2.4	0.231	10.8	13	2.2	0.204
12.4	14.4	2	0.161	13.5	15.5	2	0.148
14.5**							

*: New cohort;

**: Last date when the cohort is present.

4. Discussion

4.1. Population Structure and Sex-Ratio

The maximum length of *D. villosus* found in the Moselle River was below the maximum size recorded for the species, which is 30 mm in its native area (NESEMAN *et al.*, 1995). MUSKÓ's (1989) study of *D. villosus* living on macrophytes in Lake Balaton found no specimen longer than 10 mm, but this may have been due to the substratum sampled, as the smallest *D. villosus* were observed in macrophytes (personal observation). DESSAIX (1986) observed lengths of up to 12.5 mm for *G. pulex* L. in the Rhône River, while CHAMBERS (1977) rarely found *G. tigrinus* SEXTON above 13 mm (though no *G. tigrinus* individuals longer than 9.7 mm were found near Metz). *D. villosus* is thus larger than co-occurring Gammaridae in eastern France. This could give *D. villosus* a competitive advantage over species of the same family, at least in the Moselle River, and lead to intraguild predation (DICK *et al.*, 1999).

In an invasion process, a female-biased sex-ratio could be advantageous for the species, because it increases the reproductive capacity of the population. CIOLPAN (1987), studying reproduction of *D. villosus* in the Danube River, found similar proportions of each sex in spring and summer, but more females in autumn and winter. In our study, the females always dominated the population. Two hypotheses could explain this female-biased sex-ratio. Males, which are larger than females, are more exposed to fish predation (MUSKÓ, 1993). *D. villosus*, especially large ones, represent an important part of the diet of fishes in the Rhine River (mean length of 14.3 mm for prey of eels, KELLEHER *et al.*, 1998, 2000). Predation by fish is probably more important during the period from the end of winter to early

spring, when other food resources have been depleted. The disappearance of the largest individuals, essentially males, during these months can be seen as a confirmation of the impact of fish predation on the sex-ratio. An alternative explanation could be the existence of feminising bacteria, as observed in *G. duebeni* LILLJEBORG (KELLY *et al.*, 2001).

A balanced sex-ratio was observed only in mid June. This might be due to equal proportions of males and females among juveniles born between mid-April and mid-May then reaching sexual maturity. The sex ratio remained stable until the end of the year, with about 59% of females in the population.

4.2. Reproduction Period

The smallest ovigerous females were 6 mm in length. Only two other species present in Western Europe rivers hydrosystems, *G. tigrinus* and *E. ischnus*, reach sexual maturity at a smaller size, but they are smaller species. *D. villosus* reaches sexual maturity at the same length as *G. pulex* (6 mm, HYNES, 1955) and *G. fossarum* KOCH (6.5 mm, PÖCKL, 1995), and between 1 to 3 mm less than the other species (8.5 mm for *G. roeselii* GERVAIS, PÖCKL, 1995, 7 mm for *G. duebeni*, HYNES, 1954). Given its much larger adult size, *D. villosus* shows particularly early sexual maturity that may allow for a larger number of generations per year. This biological trait, combined with a rapid growth rate, gives *D. villosus* a short generation time.

D. villosus females reached sexual maturity as early as 6 mm, but either this was the case for only a small part of the population, or these females were not the chosen by the males for reproduction, perhaps owing to their smaller egg number: due to the unbalanced sex ratio, males could choose larger females. Above 10 mm, for a given size class, the proportion of ovigerous females followed the proportion of total females.

Breeding females were present at each date, but in highly variable frequencies, as observed by CIOLPAN (1987). These frequencies were not correlated to chlorophyll *a* concentration, whereas it was observed for the amphipod *C. curvispinum* (RAJAGOPAL *et al.*, 1999). However, as *D. villosus* appears to be predaceous (DICK and PLATVOET, 2000, DICK *et al.*, 2002), chlorophyll *a* is not the best way to estimate food availability. In addition, those frequencies did not coincide with the reproductive peaks. KEVREKIDIS and KOUKOURAS (1988/89) also found peaks in breeding females that were not followed by an important release of juveniles. Thus the change in the percentage of ovigerous females does not explain the surge in abundance of juveniles. However, the first peak appeared after an increase in temperature and chlorophyll *a* concentration. It is therefore possible that April was the first time in the year when newly-hatched juveniles could survive.

Juveniles were best represented in autumn. Others studies dealing with population dynamics of amphipod species have also shown this peak of juveniles in October and November (CLEMENS, 1950; HYNES, 1955; MUSKÓ, 1993, 2000; COSTA and COSTA, 1999; RAJAGOPAL *et al.*, 1999). This peak allows overwintering of a large number of individuals.

From December 2000 to April 2001, when no massive reproduction occurred, individuals continued to grow, as evidenced by an increase in the median ovigerous female length. The average length of the juveniles of April was 4.75 mm. It takes one month for these juveniles to become mature females (Table 2) and take part in the reproduction, involving a decrease in median ovigerous female length. After their reproduction, the incubation of eggs requires one more month (21 days at 15 °C, 15 days at 18 °C and only seven days at 24 °C for *Gammarus fasciatus*, CLEMENS, 1950). The hatching length of *D. villosus* juveniles was 1.8 mm, and the juveniles of the peak of August got a mean length of 4.7 mm. The time needed to achieve this growth is about one month (Table 2). The second peak of juveniles occurred 3 months after the first one, and it is approximately the time necessary for the recruitment of juveniles, their reproduction, the incubation of eggs and the growth of their

offspring, thus the second peak of juveniles was probably also the second generation of the year. The third peak occurred only two months after the second: the time allowed for each step is shorter than between the two first peaks, but it can be explained by the increase in water temperature. It can be concluded that *D. villosus* is a multivoltine species, similar to other species of Gammaridae (CLEMENS, 1950; SAINTE-MARIE, 1991; COSTA and COSTA, 1999).

4.3. Fecundity and Hatching Length

A significant power function relationship was found between female length and the egg number carried (Fig. 6), as in other amphipod fecundity studies (MUSKÓ, 1993; COSTA and COSTA, 1999). Type 1 individuals are the most fecund, with a mean egg number above 30, while the three other types averaged about 26 eggs per female. CIOLPAN (1987) found 38.1 and MUSKÓ (1989) between 8 and 17.5 as the mean egg number per female. However, these studies did not establish relationships between egg number and female length.

D. villosus appears to be one of the most fecund Gammaridae in the Moselle River and in other western European hydrosystems (SAINTE-MARIE, 1991), except for *Gammarus tigrinus*, another exotic amphipod introduced in the 1960's (between 28.7 and 48 eggs per female, CHAMBERS, 1977). Combined with its short generation time, we can conclude that *D. villosus* is one of the most productive species of freshwater Gammaridae.

Finally, our results also show that newborn length is not longer in *D. villosus* than in smaller species, which average between 1.5 and 2 mm for *G. fossarum* and *G. roeselii* (PÖCKL, 1995), 1.5 mm for *G. tigrinus* (CHAMBERS, 1977) and 2 mm for *G. pulex* (GEE, 1988). *D. villosus* juveniles are small compared to adult body length. This may allow for a higher number of eggs per female (GLAZIER, 2000), which is confirmed by our fecundity study. These biological traits (e.g. high fecundity and high growth rate) appears to contribute to the successful spread of *D. villosus* in new ecosystems.

4.4. Growth

According to measured growth rates and hatching size, sexual maturity would be reached in one month in spring and summer when water temperature reaches 21 °C. At similar temperatures, CLEMENS (1950) found that seven moults were necessary for *G. fasciatus*, and that the mean time to complete this cycle was 52.7 days. For temperatures between 10 °C and 15 °C, females of *G. pulex* take three to four months to mature (HYNES, 1955), and only two months for *D. villosus* females. Thus it seems that the growth of *D. villosus* is faster than that of other gammarids, conferring another competitive advantage to this invasive species.

5. Prospects for Future Research

The success or failure of an invasion depends on several key factors: (1) the presence of exotic species of the same origin (invasional meltdown theory of SIMBERLOFF and VAN HOLLE, 1999), (2) the suitability of the abiotic environment and (3) the biological and ecological traits of the species. An understanding of biological and life history traits is absolutely necessary in order to estimate the invading potential of a species (WILLIAMSON and FITTER, 1996; KOLAR and LODGE, 2001) and the impacts of the new species on the recipient ecosystem (RICCIARDI and RASMUSSEN, 1998; PARKER *et al.*, 1999; RICCIARDI *et al.*, 2000). The general characteristics of aquatic invasive species were reviewed (RICCIARDI and RASMUSSEN, 1998), and defined for crustacean invaders (VAN DER VELDE *et al.*, 2000). Accord-

ding to these criteria, *D. villosus* shows seven major traits (short generation time, rapid growth and early sexual maturity, high fecundity, larger than most related species, euryoecious and eurytopic) that may render the species invasion capability. The female-biased sex-ratio is another characteristic that could have favoured successful establishment. It could be useful to lead such surveys in ecosystems with different physicochemical characteristics to determine if the biological traits, thus the invading potentialities, of *D. villosus* are confirmed. All these biological traits are enabling *D. villosus* to become a major component of the benthic macroinvertebrate compartment. Its ecology must be studied further in order to predict how freshwater ecosystems receiving these gammarids will be impacted.

6. Acknowledgements

We would like to thank the 'Banque de l'Eau Rhin-Meuse – Réseau National des Données sur l'Eau' for the physicochemical data and ANNA CARTIER for her linguistic corrections. This study is supported by the 'Ministère de l'Aménagement du territoire et de l'Environnement', as part of the INVABIO – Biological Invasions 2001–2003 program.

7. References

- BACHMANN, V. and P. USSEGLIO-POLATERA, 1999: Contribution of the macrobenthic compartment to the oxygen budget of a large regulated river: the Mosel. – *Hydrobiologia* **410**: 39–46.
- BHATTACHARYA, C. G., 1967: A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. – *Biometrics* **23**: 115–135.
- BIJ DE VAATE, A. and A. G. KLINK, 1995: *Dikerogammarus villosus* SOWINSKY Crustacea: Gammaridae a new immigrant in the Dutch part of the Lower Rhine. – *Lauterbornia* **20**: 51–54.
- BRUIJS, M. C. M., B. KELLEHER, G. VAN DER VELDE and A. BIJ DE VAATE, 2001: Oxygen consumption, temperature and salinity tolerance of the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus*: indicators of further dispersal via ballast water transport. – *Arch. Hydrobiol.* **152**: 633–646.
- CHAMBERS, M. R., 1977: The population ecology of *Gammarus tigrinus* (SEXTON) in the reed beds of the Tjeukemeer. – *Hydrobiologia* **53**: 155–164.
- CIOLPAN, O., 1987: Zur Fortpflanzung von *Dikerogammarus villosus* Sow. MART. Crustacea-Amphipoda im Eisernes Tor – Stausee Bahna-Golf, 1983–1984. – *Revue Roumaine de Biologie* **32**: 71–74.
- CLEMENS, P., 1950: Life cycle and Ecology of *Gammarus fasciatus* SAY. – Franz Theodore Stone Institute of Hydrobiology, Contrib. No. 12. Ohio State University 63 pp.
- COSTA, F. O. and M. H. COSTA, 1999: Life history of the amphipod *Gammarus locusta* in the Sado estuary Portugal. – *Acta Oecol.* **20**: 305–314.
- DEN HARTOG, C., F. W. B. VAN DEN BRINK and G. VAN DER VELDE, 1992: Why was the invasion of the river Rhine by *Corophium curvispinum* and *Corbicula* species so successful? – *J. Nat. Hist.* **26**: 1121–1129.
- DESSAIX, J., 1986: Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône Français 27. Dynamique des populations de gammarides. – *Arch. Hydrobiol.* **106**: 541–558.
- DEVIN, S., J.-N. BEISEL, V. BACHMANN and J. C. MORETEAU, 2001: *Dikerogammarus villosus* Amphipoda: Gammaridae: Another invasive species newly established in the Moselle River and French hydrosystems. – *Annls. Limnol.* – *Int. J. Limnol.* **37**: 21–27.
- DICK, J. T. A., W. I. MONTGOMERY and R. W. ELWOOD, 1999: Intraguild predation may explain an amphipod replacement: evidence from laboratory populations. – *Journal of Zoology of London* **249**: 463–468.
- DICK, J. T. A. and D. PLATVOET, 2000: Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. – *P. Roy. Soc. Lond. B Biol.* **267**: 977–983.
- DICK, J. T. A., D. PLATVOET and D. W. KELLY, 2002: Predatory impact of the freshwater invader, *Dikerogammarus villosus* Crustacea: Amphipoda. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **59**: 1078–1084.
- GEE, J. H. R., 1988: Population dynamics and morphometrics of *Gammarus pulex* L.: Evidence of seasonal food limitation in a freshwater detritivore. – *Freshwater Biol.* **19**: 333–343.

- GLAZIER, D. S., 2000: Smaller amphipod mothers show stronger trade-offs between offspring size and number. – *Ecol. Lett.* **3**: 142–149.
- GRIGOROVICH, I. A., H. J. MACISAAC, N. V. SHADRIN and E. L. MILLS, 2002: Patterns and mechanisms of aquatic invertebrate introductions in the Ponto-Caspian region. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **59**: 1189–1208.
- HYNES, H. B. N., 1954: The ecology of *Gammarus duebeni* LILLJEBORG and its occurrence in fresh water in Western Britain. – *J. Anim. Ecol.* **23**: 38–84.
- HYNES, H. B. N., 1955: The reproductive cycle of some British freshwater Gammaridae. – *J. Anim. Ecol.* **24**: 352–387.
- KELLEHER, B., P. J. M. BERGERS, F. W. B. VAN DEN BRINK, F. W. B. GILLER, G. VAN DER VELDE and A. BIJ DE VAATE, 1998: Effects of exotic amphipod invasions on fish diet in the Lower Rhine. – *Arch. Hydrobiol.* **143**: 363–382.
- KELLEHER, B., G. VAN DER VELDE, P. S. GILLER and A. BIJ DE VAATE, 2000: Dominant role of exotic invertebrates, mainly Crustacea, in diets of fish in the lower Rhine River. – *Crustacean Issues* **12**: 35–46.
- KELLY, A., A. M. DUNN and M. J. HATCHER, 2001: Population dynamics of a vertically transmitted, parasitic sex ratio distorter and its amphipod host. – *Oikos* **94**: 392–402.
- KEVREKIDIS, T. and A. KOUKOURAS, 1988/89: Life cycle and reproduction of *Gammarus aequicauda* Crustacea: Amphipoda in the Evros delta NE Greece. – *Israel Journal of Zoology* **35**: 137–149.
- KOLAR, C. S. and D. M. LODGE, 2001: Progress in invasion biology: predicting invaders. – *Trends Ecol. Evol.* **16**: 199–204.
- MOONEY, H. A. and E. E. CLELAND, 2001: The evolutionary impact of invasive species. – *P. Natl Acad. Sci. USA* **98**: 5446–5451.
- MORDUKHAI-BOLTOVSKOI, F. D., 1949: The life cycle of some Caspian gammarids. – *Dokl. Akad. Nauk. SSSR* **66**: 997–999 (In Russian).
- MUSKÓ, I. B., 1989: Amphipoda Crustacea in the Littoral Zone of Lake Balaton Hungary. Qualitative and quantitative studies. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **74**: 195–205.
- MUSKÓ, I. B., 1990: Qualitative and quantitative relationships of Amphipoda (Crustacea) living on macrophytes in Lake Balaton (Hungary). – *Hydrobiologia* **191**: 269–274.
- MUSKÓ, I. B., 1993: The life history of *Dikerogammarus haemobaphes* EICHW. Crustacea: Amphipoda living on macrophytes in Lake Balaton Hungary. – *Arch. Hydrobiol.* **127**: 227–238.
- MUSKÓ, I. B., 2000: Life history and biomass of the invasive amphipod *Corophium curvispinum* G. O. SARS, 1985 in the stony littoral zone of Lake Balaton (Hungary). – *Pol. Arch. Hydrobiol.* **47**: 607–620.
- NESEMANN, H., M. PÖCKL and M. WITTMANN, 1995: Distribution of epigeal Malacostraca in the middle and upper Danube Hungary, Austria, Germany. – *Miscnea Zool. Hung.* **10**: 49–68.
- PARKER, I. M., D. SIMBERLOFF, W. M. LONSDALE, K. GOODELL, M. WOHAM, P. M. KAREIVA, M. H. WILLIAMSON, B. VON HOLLE, P. B. MOYLE, J. E. BYERS and L. GOLDWASSER, 1999: Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. – *Biological Invasion* **1**: 3–19.
- PIATAKOVA, G. M. and A. G. TARASOV, 1996: Caspian Sea amphipods: biodiversity, systematic position and ecological peculiarities of some species. – *Internat. J. of Salt Lake Res.* **5**: 63–79.
- PÖCKL, M., 1995: Laboratory studies on growth, feeding, moulting and mortality in the freshwater amphipods *Gammarus fossarum* and *G. roeseli*. – *Arch. Hydrobiol.* **134**: 223–253.
- RAJAGOPAL, S., G. VAN DER VELDE, B. G. P. PAFEN, F. W. B. VAN DEN BRINK and A. BIJ DE VAATE, 1999: Life history and reproductive biology of the invasive amphipod *Corophium curvispinum* Crustacea: Amphipoda in the Lower Rhine. – *Arch. Hydrobiol.* **144**: 305–325.
- RICCIARDI, A. and J. B. RASMUSSEN, 1998: Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**: 1759–1765.
- RICCIARDI, A. and H. J. MACISAAC, 2000: Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. – *Trends Ecol. Evol.* **15**: 62–65.
- RICCIARDI, A., W. W. M. STEINER, R. N. MACK and D. SIMBERLOFF, 2000: Toward a global information system for invasive species. – *Bioscience* **50**: 239–244.
- SAINTE-MARIE, B., 1991: A review of the reproductive bionomics of aquatic gammaridean amphipods: variation of life history traits with latitude, depth, salinity and superfamily. – *Hydrobiologia* **223**: 189–227.
- SIMBERLOFF, D. and B. VON HOLLE, 1999: Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? – *Biological Invasion* **1**: 21–32.

- SOKAL, R. R. and F. J. ROLF, 1995: Biometry. – W. H. Freeman and Company, New York.
- VAN DER VELDE, G., S. RAJAGOPAL, B. KELLEHER, I. B. MUSKÓ and A. BIJ DE VAATE, 2000: Ecological impacts of crustacean invaders: General considerations and examples from the river Rhine. – *Crustacean Issues* **12**: 3–33.
- VERMEIJ, G. J., 1996: An agenda for invasion biology. – *Biol. Conserv.* **78**: 3–9.
- WILLIAMSON, M. H., 1996: Biological invasions. – Chapman and Hall, London.
- WILLIAMSON, M. H. and A. FITTER, 1996: The characters of successful invaders. – *Biol. Conserv.* **78**: 163–170.
- WITT, J. D. S., P. D. N. HEBERT and W. B. MORTON, 1997: *Echinogammarus ischnus*: another crustacean invader in the Laurentian Great Lakes basin. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**: 264–268.

Manuscript received February 3rd, 2003; revised April 2nd, 2003; accepted May 21st, 2003

Annexe 1c :

**Growth-related life history traits of an invasive gammarid species:
evaluation with a Laird-Gompertz model**

Piscart C., Devin S., Beisel J.N. et Moreteau J.C.

Canadian Journal of Zoology

2003 : 81 (12): 2006-2014

2006

Growth-related life-history traits of an invasive gammarid species: evaluation with a Laird–Gompertz model

Christophe Piscart, Simon Devin, Jean-Nicolas Beisel, and Jean-Claude Moreteau

Abstract: Although the invasive gammarid *Dikerogammarus villosus* (Crustacea, Amphipoda) is a recent successful invader of Western Europe's lakes and rivers and a threat to North American aquatic ecosystems, its biology is scarcely known. Different growth models for each sex were established for the first time for a natural population of a freshwater gammarid. The Laird–Gompertz growth curve was used because it best fit our data, and it was associated with an environmental forcing function to adjust the growth rate according to seasonal variations in environmental conditions. The growth curve was applied to a length decomposition obtained using the Bhattacharya method, realised on data obtained from a 1-year population dynamics study. The models allowed an assessment of biological traits such as life-span, the age of sexual maturity, the potential number of generations per year, and the growth rate as a function of environmental conditions. Differences in growth rate between males and females were consistent with biological processes such as allocation of energy for reproduction. *Dikerogammarus villosus* had higher rates of growth and earlier sexual maturity than all other taxa studied, which may explain its invasive tendencies and its ability to colonize numerous new ecosystems, thus becoming a cosmopolitan freshwater species.

Résumé : Bien que le gammaridé invasif *Dikerogammarus villosus* (Crustacea, Amphipoda) se soit récemment répandu avec succès dans les lacs et les rivières de l'Europe occidentale et qu'il menace les écosystèmes aquatiques de l'Amérique du Nord, sa biologie reste à peu près inconnue. Nous appliquons pour la première fois divers modèles de croissance pour chacun des sexes chez une population naturelle de gammaridés d'eau douce. Nous avons utilisé la courbe de croissance de Laird–Gompertz qui s'ajuste le mieux à nos données et lui avons associé une fonction de forçage pour ajuster le taux de croissance en fonction des variations saisonnières des conditions environnementales. La courbe a été appliquée à des données de longueur provenant d'une étude d'une année de dynamique de population et traitées par la méthode de décomposition de Bhattacharya. Les modèles ont fourni des évaluations des caractéristiques biologiques, telles que la durée de vie, l'âge à la maturité sexuelle, le nombre potentiel de générations par année et le taux de croissance en fonction des conditions du milieu. Les différences de taux de croissance entre les sexes s'expliquent par des processus biologiques, tels que l'allocation de l'énergie à la reproduction. *Dikerogammarus villosus* possède des taux de croissance supérieurs et une maturité sexuelle plus hâtive que tous les autres taxons, des caractères qui expliquent peut-être ses tendances envahissantes et sa capacité à coloniser de nombreux nouveaux écosystèmes et donc de devenir une espèce d'eau douce cosmopolite.

[Traduit par la Rédaction]

Introduction

The freshwater gammarid *Dikerogammarus villosus* Sowinsky is a Ponto-Caspian species first observed in the Rhine Basin in 1995 (Bij de Vaate and Klink 1995) and in one of its main tributaries, the Moselle River, in 1999 (Devin et al. 2001). The ability of *D. villosus* to colonize new lakes and rivers easily after introduction has already been suggested by several studies (Nesemann et al. 1995; Kelleher et al. 1998). The introduction of *D. villosus* into an ecosystem can have significant consequences for the macroinvertebrate

community because this competitive species is large and exhibits predatory behaviour (Dick and Platvoet 2000; Dick et al. 2002).

In spite of the importance of *D. villosus*, its main biological, physiological, and ecological traits are not well known. To date, results have been published about its reproduction (Ciolpan 1987; Muskó 1990; Devin et al. 2004; Kley and Maier 2003), its geographical distribution (Devin et al. 2001; Bij de Vaate et al. 2002), and its tolerance of a wide range of salinity and temperature (Brujts et al. 2001; Wijnhoven et al. 2003). However, no studies on the growth of *D. villosus*

Received 6 May 2003. Accepted 9 October 2003. Published on the NRC Research Press Web site at <http://cjz.nrc.ca> on 21 January 2004.

C. Piscart, S. Devin,¹ J.-N. Beisel, and J.-C. Moreteau. Laboratoire Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes (LBFE), Université de Metz, Campus Bridoux, Avenue du Général Delestraint, 57070 Metz, France.

¹Corresponding author (e-mail: devin@sciences.univ-metz.fr).

have been carried out to date, though growth rate is generally assumed to play a central role in the biological invasion process (Ricciardi and Rasmussen 1998; Kolar and Lodge 2001).

Growth models based on body length have not previously been used to describe the population dynamics of freshwater gammarids in natural conditions. In the past, logistic models have been used to describe increases in mass of *Gammarus pulex* (L.) (Sutcliffe et al. 1981), *Gammarus roeselii* Gervais, and *Gammarus fossarum* Koch (Pöckl 1992, 1995) under laboratory conditions. In the natural environment, two models are generally used to describe growth of a species (Gamito 1998): the Laird–Gompertz growth model and the von Bertalanffy linear growth equation. In this study, we innovate in modelling growth-at-length of natural populations of an invasive freshwater gammarid, *D. villosus*. The chosen model was associated with a temporal function to describe seasonal changes in *D. villosus* growth rates. The Cloern and Nichols (1978) function could be incorporated into the model to express time as a sinusoid. Because many environmental parameters evolve with time, this function integrates a whole range of ecological parameters such as temperature, chlorophyll *a* concentration, and dissolved oxygen concentration. It has already been used successfully in several studies (Appeldoorn 1987; Le Gallo and Moreteau 1988).

A mathematical model can be a powerful tool in determining the mechanisms that underlie a biological invasion process. Moreover, associated with a traditional study of the life history of *D. villosus* (Devin et al. 2004), growth modelling of a natural population allowed us to assess life-history traits such as the reproductive period (by retrocalculation), age of sexual maturity, life-span, and potential number of generations per year. Each of these parameters is recognised as playing an important role during an invasion process (Ricciardi and Rasmussen 1998; Kolar and Lodge 2001).

The results obtained with the growth model for *D. villosus* are discussed in light of similar modelling approaches for other gammarid species.

Materials and methods

Sampling protocol

Dikerogammarus villosus was studied at Argancy, a sampling station on the Moselle River in France (49°12'N, 6°12'E). The *D. villosus* population was sampled monthly from December 2000 to March 2001 and twice a month between March 2001 and December 2001. Two artificial substrates with volumes of 2 and 5 L and apertures ranging between 46 and 122 cm² were used, allowing us to optimize sorting of gammarids when very high densities were reached in the substrates. At each sampling date, both substrates were oriented vertical to the river bottom approximately 0.5–2 m from the bank. The river temperature was recorded on each sampling occasion. Main physicochemical parameters for our study site were obtained from a regional freshwater database, the Banque de l'Eau Rhin-Meuse, Réseau National des Données sur l'Eau.

Each *D. villosus* specimen collected was measured to the nearest 0.1 mm from the tip of the rostrum to the base of the telson using a stereomicroscope fitted with an eyepiece micrometer. Adult gammarids (longer than 6 mm) were sexed

and the remaining gammarids were categorized as juveniles. The data collected were used to adjust the model of length growth of *D. villosus*.

Analysis of monthly length frequency structures

A preliminary analysis indicated that the Bhattacharya method (Bhattacharya 1967) was particularly efficient for separating our complex length frequency distribution into cohorts. The Bhattacharya graphical method consists of separating normal distributions, each representing a cohort of *D. villosus*, from the overall distribution, starting on the left-hand side of the total distribution. Once the first normal distribution has been identified, it is removed from the total distribution and the same procedure is repeated as many times as possible (Fig. 1). For each cohort, the mean size of the gammarids, the corresponding standard deviation, and the number of gammarids were estimated.

Model choice

We conducted a preliminary analysis to determine whether the Laird–Gompertz model or the von Bertalanffy model best fit the calculated growth rate. Coefficients of determination for the Laird–Gompertz and von Bertalanffy models were 0.858 and 0.832, respectively. Because these values were not statistically different (Student's *t* test, *p* = 0.35), a model could not be chosen on the basis of this criterion alone. However, the von Bertalanffy model provides a linear adjustment so that growth rate never decreases, while the Laird–Gompertz model allows for decreases in growth rate. Because the growth rate of *D. villosus* decreases with increasing gammarid size, we selected the Laird–Gompertz model.

Growth model equation

Growth of *D. villosus* was modelled by fitting a Laird–Gompertz curve to the length growth data using the nonlinear module of the STATISTICA software package (StatSoft Inc. 2000). We used the following Gompertz equation (Ricker 1979):

$$[1] \quad L_t = L_0 \exp(k(1 - e^{-at}))$$

where L_t is length at age t expressed in weeks, L_0 is length at $t = 0$, k is the growth rate of the population, and a is a dimensionless parameter so that ka is the growth rate at $t = 0$.

The observed differences in mean length of each cohort between two successive sampling dates were used to determine the weekly growth rate. Growth rates were obtained using the derived function of the Laird–Gompertz equation (Debouche 1979; Tanaka and Kikuchi 1980):

$$[2] \quad dL/dt = kL_t \ln(L_\infty/L_t)$$

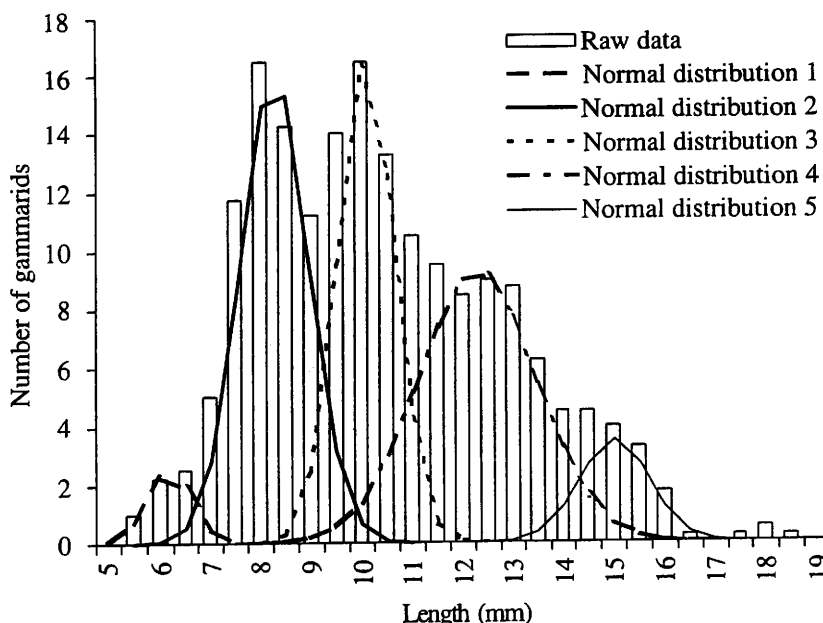
where L_∞ is the asymptotic length of the population studied.

An efficient model had to take into account seasonal variations in environmental conditions, with suitable conditions for growth during spring and summer and slower growth during winter. To this end, a sinusoidal equation called the environmental forcing function (Ef) was used. The function Ef must always be greater than or equal to zero because growth cannot be negative. The function was derived from

2008

Can. J. Zool. Vol. 81, 2003

Fig. 1. Example of the decomposition of a size-frequency distribution into several normal distributions with the Battacharya method. The distribution provided is that of *Dikerogammarus villosus* males on 1 September 2001.



the Cloern and Nichols (1978) equation (Le Gallo and Moreteau 1988) as follows:

$$[3] \quad E_f = \exp\{\alpha \sin[2\pi(WS - \beta)/52]\}$$

where α and β are the adjusting constants of the model in time and WS is time in weeks.

