Phénoplasticité, polymorphisme génétique, gestion conservatoire du genre Elodea

Fiorant Di Nino

▶ **To cite this version:**

Fiorant Di Nino. Phénoplasticité, polymorphisme génétique, gestion conservatoire du genre Elodea. Biologie végétale. Université Paul Verlaine - Metz, 2008. Français. NNT : 2008METZ036S . tel-01752603

HAL Id: tel-01752603
https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01752603

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

Université Paul Verlaine de Metz
Laboratoire Interaction Ecotoxicologique, Biodiversité, Ecosystème
CNRS UMR 7146

Université de Neuchâtel
Laboratoire de Botanique Evolutive
EBOLAB

THÈSE

Présentée pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de Metz
Mention : Science de la Vie - Spécialité : Ecologie

par

Fiorant Di Nino

PHENOPLASTICITE - POLYMORPHISME GENETIQUE GESTION CONSERVATOIRE du Genre *ELODEA*

Mars 2008

Composition du Jury

F. FELBER, HDR	Université de Neuchâtel, Suisse	Rapporteur de Thèse
M. TREMOLIERES, Professeur	Université Louis Pasteur, Strasbourg	Rapporteur de Thèse
C. ARNOLD, coord. Sci.PRN	Université de Neuchâtel, Suisse	Examinateur
G. THIEBAUT, MCf, HDR	Université Paul Verlaine de Metz	Encadrant de Thèse
S.MULLER, Professeur	Université Paul Verlaine, Metz	Co-Directeur de Thèse
P. KÜPFER, Professeur	Université de Neuchâtel, Suisse	Co-Directeur de Thèse

Université Paul Verlaine de Metz
Laboratoire Interaction Ecotoxicologique, Biodiversité, Ecosystème
CNRS UMR 7146

Université de Neuchâtel
Laboratoire de Botanique Evolutive
EBOLAB

THÈSE

Présentée pour l'obtention du grade de Docteur de l'Université de Metz
Mention : Science de la Vie - Spécialité : Ecologie

par

Fiorant Di Nino

PHENOPLASTICITE - POLYMORPHISME GENETIQUE GESTION CONSERVATOIRE du Genre *ELODEA*

Mars 2008

Composition du Jury

F. FELBER, HDR	Université de Neuchâtel, Suisse	Rapporteur de Thèse
M. TREMOLIERES, Professeur	Université Louis Pasteur, Strasbourg	Rapporteur de Thèse
C. ARNOLD, coord. Sci.PRN	Université de Neuchâtel, Suisse	Examinateur
G. THIEBAUT, MCf, HDR	Université Paul Verlaine de Metz	Encadrant de Thèse
S.MULLER, Professeur	Université Paul Verlaine, Metz	Co-Directeur de Thèse
P. KÜPFER, Professeur	Université de Neuchâtel, Suisse	Co-Directeur de Thèse

Remerciements

Je remercie Serge MULLER, ainsi que sa sympathique équipe de Phytoécologie, de m'avoir accueilli au sein de son laboratoire de recherche de l'Université Paul verlaine de Metz.

Je remercie plus particulièrement Gabrielle THIEBAUT de m'avoir confié ce passionnant sujet, ainsi que de m'avoir suivi et épaulé tout au long de ces années. Je voudrais aussi lui exprimer ma reconnaissance pour sa disponibilité, sa confiance et son engagement qui ont permis d'établir une riche collaboration avec le laboratoire de Neuchâtel.

Un grand merci à Philippe KÜPFER pour son accueil chaleureux au sein de son équipe de recherche de l'Université de Neuchâtel, pour sa disponibilité, son suivi en caryologie, sa passion et ses enseignements de tous les instants.

Merci à Yong-Ming YUAN pour l'aide précieuse qu'il m'a apportée pour les techniques d'AFLP par électrophorèse capillaire.

Merci aussi à toute l'équipe de Botanique Evolutive de l'Université de Neuchâtel pour son sympathique accueil. Merci Nicola pour ton amitié et ton acceuil, avec Luigi, et tous vos amis, vous m'avez apporté énormément de bonne humeur, vous ne m'avez jamais laissé tombé sur place, et cela dans la plus grande simplicité. Merci aussi pour l'aide dans l'analyse des données de génétique, et pour les discussions jusqu'au bout de la nuit qui m'ont permi parfois de me sentir appartenir à une équipe. A Philippe CHASSOT pour sa grande disponibilité et sa "zen-attitude", ainsi que Roberto GUADAGNUOLO pour les riches échanges autour de mon sujet.

J'adresse tous mes remerciements à Michèle TREMOLIERES du CEVH de l'Université de Strasbourg pour son accueil au sein de son équipe, son aide sur le terrain et sa sympathie de tous les instants.

Par ailleurs, je remercie tous mes amis, Hervé, Fred, Caro, Cécile, Cédric, Thomas, Marie-Laure pour leur aide minutieuse, au labo, sur le terrain, à la maison, et surtout pour leur soutien qui m'a permi de tenir le coup.

Enfin, merci à ma famille, Charlotte pour tant de choses que cette page n'y suffirait, mes enfants, Léo et Malo, pour l'aide apportée au recyclage des feuilles pleines de fausses bonnes idées.

A ma femme,

A mes enfants,

A mes parents.

Sommaire

Remerciements 5

Sommaire 7

Listes des Figures et Tableaux 12

I. Introduction générale 16

1. Définitions 19
1.1. Notions d'espèces autochtone, allochtone et naturalisée 19
1.2. Les invasions biologiques : différentes définitions actuelles et définition retenue 20

2. Les mécanismes d'invasion 22
2.1. Les invasions d'origines spontanées ou naturelles 22
2.2. Le rôle de l'Homme dans les invasions biologiques 24
2.2.1. Les invasions biologiques d'origines anthropiques : Historique des introductions d'espèces liées aux activités Humaines 24
2.2.2. Les introductions volontaires et involontaires 25
2.2.3. Les invasions biologiques dites subspontanées 26
2.3. Caractéristiques des écosystèmes et communautés envahies 27
2.3.1. Invasibilité des écosystèmes : « habitat invasibility » 27
2.3.2. Caractéristique des espèces invasives : « invasiveness » 29

3. Ampleur et impacts des invasions biologiques 30
3.1. Ampleur des invasions biologiques 30
3.2. Impacts des invasions biologiques 32
3.2.1. Les impacts écologiques directs et indirects 32
3.2.2. Les impacts économiques et sanitaires 34
3.2.3. Des actions pour limiter les invasions ? 34

4. Processus écologiques et évolutifs des invasions biologiques 36