By combining eqs. 2 and 3, a general model for the *D. villosus* growth rate was developed:

$$[4] \quad dL/dt = kL_i \ln(L_\infty/L_i) \exp\{\alpha \sin[2\pi(WS - \beta)/52]\}$$

The parameters of this model were determined with the nonlinear module of STATISTICA (StatSoft Inc. 2000) using the quasi-Newton estimation method, which tends to minimize least squares during the process of model adjustment.

Results

Sexual differentiation and monthly length frequency structures

A total of 2710 males and 4095 females was collected and measured during the sampling period. Distinct differences in length distributions were found between males and females. The mean length of males was higher than that of females by $15\% \pm 3\%$ ($t = -27.03$, $df = 6803$, $p < 0.0001$).

The maximum length of *D. villosus* was 22.8 ± 0.1 mm for males (sampled in June 2001) and 18.6 ± 0.1 mm for females (sampled in March 2001). We fixed the asymptotic length of males at 23 mm. As females were 15% shorter than males, we fixed the asymptotic length of females at 20 mm. For a full-year survey, 19 cohorts were identified for each sex using the Bhattacharya method. The progression of mean length for each cohort is shown in Fig. 2. The tracking of each cohort over time followed four rules: (1) the size of

a cohort cannot decrease over the period of time considered, (2) the growth rate cannot be faster in winter than in summer, (3) the number of new cohorts observed after births must be the same for both sexes, and (4) the variation in growth rate over time must be biologically coherent (i.e., the size increases must fit with those typically observed for freshwater gammarids, and variations in growth rate over time should not be too abrupt in comparison with seasonal variations).

Growth rates and environmental factors

Observed growth rates (G values) of males and females were determined as $G = (L_t - L_{t-1})/(WS_t - WS_{t-1})$. Growth rate ranged between 0.3 and 1.6 mm-week⁻¹ for males, the latter value being observed in males measuring between 7 and 12 mm in spring. For females, G varied between 0.4 and 1.2 mm-week⁻¹, the maximum value being observed in spring and summer (temperatures always above 12 °C) in females measuring between 7 and 13 mm. The minimum G values for males (0.3 mm-week⁻¹) and females (0.4 mm-week⁻¹) were observed in all size classes during the winters of 2000 and 2001 when water temperatures fell below 12 °C.

Instantaneous or specific growth rates (G_s values; % L_t day⁻¹, an expression of growth) of both males and females were significantly correlated with mean body length (Fig. 3 and Table 1). Specific growth rates were highest for young adults and decreased with increasing body size. The G_s values ranged between 0.3% and 3.1% for males and between 0.6% and 2.5% for females (Fig. 3). Mean G_s was $1.3\% \pm 0.6\%$ L_t day⁻¹ for males and $1.5\% \pm 0.4\%$ L_t day⁻¹ for females. Moreover, G_s depended on temperature, the highest G_s values being estimated at the highest temperatures (Fig. 3). A comparison of linear regression models for three

Fig. 2. Evolution of the mean length of cohorts of males (a) and females (b) identified between December 2000 and December 2001 using the Battacharya method. The isolated points were estimated using the Bhattacharya method but could not be connected.

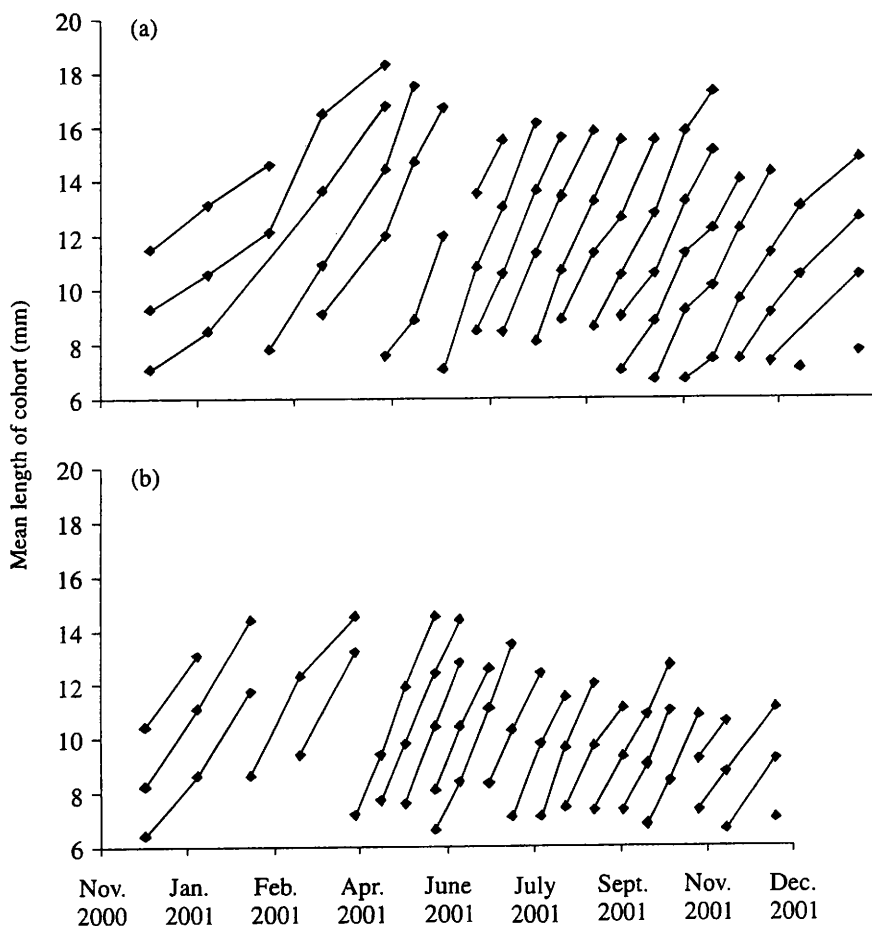


Table 1. Regression equation for the relationship between specific growth rate (G_s) and mean cohort size (i.e., $G_s = bL_t + a$) for male and female *Dikerogammarus villosus* for three different water temperature ranges.

	<i>n</i>	<i>b</i>	<i>a</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Males					
$T < 12\text{ }^{\circ}\text{C}$	14	-0.071	1.488	0.57	0.0175
$12\text{ }^{\circ}\text{C} \leq T < 18\text{ }^{\circ}\text{C}$	11	-0.116	2.479	0.61	0.0235
$T \geq 18\text{ }^{\circ}\text{C}$	27	-0.153	3.228	0.71	<0.0001
Females					
$T < 12\text{ }^{\circ}\text{C}$	7	-0.104	2.017	0.71	0.0357
$12\text{ }^{\circ}\text{C} \leq T < 18\text{ }^{\circ}\text{C}$	12	-0.167	3.004	0.80	0.0005
$T \geq 18\text{ }^{\circ}\text{C}$	21	-0.187	3.382	0.76	<0.0001

Note: *n* is number of cohorts, *a* and *b* are constants in the regression equation, and *r* is the coefficient of determination.

arbitrarily chosen temperature levels ($T < 12\text{ }^{\circ}\text{C}$, $12\text{ }^{\circ}\text{C} \leq T < 18\text{ }^{\circ}\text{C}$, and $T \geq 18\text{ }^{\circ}\text{C}$) showed that G_s values of males were not significantly different from those of females when water temperatures exceeded $18\text{ }^{\circ}\text{C}$ (May–October 2001) (ANCOVA; slope comparison, $F_{[1,45]} = 0.423$, $p = 0.519$; in-

tercept comparison, $F_{[1,46]} = 2.686$, $p = 0.108$) and when water temperatures were between 12 and $18\text{ }^{\circ}\text{C}$ (ANCOVA; slope comparison, $F_{[1,15]} = 0.225$, $p = 0.642$; intercept comparison, $F_{[1,16]} = 0.152$, $p = 0.702$). When water temperatures dropped below $12\text{ }^{\circ}\text{C}$, female G_s values were significantly higher than male G_s values (ANCOVA; slope comparison, $F_{[1,23]} = 0.477$, $p = 0.497$; intercept comparison, $F_{[1,24]} = 4.481$, $p = 0.045$).

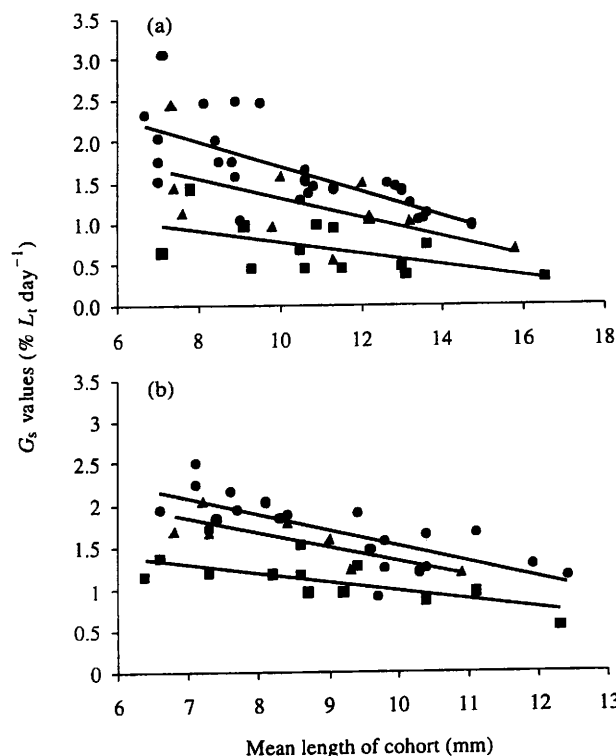
Seasonal variation in water temperature was considered, with the highest temperature in mid-July 2001 ($24.4\text{ }^{\circ}\text{C}$) and the lowest temperature in mid-December 2001 ($3.2\text{ }^{\circ}\text{C}$). Optimal growth temperatures were found between June and August (Fig. 4) when water temperatures ranged between 20 and $22\text{ }^{\circ}\text{C}$. In winter and early spring, when temperatures were below $12\text{ }^{\circ}\text{C}$, the absolute growth rates of females were higher than those of males (Fig. 4), in agreement with the specific growth rate results (Fig. 3).

Several environmental factors, such as concentrations of Ca^{2+} ions ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) and dissolved oxygen ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$), the seasonal pattern of chlorophyll *a* concentration ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$), and conductivity ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) were measured, but only chlorophyll *a* concentration was correlated to variations in growth rate (Spearman's coefficient of rank correlation; $r_{\text{Spearman}} =$

2010

Can. J. Zool. Vol. 81, 2003

Fig. 3. Specific growth rate (G_s , % L_t day⁻¹) plotted against mean length of cohorts of *D. villosus* males (a) and females (b) for three different ranges of water temperature, T (■, $T < 12$ °C; ▲, 12 °C $\leq T < 18$ °C; ●, $T \geq 18$ °C). The curves for specific growth rates were drawn from the constants of the linear equations shown in Table 1.



0.495, $p < 0.0001$ for males and $r_{\text{Spearman}} = 0.319$, $p = 0.015$ for females).

Application of the Laird–Gompertz model with an environmental forcing function

Values of the parameters k , α , and β for males and females (eq. 4) are presented in Table 2. The Laird–Gompertz model coupled with an environmental forcing function resulted in a good fit to the length data, as shown by the determination coefficients ($r = 0.50$ for males and $r = 0.56$ for females) and p values ($p < 0.0001$) for the overall growth parameters (Table 2).

The amplitude of the seasonal variation in the growth rate $k(t)$ over the course of a year (Fig. 4) was lower for females than for males. The growth of females was higher than that of males in winter but fell below that of males when the water temperature exceeded 15 °C in May 2001. After mid-October 2001, the water temperature dropped below 15 °C and the growth of females again overtook the growth of males.

The curves calculated from observed sizes of cohorts obtained during the reproductive peak were plotted (Fig. 5). The construction of an S-shaped model shows three phases: an exponential phase in the beginning, a linear phase around

Table 2. Estimates of the growth parameters k , α , and β in eq. 4 with asymptotic length (L_∞) fixed at 23 mm for males ($n = 52$) and 20 mm for females ($n = 40$).

Parameter	Estimate	SD	t	df	p
Males					
k	0.0999	0.0051	19.51	49	<0.0001
α	-0.4216	0.0663	-6.35	49	<0.0001
β	-11.4318	1.1061	-10.34	49	<0.0001
Females					
k	0.1189	0.0036	32.65	37	<0.0001
α	0.2781	0.0399	6.96	37	<0.0001
β	12.8432	1.1518	11.15	37	<0.0001

Note: The coefficients of determination r for males ($r = 0.50$) and females ($r = 0.56$) were highly significant ($p < 0.0001$). t values were calculated with Student's t test.

the inflection point, and a satiation phase when the final size is asymptotically approximated.

Our simulations for each cohort highlighted the regular arrival of new cohorts every 15–25 days from February to November (Fig. 2 and results not shown). However, the number of newborns at each date led us to conclude that *D. villosus* has three peak reproductive periods: mid-April, July, and September–October (Fig. 5). During these three periods, reproduction increased and contributed to the large majority of gammarids (Devin et al. 2004). The simulations with the Laird–Gompertz model were realised for these three peak reproductive periods (Fig. 5), thus highlighting seasonal growth differences.

Discussion

To our knowledge, the use of growth models to describe the growth of a freshwater gammarid in natural conditions has not been published to date. We have shown that the Laird–Gompertz growth model associated with an environmental forcing function efficiently described the growth in length of the invasive species *D. villosus*. This model can be used to determine biological traits such as the growth rate depending on environmental conditions, life-span, age of sexual maturity, and potential number of generations per year.

The mean length of *D. villosus* males observed in this study was longer than that of females. This difference has already been observed for *D. villosus* in the Danube river (Nesemann et al. 1995), for *G. fossarum* and *G. roeselii* (Pöckl 1995), and for *G. pulex* (Sutcliffe et al. 1981; Gee 1988). The maximum length of *D. villosus* in the Danube river was reported to be 30 mm (Nesemann et al. 1995), but the maximum lengths observed in the Moselle River were 22.8 ± 0.1 mm for males and 18.6 ± 0.1 mm for females.

Estimated mean growth rates of each of the *D. villosus* cohorts were found to be higher than those of other gammarid species. Logically, the growth rate changes according to season and body length; thus, the use of the environmental forcing function in the model appears necessary. The maximum observed growth rates were 1.6 and 1.2 mm·week⁻¹ for males and females, respectively. The maximum rate observed was associated with medium-sized gammarids (between 7

Fig. 4. Seasonal changes in the theoretical $k(t)$ values (growth rate as a function of time) found with the Laird–Gompertz growth model for males and females over 1 year. Water temperatures during the year are also shown.

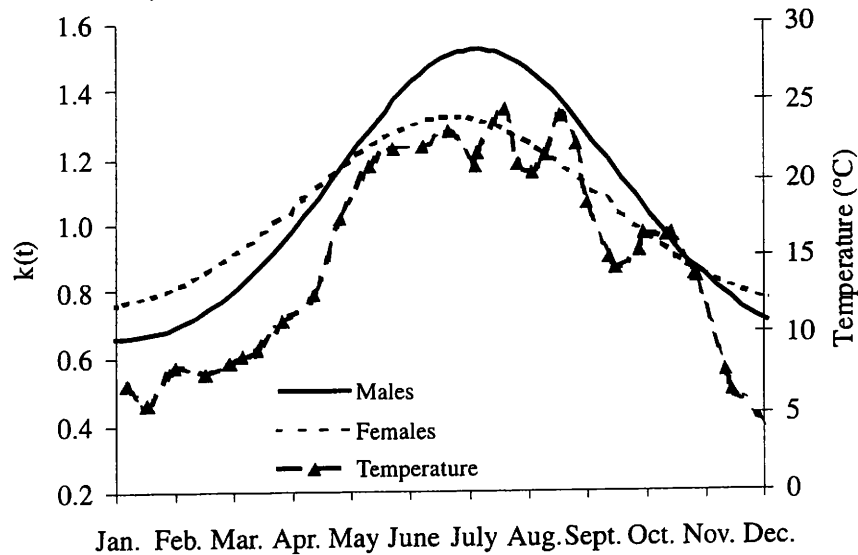


Fig. 5. Simulation of growth during the three peak reproductive periods for males (a) and females (b) using the Laird–Gompertz model associated with the environmental function. The dotted line represents the frequency of juveniles in the population.

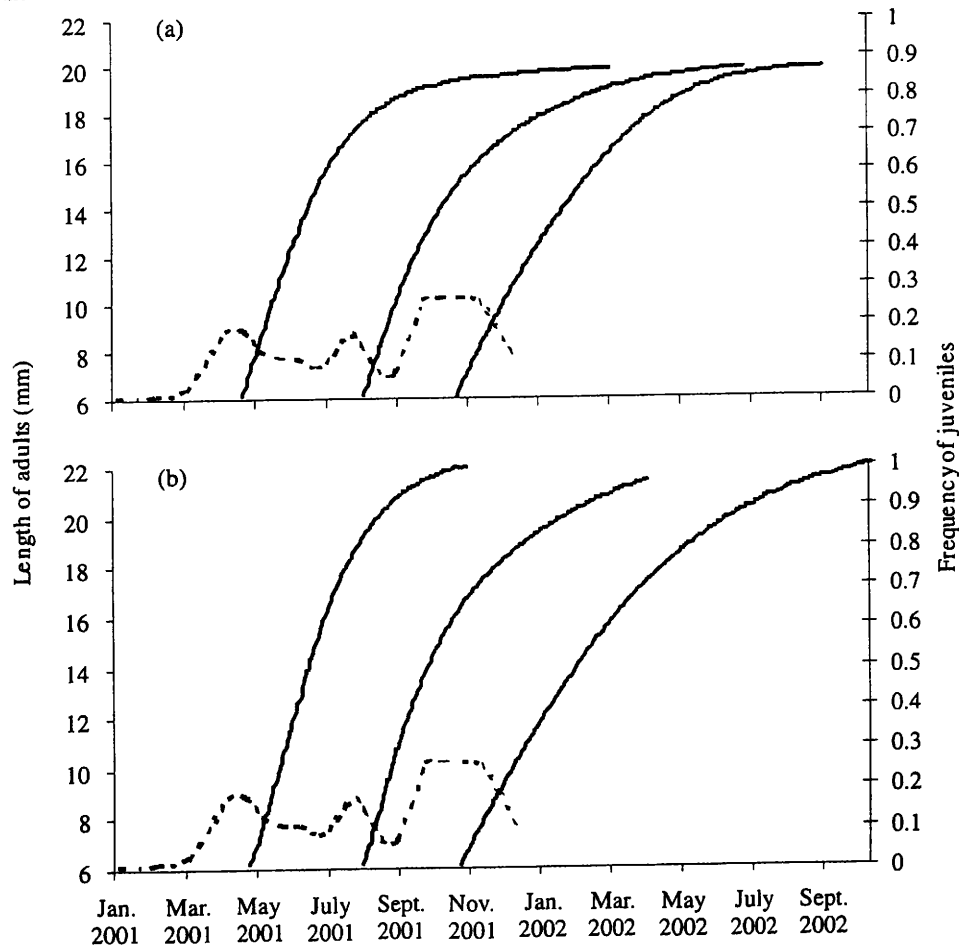


Table 3. Mean G_s values observed under experimental conditions.

Species	G_s value (% L_t day ⁻¹)	Age	Temperature (°C)	Sex	Reference
<i>G. duebeni</i>	1.6–2.4	Juveniles	19–20	Juveniles	Kinne 1959
	0.3–0.7	Young adults	19–20	Males/females	Kinne 1959
<i>G. fossarum</i>	0.8	Young adults	20	Males/females	Teckelmann 1974
	1.3	Young adults	20	Males	Pöckl 1995
	1.1	Young adults	20	Females	Pöckl 1995
	0.9	Young adults	15	Males/females	Teckelmann 1974
	1.1	Young adults	15	Males	Pöckl 1995
	0.9	Young adults	15	Females	Pöckl 1995
	0.9	Young adults	12	Males	Pöckl 1995
	0.7	Young adults	12	Females	Pöckl 1995
	0.6	Young adults	10	Males/females	Teckelmann 1974
	0.7	Young adults	8	Males	Pöckl 1995
	0.6	Young adults	8	Females	Pöckl 1995
	0.2	Young adults	5	Males/females	Teckelmann 1974
<i>G. salinus</i>	9.9	Young juveniles	19–20	Juveniles	Kinne 1960
	6	Juveniles	19–20	Juveniles	Kinne 1960
	1	Young adults	19–20	Males/females	Kinne 1960
<i>G. zaddachi</i>	9.4	Adults	19–20	Juveniles	Kinne 1961
	5	Adults	19–20	Juveniles	Kinne 1961
	1	Young adults	19–20	Males/females	Kinne 1961
<i>D. villosus</i>	0.5–1.5	Young adults	7–8	Males	This study
	1.1–1.3	Young adults	7–8	Females	This study
	1–2.4	Young adults	13–16	Males	This study
	1.6–1.8	Young adults	131–6	Females	This study
	1.6–2.6	Young adults	18–22	Males	This study
	1.7–2.3	Young adults	18–22	Females	This study

and 13 mm), corresponding to the linear phase around the inflection point of the growth curve.

Studies of major environmental factors show that growth rate of gammarids is strongly correlated with water temperature, an important parameter usually related to amphipod life-history traits (Kinne 1961; Pöckl 1995; Rajagopal et al. 1999). Recently, Bruijs et al. (2001) demonstrated the importance of this factor for *D. villosus* populations and particularly for the colonization process and species maintenance in new temperate areas.

An alternative form of growth analysis is the commonly used specific growth rate (G_s), which is conveniently expressed as a percentage of the rate of growth. At each temperature level, linear regressions of G_s against L_t gave good fits for males and females. Thus, G_s declined with increasing L_t until the animals reached asymptotic maximum length. For *D. villosus*, the average growth rate was $1.3\% \pm 0.5\%$ L_t day⁻¹ for males and $1.5\% \pm 0.4\%$ L_t day⁻¹ for females. Above 12 °C, no differences between the sexes were observed, so the growth rate of *D. villosus* can be compared with that of other species. Specific growth rates reported in the literature, or calculated from length data obtained in this study, are summarized in Table 3. The comparison between values cited in the literature and values obtained in this study is difficult because G_s values cited in the literature were generally obtained at fixed temperatures under laboratory conditions. However, comparison of G_s values obtained at the same temperature for gammarids of the same size indicates that the G_s values of mature *D. villosus* are higher than those of other freshwater gammarids such as *G. fossar-*

um and *Gammarus duebeni* Lilljeborg, as well as estuarine gammarids such as *Gammarus zaddachi* Sexton and *Gammarus salinus* Spooner (Table 3).

There are some contrasting results concerning the life-spans of various gammarid species observed under laboratory conditions. For example, for *G. pulex*, Welton and Clarke (1980) predicted a life-span of 17–23 months for females and up to 30 months for males at temperatures of 4–17 °C, whereas Teichmann (1982) found a life-span between 14 and 18 months at 5–20 °C. Hynes (1955) found that natural populations of *G. pulex* at relatively high temperatures normally live for 12–15 months (males and females). From our model, with temperatures ranging between 3.2 and 22.2 °C, we can estimate the *D. villosus* life-span to be 11–17 months for males and 10–11 months for females. Considering the river temperature regime and the specific rate of growth in length, which increased with temperature, the predicted life-spans appear rather long. Males would live longer than females, which explains the higher total number of cohort $\times$ date combinations observed for males than for females ($n = 52$ and 40, respectively). This difference between male and female life-spans has already been observed for *G. fossarum* (Pöckl 1992) and *G. pulex* (Welton and Clark 1980), probably because males are less physiologically stressed than females. Furthermore, the disappearance of females after a reproductive period may limit overlap of generations (Fig. 5), reducing within-population competition and thus favouring the invasive ability of *D. villosus*. Such a lack of intraspecific competition has been shown to enhance species invasiveness (Holway et al. 1998).

The smallest ovigerous females were 6 mm, a size which can therefore be defined as the minimum size for sexual maturity of *D. villosus*. This size corresponded to an age of 33–55 days. The age of sexual maturity for various freshwater gammarids has been determined in several studies under laboratory conditions. For *G. pulex*, it was 87.5 days at 20 °C and 133 days at 15 °C (Welton and Clarke 1980; Sutcliffe et al. 1981). For *G. fossarum* and *G. roeselii*, sexual maturity was reached in 115 and 80 days, respectively, at 20.2 °C, and 250 and 210 days, respectively, at 12 °C (Pöckl 1995). For *Gammarus tigrinus* Sexton, Hynes (1955) reported that sexual maturity was reached in 42 days at 25 °C and 91 days at 16 °C, whereas Savage (1982) observed sexual maturity at 39 days at 25 °C and 61 days at 15 °C. In comparison with other freshwater gammarids, *D. villosus* females are the most precocious in terms of reaching sexual maturity.

A total of 19 cohorts was observed between December 2000 and December 2001. Although cohorts appeared every 15–25 days (data obtained by retrocalculation, not shown), the number of juveniles sampled highlighted three peak reproductive periods (Fig. 5). The growth model indicated that each generation produced during a peak reproductive period could be traced to the reproduction of individuals recruited from the preceding peak reproductive period. The size necessary for sexual maturity was quickly attained regardless of the season and allowed for egg development to produce a new generation that was observed in a peak of juveniles. Hence, *D. villosus* can be considered a multivoltine species. Two alternative hypotheses can be proposed to explain the significant number of cohorts. First, egg development can be very fast and the same female can reproduce twice within a short time period. Clemens (1950) has shown that the incubation period for *Gammarus fasciatus* Say ranged between 7 days at 24 °C and 21 days at 15 °C, and Savage (1982) showed that, for *G. tigrinus*, the number of generations was approximately 50% greater at 25 °C than at 15 °C, results confirmed by Pöckl and Timischl (1990) for *G. fossarum* and *G. roeselii*. It is biologically possible that two successive reproductions could take place during the time observed between successive cohorts. For example, Chambers (1977) has shown that, theoretically, *G. tigrinus* could produce 16 broods during the breeding season between March and November. Pöckl (1992) reported that adult females of *G. fossarum* and *G. roeselii* released a brood approximately 6–10 times over the course of one year. The second hypothesis supposes that females produce their broods in several waves, one female producing after another. According to Devin et al. (2004), the maximum relative abundance of ovigerous females observed was 32.6% of the total number of females. Thus, at least 67.4% of females at each observation date were not ovigerous. Those females could become ovigerous and produce a brood at any time, explaining the high number of cohorts observed.

The seasonal changes in the theoretical growth of males and females show that the differences between the sexes are strongly correlated with water temperature. An important threshold of *D. villosus* growth appeared at 15 °C; above this temperature, the growth of females dropped below that of males. This result can be explained by the preferential allocation of female resources to egg reproduction during the reproductive cycle. A study of *Dikerogammarus haemobaphes*

Eichwald reproduction showed that females began egg production when the water temperature exceeded 17 °C (Muskó 1993). Another Ponto-Caspian amphipod, *Corophium curvispinum* Sars, extended egg production when water temperature exceeded 10 °C (Rajagopal et al. 1999) or 12 °C (Muskó 1993), depending on the ecosystem.

We conclude that a mathematical model can be useful for checking certain hypotheses formulated during classical analyses of population dynamics. It is important, however, to choose an appropriate growth model, as it may have a decisive effect on the results of simulations performed with a dynamic ecological model. The use of a model allowed us to describe the growth of immature individuals and show that sexually mature *D. villosus* females were much younger than sexually mature females of other freshwater gammarid species. Moreover, we have shown that *D. villosus* has a short generation time and a rapid growth rate (particularly among the younger animals). These three attributes — early sexual maturity, short generation time, and rapid growth rate — are very important in the biological invasion process (Ricciardi and Rasmussen 1998; Kolar and Lodge 2001). Bruijs et al. (2001) highlighted the tolerance of *D. villosus* to a wide range of environmental conditions, and Devin et al. (2004) showed that this abundant and widely distributed species has a high reproductive capacity. Our contribution confirms the invasive potential of *D. villosus* and its ability to maintain itself in newly colonized areas, thus becoming a ubiquitous species in freshwater ecosystems.

Acknowledgements

We would like to thank the Banque de l'Eau Rhin-Meuse, Réseau National des Données sur l'Eau for the physico-chemical data and Anna Cartier for her linguistic corrections. This study is supported by the French Ministry of Ecology and Sustainable Development, as part of the INVABIO (INVASions BIOlogiques) 2001–2003 program.

References

- Appeldoorn, R.S. 1987. Modification of a seasonally oscillating growth function for use with mark-recapture data. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 43: 194–198.
- Bhattacharya, C.G. 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, 23: 115–135.
- Bij de Vaate, A., and Klink, A.G. 1995. *Dikerogammarus villosus* Sowinsky (Crustacea: Gammaridae) a new immigrant in the Dutch part of the Lower Rhine. *Lauterbornia*, 20: 51–54.
- Bij de Vaate, A., Jazdzewski, K., Ketelaars, H.A.M., Gollasch, S., and Van der Velde, G. 2002. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 1159–1174.
- Bruijs, M.C.M., Kelleher, B., van der Velde, G., and bij de Vaate, A. 2001. Oxygen consumption, temperature and salinity tolerance of the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus*: indicators of further dispersal via ballast water transport. *Arch. Hydrobiol.* 152: 633–646.
- Chambers, M.R. 1977. The population ecology of *Gammarus tigrinus* (Sexton) in the reeds beds of the Tjeukemeer. *Hydrobiologia*, 53: 155–164.
- Cioplan, O. 1987. Zur Fortpflanzung von *Dikerogammarus villosus* (Sow.) Mart. (Crustacea, Amphipoda) im Eisernes Tor-Stausee (Bahna-Golf, 1983–1984). *Rev. Roum. Biol.* 32: 71–74.

- Clemens, P. 1950. Life cycle and ecology of *Gammarus fasciatus* Say. Ohio State University, Columbus, Ohio.
- Cloern, J.E., and Nichols, F.H. 1978. A von Bertalanffy growth model with a seasonally varying coefficient. *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 1479–1482.
- Debouche, C. 1979. Présentation coordonnée de différents modèles de croissance. *Rev. Stat. Appl.* 27: 5–22.
- Devin, S., Beisel, J.-N., Bachmann, V., and Moreteau, J.C. 2001. *Dikerogammarus villosus* (Amphipoda: Gammaridae): another invasive species newly established in the Moselle River and French hydrosystems. *Ann. Limnol. – Int. J. Lim.* 37: 21–27.
- Devin, S., Piscart, C., Beisel, J.-N., and Moreteau, J.-C. 2004. Life history traits of the invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France. *Int. Rev. Hydrobiol.* 1: 21–34.
- Dick, J.T.A., and Platvoet, D. 2000. Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267: 977–983.
- Dick, J.T.A., Platvoet, D., and Kelly, D.W. 2002. Predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 1078–1084.
- Gamito, S. 1998. Growth models and their use in ecological modelling: an application to a fish population. *Ecol. Model.* 113: 83–94.
- Gee, J.H.R. 1988. Population dynamics and morphometrics of *Gammarus pulex* L.: evidence of seasonal food limitation in a freshwater detritivore. *Freshw. Biol.* 19: 333–343.
- Holway, D.A., Suarez, A.V., and Case, T.J. 1998. Loss of intra-specific aggression in the success of a widespread invasive insect. *Science (Wash., D.C.)*, 282: 949–952.
- Hynes, H.B. 1955. The reproductive cycle of some British freshwater gammaridae. *J. Anim. Ecol.* 24: 352–387.
- Hynes, H.B.N. 1954. The ecology of *Gammarus duebeni* Lilljeborg and its occurrence in fresh water in Western Britain. *J. Anim. Ecol.* 23: 38–84.
- Kelleher, B., Bergers, P.J.M., van den Brink, F.W.B., Giller, F.W.B., van der Velde, G., and bij de Vaate, A. 1998. Effects of exotic amphipod invasions on fish diet in the Lower Rhine. *Arch. Hydrobiol.* 143: 363–382.
- Kinne, O. 1959. Ecological data on the amphipod *Gammarus duebeni*: a monograph. *Veroeff. Inst. Meeresforsch. Bremerhav.* 6: 177–202.
- Kinne, O. 1960. *Gammarus salinus*, einige Daten über den Umwelteinfluss auf Wachstum, Häutungsfolge, Herzfrequenz und Eientwicklungsdauer. *Crustaceana*, 1: 208–217.
- Kinne, O. 1961. Growth, molting frequency, heart beat, number of eggs and incubation time in *Gammarus zaddachi* exposed to different environments. *Crustaceana*, 2: 26–36.
- Kley, A., and Maier, G. 2003. Life history characteristics of the invasive freshwater gammarids *Dikerogammarus villosus* and *Echinogammarus ischnus* in the river Main and the Main-Donau canal. *Arch. Hydrobiol.* 156: 457–469.
- Kolar, C.S., and Lodge, D.M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.* 16: 199–204.
- Le Gallo, J.M., and Moreteau, J.C. 1988. Croissance et productivité d'une population du *Sphaerium corneum* (L.) (Bivalvia : Pisiidiidae). *Can. J. Zool.* 66: 439–445.
- Muskó, I.B. 1990. Qualitative and quantitative relationships of Amphipoda (Crustacea) living on macrophytes in Lake Balaton (Hungary). *Hydrobiologia*, 191: 269–274.
- Muskó, I.B. 1993. The life history of *Dikerogammarus haemobaphes* (EICHW.) (Crustacea: Amphipoda) living on macrophytes in Lake Balaton (Hungary). *Arch. Hydrobiol.* 127: 227–238.
- Nesemann, H., Pöckl, M., and Wittmann, M. 1995. Distribution of epigean Malacostraca in the middle and upper Danube (Hungary, Austria, Germany). *Misc. Zool. Hung.* 10: 49–68.
- Pöckl, M. 1992. Effects of temperature, age and body size on moulting and growth in the freshwater amphipods *Gammarus fossarum* and *G. roeseli*. *Freshw. Biol.* 27: 211–225.
- Pöckl, M. 1995. Laboratory studies on growth, feeding, moulting and mortality in the freshwater amphipods *Gammarus fossarum* and *G. roeseli*. *Arch. Hydrobiol.* 134: 223–253.
- Pöckl, M., and Timischl, W. 1990. Comparative study of mathematical models for the relationship between water temperature and brood development time of *Gammarus fossarum* and *G. roeseli* (Crustacea: Amphipoda). *Freshw. Biol.* 23: 433–440.
- Rajagopal, S., van der Velde, G., Paffen, B.G.P., van den Brink, F.W.B., and bij de Vaate, A. 1999. Life history and reproductive biology of the invasive amphipod *Corophium curvispinum* (Crustacea: Amphipoda) in the Lower Rhine. *Arch. Hydrobiol.* 144: 305–325.
- Ricciardi, A., and Rasmussen, J.B. 1998. Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 1759–1765.
- Ricker, W.E. 1979. Growth rates and models. *Fish. Physiol.* 8: 677–743.
- Savage, A.A. 1982. The survival and growth of *Gammarus tigrinus* Sexton (Crustacea: Amphipoda) in relation to salinity and temperature. *Hydrobiologia*, 94: 201–212.
- Statsoft Inc. 2000. STATISTICA. Version 5.5 [computer program]. Statsoft Inc., Tulsa, Okla.
- Sutcliffe, D.W., Carrick, T.R., and Willoghby, G.W. 1981. Effects of diet, body size, age and temperature on growth rates in the amphipod *Gammarus pulex*. *Freshw. Biol.* 11: 183–214.
- Tanaka, M., and Kikuchi, T. 1980. Growth curves in *Theotra lubrica* (Semelidae). I. Fitting of several growth curves. *Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab. Kyushu Univ.* 5: 201–214.
- Teckelmann, U. 1974. Temperaturwirkungen auf Wachstum und Stoffwechsel kaltstenothermer Fließwassertiere. *Arch. Hydrobiol.* 74: 479–527.
- Teichmann, W. 1982. Lebensläufe und Zeitpläne von Gammariden unter ökologischen Bedingungen. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 64: 240–306.
- Welton, J.S., and Clarke, R.T. 1980. Laboratory studies on the reproduction and growth of the Amphipod, *Gammarus pulex* (L.). *J. Anim. Ecol.* 49: 581–592.
- Wijnhoven, S., van Riel, M.C., and van der Velde, G. 2003. Exotic and indigenous freshwater gammarid species: physiological tolerance to water temperature in relation to ionic content of the water. *Aquat. Ecol.* 37: 151–158.

Annexe 1d :

Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* on a mesohabitat scale

Devin S., Piscart C., Beisel J.N. et Moreteau J.C.

Archiv für Hydrobiology

2003: 158: 43-56

Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* on a mesohabitat scale

S. Devin¹, C. Piscart, J. N. Beisel and J. C. Moreteau

Laboratoire Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes, University of Metz, France

With 4 figures and 1 table

Abstract: Since 1995, *Dikerogammarus villosus* SOWINSKI, a Ponto-Caspian amphipod species, has been invading most of Western Europe's hydrosystems. *D. villosus* geographic extension and quickly increasing population density has enabled it to become a major component of macrobenthic assemblages in recipient ecosystems. The ecological characteristics of *D. villosus* on a mesohabitat scale were investigated at a station in the Moselle River. This amphipod is able to colonize a wide range of substratum types, thus posing a threat to all freshwater ecosystems. Rivers whose dominant substratum is cobbles and which have tree roots along the banks could harbour particularly high densities of *D. villosus*. A relationship exists between substratum particle size and the length of the individuals, and spatial segregation according to length was shown. This allows the species to limit intra-specific competition between generations while facilitating reproduction. A strong association exists between *D. villosus* and other Ponto-Caspian species, such as *Dreissena polymorpha* and *Corophium curvispinum*, in keeping with Invasional Meltdown Theory. Four taxa (Coenagrionidae, *Calopteryx splendens*, *Corophium curvispinum* and *Gammarus pulex*) exhibited spatial niches that overlap significantly that of *D. villosus*. According to the predatory behaviour of the newcomer, their populations may be severely impacted.

Key words: *Dikerogammarus villosus*, ecological traits, spatial distribution, invasive species.

¹ **Authors' address:** Laboratoire B.F.E., Equipe de Démoécologie, Université de Metz, Campus Bridoux, Avenue du Général Delestraint, 57070 Metz, France.
E-mail: devin@sciences.univ-metz.fr

Introduction

The spatio-temporal distribution of macroinvertebrates on a river bottom is the basis of biotic relationships, such as competition or predation. On a local scale, the success and impact of a non-indigenous species depend on its ability to use available habitats and on the overlapping of its spatial niche with that of other species already in place.

Dikerogammarus villosus is the latest successful invader in Western European hydrosystems. It is present since 1995 in the Rhine River (BIJ DE VAATE & KLINK 1995) and since 1999 in the Moselle River (DEVIN et al. 2001). It is expected to be the next successful invader in the North American Great Lakes, as the newest uninvited guest at the invasional meltdown party occurring there (RICCIARDI 2001). In recently colonised areas, *D. villosus* became the dominant amphipod species (DICK & PLATVOET 2000, DEVIN et al. 2001), thanks to life history traits that favoured rapid population increases (DEVIN et al., in press). In addition, *D. villosus*' high reproductive capacity combined with an ability to spread rapidly makes it likely to become a cosmopolitan species with worldwide distribution in the near future. Nonetheless, *D. villosus*' impact on a given recipient ecosystem community remains poorly documented. Laboratory experiments have shown that it exhibits aggressive, predatory behaviour among other gammarids (DICK & PLATVOET 2000), and preys upon all macroinvertebrate groups (DICK et al. 2002). This predatory behaviour, combined with elevated population densities, may have a severe impact on other macroinvertebrate populations and destabilise the invaded ecosystem within a short period of time. Thus it appears necessary to expand our understanding of *D. villosus* ecology and spatial distribution at a local scale in order to determine (1) which type of substratum the species is best able to colonise and inhabit and, as a consequence, (2) which species it can be expected to interact with in the colonised ecosystem.

We sought to determine the spatial distribution of *D. villosus* among the mesohabitats constituting a river bottom, and the relationships between the newcomer and the species already in place. Results are discussed in terms of the advantages and disadvantages of biotic relationships from an eco-evolutionist point of view, focusing on the integration of a new species within a macrobenthic community.

Material and methods

Study area

The spatial distribution of *D. villosus* was studied in the Moselle River near Metz (49° 12' N, 6° 12' E), in Northeastern France. This station was chosen because of its ac-

cessibility and its being one of the rare non-canalised sections of the Moselle River with high diversity of mesohabitats. The river is approximately 100 m wide, and macroinvertebrates can be sampled without using a boat in 70 % of its width. Moreover, the presence of non-indigenous species in this station has been qualitatively followed for several years. It allows us to state that *Corbicula fluminea*, *C. fluminalis* and *Corophium curvispinum* established here in 1994 and *Hypania invalida* in 2001. *D. villosus* was first observed in 1999.

Sampling strategy

Five field campaigns were undertaken between autumn 2000 and autumn 2001, i.e. one campaign per season. Three sample collection methods were used: two types of modified Surber samplers (0.05 m² and 0.1 m², both with 500 µm mesh size) and a dip net (500 µm mesh size) when the water column was too high, especially in winter. Regardless of the method used, substratum was collected down to a depth of approximately five centimetres. The mean particle size of each mineral sample was then determined in the laboratory according to CUMMINS' (1962) classification. Macroinvertebrate abundances were not ascribed to a single surface unit because there was little variation in the surface sampled, but a logarithmic transformation of data was adopted, resulting in a semi-quantitative approach that minimises the variation range of abundances between samples.

During each of the five campaigns, we systematically sampled the available mesohabitats. Organic mesohabitats were sampled twice and mineral substrata three times. The number of samples varied between 16 in winter and 26 in summer, the difference being due essentially to the presence or absence of macrophytes, and of tree roots along the banks, that were pulled up during the river spate. For each of the 102 samples taken, current velocity and minimum distance to the river bank were recorded. The bivalve *Corbicula* sp. constitutes a particular mesohabitat present in the Moselle River. In some areas, more than 90 % of the river bed macroinvertebrates are this Asiatic clam, with densities of up to 4500 live individuals per square metre (unpublished data). This particular substratum, representing about 5 % of the river bottom surface, was sampled three times per campaign.

The environmental variables describing each sample were coded into modalities for statistical analysis (Table 1). The approach adopted for categorising substratum modalities followed that of BOURNAUD & COGERINO (1986).

Macroinvertebrate samples were frozen (-25 °C) shortly after collection in order to best preserve the colouration of *D. villosus*. After defrosting the samples, macroinvertebrates were rapidly sorted under a stereomicroscope. Most taxa were identified to genus level, with exotic species identified to species level, some autochthonous taxa recorded to family level and Oligochaeta and Nematoda recorded as such. Gammarids smaller than 3 mm, whose identification becomes difficult below this size, were classified as Gammaridae juveniles. Each *D. villosus* individual was measured from the tip of the rostrum to the base of the telson using a stereomicroscope fitted with an eyepiece micrometer. This measurement was the most frequently used (KOSTALOS 1979, HYNES 1955, MUSKÓ 1993) and allows interspecific comparisons. Moreover, the telson is fragile, thus some individuals lost it before measurement. Those between 3 and

Table 1. Modalities of the five environmental variables defining each sample. The codes are those used in the multivariate analysis. In the last column, N = the number of samples corresponding to each modality.

Variable	Modality	Code	N
Date	Autumn 2000	1	20
	Winter 2001	2	16
	Spring 2001	3	20
	Summer 2001	4	26
	Autumn 2001	5	20
Habitat type	Organic	1	35
	Erosion	2	30
	Deposition	3	22
	<i>Corbicula</i> sp.	4	15
Substratum	Sand	1	9
	Gravel	2	13
	Pebble	3	15
	Cobble	4	8
	Boulder	5	7
	<i>Corbicula</i> sp.	6	15
	Roots	7	6
	Macrophytes	8	21
	Organic detritus	9	8
Current velocity (m/s)	≤0.05	1	25
	[0.05–0.3]	2	56
	>0.3	3	21
Bank distance (m)	≤2	1	35
	[2–5]	2	32
	>5	3	35
<i>D. villosus</i>	Striped	1	438
Colouration pattern	Spotted	2	669
	Melanic	3	427
	Dorsal stripe	4	457
	Juveniles	5	2320
<i>D. villosus</i> sex	Juveniles	1	2320
	Males	2	834
	Females	3	1157
<i>D. villosus</i> size (mm)	< 6	1	2320
	♀ [6–9] ♂ [6–10]	2	1268
	♀ [9–12] ♂ [10–15]	3	569
	♀ ≥ 12 ♂ ≥ 15	4	154

6 mm were classified as *D. villosus* juveniles. Individuals larger than 6 mm were sexed based on sexual dimorphism, with males showing densely setose antennae and gnathopods. Colouration was also noted: striped (hereafter referred to as Type 1), spotted (Type 2), melanic (Type 3) and melanic or amber with a dorsal stripe (Type 4). Juveniles were classified as Type 5. Individuals were assigned to one of four size classes, as detailed in Fig. 2 e, males being larger than females in each class.

Statistical analysis

The Index of Dispersion $ID = \frac{s^2}{\bar{x}}$ (LUDWIG & REYNOLDS 1988), where s^2 and $\bar{x}$ are respectively the variance and the mean of the *D. villosus* abundances over the 102 samples, was calculated and statistically tested ($d = \sqrt{2 \times ID (N - 1)} - \sqrt{2 (N - 1) - 1}$ with N the total number of samples). If $d > 1.96$, the spatial distribution of *D. villosus* could be considered as spatially clumped. The distribution of *D. villosus* on the river bottom was then analysed according to its pattern of colouration, sex and size class. The 4311 *D. villosus* found during the five campaigns were ordinated in an array, with lines representing the 89 samples where *D. villosus* was present and columns for the 25 combinations of sex, length class and colouration pattern observed. Each box of this array contains the number of individuals collected in a given mesohabitat. Relationships between *D. villosus* distribution and substratum were investigated using a factorial correspondence analysis (FCA). Roots and/or macrophytes were not sampled at each campaign, being absent in winter and rare in autumn. Thus, the temporal effect was very high (Fig. 1), and a within-dates analysis (DOLÉDEC & CHESSEL 1989) appeared necessary to eliminate this effect.

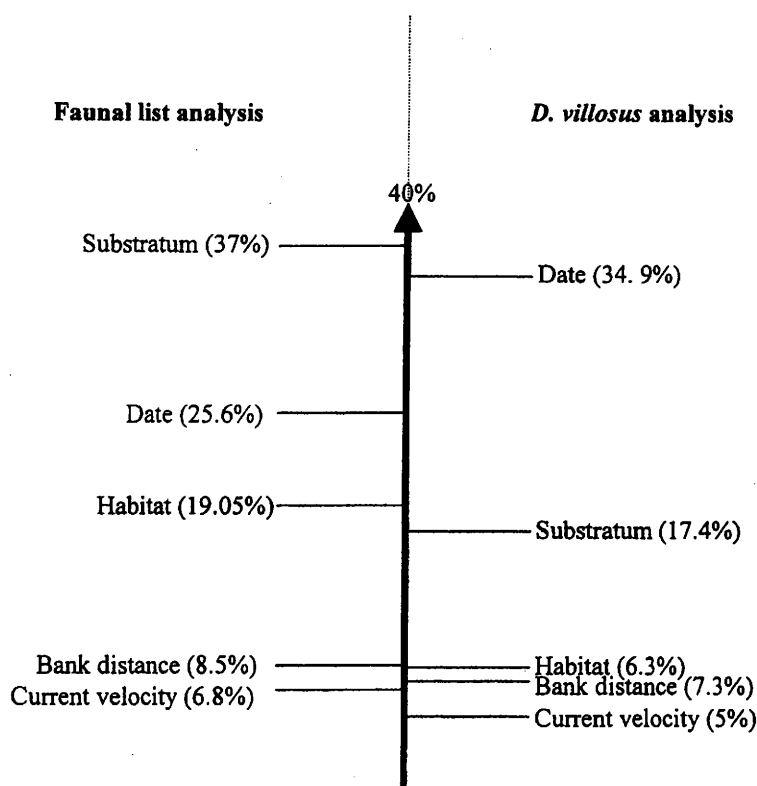


Fig. 1. Contribution of the five environmental variables measured in each sample to the total variability (= total inertia).

For a second FCA of the whole faunal list, including *D. villosus*, only macroinvertebrates that were present in at least 5 % of the samples (thus present in at least six samples taken within the year) were retained. This list contains 41 lines corresponding to 37 taxa and four *D. villosus* length classes, and 102 columns, corresponding to the total number of samples. The occurrence of *D. villosus* within the community, subdivided in quartiles, was studied for each season and each sample.

Niche breadth and niche overlap (LEVINS 1968) with *D. villosus* were calculated for each taxonomic unit using the following equations:

Niche breadth: $A' = \frac{e^{H'}}{N}$, where H' is the Shannon diversity index and N the number of resource classes.

Niche overlap of species 1 with species 2:

$$LO_{1,2} = \frac{\sum_j [(p_{1j})(p_{2j})]}{\sum_j p_{1j}^2},$$

where p_{1j} and p_{2j} are respectively the frequency of occurrence of species 1 and 2 on a given resource j .

Niche breadths and niche overlaps were calculated considering one faunal list for the whole year. The N resource classes were the nine substratum types, thus j ranged between 1 and 9 (Table 1).

A cluster analysis was based on the faunal list cited above, from which taxa absent in at least two campaigns were excluded in an attempt to underscore only those relationships occurring throughout the year. An FCA was performed on this dataset, keeping a number of axes representing at least 50 % of the total inertia. Species were classified on the first five FCA axes with Statistica software, using Ward's method applied to Euclidean distances. All the multivariate analyses were performed using ADE-4 software, a package for multivariate analysis and graphical display (THIOULOUSE et al. 1997).

Results

The Index of Dispersion of *D. villosus* on the river bottom was 1.75. The statistical analysis reveals that this species exhibited a clumped spatial distribution ($d = 4.61$, Negative Binomial Distribution, $p < 0.001$).

The multivariate analysis of *D. villosus* distribution on the river bottom showed no spatial segregation trends related to colouration pattern or sex (Figs. 2 c, d). A Chi-square test was performed and confirmed that individual colour types and males and females showed no difference in spatial distribution ($p = 0.051$ and $p = 0.849$ for colour type and sex, respectively). However, the distribution of size classes was clearly different (Fig. 2 e, $p < 0.0001$) and, notably, inertia increased with the mean length of the individuals. This result was confirmed by the niche breadth, which increased with size (0.56 for juveniles, 0.60, 0.84 and 0.81 for class A, B and C, respectively). The decomposition of the total inertia in *D. villosus* data (Fig. 1) revealed that the effect of

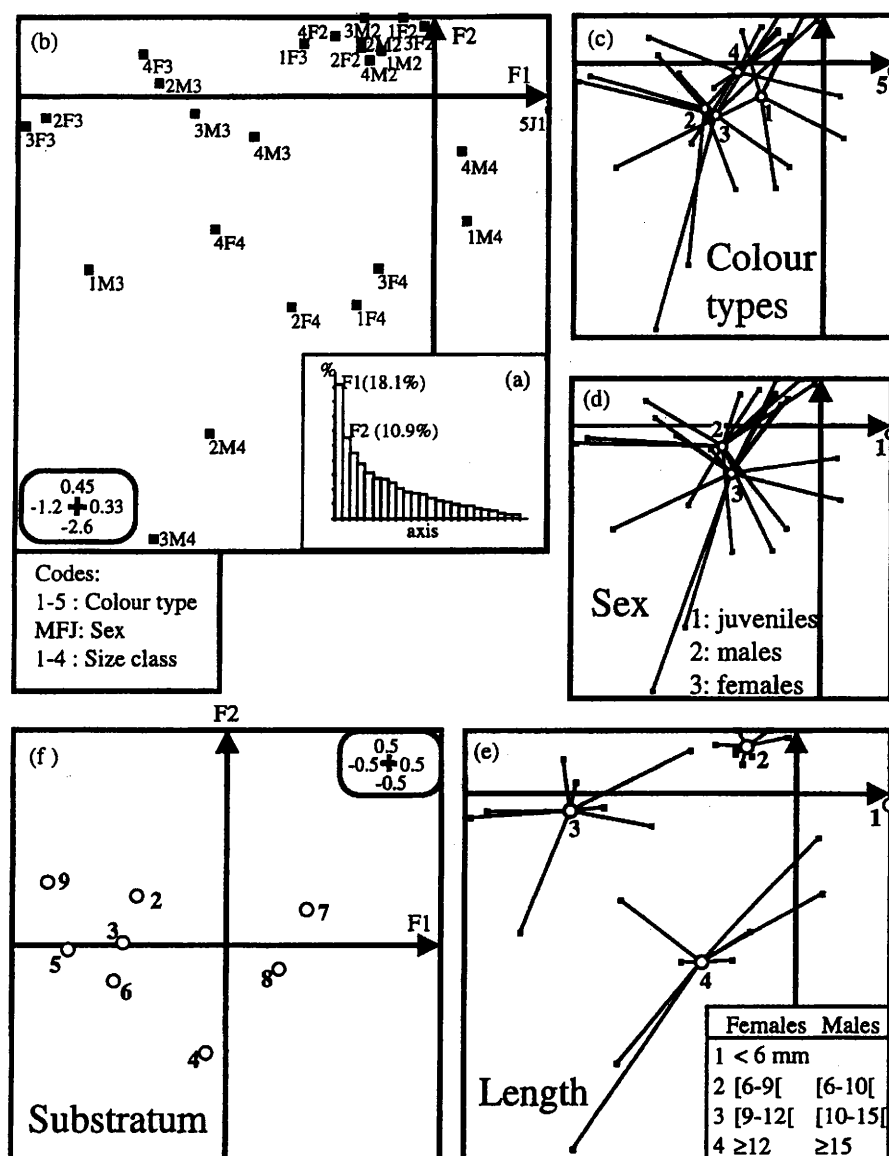


Fig. 2. Factorial analysis on *D. villosus* microdistribution. (a) Eigenvalues. The position of the different groups of *D. villosus* on the factorial plane F1–F2 (b) and the distribution of the colour types (c), sex (d) and length classes (e) are to be compared with the position of the substrata (f). Juveniles exhibit no colour type and were not sexed, thus there is only one combination of colour type/sex/size class, and a single dot on the factorial planes.

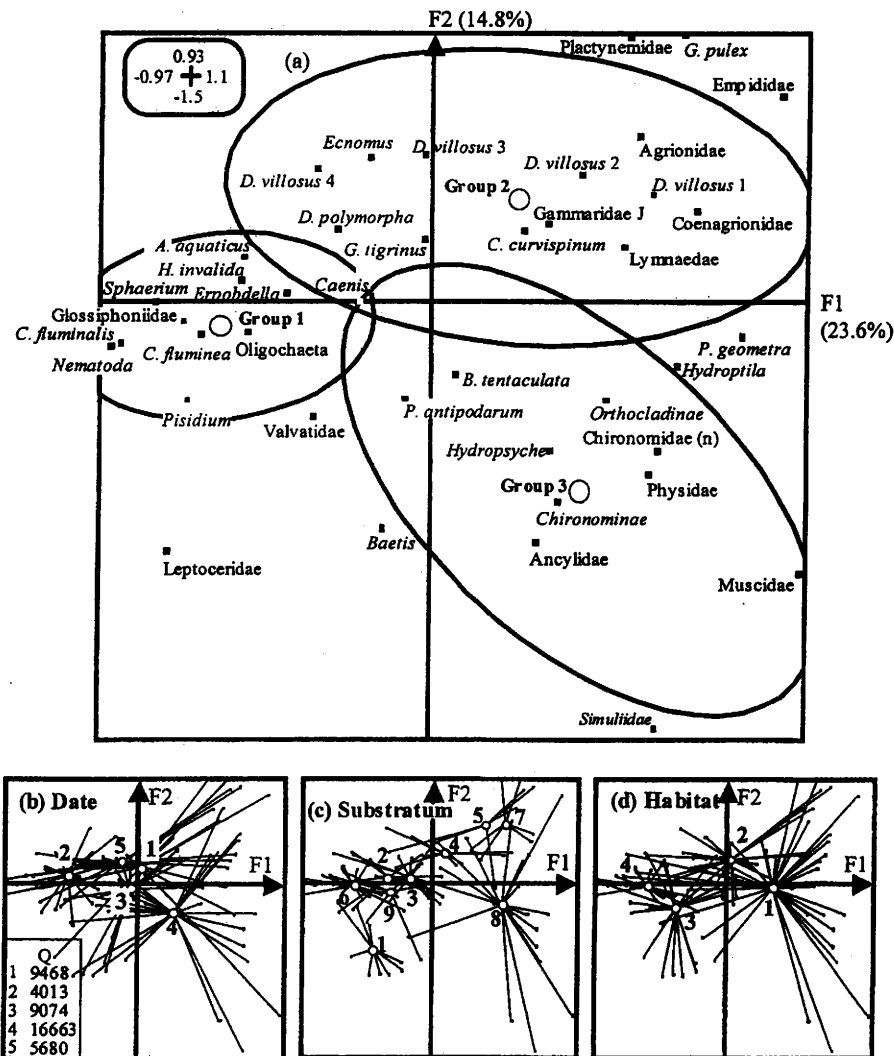


Fig. 3. Factorial analysis on the whole faunal list. The distribution of taxa along axes F1–F2 (a) is to be analysed according to the date (b), substratum (c), and habitat (d). The three groups were constituted on the basis of the cluster analysis presented in Fig. 4. *D. villosus* 1–4 refers to size classes defined in Fig. 2. Groups in Fig. 3 a are constituted on the basis of the cluster analysis and the ellipses encompass 95 % confidence limits for each group.

bank distance, habitat type and current velocity were low, thus the corresponding factorial planes are not shown. Once the temporal effect was suppressed, the substratum effect became the highest, corresponding to 17.4 % of the total variability.

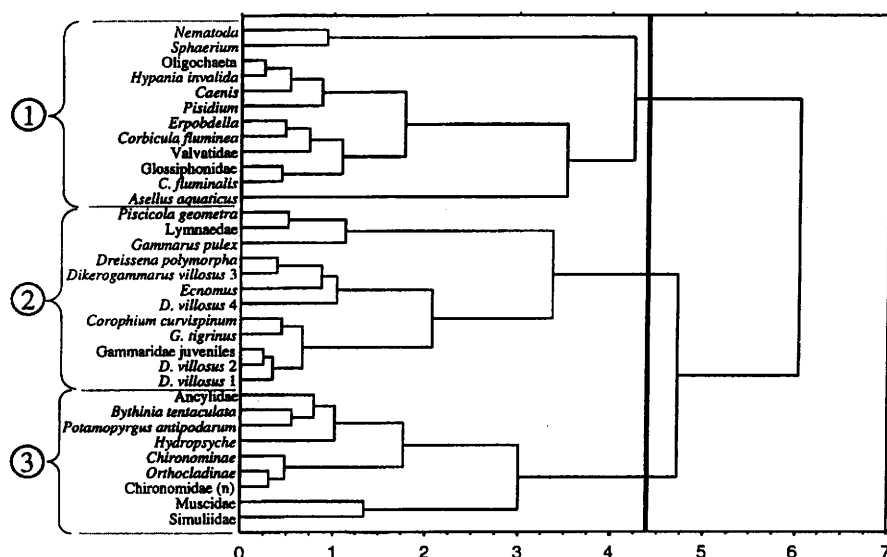


Fig. 4. Cluster analysis of the whole faunal list. According to the aggregation distance histogram, a separation into three groups was made at a distance of 4.4.

The juveniles seemed to have a higher affinity for roots and macrophytes (substratum types 7 and 8). The largest *D. villosus* were found in a wide range of substrata, but were more present in cobble (substratum type 4). Small and medium-sized individuals were both present in other substrata, but a specific substratum preference was not defined clearly for either of these two intermediate size classes (Figs. 2 e, f). The modality 'Sand' (substratum type 1) is not present on the factorial plane (Fig. 2 f) because *D. villosus* were never found on this substratum.

The analysis of the complete faunal list confirms that current velocity and distance to the bank did not seem to play a role in the microdistribution of invertebrates at our station (Fig. 1 shows a low inertia for these two factors).

This analysis confirms that *D. villosus* exhibited highest affinity for roots, boulders and cobbles (substratum types 7, 5 and 4), but not for sand, and deposition habitat in general (habitat type 3) (Figs. 3 a, c). A granulometric gradient appeared, with the numbers of *D. villosus* present increasing as the mineral particle size increased (substratum types 3, 4 and 5). Along axis F1, a temporal gradient appears (Fig. 3 b), with the lowest abundances (winter campaign) in samples on the left of the first factorial plane and samples with the highest abundances on the right. Presenting intermediate abundances, the autumn and spring campaigns are in the centre of the factorial plane.

The cluster analysis (Fig. 4) allowed to separate the macroinvertebrate community into three groups which are marked in Fig. 3 a: the first composed

of taxa associated with *Corbicula* sp. on the river bottom and the third including taxa associated with macrophytes (see Figs. 3 a, c). The second group included all the amphipods found in the Moselle River, and showed a particular association of medium and large *D. villosus* (categories 3 and 4) with *D. polymorpha*, and a sub-group including *C. curvispinum*, juvenile and small *D. villosus* (categories 1 and 2), *G. tigrinus* and the Gammaridae juveniles.

Considering one faunal list per campaign, *D. villosus* was always among the most abundant species at our station (first quartile), but dominated the assemblages only once, in the spring. This was probably due to the high abundances of juveniles during this campaign. If we consider the rank of *D. villosus* among the 102 samples, in one third of the cases it was in the first quartile (35 times) as well as the second quartile (37 times), and it appeared 12 times in the fourth quartile, corresponding to 12 samples where the species was absent. Considering all 102 samples, *D. villosus* was the dominant species only seven times. It ranked second twelve times and third seven times.

Finally, four taxonomic units (*Calopteryx splendens*, *Corophium curvispinum*, *Gammarus pulex*, and the Coenagrionidae family), presenting both high niche overlaps with *D. villosus* (ranging from 0.579 to 0.754) and low niche breadths (ranging from 0.257 to 0.296), were suspected to highly compete for space with it.

Discussion

The study of microdistribution allows us to define which biological factors helped *D. villosus*, directly or indirectly, to establish dense populations in the colonized ecosystem. The niche breadth of the species was 0.64, showing an ability to colonize a wide range of substratum types. This large niche breadth shows that the composition of a river's substratum mosaic may not prevent the establishment of *D. villosus*, this species being present in almost all types of substrata, except sand. Based on these mesohabitat preferences, a river with mainly cobble as a substratum and tree roots along the banks may well harbour extremely dense *D. villosus* populations. This species has an aggregated distribution, which is common in aquatic macroinvertebrates, and may be influenced by both abiotic (i.e. substratum type) and biotic (competition, predation) factors (MURPHY et al. 1998).

A segregation of each size class distribution was observed on the river bottom, with the smallest *D. villosus* individuals in particular found on roots and macrophytes and the largest individuals on cobble. Substratum particle size is a frequently studied factor governing the microdistribution of stream invertebrates. Such a correlation has already been shown for insects (CUMMINS & LAUFF 1969), as well as for several species of gammarids (PRINGLE 1982,

ADAMS et al. 1987, GRAÇA et al. 1994, DAHL & GREENBERG 1996 for *G. pulex*, OLYSLAGER & WILLIAMS 1993 for *G. pseudolimnaeus*).

This separation of size classes on the river bottom gave *D. villosus* several advantages, each of which are different according to the size class considered. Firstly, large individuals lived among large particles affording protection from both high current velocity and common predators of gammarids, such as fishes (OLYSLAGER & WILLIAMS 1993, DAHL & GREENBERG 1996). Furthermore, the largest *D. villosus* were found to live together, thus the probability for a mature individual to find a mate was increased. The lack of overlap between size classes also decreased the competition of medium-sized males with larger ones. The biggest individuals were not found among boulders, this microhabitat lacking adapted crevices (REES 1972). Secondly, the smallest individuals occupied roots and macrophytes, mesohabitats that were abundant and available when the first reproduction phase occurred. This has already been found for *G. pulex* in England (GRAÇA et al. 1994). However, in some studies, the largest *G. pulex* were found in macrophytes (BOLLACHE et al. 2000) and large *G. lacustris* had a higher affinity for algae (SHANNON et al. 1994), but in these studies distribution seemed more likely to be influenced by food availability. Roots and macrophytes provide both refuge owing to their complex shapes, and a source of food for small individuals. Living plants themselves, or their specific faunal assemblages, have been identified as a food supply for *G. pulex* juveniles (SUTCLIFFE et al. 1981). Finally, the different size classes correspond to individual cohorts from various generations. Cannibalism, specifically of adults eating juveniles, is a common phenomenon in gammarids (MACNEIL et al. 1999). Thus spatial segregation reduces the overlap of different generations of *D. villosus* and limits intra-specific competition.

At this site the macroinvertebrate community could be divided into three distinct mesohabitat distribution groups. The first and third ones had no or low interactions with *D. villosus*, and were taxa assemblages of particular substratum. Achaeta, Oligochaeta, Polychaeta and Bivalvia were mainly found in the *Corbicula* substratum, constituting the first group, while Diptera and some Pulmonata associated with macrophytes formed the third group. The second group included all gammarids. In this one, a strong sub-association of medium and large *D. villosus* with *D. polymorpha* was evident. It has already been shown that *D. polymorpha* favours the amphipod population by increasing both the habitat complexity of the colonized substratum (potential refuges) and the abundance of macroinvertebrates (potential prey for *D. villosus*) due to biodeposition exploited by deposit feeders (RICCIARDI et al. 1997, GONZALEZ & DOWNING 1999). Moreover, these two species have co-evolved over a long period of time, as they both originate from the Ponto-Caspian basin. This association fits the Invasional Meltdown Theory (SIMBERLOFF & VON HOLLE 1999), which proposes that positive interaction between species with co-evolu-

tive pasts increases the probability of successful establishment of exotic species of the same origin. A newcomer from a given geographic area becoming established in a recipient ecosystem favours the successful introduction of a second exotic species from the same geographic area, which could then favour a third one and so on, a kind of exotic species snowball effect. In this second group were to be found the Trichoptera *Ecnomus tenellus*, which inhabited large particle sizes in low current velocity and have a predatory diet, occupying a niche that overlapped strongly that of *D. villosus*. Small and juvenile *D. villosus*, *G. tigrinus* and *C. curvispinum* were also associated. This association concerned gammarids within a similar size spectrum, which could explain similarities in their distribution. Another possibility is that *G. tigrinus* had been excluded from the other substrata by *D. villosus* through an exclusive competition process. Such a phenomenon has already been shown for the two crayfish, *Orconectes virilis* and *O. immunis*, the first and more aggressive one excluding the other from certain substrata (BOVBJERG 1970). A second association of species that have co-evolved existed between small *D. villosus* and *C. curvispinum*, but their relationship cannot be clearly defined as one of competition, predation or commensalism. In any event, even when *D. villosus* was very abundant, we did not find any proof that the benthic community was destabilised by its presence.

We cannot affirm that niche overlaps observed one year after the establishment of *D. villosus* in the Moselle River were not influenced by previously established biotic relationships. However, the niche overlaps measured allowed us to check that four taxa, among which are two other amphipods, *G. pulex* and the invader *C. curvispinum*, and some Odonata (*Calopteryx splendens* and the Coenagrionidae) were found in the same substrata as *D. villosus*. Considering its predatory behaviour (DICK & PLATVOET 2000, DICK et al. 2002), these four populations are presumably threatened.

Abiotic factors, such as high substratum heterogeneity, which reduces intra-specific competition, may have favoured the success of *D. villosus* at this site of the Moselle River. Biotic factors, such as the presence of other species of the same origin, may also have facilitated its establishment.

Acknowledgements

We thank Professor ERIC PATTEE and an anonymous referee for their valuable comments on the manuscript, and ANNA CARTIER for her linguistic corrections. This study is supported by the French Ministry of Ecology and Sustainable Development as part of the INVABIO – 2001 – 2003 Biological Invasions Program.

References

- ADAMS, J., GEE, J., GREENWOOD, P., MCKELVEY, S. & PERRY, R. (1987): Factors affecting the microdistribution of *G. pulex* (Amphipoda): an experimental study. – *Freshwat. Biol.* **7**: 307–316.
- BIJ DE VAATE, A. & KLINK, A. G. (1995): *Dikerogammarus villosus* SOWINSKY (Crustacea: Gammaridae) a new immigrant in the Dutch part of the Lower Rhine. – *Lauterbornia* **20**: 51–54.
- BOLLACHE, L., GAMBADE, G. & CÉZILLY, F. (2000): The influence of micro-habitat segregation on size assortative pairing in *Gammarus pulex* (L.) (Crustacea, Amphipoda). – *Arch. Hydrobiol.* **147**: 547–558.
- BOURNAUD, M. & COGERINO, L. (1986): Les microhabitats aquatiques des rives d'un grand cours d'eau. Approche faunistique. – *Annls Limnol.* **22**: 185–294.
- BOVBJERG, R. V. (1970): Ecological isolation and competitive exclusion in two crayfish (*Orconectes virilis* and *Orconectes immunis*). – *Ecology* **51**: 225–236.
- CUMMINS, K. W. (1962): An evaluation of some techniques for the collection and analysis of benthic samples with a special emphasis on lotic waters. – *Amer. Midl. Nat.* **67**: 477–504.
- CUMMINS, K. W. & LAUFF, G. H. (1969): The influence of substrate particle size on the microdistribution of stream macrobenthos. – *Hydrobiologia* **34**: 145–181.
- DAHL, J. & GREENBERG, L. (1996): Effects of habitat structure on habitat use by *Gammarus pulex* in artificial streams. – *Freshwat. Biol.* **36**: 487–495.
- DEVIN, S., BEISEL, J. N., BACHMANN, V. & MORETEAU, J. C. (2001): *Dikerogammarus villosus* (Amphipoda: Gammaridae): Another invasive species newly established in the Moselle River and French hydrosystems. – *Annls Limnol. Int. J. Limnol.* **37**: 21–27.
- DEVIN, S., PISCART, C., BEISEL, J. N. & MORETEAU, J. C. (in press): Life history traits of the invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France. – *Internat. Rev. Hydrobiol.*
- DICK, J. T. A. & PLATVOET, D. (2000): Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. – *Proc. Royal Soc. London – Series B: Biol. Sci.* **267**: 977–983.
- DICK, J. T. A., PLATVOET, D. & KELLY, D. W. (2002): Predatory impact of the freshwater invader, *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda). – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **59**: 1078–1084.
- DOLÉDEC, S. & CHESSEL, D. (1989): Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II. Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. – *Acta oecol. – Oecol. gener.* **10**: 207–232.
- GONZALEZ, M. J. & DOWNING, A. (1999): Mechanisms underlying amphipod responses to zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion and implications for fish-amphipod interactions. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **56**: 679–685.
- GRAÇA, M. A. S., MALTBY, L. & CALOW, P. (1994): Comparative ecology of *Gammarus pulex* (L.) and *Asellus aquaticus* (L.). I: population dynamics and microdistribution. – *Hydrobiologia* **281**: 155–162.
- HYNES, H. B. N. (1955): The reproductive cycle of some British freshwater Gammaridae. – *J. Anim. Ecol.* **24**: 352–387.
- KOSTALOS, M. S. (1979): Life history and ecology of *Gammarus minus* Say (Amphipoda, Gammaridae). – *Crustaceana* **37**: 113–122.

- LEVINS, R. (1968): Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations. – Princeton University Press, Princeton, N. J., 120 pp.
- LUDWIG, J. A. & REYNOLDS, J. F. (1988): Statistical Ecology: A Primer on Methods and Computing. – John Wiley & Sons, New-York, 337 pp.
- MACNEIL, C., DICK, J. & ELWOOD, R. (1999): The dynamics of predation on *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda). – Biol. Rev. Cambridge Philosophical Soc. **74**: 375–395.
- MURPHY, J. F., GILLER, P. S. & HORAN, M. A. (1998): Spatial scale and the aggregation of stream macroinvertebrates associated with leaf packs. – Freshwat. Biol. **39**: 325–337.
- MUSKÓ, I. B. (1993): The life history of *Dikerogammarus haemobaphes* (EICHW.) (Crustacea: Amphipoda) living on macrophytes in Lake Balaton (Hungary). – Arch. Hydrobiol. **127**: 227–238.
- OLYSLAGER, N. J. & WILLIAMS, D. D. (1993): Microhabitat selection by the lotic amphipod *Gammarus pseudolimnaeus* Bousfield: mechanism for evaluating local substrate and current suitability. – Can. J. Zool. **71**: 2401–2409.
- PRINGLE, S. (1982): Factors affecting the microdistribution of different sizes of the amphipod *Gammarus pulex*. – Oikos **38**: 369–373.
- REES, C. P. (1972): The distribution of the amphipod *Gammarus pseudolimnaeus* Bousfield as influenced by oxygen concentration, substratum and current velocity. – Trans. Amer. Microsc. Soc. **91**: 514–529.
- RICCIARDI, A. (2001): Facilitative interactions among aquatic invaders: is an “invasional meltdown” occurring in the Great Lakes? – Can. J. Fish. Aquat. Sci. **58**: 2513–2525.
- RICCIARDI, A., WHORISKEY, F. G. & RASMUSSEN, J. B. (1997): The role of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structuring macroinvertebrate communities on hard substrata. – Can. J. Fish. Aquat. Sci. **54**: 2596–2608.
- SHANNON, J. P., BLINN, D. W. & STEVENS, L. E. (1994): Trophic interactions and benthic animal community structure in the Colorado river, Arizona, U.S.A. – Freshwat. Biol. **31**: 213–220.
- SIMBERLOFF, D. & VON HOLLE, B. (1999): Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? – Biological Invasions **1**: 21–32.
- SUTCLIFFE, D. W., CARRICK, T. R. & WILLOUGHBY, G. W. (1981): Effects of diet, body size, age and temperature on growth rates in the amphipod *Gammarus pulex*. – Freshwat. Biol. **11**: 183–214.
- THIOULOUSE, J., CHESSEL, D., DOLÉDEC, S. & OLIVIER, J. M. (1997): ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. – Statistics and Computing **7**: 75–83.

Submitted: 31 January 2003; accepted: 18 June 2003.

Annexe 1e :

**Rapid range extension of the Ponto-Caspian amphipod
Dikerogammarus villosus in France: potential consequences**

**Bollache L., Devin S., Wattier R., Chovet M., Beisel J.-N.,
Moreteau J.-C. et Rigaud T.**

Archiv für Hydrobiologie, sous presse

Rapid range extension of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in France: potential consequences

Bollache L.^{1*}, Devin S.², Wattier R.¹, Chovet M.³, Beisel J.-N.², Moreteau J.-C.² and Rigaud T.¹

¹Equipe Ecologie Evolutive, UMR CNRS 5561 Biogéosciences, Université de Bourgogne, 6 boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France

² Equipe de Démonécologie, UR LBFE, Université de Metz, Campus Bridoux, avenue du Général Delestraint - 57070 Metz, France

³ DIREN Centre, Service de l'eau et des milieux aquatiques, 5 avenue Buffon, BP 6407, 45064 Orléans Cedex 2, France

*Author for correspondence: loic.bollache@u-bourgogne.fr

Abstract: Nonindigenous species are increasingly recognized as altering local communities in the colonized areas. In some north European freshwater systems, the Ponto-Caspian invasive crustacean *Dikerogammarus villosus* (Amphipoda) is known to have such an effect, but a general monitoring of its progress and general impact is still required. The present study contribute to this monitoring. *D. villosus* was observed in 2003 in all the major French rivers prospected (i.e. Rhine, Meuse, Moselle, Saône, Rhône, Seine, and Loire), a European region previously overlooked for its colonization. This species was also detected in some tributaries of the rivers Saône and Seine, and in the Lemman Lake. The dynamics of this colonisation, inferred from samples made at different dates, show a rapid expansion toward the West, from its first appearance in the Saône in 1997. The colonised rivers are connected with the more important French harbours, which may facilitate future colonization of new countries. On two site, *D. villosus* rapidly became the dominant crustacean species after its appearance. A comparison of the amphipod fauna between 2003 and ancient surveys also shows that some native species tend to disappear in the East of France. These data suggest an ongoing homogenisation process of amphipod assemblages.

Key words: invasions, *Dikerogammarus villosus*, gammarids, French hydrosystems.

Introduction

Ponto-Caspian crustaceans are among the most recent and successful invaders of aquatic ecosystems in Europe and North America (Van den Brink et al 1991, Ricciardi & MacIsaac 2000). Currently, for example, more than 10 Ponto-Caspian amphipod species have been recorded in central and western Europe, and directly threaten, in the more or less short term, other areas (Dick & Platvoet 2000, bij de Vaate et al 2002). Human activities are largely invoked to explain the range extension of aquatic Ponto-Caspian crustacean species. The construction of canals connecting different river basins throughout Europe allowed organisms to disperse to Central and Western European rivers by active migration, attachment to hulls and transports in ship ballast tanks (bij de Vaate et al 2002). Although biological invasion may have contributed to increase locally species richness (alpha diversity) (Kinzelbach 1995, Stewart et al 1998), field surveys and laboratory experiments indicate negative ecological impacts of Ponto-Caspian species invasions, with the decline of several native macroinvertebrate. In fact, many Ponto-Caspian organisms became dominant members of various trophic levels in benthic invertebrate communities (Van den Brink et al 1993, Dick & Platvoet 2000, Dick et al. 2002, van Overdijk et al 2003). A more subtle long-term consequence of invasion is therefore an increased homogenization of aquatic ecosystems (Rahel 2000).

Dikerogammarus villosus is a recent and successful macroinvertebrate invader of Central and Western Europe freshwater ecosystems (bij de Vaate et al 2002, Müller et al. 2002). Owing to its predatory regime, the ecological impact of this gammarid may be severe, with the potential impoverishment of macroinvertebrate communities in the geographical areas where it appeared (Dick & Platvoet 2000, Dick et al. 2002). After invading the middle and lower Danube River between ca 1920 and 1980, this species was found for the first time in the lower reaches of the Rhine in 1994 (bij de Vaate & Klink 1995). Although the range expansion of *D. villosus* is well documented on the Rhine drainage (Van den Bossche 2002), main basins in France (i.e. extreme west of continental Europe) have been largely overlooked until today. *D. villosus* was first recorded in French hydrosystems, in the north and east, in the late 90's, in river directly connected with the Rhine (Bollache 2003; Devin et al. 2001). The monitoring of this species is yet important, because the numerous harbours on French coasts (either on English Channel, Atlantic or Mediterranean coasts) may facilitate its spreading to overseas countries through maritime transports (Bruijs et al. 2001).

The purpose of this work was to describe the current distribution of *D. villosus* in France and to review its history of invasion to access the speed of progress. Peculiar notes are also given on presence/absence of native and other invasive amphipod species found in 2003 in main French rivers, to provide a first assessment of the potential impact of *D. villosus* on amphipod assemblages.

Methods

From February to July 2003, we prospected the main French rivers, Garonne excepted (i.e. Rhine, Meuse, Moselle, Saône, Rhône, Seine, and Loire) and their associated canals, in order to define the presence of different amphipod species. The precise location of each sample site may be provided by the corresponding author on request. This survey was completed by animals collected by several local laboratories or institutions during biological monitoring programs on the river Saône, Rhône, Loire and Seine (see acknowledgements). Since several sampling methods have been used (bank handnet, 500 μm mesh size), kick sampling with handnet, artificial substrates method), no quantitative data can be accurately compared between sites and this survey can only be qualitative (but see therein after for two sites on the Loire). In all cases, however, the samples were stored in 70% ethanol and analysed at the laboratory of Dijon. Species were identified following different taxonomic keys (e.g. Cararausu et al. 1955, Pinkster 1973, Karaman & Pinkster 1977a,b, Gledhill et al. 1993). Only adults were examined, since most of the species-specific diagnostic characters are fully developed at this stage only. Species were then classified into 4 groups, according to their native geographic ranges (native species, North American, Balkan and Ponto-Caspian).

For two sites on the Loire River (at Muides sur Loire, département Loir & Cher, and Ouzouer sur Loire, département Loiret), a quantitative comparison between years was possible. Sampled were made during spring 1994, July 2001 (year of *D. villosus* appearance at Ouzouer), July 2002 (year of *D. villosus* appearance at Muides) and July 2003 using the same methods in each site. At Muides, all crustaceans present under stones on 1 m^2 were systematically collected using handnet. At Ouzouer, baskets of c.a. 1 m^2 containing an artificial substrate (silex stones of 5 – 10 cm diameter) were used as traps to collect aquatic invertebrates. Crustaceans collected were stored in alcohol and identified subsequently.

Qualitative data prior to 2003 were also compiled for the rivers investigated, in order to describe the history of invasion by *D. villosus*, and changes in the distribution of freshwater amphipod species. These data had 3 sources, either direct sampling by the authors, biological monitoring programs (see above) or faunistic literature.

Results

In 2003, *D. villosus* was detected in all the major French rivers prospected, in some tributaries of the rivers Saône and Seine, and in the larger lake in France and Switzerland, Lake Lemman (Figure 1). The spread of *D. villosus* from east to west was rapid. It was first observed in France in 1997 in the river Saône, three years after its first record on the Lower Rhine (Figure 1). In 1998, it was recorded in the Rhône (Northern and Southern part), as well as in the Meuse, close to the border between France and Belgium. Data from the Moselle River unambiguously showed that *D. villosus* moved upstream, while those on Saône and

Rhône showed a more classical downstream movement (Figure 1). Three and four years after the first record in the French hydrosystems, *D. villosus* was detected in the Seine River and the Loire River, respectively (Figure 1). These two rivers belong to different drainages than other French rivers, and are connected with them only by canals. The survey in the two canals in the centre of France, linking the Seine to Loire and Rhône drainages, gave negative results in 2003 (Figure 1).

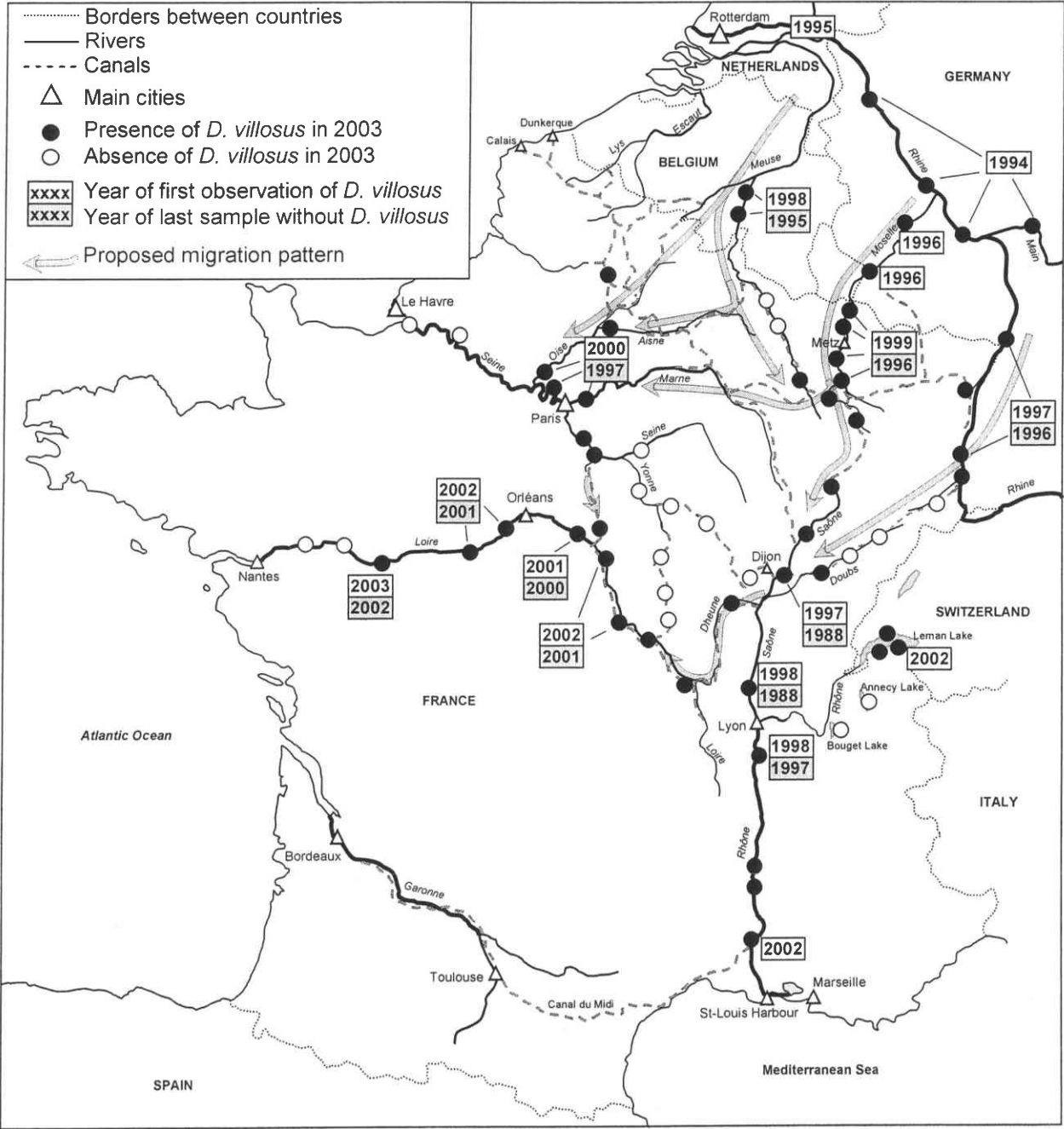


Figure 1: Distribution and proposed migration patterns of *Dikerogammarus villosus* in France.

Quantitative data collected on the Loire showed that, while it appeared at low numbers, *D. villosus* rapidly became the dominant member of the crustacean assemblage, mainly at the detriment of other gammarids (Figure 2). The differences in crustacean relative proportions between the first year of appearance of *D. villosus* and the following year were highly significant both at Muides ($\chi^2_3 = 191.97$, $P < 0.00001$) and Ouzouer ($\chi^2_3 = 322.51$, $P < 0.00001$), while changes were non significant or less profound between 1994 and the year of first appearance of *D. villosus* ($\chi^2_3 = 2.50$, $P = 0.48$ at Muides; $\chi^2_3 = 12.01$, $P = 0.007$ at Ouzouer, the difference being mainly due to the decrease of *A. aquaticus*).

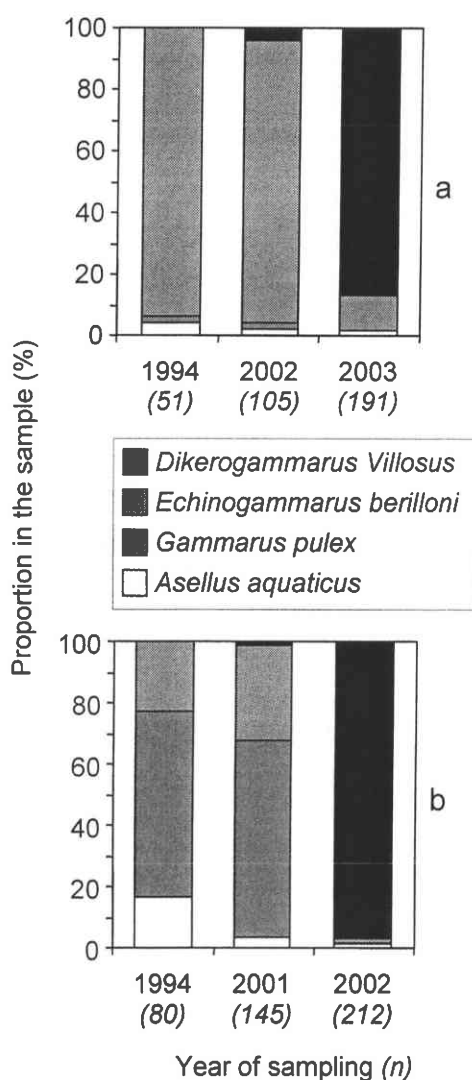


Figure 2: Relative abundance of crustaceans collected at Muides sur Loire (a) and Ouzouer sur Loire (b), according to the year of sampling. Native species were *G. pulex* and *E. berilloni* (gammarids) and the isopod *A. aquaticus*. *n* is the total number of individual collected.

The distribution overview of the different amphipod species in the French freshwater hydrosystems in 2003, and its comparison with previous surveys (Table 1) showed that some native species tend to disappear in the East of France, replaced by a pool of invasives including North American and Ponto-Caspian species. The number of Ponto-Caspian invasive species of amphipod decreases following a East-West gradient, with three Ponto-Caspian species (*D. villosus*, *C. curvispinum* and *C. ischnus*) in the Rhine River, two (*D. villosus* and *C. curvispinum*) in the rivers Moselle, Saône, Rhône, Meuse, Seine, and none in the Lower Loire.

Table 1: Distribution of the freshwater amphipod species in the French rivers. Species recorded in 2003 are denoted by filled circles, species not recorded in 2003 but that were present ten years ago are denoted by open circles (see the following references for comparison : CIPR 2002, Devin et al. 2001, Tachet et al. 1988, Chovet & Lécureuil 1994).

	Lower Loire	Upper Loire	Seine	Meuse	Rhône	Saône	Moselle	Upper Rhine
Native species								
<i>Gammarus pulex</i>	●	●	●	●	●	●	●	○
<i>Gammarus fossarum</i>					○	○		
<i>Echinogammarus berilloni</i>	●	●	●			○		○
<i>Echinogammarus spinulicornis</i>	●							
North American species								
<i>Gammarus tigrinus</i>		●		●	●	●	●	○
<i>Crangonyx pseudogracilis</i>		●				●		
Balkan species								
<i>Gammarus roeseli</i>		●	●	●	●	●	●	○
Ponto-Caspian species								
<i>Chelicorophium curvispinum</i>		●	●	●	●	●	●	●
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>							○	○
<i>Dikerogammarus villosus</i>	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Chaetogamarus ischnus</i>								●

Discussion

The distribution and dynamics of *D. villosus* in France and Europe shows an inexorable and rapid expansion toward the South-West, from its original appearance in the Rhine River. In addition, although this species seems to be excluded from the smaller rivers in different parts of Europe (bij de Vaate et al. 2002), its recent recording in the river Doubs and in a second tributary of the river Saône suggests a possible extension of *D. villosus* to whole drainages in the near future. It should be noted that, in most of our samples, *D. villosus* were found in large quantities (> 50 individuals, e.g. Figure 2), and reproduction was observed (i.e. couples in precopula and gravid females were sampled)(e.g. Devin et al. 2003, in the Moselle River). We can therefore consider that *D. villosus* is well established in the main French drainages.

These drainages are connected with the more important harbours (e.g. St-Louis harbour, Nantes, Le Havre, see Figure 1). We can therefore predict that this situation may accelerate a future invasion of *D. villosus* in other parts of Europe (United Kingdom, Italy, Spain...) and in North America. Among the 7 Ponto-Caspian amphipod species likely to be transported in ship ballast (listed by Ricciardi & Rasmussen 1998), *D. villosus* seems to be the most serious candidate for future invasions, through its potential resistance in ballast water (Brujjs et al. 2001), its clear negative impact on invertebrate communities (Dick & Platvoet 2000, Dick et al. 2002), its life history traits favouring a rapid demographic extension (Devin et al. 2003) and its ability to invade successfully new habitats (small rivers and lakes, see the present study).

Our data allowed us to propose three different colonisation routes of the French rivers from the Rhine. The first may be through the Rhône-Rhine canal system, via the river Doubs; the second from the river Moselle and through the Marne-Rhine and Moselle-Saône canal systems; and the third from the river Meuse, through canals joining the Meuse and Seine drainages (Figure 1). These three different routes suggest a multiple and recurrent arrival of *D. villosus* in French drainages. Population bottleneck is therefore unlikely, suggesting that the loss of genetic variability often associated with invasive process (e.g. Berg et al. 2002) may be inappropriate in that case. This remains to be verified using genetic techniques however.

The reasons for the recent massive invasion of Ponto-Caspian species in central and Western Europe are multiple. The natural upstream colonisation of the Danube could have been caused by the increasing ionic content of large European rivers in last decades, caused by the industrial and agricultural pollution (Jazdzewski & Konopacka 2002). Then, the canals connecting various drainages allowed the spread in western countries (bij de Vaate et al 2002). This reason apply directly to French hydrosystems: the numerous canals linking the different drainages in the north-east of France undoubtedly facilitate the spread of *D. villosus* in France toward west. A cause for the establishment of *D. villosus*, after its appearance, could be that this species prey and replace other amphipod species (Dick & Platvoet 2000,

Kinzler & Maier 2003). This may in turn favour the future establishment of other Ponto-Caspian species in ecosystems colonised by *D. villosus* ("invasional meltdown hypothesis", Simberloff & Von Holle 1999; Ricciardi 2001). A long-term consequence of this process may therefore be the increasing homogenization of aquatic ecosystems (Rahel 2002). Homogenization is the outcome of three interacting processes: introductions of non-native species, extirpation of native species, and habitat alterations (Rahel 2002). The data provided by the two sites on the Loire River, where *D. villosus* rapidly became the dominant crustacean species after its appearance, tend to confirm those in Netherlands (Dick & Platvoet 2000) and suggest that the two first processes of homogenization apply for *D. villosus* invasion. We acknowledge that the collection methods used in our study allowed comparisons only in a micro habitat favourable to *D. villosus* (i.e. under stones, see Devin et al. in press). This might be a source of bias since differences in micro distribution may favour coexistence between native and invasive species (Shea & Chesson 2002). However, these habitats were occupied by native species before *D. villosus* appearance, and the dramatic decrease of native species should therefore not be neglected. Our data (including those provided in Table 2) therefore suggest an ongoing homogenization of amphipod fauna in French drainages.

Acknowledgements

We are grateful to DIREN Pays de la Loire (Nantes, contact : C. Royer), HYDROSPHERE (Pontoise, contact : J. Loiseau), Cellule Anti-Pollution de la Seine (Rouen, contact : A. Ficht), ARALEP (Lyon, contact : J.F. Fruget), CEMAGREF (Aix en Provence, contact : J.C. Berget) for having provided animals and informations from various sampling sites. This work was funded by the program "Invasion Biologiques" of the French Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable (grant # 01121).

References

- BERG, D.J., GARTON, D.W., MACISAAC H.J., PANOV V.E. & TELESH, I.V. (2002): Changes in genetic structure of North American *Bythotrephes* populations following invasion from lake Ladoga, Russia. – *Freshwater Biol.* **47**: 275-282.
- BIJ DE VAATE, A. & KLINK, AG. (1995): *Dikerogammarus villosus* Sowinsky (Crustacea: Gammaridae) a new immigrant in the Dutch part of the Lower Rhine. – *Lauterbornia* **20**: 51-54.
- BIJ DE VAATE, A., JAZDZEWSKI, K., KETELAARS, HAM., GOLLASH, S. & VAN DER VELDE, G. (2002): Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **59**: 1159-1174.
- BOLLACHE, L. (2003): Trois espèces d'Amphipodes épigées nouvelles pour la Saône bourguignonne. – *Bull. Sci. Bourgogne* **51**: 1-9.
- BRUIJS, MCM., KELLEHER, B., VAN DER VELDE, G. & BIJ DE VAATE, A. (2001): Oxygen consumption, temperature and salinity tolerance of the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus* : indicators of further dispersal via ballast water transport. – *Arch. Hydrobiol.* **152** : 633-646.

- CARARAU, S., DOBREANU, E. & MANOLACHE, C. (1955): Crustacea Amphipoda, forme salmastre si de apa dulce. Fauna republicii populare române 4, Crustacea 4. – Bodnariuc, Bucuresti, pp. 1-409 p.
- CHOVET, M. & LECUREUIL, JY. (1994): Répartition des Gammaridae épigés (Crustacés, Amphipodes) dans la Loire et les rivières de la Région Centre (France). – Ann. Limnol. **30**: 11-23.
- CIPR. (2002): Le macrobenthos du Rhin 2000. – Commission Internationale pour la Protection du Rhin, Coblenc, pp. 1-49.
- DEVIN, S., BEISEL, J.N., BACHMANN, & MORETEAU, J.C. (2001): *Dikerogammarus villosus* (Amphipoda: Gammaridae): another invasive species newly established in the Moselle river and French hydrosystems. – Ann. Limnol. **37**: 21-27.
- DEVIN, S., PISCART, C., BEISEL, J.N., & MORETEAU, J.C. (2003): Life history traits of the invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France. – Int. Rev. Hydrobiol. *In press*.
- DEVIN, S., PISCART, C., BEISEL, J.N., & MORETEAU, J.C. (In press): Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* on a mesohabitat scale. – Archiv Hydrobiol. *In press*
- DICK, JTA. & PLATVOET, D. (2000): Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. – Proc. R. Soc. Lond. B. **267**: 977-983.
- DICK, JTA., PLATVOET, D. & KELLY, DW. (2002): Predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacean: Amphipoda). – Can. J. Fish. Aquat. Sci. **59**: 1078-1084.
- GLEHILL, T., SUTCLIFFE, D. W. & WILLIAMS, W. D. (1993): British Freshwater Crustacea Malacostraca. – Freshwater Biological Association, pp. 1-173.
- JAZDZEWSKI, K. & KONOPACKA, A. (2002) : Invasive Ponto-Caspian species in waters of the Vistula and Oder basins and the southern Baltic sea. In: Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. Eds Leppäkoski E; Gollasch S. & Olenin S., – Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 384-398.
- KARAMAN, G. S. & PINKSTER S. (1977a): Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea-Amphipoda). I. *Gammarus pulex*-group and related species. – Bijdr. Dierkd. **47**: 1-97.
- KARAMAN, G. S. & PINKSTER, S. (1977b). Freshwater *Gammarus* species from Europe, North Africa and adjacent regions of Asia (Crustacea, Amphipoda). II. *Gammarus roeseli*-group and related species. – Bijdr. Dierkd. **47**: 165-196.
- KINZELBACH, R. (1995): Neozoans in European waters. Exemplifying the worldwide process of invasion and species mixing. – Experientia **51**: 526-538.
- KINZLER, W. & MAIER, G. (2003): Asymmetry in mutual predation: possible reason for the replacement of native gammarids by invasives. – Archiv Hydrobiol. **157**: 473-481.
- MÜLLER, JC., SCHRAMM, S. & SEITZ, A. (2002): Genetic and morphological differentiation of *Dikerogammarus* invaders and their invasion history in central europe. – Freshwater Biol. **47**: 1-10.
- PINKSTER, S. (1973): The *Echinogammarus berilloni*-group, a number of predominantly iberian amphipod species (Crustacea). – Bijdr. Dierkd. **43**: 1-39.
- RAHEL, FJ. (2002): Homogenization of freshwater faunas. – Ann. Rev. Ecol. Syst. **33**: 291-315.
- RICCIARDI, A. (2001): Facilitate interactions among aquatic invaders: is an 'invasional meltdown' occurring in the Great Lakes? – Can. J. Fish. Aquat. Sci. **59**: 1144-1158.
- RICCIARDI, A. & MACISAAC, (2000): Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. – Trends Ecol. Evol. **15**: 62-65.

- RICCIARDI, A. & RASMUSSEN, JB. (1998): Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**: 1759-1765.
- SHEA, K., & CHESSON, P. (2002): Community ecology theory as a framework for biological invasions. – *Trends Ecol. Evol.* **17**: 170-176.
- SIMBERLOFF, D., & Von Holle, B. (1999): Positive interactions of nonindigenous species: invasion meltdown? – *Biol. Invasion* **1**: 21-32.
- STEWART, T.W., MINER, J.G. & LOWE, R.L. (1998): Macroinvertebrate communities on hard substrates in Western Lake Erie: structuring effects of *Dreissena*. – *J. Great Lakes Res.* **24**: 868 - 879.
- TACHET, H., GASCHIGNARD-FOSSATI, O., CELLOT, B. & BERLY, A. (1988): The macrobenthos of the Saône river. – *Ann. Limnol.* **24**: 83-101.
- VAN DEN BOSSCHE, JP. (2002): First records and fast spread of five new (1995-2000) alien species in the River Meuse in Belgium: *Hypania invalida*, *Corbicula fluminea*, *Hemimysis anomala*, *Dikerogammarus villosus* and *Crangonyx pseudogracilis*. – *Bull. Institut R. Sci. Nat. Belgique* **72**(suppl): 73-78.
- VAN DEN BRINK, FWB., VAN DER VELDE, G. & BIJ DE VAATE, A. (1991): Amphipod invasion on the Rhine. – *Nature* **352**: 576.
- VAN DEN BRINK, FWB., VAN DER VELDE, G. & BIJ DE VAATE, A. (1993): Ecological aspects, explosive range extension and impact of a mass invader, *Corophium curvispinum* Sars, 1895 (Crustacea: Amphipoda), in the Lower Rhine (The Netherlands). – *Oecologia* **93**: 224-232.
- VAN OVERDIJK, CDA., GRIGOROVICH, IA., MABEE, T., RAT, WJ., CIBOROWSKI, JJH. & MACISAAC, HJ. (2003): Microhabitat selection by the invasive amphipod *Echinogammarus ischnus* and native *Gammarus fasciatus* in laboratory and in Lake Erie. – *Freshwater Biol.* **48**: 567-578.

Annexe 2:

Articles en préparation ou soumis

Annexe 2a:

**Pigmentation polymorphism in the invasive species
Dikerogammarus villosus: some insights into its maintenance**

En préparation

Pigmentation polymorphism in the invasive amphipod species *Dikerogammarus villosus*: some insights into its maintenance

Devin, S.¹, Bollache, L.², Beisel, J.-N.¹, Moreteau, J.-C.¹, Perrot-Minnot, M.-J.²

¹ Laboratoire Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes (LBFE), Université de METZ, Campus BRIDOUX, Avenue du Général Delestraint, 57070 METZ, FRANCE

² Equipe Ecologie Evolutive, UMR CNRS 5561 Biogéosciences, Université de Bourgogne, 6 blvd Gabriel, 21000 Dijon, France

Abstract

Dikerogammarus villosus, a freshwater invasive amphipod, exhibits conspicuous pigmentation polymorphism. We document this polymorphism in two recently colonized areas, the Saône and Moselle rivers (Northeastern France), and addressed some of the mechanisms by which pigmentation polymorphism can arise and be maintained. We compared body size, reproductive status, fecundity and mate choice among morphs of *D. villosus* in field samples collected in summer 2001. Body size and female gonad developmental stage were comparable among the different morphs, suggesting that polymorphism is not due to changes in pigmentation with age or moult-cycle. Fecundity and reproductive status (paired vs non-paired), were not affected by pigmentation morph either. A random combination of morphs in precopula pairs was observed, showing that the color pattern does not play a major role in mate choice. A strong size-assortative pairing was found, and this pattern was similar among male morphs. Overall, our study shows that morph polymorphism is not related to different stages in the moult cycle or the life cycle, and is not maintained by morph-assortative pairing. Alternative explanations to the mate choice hypothesis, for the maintenance of pigmentation polymorphism, are discussed.

Introduction

A variety of color and pigmentation polymorphisms occur in natural populations of terrestrial and aquatic invertebrates. The evolutionary significance of intraspecific pigmentation polymorphism and its determinism have been one of the most active area of research in ecological genetics. Adaptative color polymorphism can result from natural selection favouring local adaptation (Endler 1977), as for instance frequency-dependent selection of preys by predators based on coloration patterns, in a heterogeneous habitat (Allen 1988). In the decapod crab *Cancer irroratus*, juveniles exhibit several coloration patterns, and it has been shown that predation is increased on an artificial monochromatic substratum compared to a natural polychromatic one (Palma and Steneck 2001). The distinct color

morphs described in this species also differed in respiratory physiology (tolerance to hypoxia), osmoregulatory physiology (tolerance to freshwater) and mating success (Reid et al. 1997). Color polymorphism has been shown to influence predation in the crustacean isopod *Idotea balthica* as well (Jormalainen et al. 1995, Merilaita et al. 2001). In this species, microhabitat choice was also related to color polymorphism (Merilaita and Jormalainen 1997). The process of sexual selection can also act to maintain color variation within a species (Barlow 1983, Baer et al. 1995, Kingston et al. 2003), especially in species where both males and females are polymorphic and tend to mate assortatively with respect to pigmentation morph (Barlow and Rogers 1978). Thus, frequency-dependant predation, habitat heterogeneity with respect to UV exposure, and mate choice, are the main adaptive explanations for the maintenance of pigmentation polymorphism in invertebrates. Alternatively, pigmentation polymorphism could have no genetic basis, but rather reflect changes in pigmentation during the moult cycle, as suggested by Müller et al. (2002), or during the life cycle.

In the present study, we are documenting pigmentation polymorphism in populations of the amphipod crustacean *Dikerogammarus villosus*, from a recently invaded geographic area, and we address some of the mechanisms potentially involved in its maintenance. The study of assortative pairing is particularly interesting in species where precopula mate guarding has evolved as a male strategy to secure access to reproduction, such as in many amphipods, including *D. villosus*. This species exhibits pigmentation polymorphism (Nesemann et al. 1995; Devin et al. 2001), but little is known yet on its reproductive biology. This amphipod is a recent and successful macroinvertebrate invader of Western Europe freshwater ecosystems (Devin et al. 2001; bij De Vaate et al. 2002; Bollache et al., submitted). Native from the Ponto-caspian area, this euryhaline species was introduced via the canals from the Danube to the Rhine catchments, spreading to neighbouring area in the Netherlands and in France within a short time. Field surveys and laboratory experiments reported the negative impacts of *D. villosus* when established on the community structure, in particular the elimination of indigeneous amphipod species (Dick & Platvoet 2000, Dick et al. 2002). Although several recent studies have reported on the ecology of *D. villosus* in relation to its invasive expansion in Western Europe, little is known on the reproductive biology of this species. Using field-collected data from two populations of Northeastern France, in the Saône and Moselle rivers, we have investigated whether pigmentation polymorphism was related to moult cycle or age, by comparing female gonad development and body size between morphs. We have also addressed the role of inter-morph relative fitness (pairing success, female fecundity) and mate choice (assortative pairing) in the maintenance of pigmentation polymorphism in *D. villosus*.

Material and methods

Collection of D. villosus

The study sites were located in Northeastern France, on the Saône River (St Jean-de-Losne) and the Moselle River (Metz). We sampled gammarids on the riverbank by collecting individuals from under the stones by hand picking. Sampling in the Saône River was done at random with respect to pairing status, sex and adult size, to get the size distribution of paired and unpaired males without sampling bias. A larger sample of precopula compared to unpaired individuals was collected in the Moselle River. Pairs of gammarids in precopula were isolated in vials in the field. They were frozen alive and dried at -20°C to keep pigmentation intact during storage, as pigmentation was found to vanish in alcohol-preserved individuals. Overall, we analysed 2552 gammarids, 1358 of which were in precopula (679 pairs).

So far, only three morphs have been described based on color and distribution of the pigments in the cuticle: a melanic form harbouring a dark uniform pigmentation, an amber form harbouring a light pigmentation with two dorsal stripes, and a third form harbouring a spotted pigmentation (Nesemann et al. 1995). Our personal observations evidenced more polymorphism in pigmentation, and lend us first to redescribed *D. villosus* morphs. The distinction between pigment coloration and pigment distribution over the entire body was found to better characterize pigmentation polymorphism. Sex, pigmentation color and type, and size, were recorded for each individual. For the individuals from the Moselle River, size was measured as the body length from the tip of the rostrum to the base of the telson, with an eye-piece micrometer fitted to a stereomicroscope. Size of the individuals collected in the Saône River was estimated as the body height at the fourth coxal plate, measured with a stereoscopic microscope Nikon SMZ-10A and a video analysis system VT0 232 from Linkam Scientific Instrument (Bollache et al. 2000). An allometric relationship is usually found between body height and body length in gammarids, and this correlation was checked in a subset of males and females from the Saône River. The status of the females, i.e. ovigerous or not, was also recorded, as well as the number of eggs in the brood pouch of gravid females caught in the Saône River. Sexual maturity of females collected in the Saône River was also recorded as the size and color of gonads, from 1 (small white gonads) to 4 (large brown gonads, close to maturity), with intermediate stages growing in size and changing coloration from pale grey to brown.

Statistical analysis

Frequency distributions of pigmentation morphs according to sexes, reproductive status (paired or not paired) and female sexual maturity were analyzed on contingency table (Chi square test). Body size was compared between morphs and sex (two-way ANOVA). For the sample from the Saône River, the correlation between body length and body height was

estimated for each sex. The comparison of female fecundity between morphs was performed with a covariance analysis (ANCOVA), controlling for female size.

Assortative pairing by pigmentation morph was tested with a chi-square test on contingency table. Size-assortative pairing independent of morph was tested by a Pearson correlation. The size relationship between males of a given morph and their female guarded in precopula was compared between morphs with an ANCOVA.

Results

Pigmentation polymorphism : frequency distribution, size and fecundity

Four types of pigment distribution were observed: transversal regular strips (T), large spots (S), uniform pigmentation (C), or one or two dorsal strips (B) (Fig. 1). Three colorations - amber, brownish or dark brown - were found in the different pigmentation morphs. Hybrid morphs, as for instance a spotted – dorsal striped morph, were found on very rare occasions, and were recorded as one of the morph described.

Frequency distribution of pigmentation morphs did not differ between sexes (Chi-square on contingency table, $N=970$, $P=0.62$, and $N=1582$, $P=0.13$, for the Saône and the Moselle rivers, respectively), nor between paired and non-paired individuals ($P=0.76$ and $P=0.99$ for the Saône and the Moselle rivers, respectively). Body size was significantly affected by sex and by morph, with no interaction effect, in the samples from the Saône River (two-way ANOVA, $N=963$, $P<0.001$, $P=0.0012$ and $P=0.69$ respectively), and from the Moselle River (two-way ANOVA, $N=963$, $P<0.001$, $P=0.01$ and $P=0.63$, respectively). The gammarids showing the horizontal striped morph (T) were slightly smaller than the other ones for both males and females from the Saône River, but no size differences were found between morphs in males and females from the Moselle River (Tukey-Kramer test for paired comparisons). For the sample from the Saône River, body length (L) and body height (H) were highly correlated in both females and males ($N=134$, $\text{Ln}(H) = -1.4 + \text{Ln}(L)$, $r=0.87$, and $N=130$, $\text{Ln}(H) = 0.78 + 1.14 \cdot \text{Ln}(L)$, $r=0.74$, for females and males respectively). Female fecundity controlled for body size did not vary among the four pigmentation morphs (Fig. 2; ANCOVA, $N=172$, whole model, $P<0.0001$, morph effect $P=0.16$, interaction between morph and size, $P=0.65$). The distribution of pigmentation morphs among the four classes of female sexual maturity, estimated as gonads developmental stage, was not significantly different from random distribution ($N=156$, $P=0.26$, sample from the Saône River; Fig. 3). Female gonad development was significantly more advanced in paired females compared to non-paired ones ($P<0.0001$), as expected, with 82 % of paired females close to egg laying, whereas non-paired females were equally distributed among the four classes (Fig. 3).

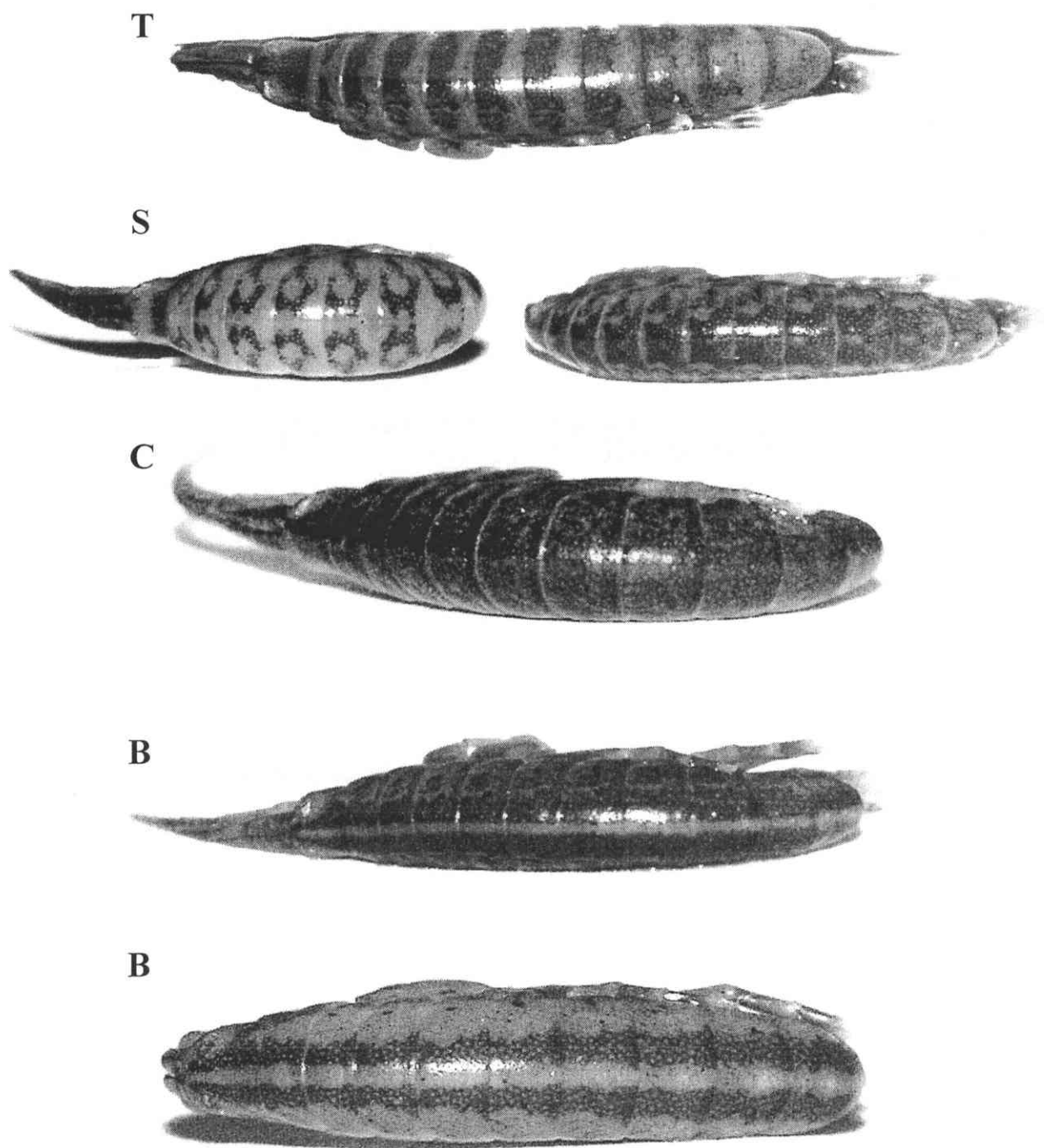


Figure 1 : Pigmentation polymorphism in *D. villosus*: T, striped; S, two specimens of spotted morph; C, uniform; B, two specimens of dorsal strip morph

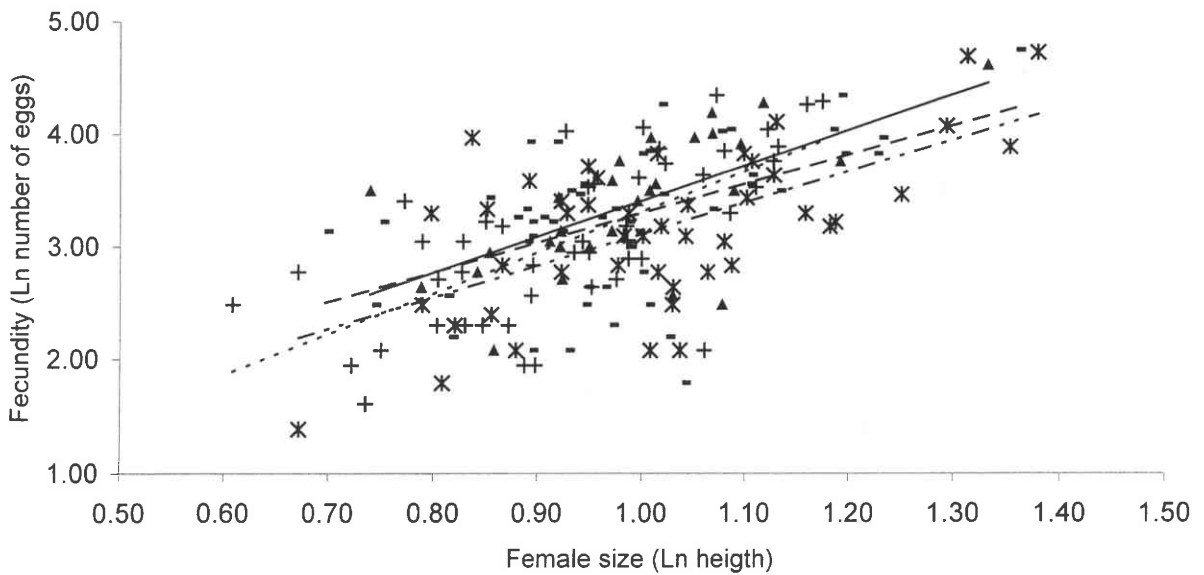


Figure 2: Fecundity of *D. villosus* females related to body size for each pigmentation morph: T morph (crosses and small-dashed line), S morph (triangles and continuous line), C morph (traits and dashed line), B morph (stars, irregular dashed line).

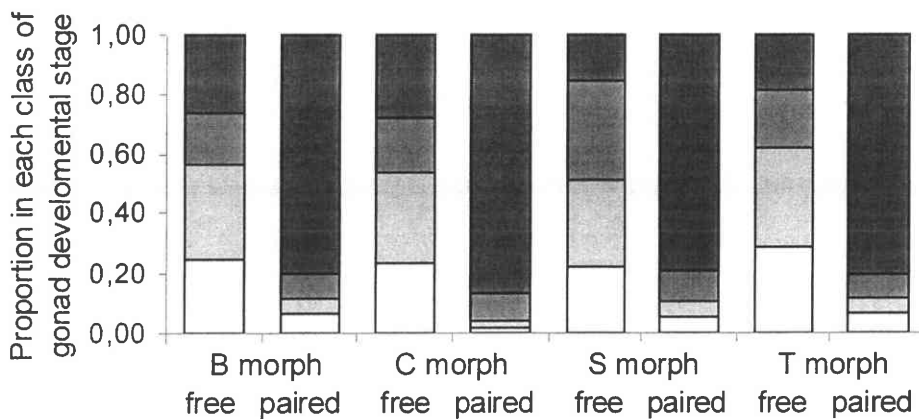


Figure 3. Proportion of *D. villosus* females in each class of gonad developmental stage, according to pigmentation morph and pairing status, in field samples from the Saône River. Clear area: small white gonads; light grey area, slightly larger grey gonads; grey area, larger grey-brown gonads; dark grey, large brown gonads, close to egg laying.

Assortative mating by morph and by size

The observed distribution of pairs in each combination of male and female pigmentation morph was not significantly different from random pairing (Table 1; Chi-square test on contingency table, $N=178$, $P=0.56$, and $N=501$, $P=0.95$ in the Saône and Moselle rivers respectively). However, a strong size-assortative pairing was evidenced in the correlation between male size and female size independently of male or female morph (Fig. 4), (Pearson's correlation, $N=175$, $r=0.50$, $P<0.0001$ and $N=501$, $r=0.51$, $P<0.0001$ for each of the two populations, respectively). Body size differed with pairing status, sex, and the

interaction of both in the sample from the Saône River (two-way ANOVA, $N=963$, whole model, $P<0.0001$; sex effect, $P<0.0001$; pairing status effect, $P<0.0001$; interaction, $P=0.0007$) and the Moselle River (two-way ANOVA, $N=1582$, whole model, $P<0.0001$; sex effect, $P<0.0001$; pairing status effect, $P<0.0001$; interaction, $P<0.0001$). In both populations, paired males were bigger than free living ones (Fig. 5). Females in precopula were bigger than free living ones in the sample from the River Moselle but not from the River Saône. The size differences between paired and non-paired individuals were larger for males than for females in both populations (Fig. 5).

Table 1. Observed numbers of pairs in precopula in each combination of male and female pigmentation morphs, from samples of *D. villosus* collected in the River Saône and the River Moselle. Morphs are labelled as follows: T, striped; S, spotted; C, uniform; B, dorsal strip

		Male morph		Female morph		
		T	S	C	B	
Saône River	T	19	7	12	13	
	S	11	1	11	8	
	C	19	6	13	8	
	B	13	5	8	15	
Moselle River	T	24	37	33	15	
	S	41	47	55	29	
	C	27	41	47	22	
	B	19	27	22	15	

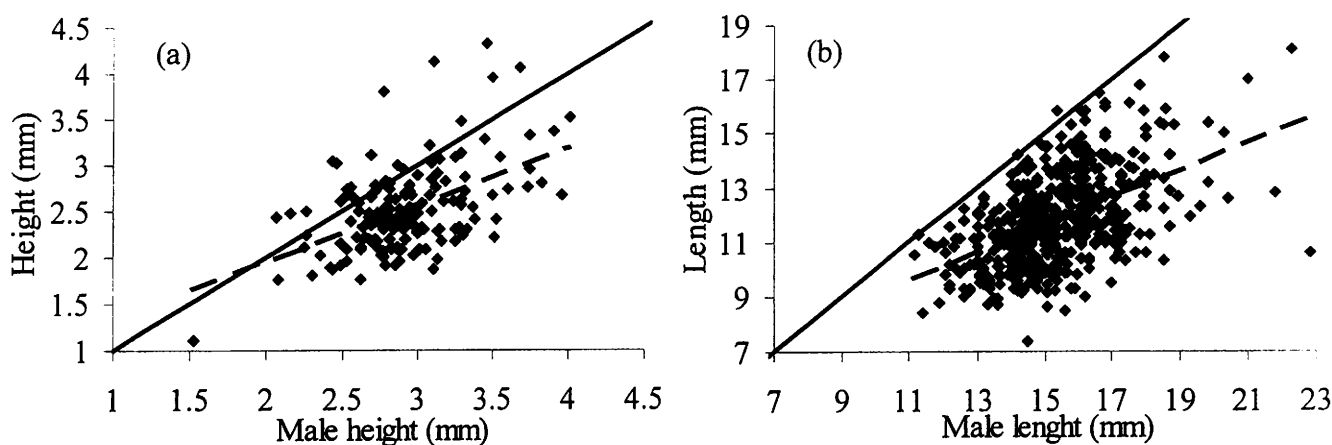


Figure 4. Relationship between male size and female size of *D. villosus* paired in precopula.

(a) Saône River: $H_f = H_m + 0,6832$, with H the height of the individuals, ($r_{\text{Pearson}} = 0,51$)

(b) Moselle River: $L_f = 0,5137L_m + 3,9211$, with L the length of the individuals ($r_{\text{Pearson}} = 0,513$).

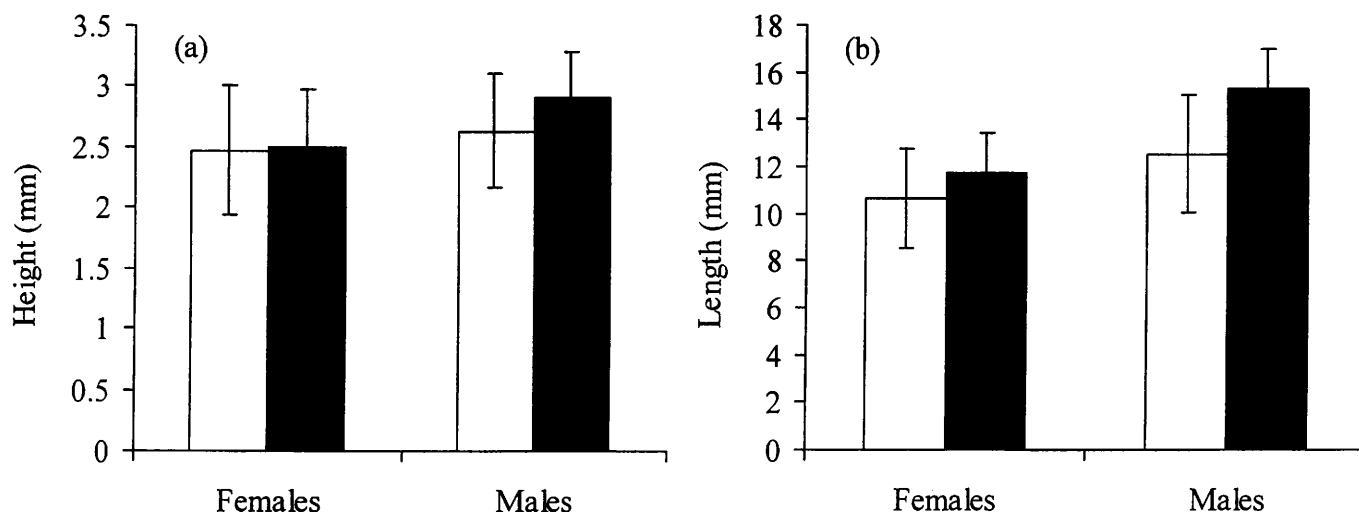


Figure 5. Mean body size and standard deviation of *D. villosus* males and females for non-paired individuals (white) and paired individuals (black) collected in (a) the Saône River, (b) the Moselle River.

To investigate whether size-assortative mating could differ among male pigmentation morphs, we compared the size relationships between males of a given pigmentation morph and their guarded females, between the four morph classes. We found no significant difference between male morphs, in the pattern of size-assortative mating (ANCOVA, $N=174$, morph effect, $P=0.70$, interaction between morph and size, $P=0.11$, and $N=501$, morph effect, $P=0.70$, interaction between morph and size, $P=0.13$, for the samples from the Saône and the Moselle rivers, respectively).

Discussion

D. villosus exhibits four pigmentation patterns, based on the distribution of pigments in the body: striped, spotted, uniform and dorsal striped. For each morph, a coloration from amber to brown-black can be observed. The resemblance of pigmentation forms in *D. villosus* with that of the marine isopod *I. balthica* (Tinturier-Hamelin, 1963), is striking. We can recognize a correspondence between three of the four morphs found in *D. villosus*, with those described in *I. balthica*: the phenotype *uniformis* as the uniform morph (C), the phenotype *lineata* and *bilineata* as the dorsal striped morph (B), the phenotype *flavacusca* or *albafusca* as the spotted morph (S). The author proposed that structural variations in the distribution of two kinds of color cells - the melanophores (a type of chromatophore) and the leucophores - could account for pigmentation polymorphism (Tinturier-Hamelin, 1963). Melanophores contain melanin and show black or brown color. Leucophores reflect light at the same wavelength as ambient light, and therefore produce white areas. This structural basis of pigmentation thus justifies a classification of *D. villosus* morphs exclusively based on

pigmentation distribution (i.e. distribution of melanophores and leucophores). The observed variation in coloration (amber, brownish or black) could reflect differences in the concentration of pigments in melanophores.

We found comparable proportions of pigmentation forms in males and females, showing no sex-associated pattern in pigmentation. Thus, the determinism of pigmentation polymorphism is not sex-linked, as in *I. balthica* (Tinturier-Hamelin, 1963). In addition, the mean body size did not differ between color morphs in either sex, except for the striped morph in the Saône River. Since adult size is growing with age, this pattern suggests a lack of association between pigmentation morph and age. Pigmentation morphs were equally represented among non-paired and paired individuals, revealing no time differences in sexual activity among morph. Finally, pigmentation morphs in females were equally distributed among the four classes of gonad developmental stage; thus, no morph-related differences in the timing of reproduction and moult cycle were evidenced. These data do not support the hypothesis of Müller et al. (2002), that pigmentation polymorphism in *D. villosus* could represent different stages in the moult cycle or in the life cycle.

No morph-assortative mating was evidenced in the populations studied, indicating that males and females chose their mate at random with respect to pigmentation phenotype, as observed in the isopod *I. balthica* (Jormalainen et al. 1992). On the other hand, a strong size-assortative mating was observed in both populations. Size-assortative pairing seems to be the general rule in many invertebrate species, whereas pigmentation-assortative pairing is still poorly documented. Size-assortative pairing has been observed in several gammarid species of amphipods (*Gammarus fasciatus*, Crozier and Snyder 1923; *Gammarus duebeni*, Hatcher and Dunn 1997; *Gammarus pulex*, Bollache et al. 2000, *Echinogammarus marinus*, Dick & Elwood 1996). Many physical and biological factors have been invoked to explain size-assortative pairing, such as mechanical or loading constraints on males carrying females (Crozier and Snyder, 1923; Adams and Greenwood, 1983), and habitat segregation by size (Birkhead and Claxton, 1980). The sexual selection hypothesis (Ward 1988), proposes that males compete for the access to large females, because of size-related fecundity, either by exploitation or by interference. This process could better account for the size-assortative pairing behaviour observed in gammarid species (Bollache, 2001; Bollache et al., 2000).

This study and previous ones have shown that the four pigmentation morphs of *D. villosus* were comparable in several biological traits and in pairing behaviour (Devin et al. in press; present study), and did not differ in microhabitat choice (Devin et al. 2003). No genetic differentiation was associated with pigmentation polymorphism at the allozyme level between some color morphs (Müller et al. 2002). In addition, pigmentation polymorphism in *D. villosus* seems to be stable throughout a year (Devin et al. in press). Whether pigmentation polymorphism in this species is adaptive or neutral thus still remains an opened question. A variable coloration pattern could be an adaptation to avoid visual detection by predators, as reported in other species. Cryptic coloration allows an individual to minimize the probability of being detected by a predator on a given substrata (Endler 1978). In heterogeneous habitat,

individuals can optimise their crypsis by exhibiting intermediate color patterns between the different substrata they live on (Merilaita et al. 1999, Merilaita et al. 2001). Thus, variable pigmentation types in *D. villosus* could reflect different compromises to match various substrata, as suggested by the fact that these morphs are found equally likely on the different substrata of the river bottom (Devin et al. 2003). Both its behaviour –frequently moving from one substratum to another-, and change in microhabitat during the life cycle, could enhance selection for optimal crypsis on various substrata. An alternative hypothesis to adaptive polymorphism is neutrality, whereby pigmentation polymorphism could be maintained with no effect on fitness, assuming that population size is large enough and bottlenecks are small and rare enough, to minimize genetic drift. A first step in challenging these explanations would be to test the predation hypothesis. Comparing phenotypic pigmentation polymorphism to genetic diversity at neutral markers would also contribute to estimate the importance of historical events and population dynamics in maintaining polymorphism. Both approaches would also contribute to better understand the rapid range expansion of this invasive species.

Acknowledgements

We would like to thank Gérard Gambade, Sylvain Martineau, and Nicolas Moreau for help with field sampling. This work was supported in part by a grant from the Biological Invasion program n° 01121 (Ministère de l'Ecologie et du Développement durable) and by a grant from the Conseil Régional de Bourgogne (contrat d'étude L105).

Bibliography

- Adams, J. & Greenwood, P. (1983): Why are males bigger than females in precopula pairs of *Gammarus pulex*? - Behavioral Ecology and Sociobiology 13: 239-241.
- Baer, C.F., Dantzker, M. & Ryan, M.J. (1995): A test for preference of association in a color polymorphic poeciliid fish: laboratory study. - Environmental Biology of Fishes 43: 207-212.
- Barlow, G.W. (1983): The benefits of being gold: behavioral consequences of polychromatism in the Midas cichlid, *Cichlasoma citrinellum*. - Environmental Biology of Fishes 8: 235-247.
- Barlow, G.W. & Rogers, W. (1978): Female Midas cichlids' choice of mate in relation to parents and to own color. - Biology of Behavior 3: 137-145.
- bij de Vaate, A., Jazdzewski, K., Ketelaars, HAM., Gollash, S. & Van der Velde, G. (2002): Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59: 1159-1174.
- Birkhead, T. R. & Clarkson, K. (1980): Mate selection and precopulatory guarding in *Gammarus pulex*. - Z.Tierpsychology 52: 365-380.
- Bollache, L., 2001. Sélection sexuelle, parasitisme et patterns d'appariement chez le crustacé amphipode *Gammarus pulex*. Ph. D. Thesis, University of Bourgogne. 93p.
- Bollache, L., Gambade, G. & Cézilly, F. (2000): The influence of micro-habitat segregation on size assortative pairing in *Gammarus pulex* (L.) (Crustacea, Amphipoda). - Archiv für hydrobiologie 147: 547-558.
- Crozier, W. J. & Snyder, L. (1923): Selective coupling of gammarids. - Biol Bull 45: 97-104.

- Devin, S., Beisel, J. N., Bachmann, V. & Moreteau, J. C. (2001): *Dikerogammarus villosus* (Amphipoda: Gammaridae): Another invasive species newly established in the Moselle River and French hydrosystems. - *Annls Limnol.-Int. J. Lim.* 37: 21-27.
- Devin, S., Piscart, C., Beisel, J. N. & Moreteau, J. C.: Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* on a mesohabitat scale. - *Archiv für Hydrobiologie* 158: 43-56.
- Devin, S., Piscart, C., Beisel, J. N. & Moreteau, J. C.: Life history traits of the invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France. - *International Review of Hydrobiology* *in press*.
- Dick, J. T. A. & Elwood, R. W. (1996): Effects of natural variation in sex ratio and habitat structure on mate-guarding decisions in amphipods (Crustacea). - *Behaviour* 133: 985-996.
- Dick, J. T. A. & Platvoet, D. (2000): Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. - *Proc. Royal Soc. London - Series B: Biol. Sci.* 267: 977-983.
- Dick, J. T. A., Platvoet, D. & Kelly, D. W. (2002): Predatory impact of the freshwater invader, *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda). - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 1078-1084.
- Endler, J. A. (1978): A predator's view of animal color patterns. - *Evol. Biol.* 11: 319-364.
- Hatcher, J. M. & Dunn, A. M. (1997): Size and pairing success in *Gammarus duebeni*: can females be too big? - *Animal Behaviour* 53.
- Jormalainen, V., Merilaita, S. & Tuomi, J. (1995): Differential predation on sexes affects color polymorphisms of the isopod *Idotea baltica* (Pallas). - *Biological Journal of the Linnean Society* 55: 45-68.
- Jormalainen, V., Tuomi, J. & Merilaita, S. (1992): Mate choice for male and female size in aquatic isopod *Idotea balthica*. - *Ann. Zool. Fennici* 29: 161-167.
- Kingston, J.J., Rosenthal, G.G. & Ryan, M.J. (2003): The role of sexual selection in maintaining a colour polymorphism in the pygmy swordtail, *Xiphophorus pygmaeus*. - *Animal Behaviour* 65: 735-743.
- Merilaita, S. & Jormalainen, V. (1997): Evolution of sex differences in microhabitat choice and color polymorphism in *Idotea baltica*. - *Anim. Behav.* 54: 769-778.
- Merilaita, S., Lyytinen, A. & Mappes, J. (2001): Selection for cryptic coloration in a visually heterogeneous habitat. - *Proc. R. Soc. Lond. B.* 268: 1925-1929.
- Merilaita, S., Tuomi, J. & Jormalainen, V. (1999): Optimization of cryptic coloration in heterogenous habitats. - *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 151-161.
- Müller, J.C., Schramm, S. and Seitz, A. (2002): Genetic and morphological differentiation of *Dikerogammarus* invaders and their invasion history in Central Europe. - *Freshwater Biol.* 47: 2039-2048.
- Nesemann, H., Pöckl, M. & Wittmann, M. (1995): Distribution of epigean Malacostraca in the middle and upper Danube (Hungary, Austria, Germany). - *Miscellanea Zoologica Hungarica* 10: 49-68.
- Palma, A. T. & Steneck, R. S. (2001): Does variable coloration in juvenile marine crabs reduce risk of visual predation? - *Ecology* 82: 2961-2967.
- Reid, D. G., Abello, P., Kaiser, M. J. & Warman, C. G. (1997): Carapace color, inter-moult duration and the behavioural and physiological ecology of the shore crab *Carcinus meanas*. - *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44: 203-211.
- Tinturier-Hamelin, E. (1963): Polychromatisme et détermination génétique du sexe chez l'espèce polytypique *Idotea balthica* (Pallas) (Isopode Valvifère). - *Cahiers de Biologie Marine* 4: 473-591.

Ward, P. I. (1988): Sexual selection, Natural selection, and body size in *Gammarus pulex* (Amphipoda). - The American Naturalist 31: 348-359.

Annexe 2b :

**Biological, ecological and biogeographical characteristics
discriminating invasive species: the case of freshwater gammarids**

Devin S. et Beisel J.N.

Soumis à Ecography

Biological, ecological and bio-geographical characteristics discriminating invasive species: the case of freshwater gammarids

DEVIN S. and BEISEL J.-N.

Laboratoire B.F.E. (Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes), Equipe de Démonécologie, Université de Metz, Campus Bridoux, Avenue du Général Delestraint, 57070 Metz, France.

Abstract. More and more attention is being paid to biological invasions, and particularly to factors that enhance species invasiveness. In fact, knowledge of such characteristics could be helpful in screening potential invaders and, consequently, in elaborating strategies to limit their introduction. We focused on gammarids to verify which biological and/or ecological traits can explain a successful invasion. In addition to classical hypotheses (biotic potential, size and euryecious), the bio-geographical origin of invaders, as well as the characteristics of the donor ecosystem, were investigated to determine whether they influence invasive potential. The study revealed that invasiveness cannot be defined on the basis of limited criteria, but that it is the result of a combination of many characteristics, and that the biotic context of both the donor and receptor ecosystems need to be taken into account in order to better understand this phenomenon.

Introduction

Biological invasion research, studying at first the impact of introduced species and control methods, has turned this last decade with increasing interest to the development of tools needed to prevent invasions. In addition to technical prevention methods, such as the need for treating ballast water, a more conceptual point of view has emerged for identifying potential, future invaders through the study of their biological and ecological characteristics.

The invasion process itself could be divided into three or four distinct stages, according to several authors (Vermeij 1996, Kolar and Lodge 2001). After introduction in a recipient ecosystem, a species could maintain a population through local reproduction and recruitment, without the introduction of new individuals: the established species is called exotic. If this species manages to integrate with high densities and spread, it becomes invasive, and can have an impact on the recipient ecosystem.

A species' traits condition its success or failure to complete each stage of the invasion process. Different traits are involved at each step, thus only particular combinations could lead a species to become invasive. Nonetheless, the question of which traits are involved in this process is still a controversial subject.

Some studies have adopted a quantitative approach for determining which traits favor invasiveness (Kolar and Lodge 2001). Most of these studies dealt with plant and bird invaders, with particular attention paid to island ecosystems. For invertebrates, the role of species traits in the invasion process is more difficult to analyze due to the lack of data on failed introductions (Vasquez and Simberloff 2001). To the best of our knowledge, no studies using quantitative statistics have been undertaken for aquatic invertebrate species, but a few empirical descriptions of potentially involved traits have been proposed (Ricciardi and Rasmussen 1998, Van der Velde et al. 2000, bij de Vaate et al. 2002). Biological characteristics are suspected to play a major role in the invasiveness of a species, and thus have been more frequently investigated than ecological characteristics. All the studies have considered traits individually, thus underestimating the possible cumulative effect of various traits on invasiveness.

In this study, a quantitative method was used for the first time to investigate the combination of biological and ecological traits involved in invasion success. This approach focused on profiles of gammarid species from fresh and brackish water origin, a well-documented group. Results are discussed in light of four different hypotheses, allowing for a better understanding of the peculiarities of invasive species: their high biotic potential, body size, tolerance of a wide-ranging environmental conditions and competitive superiority. We proposed competitive superiority, the fourth original hypothesis which does not link invasiveness to biological/ecological characteristics directly, but in examining biogeographical characteristics, contributes to an understanding of why invasive species exhibit a particular profile. We postulated and investigated if species evolving in an area rich in terms of closely related taxonomic species may be more efficient when competing with species that have not evolved in such areas.

Material and methods

Bibliographic analysis: traits and species studied

For our analysis, 10 biological and 8 ecological traits were chosen and defined (Table I) for study. These traits allowed for the best discrimination of gammarid species. Traits common to all gammarid species, such as respiration mode or locomotion, were not taken into account.

In order to document the biological and ecological traits of the highest number of gammarid species, an important bibliographic analysis needed to be performed. The maximum number of accessible references was consulted and 101 references, dating from 1911 to 2003, were selected to document the bio/ecological trait database. Eighteen fresh and brackish water species were described (Table II), including almost all gammarids commonly found in Western Europe (Eastern distribution limit: Germany-Switzerland-Italy, Illies 1972, Leppäkoski et al. 2002), as well as the most common North American freshwater species (Barnard and Barnard 1983). Fauna found in Spain or island habitats were not taken into account.

Following Kolar and Lodge (2001), we defined indigenous species as those restricted to their native ranges and called them “autochthonous species”. “Invasive species” were defined as those introduced to areas where they were not historically present and where they reached high densities and began to spread to neighboring areas by their own efforts. To the best of our knowledge, no gammarid species have been introduced at a given location and then became established -with or without spread- at low-density levels (definition of an exotic species).

Bibliographic analysis: fuzzy coding

For each species, all the available information was retained in an array where lines represent the species and columns represent the 18 biological and ecological variables. Each variable was subdivided into several modalities (Table I), and the affinity of a species for each modality was assigned using a fuzzy coding approach (Chevenet et al. 1994). This procedure standardizes the description of each species by assigning a score from 0 (no affinity) to 3 (high affinity) to describe a species' affinity for the various modalities (or classes) of a given biological/ecological trait. This approach is particularly effective for the description of variables for which several modalities might be involved simultaneously.

Table I. Biological and ecological variables taken into account and the modalities defined for each variable.

Traits biologiques		Traits écologiques	
Variables	Modalities	Variables	Modalities
Maximum size (mm)	≤16 16 to 20 >20	Salinity tolerance	Oligohaline Euryhaline Polyhaline
Size distribution (mm) (juveniles excluded)	<10 10 to 13 >13	Temperature tolerance	Psychrophilous Eurythermal Thermophilous
Hatching length (mm)	≤1.5 1.5 to 2 >2	Altitude (m)	<500 500<-<1000 >1000
Sexual maturity (Females)	≤5.5 5.5 to 6.5 >6.5	Distribution	Rithron Potamon Estuary Stagnant
Mean fecundity	≤20 20 to 25 >25	Density (ind/m ²)	100≤ 100 to 1000 >1000
Egg number	≤30 30 to 60 >60	Commensalism (human activity)	Shipping Fisheries None
Sex-ratio	F>M F=M F<M	Microhabitat	Organic Sedimentation Erosion
Number of generations per year	1 2 >2	Current velocity	Slow Medium Fast
Life span	<1 year 1 year > 1 year		
Feeding behaviour	Weak Large		

Table II. Geographic origin, preferences in habitat salinity and invasive character of the 18 gammarid species analysed. Invasive species are in bold characters.

Species	Western Europe	North America	Freshwater	Brackish water	Invasive
<i>G. limnaeus</i>		x	x		
<i>G. pseudolimneaus</i>		x	x		
<i>G. minus</i>		x	x		
<i>G. fasciatus</i>		x	x		
<i>G. troglophilus</i>		x	x		
<i>G. lacustris</i>	x	x	x		
<i>G. tigrinus</i>	x	x	x	x	x
<i>G. pulex</i>	x		x		x
<i>G. insensibilis</i>	x			x	
<i>G. duebeni</i>	x		x	x	
<i>G. fossarum</i>	x		x		
<i>G. aequicauda</i>	x			x	
<i>G. locusta</i>	x			x	
<i>G. roeselii</i>	x		x		x
<i>E. ischnus</i>	x		x	x	x
<i>E. berilloni</i>	x		x		x
<i>D. haemobaphes</i>	x		x	x	x
<i>D. villosus</i>	x		x	x	x

Analysis of latitudinal distribution of gammarid species

For the 25 zones defined by Illies in the Limnofauna Europaea, fresh and brackish water Gammaridae species were counted, excluding groundwater species. The mean latitude of each zone was determined, allowing for a graphic scatter plot of species richness according to the latitude.

The twelve species native to Europe taken into account in our analysis (Table II) were plotted on a scatter plot according to their mean latitudinal distribution (for invasive species, distribution before they began to expand their range was considered; Barnard and Barnard 1983).

Statistical analysis

Two multiple correspondence analyses (MCA) adapted to a fuzzy coding were performed on this data set, one for the biological traits and one for the ecological traits, allowing for a graphic representation of the variables and of the species on separate factorial planes (Chevenet et al. 1994). We assumed that the use of an organism's biological traits indicated the ecological functions of the species, whereas the use of its ecological traits described their potential environmental tolerance.

A cluster analysis was also done in order to identify groups characterized by the presence of invasive species. On the MCA performed on this data set, a number of axes, representing at least 80% of the total inertia, were kept. Species were classified on the first five or six MCA axes using Statistica software, and Ward's method applied to Euclidean distances. The multivariate analyses were performed using ADE-4 software, a package for multivariate analysis and graphic display (Thioulouse et al. 1997).

Correlation ratios, representing proportions of the total variance explained by each axis to depict the separation among variable modalities, were calculated to order the relevance of species traits in structuring it for the two first axes.

Results

The 18 species taken into account for our analysis could be subdivided *a priori* into three groups according to their invasive character and their ability to live in brackish water, as reported in the literature. The three categories thus defined were: freshwater autochthonous species (group 1a, called "F-AS"), brackish water autochthonous species (group 1b, called "B-AS") and invasive species (group 2, called "IS").

Biological traits

Results of the MCA on biological traits indicated eigenvalues for two factors that were potentially important to demonstrate the main structure of species description data (Fig. 1). The weighted averages for species on the first factorial plane were well-separated, but their respective scatter plots (all species belonging to a group) overlapped strongly. Non-parametric tests on factorial coordinates indicated no significant differences between each of the pairs of the three groups considered (F-AS, B-AS and IS, Mann-Whitney, $p > 0.05$). This indicated that biological variables alone did not allow for clear discrimination of invasive species from autochthonous ones. The best differentiation of the three groups was achieved along the F1 axis (Fig. 1b). Feeding behavior is one of the parameters that best explains their segregation (correlation ratio of 0.58, highest value), with invasive species appearing to be more polyphagous than non-invasive ones. The other characteristics that could be linked to invasiveness are size at sexual maturity, maximum size and hatching length of the species,

with invasive species plotted on the smaller-sized end of the factorial plane. The others variables could not be used to define biological traits of invasive species on the basis of the factorial plane (Correlation ratios < 0.25).

However, among the invasive species, *G. pulex* exhibited a particular profile. If this species was not taken into account, some tendencies could be advanced: invasive species were more likely to be precocious (small hatching length and small size at sexual maturity for the females); their life cycles tended to be short, with life spans of about one year and several generations per year; and finally, the three groups exhibited highly-variable fecundity.

Considering four different groups as a compromise between the number of groups and the homogeneity of group size, the dendrogram of biological traits shows a mix of invasive and non-invasive species (Fig. 2a). Looking at the factorial plane of biological variables, each of the four clusters considered could be defined by a specific combination of traits. The first group is characterized by small size and hatching length, and early sexual maturity. Fecundity being linked to size, this group also exhibits the lowest fecundity. The second group, where three invasive species were present, is characterized by high fecundity and a short life span. The third group (without IS) contains potentially large species that exhibit late sexual maturity. Finally, the fourth group exhibits a profile combining intermediate values for each biological trait.

Figure 1: Factorial analysis of the biological characteristics for the 18 gammarid species. (a) Eigenvalues. The distribution of the species on the factorial plane F1-F2 (b) is to be compared to the factorial plane of the modalities of the 10 biological variables (c). IS: Invasive species, F-AS: Freshwater autochthonous species and B-AS: Brackish water autochthonous species.



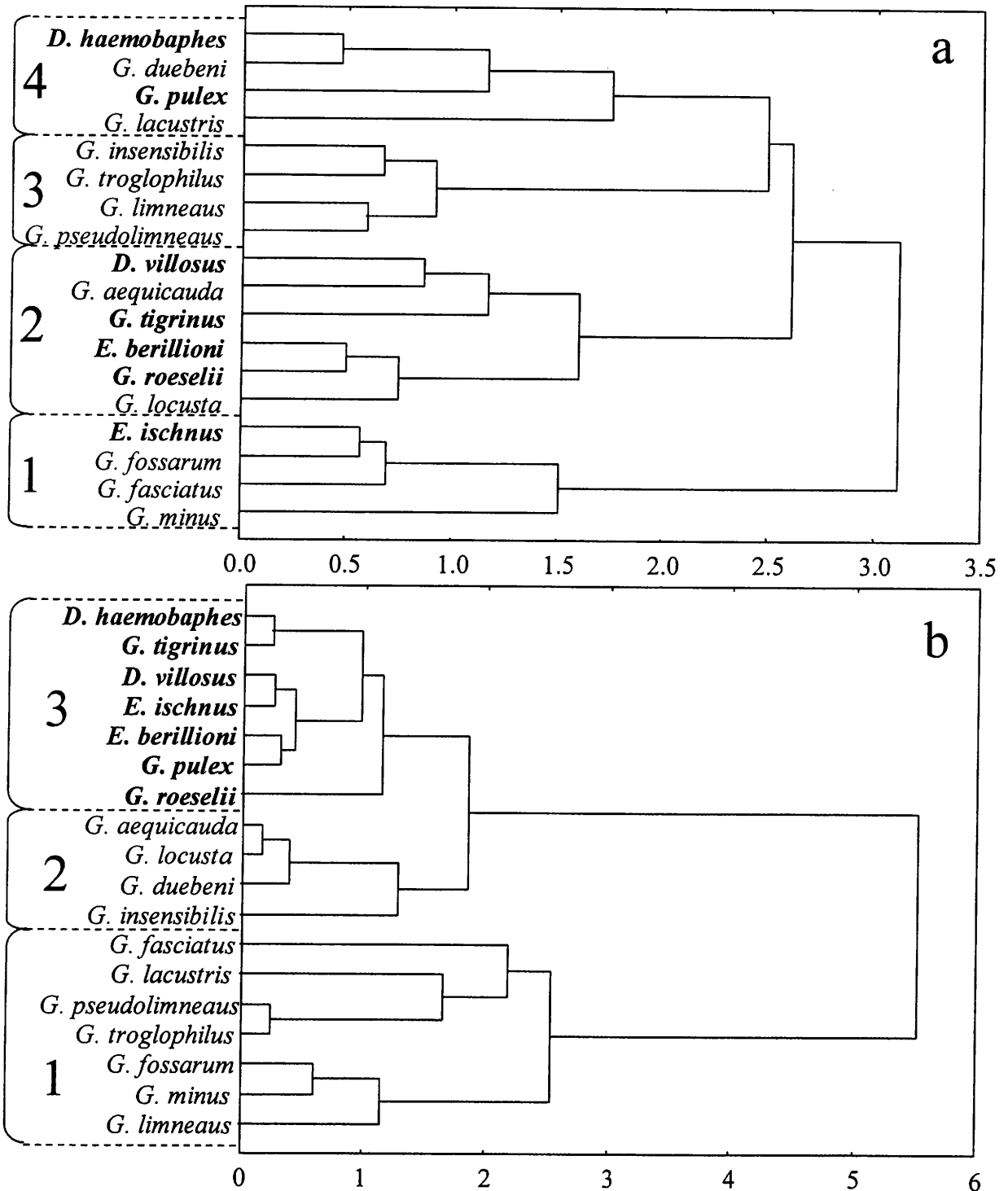


Figure 2: Cluster analysis of the biological (a) and ecological (b) variables for the 18 gammarid species.

Ecological traits

Results of the MCA on ecological traits indicated that the first axis was by far the most important to demonstrate the main structure of species description (Fig. 3b). The ecological characteristics of species evidenced a strong discrimination of invasive (IS) and freshwater autochthonous groups (F-AS) on the F1 axis (Mann-Whitney test between IS and F-AS, $p=0.0027$), and of IS and brackish water autochthonous groups (B-AS) on the F2 axis (Mann-Whitney test between IS and B-AS, $p=0.0081$), with minimal overlapping between the groups. Thus, ecological traits were useful in identifying potential invaders.

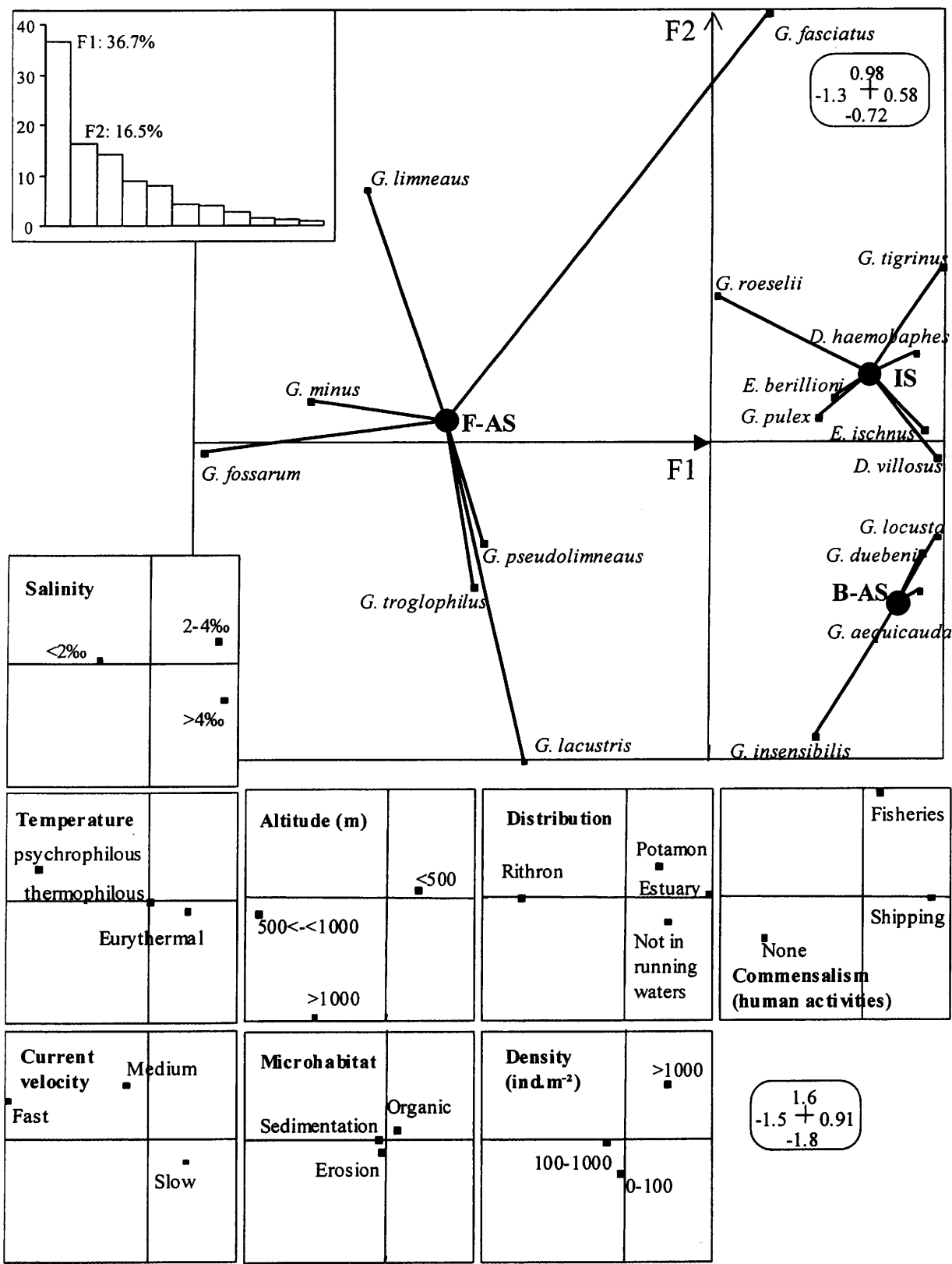
The distribution among species mesohabitats did not influence their invasiveness. Invasive species are separated along F1 from freshwater non-invasive species, showing their ability to tolerate a wide range of temperature and salinity (correlation ratios of 0.444 and 0.399 respectively). This segregation also showed that these two groups of species have different longitudinal and altitudinal distributions (correlation ratios of 0.534 and 0.425 respectively), with freshwater non-invasive species more likely to be found upstream, while invasive species occurred mainly in the potamon – estuary area. The preferred current velocity of these groups coincided with their longitudinal distribution, with F-AS living in streams with high current velocities while IS lived in streams with low current velocities. B-AS were more likely to be found in stagnant hydrosystems, given their preference for low current velocity.

Most exotic species are linked to human activity, either through the fisheries industry or ballast water transport. Moreover, they usually exhibited high densities in their original basins.

The ecological characteristic differentiating B-AS from IS was their preferred current velocity (correlation ratio of 0.208), reflecting their longitudinal distribution, with B-AS more frequently found outside running water systems, with low densities.

The dendrogram of ecological traits conducted on factorial coordinates of the MCA allowed two main groups to be distinguished: strictly freshwater species and brackish water or freshwater species with broad salinity tolerance. Focusing on this last category, a subdivision into two clusters was done in order to construct groups that were precisely those constituted *a priori*: IS and B-AS (Fig. 2b). According to this typology, the IS group differed more from the F-AS group than from the B-AS one. This corroborated that an ecological profile could better characterize invasive species than a biological one.

Figure 3: Factorial analysis of the biological characteristics for the 18 gammarid species. (a) Eigenvalues. The distribution of the species on the factorial plane F1-F2 (b) is to be compared to the factorial plane of the modalities of the 8 ecological variables (c). IS: Invasive species, F-AS: Freshwater autochthonous species and B-AS: Brackish water autochthonous species.



Bio-geographical characteristics of invasive European species

When plotting the number of species in each area according to their average latitude, a significant latitudinal gradient appeared (Fig. 4), showing that species richness decreased from south (38° latitude) to north (69° latitude) in Europe. Two areas, the Pontian province and the Caspian lowlands, defining the Ponto-Caspian basin, distinguished themselves by a high number of species (43 and 51, respectively), 30 % higher than the next richest area (the Iberian Peninsula with 29 species). When all areas were taken into account, the Spearman correlation coefficient was 0.503 ($n=25$, $p = 0.0052$). If we excluded the two regions of the Ponto-Caspian basin, it increased to 0.632 ($n=23$, $p < 0.001$).

The twelve European species were plotted on the scatter plot according to the average latitude of their distribution area. The six non-invasive species range between 40.7 and 63.2° in latitude, as compared to a range of 43.9 to 53.6° for invasive ones. However, invasive species tend to be distributed mostly in southern areas, thus the number of gammarid species was highest there (mean latitude of 48.9 for invasive species versus a mean latitude of 53.9 for non-invasive species).

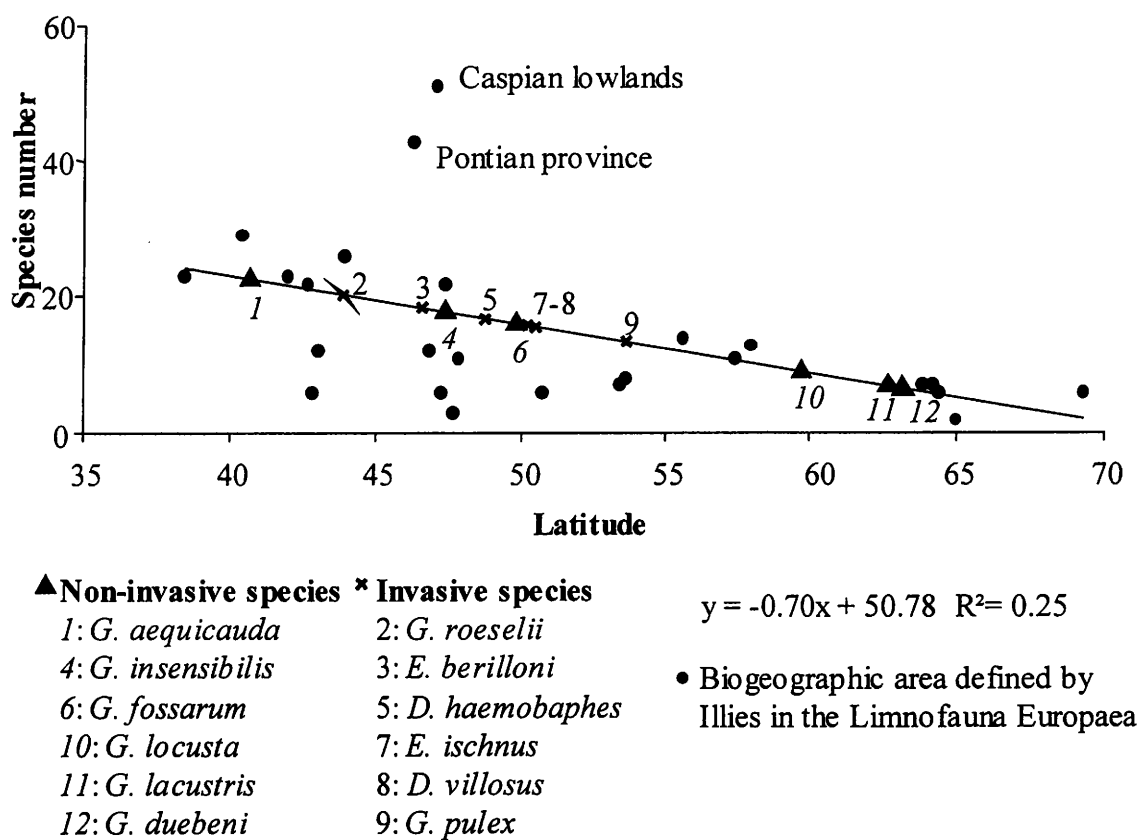


Figure 4: Species number of the 25 European areas classified according to their mean latitude. Western European gammarids were plotted on the graph according to their latitudinal distribution.

Discussion

We exploited the advantage offered by simultaneous use of multiple traits, and some characteristics could be linked to invasiveness through four hypotheses:

- H1: Invasive species exhibit a higher biotic potential (typically an r-strategy) than non-invasive ones (Lodge 1993, Williamson 1996, van der Velde et al. 2000, bij de Vaate et al. 2002).
- H2: Body size influences invasion success (Roy et al. 2002).
- H3: Invasive species are able to tolerate a wider range of environmental conditions (McMahon 2002).
- H4: Species that have evolved within rich, complex assemblages of closely-related species in their natural range are more likely to become invasive.

These four hypotheses, with potential to explain invasiveness, are discussed in light of our results.

H1. Invasiveness is not easily defined on the basis of biological traits; invasive species seemed to be characterized mainly by a specific, ecological profile rather than a biological one.

Three main variables define the biotic potential usually considered as a strategy allowing for the rapid colonization of a recipient ecosystem: sexual precocity, mean fecundity and the number of generations per year. The consideration of each of these variables separately did not lead to a significant result. For example, while most of the species considered in our analysis exhibit a high biotic potential, it could be noted that a species such as *G. pulex*, whose fecundity is relatively low (Sexton 1924, Peart 1938, Hynes 1955, Macan and Mackereth 1975), managed to invade Northern Ireland streams, while *G. fasciatus* or *G. lacustris*, whose fecundities are higher than that of *G. pulex* (Embody 1911, Clemens 1950, Hynes 1954,1955), never succeeded in colonizing a new ecosystem. Similar observations could be made for the number of generations per year and sexual precocity.

However, the dendrogram revealed that each invasive species belonged to a group exhibiting more than one of those characteristics. The most successful invaders were plotted in the group exhibiting all those traits (Fig. 2a, Group 2), and the species that invaded either a limited geographic area or at lower densities got intermediate values for each trait. Thus, the results suggest that the key factor in relating invasiveness to biotic potential is the combination of characteristics. Consequently, biotic potential could be identified as a useful, but not essential, condition for having invasive potential. The r-strategy generally attributed to invasive species did not seem to be such a general rule, and that different ways exist to established and spread in an ecosystem.

Furthermore, since the ecological function described in part by this analysis does not highlight a particular profile for invasive species, it may be argued that some ecological redundancy, as defined by Rosenfeld (2002), may occur between indigenous and introduced Gammarid species. The overlap between ecological niche and resource use can lead to competition which excludes the least competitive species from the ecosystem.

H2. Gammarid invasiveness seems related to body size, even if larger body size alone does not guarantee that a species will become a good invader.

Body size is generally proposed as a trait associated with the potential for colonization success (Roy et al. 2002) because life-history features leading to faster population growth tend to correlate inversely with body size (Ehrlich 1989). However, this relationship is very difficult to prove, and controversial results have been obtained for marine bivalves (Miller et al. 2002, Roy et al. 2002), most of which reflect differences in methodology. Our results emphasized the fact that body size does not seem to relate to other biological traits, such as mean fecundity, the number of generations, life span or the sex ratio. As a result, we cannot draw a conclusion between the potential body size of gammarids and the traits leading to faster population growth. However, potential size is useful for discriminating invasive from non-invasive species, non-invasive species being smaller on average. The actual role of size is still unclear in the invasion process, and comparisons with existing results, obtained for birds (Cassey 2001, Duncan et al. 2001) and plants (Bazzaz 1986) for example, are unprofitable as invertebrate adaptation to aquatic habitats requires peculiarities that have to be taken into account. For lotic invertebrate populations, Statzner (1987) pointed out that the ratios for production/biomass and production/respiration are closely related to the maximal size achieved by different species. As other ecological functions are potentially indicated by these traits, in particular physiological ones (Peters 1983), the role of body size needs to be investigated further.

H3. Considering the strong segregation of the three study groups according to ecological characteristics, invasive species appeared to tolerate a wider range of environmental conditions. However, this particularity is not specific to invasive species because some non-invasive species also present broad environmental tolerance. Effectively, the brackish water group shares the euryecious, illustrated by salinity and temperature tolerance. Among those species, *G. duebeni* is one that exhibits the highest euryhalinity (0 to 48 ‰, Hynes 1954), yet it is not known for its invasive potential.

Salinity tolerance is a primordial feature that conditions the potential shift between saline habitats and freshwater ones (Lee and Bell 1999). Most freshwater invaders come from river deltas where salinity fluctuates and tolerate salinities of up to approximately 13 ppt (Ricciardi and MacIsaac 2000). Moreover, a convergence of salinity conditions between donor and recipient ecosystems is suspected to play a key role in the recent success of invaders in the ecosystems found in San Francisco Bay, the Baltic Sea or the North American

Great Lakes. However, the Great Lakes present a low, more stable salinity level, and MacIsaac et al. (2001) found that salinity had changed little in the Great Lakes in recent decades and therefore cannot account for the recent influx of Ponto-Caspian invaders.

As mentioned for our first hypothesis, a combination seems essential. Euryecious increased the probability that a species would disperse and establish itself in new ecosystems, but it should be combined with other traits to define an ecological profile specific to invasive species.

H4. The fourth hypothesis does not link invasiveness to biological/ecological characteristics directly, but contributes to an understanding of why some species are more successful than others. We focused on the innovative assumption that species evolving in areas with a high number of closely-related (from a taxonomic point of view) species may be lead to develop their competitive potential.

We found a negative correlation between species number and latitude, a robust pattern in biogeography seen in the great majority of taxonomic groups (Sax 2001). As a result, the species richness decreases from south to north, and the Ponto-Caspian basin is by far the richest area in Europe for gammarid species.

Within this context, invasive species appeared to be distributed primarily in southern areas, even if the latitudinal range of non-invasive species overlapped completely with the latitudinal range of invasive ones. Invasive European gammarid species evolved in areas with a high population of closely-related species, the Ponto-Caspian basin in particular. From a probabilistic approach, if invasive species are distributed randomly among ecological areas, a large pool of species in a given area is more likely ready to host a potential invasion than an area with a poor number of species. Nevertheless, if a species has a broad distribution range in its natural habitat area, co-occurring with many other closely-related species and exploiting a broad spectrum of resources, this species possesses the attributes needed to establish itself more surely in a recipient ecosystem than a specialized species which is narrowly distributed and not well-adapted to competition. Thus, evolving in a species-rich area can lead to selection, within a pool of species, of some generalist species that acquire the attributes needed to compete efficiently.

For non-invasive species having similar latitudinal distributions to those of invasive species, a focus on ecological traits highlights the interest of a multi-parametric approach. Two such species, *G. aequicauda* and *G. insensibilis*, are brackish water species. Their lowest salinity tolerance for reproduction (4 ‰; Greze 1977, Janssen 1979) is too high to allow them to colonize freshwater. The third species, *G. fossarum*, while sometimes present in potamon, is more likely to be found in springbrooks. On the contrary, *G. pulex* was the invasive species with the highest latitudinal distribution. However, it seems important to note that this species has colonized only Northern Ireland rivers to date, where only one species, *G. duebeni*, was present naturally.

Finally, our results are in accordance with the hypothesis that the evolution context (richness among a given group) is an element to consider as a special feature of invaders. The way in which species evolve in a rich biota, in terms of closely-related species, needs to be investigated because it probably favors their competitive potential. Furthermore, our results highlighted that even if the richness of a donor region could enhance invasiveness, it is not sufficient logically to identify a potential invasive species.

Conclusion

In conclusion, investigations of invasive gammarids highlight that no single characteristic can be used to discriminate invasive from non-invasive species. As a result, we can conclude that taking a combination of several biological, ecological and bio-geographical characteristics into consideration could allow for an improved definition of a general invader profile. For gammarids, ecological characteristics seem to be more discriminating than biological ones. This implies that a high biotic potential (described by biological traits) contributes to the rapid spread of an introduced species, but also that, prior to spreading, species cannot become established without wide environmental tolerance (described by ecological traits). In this sense, ecological attributes are necessary, though biological features favored the invasion, but are accessory to its success.

An original aspect of our analysis consisted of investigating the competitive potential of species based on the richness of taxonomically-related species in their area of origin. Our results indicated that invasive species originated more frequently from within a species-rich context. This implies that such ecological areas would be more frequently identified as the native region of successful introduced species. These areas are, more extensively, the cradles of potential exotic species. To date, the Ponto-Caspian basin has been identified as a donor region, in particular for several freshwater species now found in Western Europe (bij de Vaate et al. 2002) and the North American Great Lakes (Ricciardi and MacIsaac 2000, MacIsaac et al. 2001). The two main causes that have been evoked are their broad salinity tolerance and their displacement via shipping traffic on several, particular routes (MacIsaac et al. 2001). While these two conditions explain the first two steps of the invasion process (dispersal and establishment), invasive character is also mediated by the competitive potential in the recipient ecosystem. We hypothesize that Ponto-Caspian gammarid species are more frequently successful because, in addition to propagation pressure and environmental tolerance, they have evolved in a biotic area (rich in terms of closely-related species) where competitive features were developed. For example, *Dikerogammarus villosus*, the most recent gammarid invader to be found in Western Europe, is omnivorous and exhibits predatory behavior (Dick and Platvoet 2000, Dick et al., 2002).

From an evolutionist point of view, it can seem paradoxical that a species introduced into a new ecosystem is a better competitor than an autochthonous species having evolved in that same ecosystem. Sax and Brown (2000) proposed two patterns to demonstrate the logic of this situation. The first pattern is explained by an exotic species' pre-adaptation for altered environments and opportunities created by an absence of enemies (Keane and Crawley 2002). The most invaded ecosystems, such as the Rhine River (Den Hartog et al. 1992) or San Francisco Bay (Cohen and Carlton 1998), are generally disturbed environments suffering high levels of anthropogenic stress. In most estuaries and large rivers, autochthonous relictual species are poorly adapted, lagging behind in their evolution while their environment has continued to change quickly over the last century. Due to this evolutionary anachronism, introduced species in a disturbed ecosystem can easily become the best competitors. A second pattern proposed by Sax and Brown (2000) is that introduced species can benefit from an environmental stochasticity and a global release of introduced species from pressure due to competitors, predators, parasites and diseases. We propose to complete this view with two supplementary elements: the advantages due to the bio-geographical origin of invaders (evoked by Sax and Brown 2000) and the positive interaction between introduced species from the same area of origin. According to our results, a species' bio-geographical origin can confer a particularly high potential upon it for being a competitor. A few species in a rich area could be pre-adapted to compete successfully with closely-related species with different profiles. Moreover, a complementary explanation might be found in the fact that facilitation relationships can increase the invasion success of a group of species having co-evolved in the same donor ecosystem (Simberloff and Von Holle 1999). These positive interactions among invading species have been found to be more common than previously assumed for the North American Great Lakes (Ricciardi 2001).

Finally, while none of the four main hypothesis investigated can be rejected as such, taken individually they are not sufficient to fully explain the invasive character of gammarids. The invader profile consists of a combination of features that allow a species to disperse, establish and densely populate a recipient ecosystem. Further investigations should be done on the bio-geographical context where invasive species evolve, and the traits acquired there which promote their success in a recipient community.

Acknowledgements

We would like to thank Maïa Akopian for her help in collecting data, Philippe Usseglio-Polatera for his useful comments on the manuscript and Anna Cartier for her linguistic corrections. This study is supported by the 'Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable', as part of the INVABIO – Biological Invasions 2003-2005 program.

Bibliography

- Barnard, J. L. and Barnard, C.M. 1983. Freshwater Amphipoda of the world (2 volumes). — Hayfield Associates, Virginia.
- Bazzaz, F.A. 1986. Life history of colonizing plants: some demographic, genetic, and physiological features. — In: Mooney, H.A. & Drake, J.A (eds), Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii. Springer-Verlag, pp. 96-110.
- bij de Vaate, A., Jazdzewski, K., Ketelaars, H.A.M., Gollasch, S. and Van der Velde, G. 2002. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrates species in Europe. — Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59: 1159-1174.
- Cassey, P. 2001. Are the body size implications for the success of globally introduced land birds? — Ecology 82: 413-420.
- Chevenet, F., Dolédec, C. and Chessel, D. 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. — Freshwater Biol. 31: 295-309.
- Clemens, P. 1950. Life cycle and Ecology of *Gammarus fasciatus* Say. — Ohio State University.
- Cohen, A.N. and Carlton, J.T. 1998. Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. — Science 279: 555-558.
- Den-Hartog, C., Van den Brink, F.W.B. and Van der Velde, G. 1992. Why was the invasion of the river Rhine by *Corophium curvispinum* and *Corbicula* species so successful? — J. Nat. Hist. 26: 1121-1129.
- Dick, J.T.A., and Platvoet, D. 2000. Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. — Proc. R. Soc. Lond. B 267: 977-983.
- Dick, J.T.A., Platvoet, D. and Kelly, D.W. 2002. Predatory impact of the freshwater invader, *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda). — Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59: 1078-1084.
- Duncan, R.P., Bomford, M., Forsyth, D.M. and Conibear, L. 2001. High predictability in introduction outcomes and the geographical range size of introduced Australian birds: a role for climate. — J. Anim. Ecol. 70: 621-632.
- Ehrlich, P.R. 1989. Attributes of invaders and the invading process. — 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, John Wiley & Sons.
- Embry, G.C. 1911. A preliminary study of the distribution, food and reproductive capacity of some fresh-water Amphipods. — Int. Revue Ges. Hydrobiol. 3: 1-33.
- Greze, I.I. 1977. Life cycle of *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931) in the Black Sea. — Crustaceana Suppl. 4: 88-90.
- Hynes, H.B.N. 1954. The ecology of *Gammarus duebeni* Lilljeborg and its occurrence in fresh water in Western Britain. — J. Anim. Ecol. 23: 38-84.
- Hynes, H.B.N. 1955. The reproductive cycle of some british freshwater gammaridae. — J. Anim. Ecol. 24: 352-387.
- Illies, J. 1978. Limnofauna Europaea. — Fischer Verlag.
- Janssen, H., Scheepmaker, M., Van Couwelaar, M. and Pinkster, S. 1979. Biology and distribution of *Gammarus aequicauda* and *G. insensibilis* (Crustacea, amphipoda) in the lagoon system of Bages-Sigean (France). — Bijdr. Dierk. 49: 42-70.
- Keane, R. M. and Crawley, M.J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. — Trends Ecol. Evol. 17: 164-170.
- Kolar, C.S. and Lodge, D.M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. — Trends Ecol. Evol. 16: 199-204.

- Lee, C.E. and Bell, M.A. 1999. Causes and consequences of recent freshwater invasions by saltwater animals. — *Trends Ecol. Evol.* 14: 284-288.
- Leppäkoski, E., Gollasch, S., Gruszka, P., Ojaveer, H., Olenin, S. and Panov, V. 2002. The Baltic - a sea of invaders. — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 1175-1188.
- Lodge, D.M. 1993. Biological invasions: lessons for ecology. — *Trends Ecol. Evol.* 8: 133-137.
- Macan, T.T., and Mackereth, C. 1957. Notes on *Gammarus pulex* in the English Lake District. — *Hydrobiologia* 9: 1-12.
- MacIsaac, H.J., Grigorovich, I.A. and Ricciardi, A. 2001. Reassessment of species invasions concept: the Great Lakes basin as a model. — *Biol. Inv.* 3: 405-416.
- McMahon, R.F. 2002. Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: r selection versus resistance. — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 1235-1244.
- Miller, A.W., Hewitt, C.L. and Ruiz, G.M. 2002. Invasion success: does size really matter? — *Ecology Letters* 5: 159-162.
- Peters, R.H. 1983. The ecological implications of body size. — Cambridge University Press.
- Ricciardi, A. 2001. Facilitative interactions among aquatic invaders: is an "invasional meltdown" occurring in the Great Lakes? — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 2513-2525.
- Ricciardi, A. and MacIsaac, H.J. 2000. Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. — *Trends Ecol. Evol.* 15: 62-65.
- Ricciardi, A. and Rasmussen, J.B. 1998. Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 1759-1765.
- Rosenfeld, J.S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. — *Oikos* 98: 156-162.
- Roy, K., Jablonski, D. and Valentine, J.W. 2002. Body size and invasion success in marine bivalves. — *Ecology Letters* 5: 163-167.
- Sax, D.F. 2001. Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: implications for biogeography. — *J. Biogeogr.* 28: 139-150.
- Sax, D.F. and Brown, J.H. 2000. The paradox of invasion. — *Global Ecol. Biogeogr.* 9: 363-371.
- Sexton, E.W. 1924. The moulting and growth stages of *Gammarus*, with description of the normals and intersexes of *G. chevreuxi*. — *J. Mar. Biol. Ass. UK* 13: 340-401.
- Simberloff, D. and Von Holle, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? — *Biol. Inv.* 1: 21-32.
- Statzner, B. 1987. Characteristics of lotic ecosystems and consequences for future research directions. — In: Schulze E.D., Zwölfer, H. (eds). Potentials and limitations of ecosystem analysis. Springer Verlag, pp. 365-390.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S. and Olivier, J.M. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. — *Statistics and Computing* 7: 75-83.
- Van der Velde, G., Rajagopal, S., Kelleher, B., Muskó, I.B. and bij de Vaate, A. 2000. Ecological impacts of crustacean invaders: General considerations and examples from the river Rhine. — *Crustacean Issues* 12: 3-33.
- Vasquez, D.P. and Simberloff, D. 2001. Taxonomic selectivity in surviving introduced insects in the United States. — In: Lockwood, J.M. & McKinney, M.L. (eds), Biotic Homogenization, Kluwer Academic Publishers, pp. 103-124.
- Vermeij, G.J. 1996. An agenda for invasion biology. — *Biol. Cons.* 78: 3-9.
- Williamson, M. 1996. Biological invasions. — Chapman & Hall.

Annexe 2c :

**The biomonotony concept: definition and assessment for
macroinvertebrates in running water**

Beisel J.N. et Devin S.

Soumis

The biomonotony concept: definition and assessment for macroinvertebrates in running water

Jean-Nicolas BEISEL^{1*} and Simon DEVIN¹

¹ Université de Metz – UFR SciFA - Laboratoire Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes - Campus Bridoux, Av. du Gén. Delestraint, 57070 Metz, FRANCE

* Author to whom correspondence should be sent

Telephone: +33 (0)387378429

E-mail: beisel@sciences.univ-metz.fr

Fax: +33 (0)387378423

Abstract

The spread of non-indigenous species, and the local extinction of autochthonous fauna, are leading to a homogenization of freshwater fauna on a worldwide scale. The actual rate of these ecosystem modifications has never been reached before, yet no adequate method is available to assess its importance beyond the ecological implications. We defined the 'biomonotony concept' as a loss of diversity due to species replacement or extinction, and establishment of exotic species which are either functionally redundant or not, as compared to autochthonous species. This original framework is based on both faunal and functional modifications observed in a macroinvertebrate community. These two components are considered together as they may be interdependent and have a cumulative effect which alters and weakens the ecosystem. Their importance and the different methods envisioned to evaluate them are discussed. The change in fauna is evaluated by qualitative comparisons with reference faunal lists and the quantification of non-indigenous species proportions. The evaluation of functional modifications is based on the recent development of a species typology presenting homogeneous biological/ecological traits. Species belonging to a given group may be considered as functionally redundant, and the group diversity represents a measure of functional diversity in macrobenthic assemblages. A practical example of how to evaluate a community's biomonotony modifications illustrates the applied interest of this framework.

Key-words: invasive species, freshwater macroinvertebrates, bio/ecological traits, functional diversity, biomonotony concept

Introduction

Emerging evidence shows that most species are declining as a result of human activity, and are being replaced by a much smaller number of expanding species that are successful in human-altered environments (McKinney and Lockwood 1999). Some researchers view this biota- homogenization as community globalization (Lockwood and McKinney 2001, Mooney and Cleland 2001), causes of the “McDonaldization” of the biosphere (Ritzer 1996, Lövei 1997) or the setting of a global “McEcosystem” (Enserink 1999). Many studies report on this phenomenon across and within continents, such as the homogenization of fish fauna across the continental United States (Rahel 2000).

Aquatic ecosystems are not spared this rampant homogenization of the Earth’s ecosystems, but on the contrary have some sensitive features that lead to heightened vulnerability (Beisel 2001, Rahel 2002). Several recent reviews based on temporal analyses report range expansions with rapid spreading of aquatic invaders, such as the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*), or the Asiatic clam (*Corbicula fluminea*) in Europe and North America (Morton 1997). More worrisome is the introduction rate of exotic species which is increasing exponentially across wide ecosystems such as San Francisco Bay (Cohen and Carlton 1998); the North American Great Lakes (Ricciardi and MacIsaac 2000) and the Baltic Sea (Olenin and Leppäkoski 1999).

At the same time, several studies report massive species extinction and profound modifications in freshwater communities (Hughes and Noss 1992, Rahel 2002). When calculating the extinction rate of North American freshwater fauna, Ricciardi and Rasmussen (1999) found a value five times higher than for terrestrial fauna, and predicted an extinction rate of 4% per decade, a depletion of species as high as the alarming rate in tropical forests. Den Hartog *et al.* (1992) have pointed to the extensive modification of macroinvertebrate communities on the Lower Rhine throughout the 20th century, with the disappearance of 85 % of the pollution-sensitive insect species (Plecoptera, Ephemeroptera, Trichoptera), as well as 7 of the 14 Lamellibranchia mollusk species originally present. On a global scale, freshwater bivalves are declining (Bogan 1993) and in North America, where this phenomenon has been documented best, more than 70 % of the 343 bivalve species occurring are threatened (Neves *et al.* 1997). In Europe, as in the United States, researchers have proclaimed the alarming status of freshwater fish species, the most diverse of all vertebrate groups, which have been threatened or pushed to extinction locally during the last century (Miller *et al.* 1989; Williams and Miller 1990, Rahel 2002, Den Hartog *et al.* 1992, Myers and Worm 2003) and have suffered an overall decline globally (Duncan and Lockwood 2001). In turn, the disappearance of autochthonous species, the poverty of the fauna remaining and their inability to adapt to new local conditions (Sax and Brown 2000) have favored the permeability of human-altered freshwater ecosystems to repeated introductions of exotic species (decrease in biotic resistance as defined by Elton 1958).

Local extinctions and the spread of exotic species are leading to faunal homogenization which needs to be described precisely and quantified so that objective comparisons of faunal modifications over time and space can be made. To this end, we propose a definition of the biomonotony concept which allows for an objective assessment of the global modifications in freshwater macroinvertebrate communities, and establishes a framework which can be used to predict the consequences an introduced species will have on biodiversity. A practical example, based on the rapid changes over the last few decades in communities present in a European river, illustrates the applied interest of this framework.

Definition of the ‘biomonotony’ concept

We propose to define biomonotony as a two-dimensional attribute of a modified community including: (i) the importance of faunal impoverishment within the ecosystem, and resulting biotic homogenization due to the loss of native species and the gain of exotic ones and (ii) the modification of functional diversity (Figure 1).

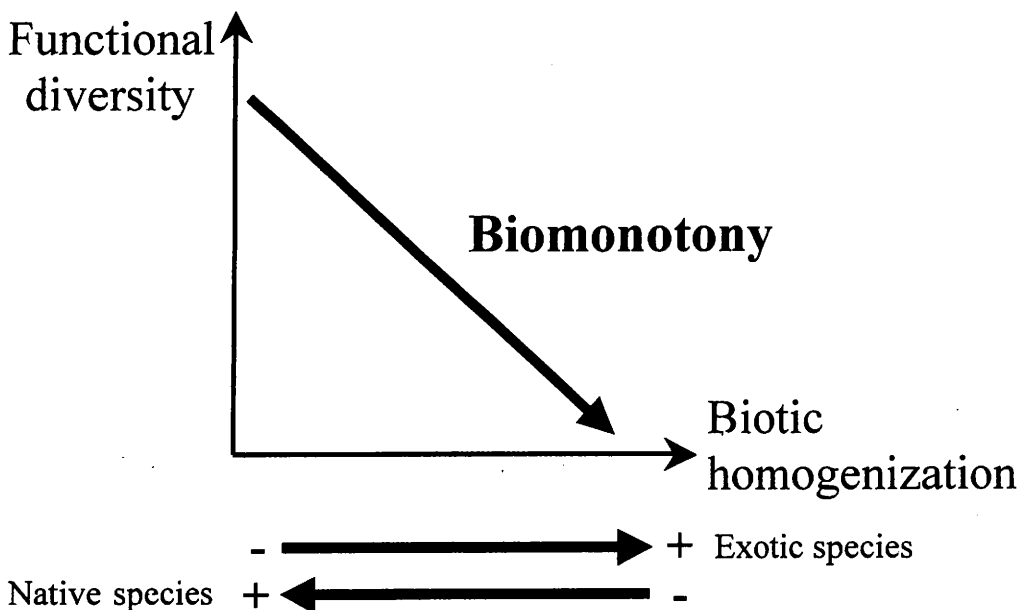


Figure 1. Hypothetical diagram representing the two biomonotony components: functional diversity and biotic homogenization. The arrow represents the most extreme (important) biomonotony gradient that can be obtained.

Faunal change consists of biotic homogenization that often replaces unique endemic species with already widespread non-indigenous species. Species extinction affects endemic species and is taxonomically non-random at the local and global scale, with some families reported as containing substantially higher percentages of threatened or declining species than others (McKinney and Lockwood 1999). The clumping of species extinction within particular systematic families accelerates biodiversity loss, in the sense that these taxonomic groups will be lost much faster than if extinction had occurred at random (McKinney 1997). Furthermore, the sequence of species loss in communities under pressure from human activity is not random, but depends on organism traits which induce a skewing trophic structure (Duffy 2003). In aquatic ecosystems, several insect families are the most threatened groups because their traits (K-selected traits, rare, specialist, poorly-adapted to human activity) do not promote survival in changing ecosystems. Conversely, introduced species are currently a much smaller fraction of the earth's total biota, with 1-2 % of known invasive species and 5-29 % of species expanding their ranges locally (McKinney and Lockwood 1999). These reports support in part Williamson's (1996) "Tens Rule" stating that an average of one in ten successful introduced species will become invasive. This empirical rule is satisfactory for some organisms, such as angiosperms in Britain, terrestrial vertebrates and invertebrates (Williamson 1996) in the United States, crustaceans in the Rhine River (Van der Velde *et al.* 2000) and macrophytes in the Mediterranean Sea (Boudouresque and Verlaque 2002). However, a large heterogeneity of results was found for the two first steps in the invasion process during which, for Williamson (1996), one in ten imported species appears settled, and one in ten of settled species becomes established (introduced). Nevertheless, these few figures illustrate the replacement importance, whereby a great portion of the fauna is being replaced by a small fraction of the existing species. Long-distance transport via human activity allows these species to spread to isolated or distant areas that they would never have reached by their own means of dispersal. In fact, several introduced species have expanded their ranges worldwide and can now be considered cosmopolitan species.

The second aspect of biomonotony concerns modifications in functional diversity. Changes in species diversity have functional consequences because the composition and structure of species in place determine the bio/ecological traits which in turn influence ecosystem processes (Chapin *et al.* 2000). Species traits may mediate energy or material flux, directly or indirectly, by altering the abiotic conditions which regulate process rates. Successful non-indigenous species often possess a homogeneous combination of bio/ecological traits (such as r-selected traits, rapid dispersal, eurytopy and human commensalism) which promote range extension. Such clustering of invasion-prone traits is apparently a very common result of the non-random way in which closely-related species share common traits. As a result, the biosphere could be increasingly dominated not only by the same few species in terms of systematic units, but also by the same closely-related species (McKinney and Lockwood 1999). Globally, in freshwater ecosystems, the introduction of non-indigenous crustaceans, flatworms and mollusks has met with more success than for other

taxa (Morton 1997; Van der Velde *et al.* 2000; Grigorovitch *et al.* 2002). Such taxonomic clumping of invaders can occur because closely-related species tend to share traits that promote transport, establishment or massive development in a recipient ecosystem, the three major steps of an invasion process. This over-representation can have drastic effects on ecosystem functioning by replacing many, specific, complex functional systems by a few, similar, simpler ones. The degree and significance of such alterations depend on the biotic context, as explained by Vaughn and Hakenkamp (2001) for freshwater bivalves. From a theoretical point of view, if species (local and exotic) perform similar ecological process at similar rates, they are 'functionally redundant' (see Rosenfeld 2002). Thus, extinction of a particular species may make little difference within an ecosystem context, as long as the overall taxa biomass of functionally-redundant species is maintained. Conversely, if a species plays a distinct role, the replacement or extinction of that particular species may alter or modify the ecosystem's functioning permanently. For example, a modification of food webs caused by the predatory impact of a single introduced Ponto-Caspian gammarid (*Dikerogammarus villosus*) may disrupt the dynamics of native species (Dick and Platvoet 2000, Dick *et al.* 2002) and affect diversity at other trophic levels. Dyer and Letourneau (2003) report that changes in diversity at one trophic level can provoke changes in diversity at other levels, and trophic cascades in aquatic ecosystems are clearly stronger than in terrestrial ones (Shurin *et al.* 2002). In such a case, the introduction, with or without extinction of local fauna, may affect the ecosystem's functioning. Furthermore, on a larger scale and independent of ecosystem functioning which is trophically mediated, a functional consequence of faunal changes is that non-indigenous introductions can lead to interactions between species that have never met before (non-additive effects). In particular, the introduction of non-endemic pathogens to native populations may have unpredictable consequences. An example is the unintentional introduction and consequent spread in Europe of a crayfish plague (a virulent fungal disease, *Aphanomyces astaci*, which infested the very susceptible, indigenous crayfish *Astacus astacus*; Van der Velde *et al.* 2000) following the intentional introduction of an American crayfish (*Orconectes limosus*). The interdependence between faunal change and functional modification is fundamental to our decision to link these two community characteristics in the biomonotony assessment.

The practical assessment of biomonotony for running water

Based on faunal change and functional diversity, the quantification of biomonotony requires a precise, practical, quantitative method to assess both characteristics. For this study, we focused on biological characteristics at the level of the species' systematic unit, the level best documented as a global diversity descriptor (ranging from genetic diversity within populations to the diversity of ecosystems).

Functional diversity needs to be described objectively. To provide important insights into the functioning of running-water communities, many authors advocate working with groups of organisms that are as similar as possible in terms of biological, physiological and ecological trait relationships. Following Rosenfeld (2002), we considered the functional effects of a taxon as output variables, or consequences of an organism's traits and resource use. Recently, Usseglio-Polatera *et al.* (2001) developed a functional classification for benthic macroinvertebrates based on both biological and ecological traits. The definition of 6 groups, 9 subgroups and 43 units according to a biological versus ecological ordination allowed for an innovative assessment of the functional rule of 472 European macroinvertebrate genera. Usseglio-Polatera *et al.* (2001) presented examples illustrating the use of these discrete groups as a valuable tool to track environmental change over time and space. From a theoretical point of view, species belonging to a given group can be considered as 'functionally redundant' for the major processes occurring in that particular ecosystem, if three different factors have been taken into account (Rosenfeld 2002): (i) ecological processes related to morphological and physiological attributes, (ii) demographic characteristics, and (iii) environmental factors influencing where an organism can perform its function. The replacement of a given species belonging to a particular functional group can be counterbalanced, functionally speaking, by the introduction of a non-indigenous species belonging to that same group. If each species in a given community is replaced by its functional group, the assessment of community diversity, based on these groups, provides a functional measure of the community. Regardless, this approach does not take into account all the subtleties of ecosystem functioning (some inter-species relationships resulting from co-evolved adaptations such as host-parasite relationships), but allows for an initial, quantitative assessment of functional diversity in a macroinvertebrate community and provides baselines to improve this tool. As pointed out by Rosenfeld (2002), even similar species will differ to some unknown degree along some functions, but it is still reasonable to expect that some species are more similar than others in terms of their role in communities and ecosystems.

The second component of biomonotony is more difficult to evaluate because it requires comparison of faunal samples to faunal reference lists. For many freshwater ecosystems, it is unrealistic to define a faunal reference list as representing the community as it was several hundred years ago, prior to human disturbance. However, a relative reference corresponding to the best-known situation can be obtained in several ways, two of them deserving particular attention. The first consists in simply using historical data collected from situations (sites) with the minimum of anthropogenic stress. The second is to model the community as it would be expected to exist in the absence of anthropogenic stress, but this requires a data set to construct, calibrate and validate the model. An example of this approach is the RIVPACS (River Invertebrate Prediction and Classification Systems) developed in the United Kingdom for the assessment of river integrity (Wright *et al.* 1984, Wright 1995). In the absence of a modeling approach for many other European eco-regions, we recommend the use of historical data when available. In all cases, either of these approaches will provide a

faunal list that can be used to detect a homogenization of taxa considering (1) the extinction of geographically-restricted native species, and (2) the introduction of widespread, highly tolerant species. In most cases, the actual biomonotony will be greater than that observed, the number of exotic introductions and local extinctions in a given region always being underestimated because an absolute faunal reference is unavailable. We proposed, as an initial approach, to evaluate the faunal change using data on the proportion of exotics. The use of a relative measure (number of exotic species reported to the total number of species) has the advantage of taking into account both the importance of the introduction of non-indigenous species and the extinction of local fauna.

An illustration of biomonotony assessment

To illustrate this approach, a faunal analysis of three time periods was performed on the navigable French section of the Moselle River (northeastern France, Rhine tributary). Three locations were chosen: upstream (near the town of Liverdun), mid-stream (near the city of Metz) and downstream (between Cattenom and Sierck-les-Bains). For each location (called Upper, Middle and Lower parts), semi-quantitative data on macroinvertebrate assemblages were collected from different literature sources (gray literature of our institute for 1975; reports from the International Commission for the Protection of the Moselle River; and the authors' unpublished, personal data for 1996 and 2000). Diptera Chironomidae were not considered in this analysis due to the lack of precision in their systematic determination.

For this example, each species in a community was replaced by their functional group, and functional diversity was then measured as the Shannon-Weaver diversity of functional groups (Usseglio-Polatera *et al.* 2001). Faunal homogenization was assessed using the proportion of exotic species in faunal lists. All taxa considered as non-indigenous were described in various literature sources as having been introduced during the 20th century, with the exception of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, a well-known invasive species introduced to the Moselle River in about 1850 (Kinzelbach 1992).

In 1975, the invertebrate communities were the most diversified in terms of functional groups and, logically, least altered by exotic species (Figure 2). Thus, this period can be used as a relative reference, even though the situation was already far from ideal, in other words without anthropogenic disturbance. The whole macroinvertebrate structure prior to 1975 has remained largely ignored, though fragmentary information is available. In 1996, we observed a clear loss of functional diversity and a significant increase in invasive species, representing between 19 and 21 % of the collected taxa. The biomonotony increased from upstream to downstream, the Lower part having changed the most, certainly due to a migratory corridor of exotic species from the Middle Rhine to its tributary. We can note that the repartition of stations on the scatter plot did not overlap between the three periods. In 2000, the entire section studied is homogeneous in terms of biomonotony, all sections being altered to the

same degree. The proportions of exotics in 2000 were above the values noted for 1996, and the functional diversity for the river was slightly below the value of the Upper part for 1996. The functional diversity increased between 1996 and 2000 for the Middle and Lower sections. After the demographic explosion of several new exotic species introduced in the beginning of the 1990's (Bachmann *et al.* 1995), densities tend probably to be more equilibrate, with, for example, the observed decline of *Dreissena polymorpha* (Bachmann *et al.* 2001), previously over-represented in this ecosystem. This stability incorporated the relative abundances of taxa, and traduced the best representation of different bio/ecological trait combinations, i.e. the highest functional diversity.

This example objectively shows how river integrity can be profoundly modified over a very short period of time. The biomonotony framework can serve as a tool to evaluate these changes, and can illustrate the potential effects of rehabilitation measures taken to improve the river quality.

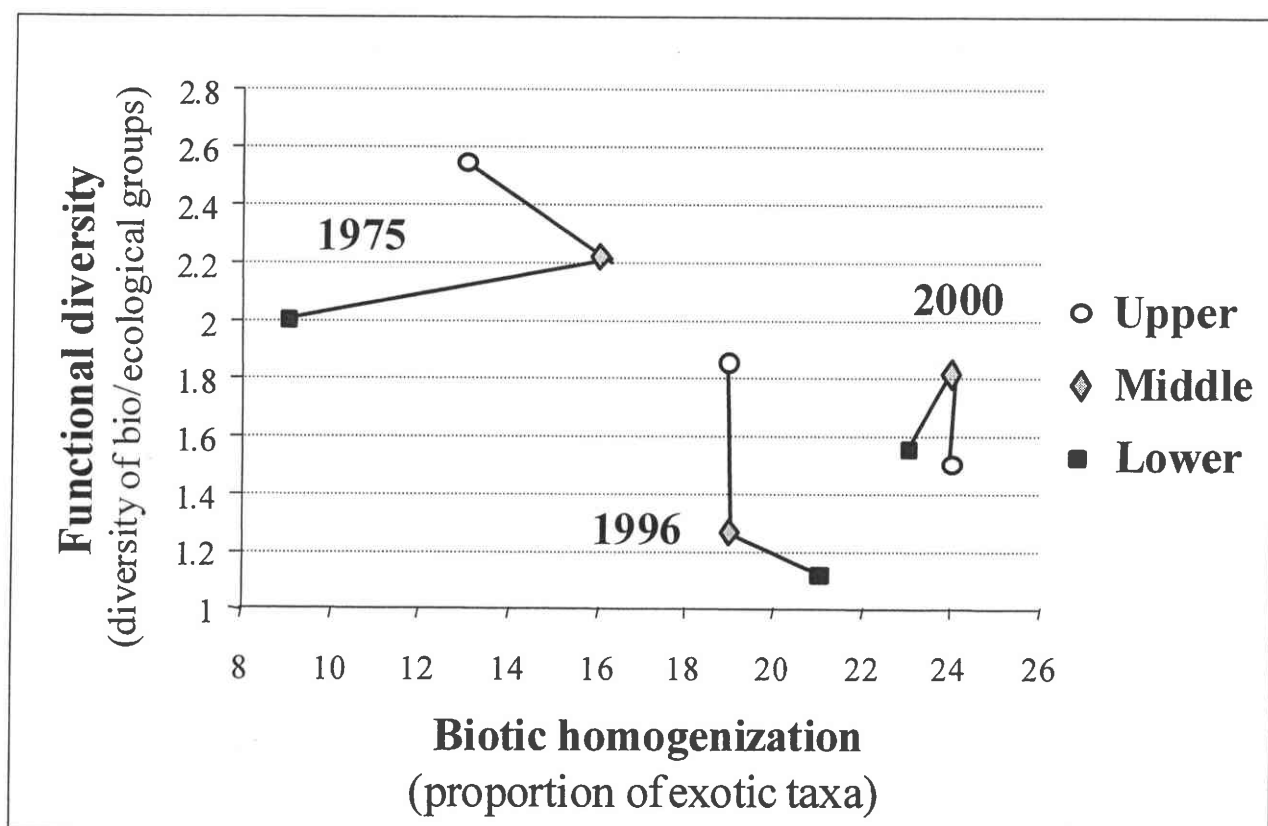


Figure 2. An example of the practical application of a biomonotony framework: temporal modification of macrobenthic communities between 1975 and 2000 for a navigable sector of a large river subdivided into three sections.

Conclusions

The Biomonotony concept is defined as a loss of diversity due to species replacement, species extinction and the establishment of exotic species more-or-less functionally redundant with autochthonous ones. Thus, particular biological or ecological functions could disappear, or be over-expressed, in a bio-monotonous ecosystem. This concept provides a framework to objectively assess the degree of ecosystem modification, and focuses on functional diversity which is generally not approached fully. The example in development for freshwater European macroinvertebrates could serve as a model for other taxonomic groups. The biomonotony concept can be derived for any taxonomic group for which multiple bio/ecological traits are abundant and well-structured, such as for terrestrial plants (Grime *et al.* 1990). This concept highlights the need of future prospects for the classification of biologically homogenous units, and the constitution of a list of cosmopolitan species. These tools will provide an efficient method for the quantitative assessment and study of the biotic homogenization of freshwater macroinvertebrates at different spatial scales.

Acknowledgements - The authors wish to thank Philippe Usseglio-Polatera for his comments on the manuscript and Anna Matheny-Cartier for her revisions. This study is supported by the French Minister of Ecology and Sustainable Development, as part of the 2002-2004 INVABIO – Biological Invasions Program. Financial support from the “Zone Atelier Moselle” to SD is gratefully acknowledged.

References

- Bachmann, V., Cegielka, E., Wagner, P., Usseglio-Polatera, P. and Moreteau, J.-C. 1995. Establishment of the amphipod *Corophium curvispinum* and the asiatic clam *Corbicula* sp. in the French part of the River Mosel. - *Hydroécologie appliquée* 7: 185-190.
- Bachmann, V., Beisel, J.-N., Usseglio-Polatera, P. and Moreteau, J.C. 2001. Decline of *Dreissena polymorpha* in the River Moselle: biotic and abiotic key factors involved in dynamics of invasive species. - *Archiv für Hydrobiologie* 151: 263-281.
- Beisel, J.-N. 2001. The elusive model of a biological invasion process: time to take differences among aquatic and terrestrial ecosystems into account? – *Ethnology, Ecology and Evolution* 13: 193-195.
- Bogan, A. E. 1993. Freshwater bivalve extinctions (Mollusca: Unionoida): a search for causes. - *American Zoologist* 33: 599-609.
- Boudouresque, C. F. and Verlaque, M. 2002. Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced macrophytes. - *Marine Pollution Bulletin* 44: 32-38.
- Chapin F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C. and Diaz, C. 2000. Consequences of changing biodiversity. - *Nature* 405: 234-242.

- Cohen, A. N. and Carlton, J. T. 1998. Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. - Science 279 : 555-558.
- Den Hartog, C., Van der Brink, F. W. B. and Van der Velde, G. 1992. Why was the invasion of the river Rhine by *Corophium curvispinum* and *Corbicula* species so successful? - Journal of Natural History 26: 1121-1129.
- Dick, J. T. A. and Platvoet, D. 2000. Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. - Proc. R Soc. Lond. 267: 977-983.
- Dick, J. T. A., Platvoet, D. and Kelly, D. W. 2002. Predatory impact of the freshwater invader, *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda). - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59: 1078-1084
- Duffy, J. E. 2003. Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning. - Ecol. Lett. 6: 680-687.
- Duncan, J. R. and Lockwood, J. L. 2001. Extinction in a field of bullets: a search for causes in the decline of freshwater fishes. - Biological Conservation 102: 97-105.
- Dyer, L. A. and Letourneau, D. 2003. Top-down and bottom-up cascades in detrital vs. living food webs. - Ecol. Lett. 6: 60-68.
- Elton, C.S. 1958. The Ecology of Invasions by Animals and Plants. - Univ. of Chicago Press, London.
- Enserink, M. 1999. Biological invaders sweep in. - Science 285: 1934-1836.
- Grime J. P., Hodgson, J. G. and Hunt R. 1990. The Abridged Comparative Plant Ecology. - Chapman and Hall, London.
- Grigorovitch, I. A., MacIsaac, H. J., Shadrin, N. V. and Mills, E. L. 2002. Patterns and mechanisms of aquatic invertebrate introductions in the Ponto-Caspian region. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59: 1189-1208.
- Hughes, R. M. and Noss, R. F. 1992. Biological diversity and biological integrity: current concerns for lakes and streams. - Fisheries 17(3): 11-19.
- Kinzelbach, R. 1992. The main features of the phylogeny and dispersal of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. - In: Neumann, D. and Jenner H. A. (eds.), The Zebra Mussel *Dreissena polymorpha*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 5-17.
- Lockwood, J. L. and McKinney, M. L. 2001. Biotic Homogenization. - Kluwer Academic, New York.
- Lövei, G. L. 1997. Global change through invasion. - Nature 388:627-628.
- McKinney, M. L. 1997. Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views. - Annu. Rev. Ecol. Syst. 28, 495-516
- McKinney, M. L. and Lockwood, J. L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. - Trends in Ecology and Evolution 14: 450-453.
- Miller, R. R., Williams, J. D. and Williams, J. E. 1989. Extinctions of North American fishes during the past century. - Fisheries 14(6): 22-38.
- Mooney, H. A. and Cleland, E. E. 2001. The evolutionary impact of invasive species. - Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98: 5446-5451.
- Morton, B. 1997. The aquatic nuisance species problem: a global perspective and review. - In: D'Itri, F. (ed.) Zebra Mussels and Aquatic Nuisance Species. Ann Arbor Press, Chelsea, Michigan, pp. 1-53.
- Myers, R. A. and Worm, B. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. - Nature 423: 280-283.
- Neves R. J., Bogan A. E., Williams J. D., Ahlstedt S. A. and Hartfield P. W. 1997. Status of the aquatic mollusks in the southeastern United States: a downward spiral of diversity. In: Benz, G. W. and Collin, D. E. (eds). Aquatic Fauna in Peril: the Southeastern

- Perspective. Special Publication 1, Southeast Aquatic Research Institute, Decatur, GA, pp. 43-86.
- Olenin, S. and Leppäkoski, E. 1999. Non-native animals in the Baltic Sea: alteration of benthic habitats in coastal inlets and lagoons. - *Hydrobiologia* 393: 233-243.
- Rahel, F. J. 2000. Homogenization of fish faunas across the United States. - *Science* 288: 854-856.
- Rahel, F. J. 2002. Homogenization of freshwater faunas. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 291-315.
- Ricciardi, A. and MacIsaac, H. J. 2000. Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 62-65.
- Ricciardi, A. and Rasmussen, J. B. 1999. Extinction rates of North American freshwater fauna. - *Conservation Biology* 13(5): 1220-1222.
- Ritzer, G. 1996. *The McDonalidization of Society – An Investigation into the Changing Character of Contemporary Social Life*. Pine Forge Press, California.
- Rosenfeld, J. S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. - *Oikos* 98: 156-162.
- Sax, D. F. and Brown, J. H. 2000. The paradox of invasion. - *Global Ecology and Biogeography* 9: 363-371.
- Shurin, J. B., Borer, E. T., Seabloom, E. W., Anderson, K., Blanchette, C. A., Broitman, B., Cooper, S. D. and Halpern, B. S. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. - *Ecol. Lett.* 5: 785-791.
- Usseglio-Polatera, P., Richoux, P., Bournaud, M. and Tachet, H. 2001. A functional classification of benthic macroinvertebrates based on biological and ecological traits: application to river condition assessment and stream management. - *Archiv für Hydrobiologie* 139: 53-83.
- Van der Velde, G., Rajagopal, S., Kelleher, B., Musko, I.B. and bij de Vaate, A. 2000. Ecological impacts of crustacean invaders: general considerations and examples from the river Rhine. - *Crustacean Issues* 12: 3-33.
- Vaughn, C. C. and Hakenkamp, C. C. 2001. The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. - *Freshwat. Biol.* 46: 1431-1446.
- Williams, J. E. and Miller, R. R. 1990. Conservation status of the North American fish fauna in freshwater. - *Journal of Fish Biology* 37: 79-85.
- Williamson, M. 1996. *Biological Invasions*. - Chapman and Hall, London.
- Wright, J. F., 1995: Development and use of a system for predicting the macroinvertebrate fauna in flowing waters. - *Australian Journal of Ecology* 20: 181-197.
- Wright, J. F., Moss, D., Armitage, P. D. and Furse, M. T. 1984. A preliminary classification of running-water sites in Great Britain based on macro-invertebrate species and the prediction of community type using environmental data. - *Freshwat. Biol.* 14: 221-256.

Les invasions biologiques des milieux d'eau douce : Analyse du rôle des traits biologiques et écologiques d'un nouvel envahisseur (*Dikerogammarus villosus*, Gammaridae, Crustacea) dans le processus invasif

La Moselle est une rivière qui, du fait de sa situation géographique, est connectée aux principaux réseaux fluviaux européens, ce qui y entraîne l'arrivée régulière de nouvelles espèces. Un invasif récent (*Dikerogammarus villosus*, Amphipoda, Crustacea) a servi de modèle pour notre étude. Nous avons défini et analysé ses traits biologiques et écologiques. Cette étude nous a permis d'établir que ce gammare est une espèce à stratégie *r*, avec une croissance rapide, une fécondité élevée et un cycle vital court. De plus, nous avons pu mettre en évidence une faible spécialisation vis à vis du substrat, et une ségrégation spatiale des différentes classes de taille. Enfin, *D. villosus* s'est avéré capable de tolérer de fortes augmentations de la salinité du milieu. Toutes ses caractéristiques pourraient constituer autant de facteurs favorisant sa capacité à envahir de nouveaux milieux, expliquant ainsi sa dispersion très rapide au sein du réseau hydrographique français. De telles caractéristiques sont fréquemment avancées dans la littérature comme étant communes aux Gammaridae invasifs. Dans l'optique de vérifier cette hypothèse, et pour définir si ces traits sont communs ou propres aux invasifs, une confrontation des traits bio/écologiques de gammares invasifs et non-invasifs a été réalisée. Cette analyse a mis en évidence l'importance des caractéristiques écologiques, celles-ci intervenant aux premières étapes du processus d'invasion, pour définir le profil type d'un Gammaridae invasif. De plus, nous avons pu mettre en évidence que les gammares invasifs étaient généralement originaires de zones biogéographiques où ce groupe est particulièrement diversifié. Enfin, en réponse aux introductions d'espèces, les communautés de macroinvertébrés de la Moselle ont montré une augmentation de leur diversité fonctionnelle entre 1994 et 2001, et un rééquilibrage de la structure de ces communautés a pu être noté. Néanmoins, la faune de cette rivière tend à s'homogénéiser sous l'influence de fréquentes arrivées d'espèces cosmopolites.

Mots clés : Gammaridae, *Dikerogammarus villosus*, invasions biologiques, écosystèmes dulçaquicoles, traits biologiques, traits écologiques, macroinvertébrés benthiques, modification des biocénoses.

Biological invasions in freshwaters: Role analysis of the biological and ecological traits of a recent invasive species (*Dikerogammarus villosus*, Gammaridae, Crustacea) during the invasion process.

The Moselle River, owing to its geographic localization, is connected to the main European waterways, generating regular establishment of new exotic species. A recent invader (*Dikerogammarus villosus*, Amphipoda, Crustacea) was used as a model for our study. We defined and analysed its biological and ecological traits. Our analysis allowed to regard *D. villosus* as being a *r*-selected species, with a rapid growth, a high fecundity and a short life cycle. Moreover, we have shown a low specialization according to the substrate and a spatial segregation according to the size. Finally, *D. villosus* is able to tolerate a high increase in water salinity. All those characteristics could have enhanced *D. villosus* invasiveness, and could explain its rapid spread within French hydrosystems. Such characteristics are also frequently presented in the literature as shared by invasive Gammaridae. In order to check this hypothesis, and to define whether those traits are common or specific to invaders, a comparison of bio/ecological traits of invasive and non-invasive gammarid species was performed. This analysis revealed that ecological traits, allowing a species to go through the first steps of the invasion process, describe better than biological ones the profile of a gammarid invasive species. Moreover, we have shown that invasive gammarids generally originate from biogeographic areas where this group is highly diversified. Finally, the study of macroinvertebrate communities in the Moselle River showed an increase of the functional diversity between 1994 and 2001, and an improvement of the structure was observed within this period. Nevertheless, an homogenization of the Moselle River fauna occurred, influenced by the establishment of numerous cosmopolitan species.

Key words: Gammaridae, *Dikerogammarus villosus*, biological invasions, freshwater ecosystems, biological traits, ecological traits, benthic macroinvertebrates, biocenosis modifications.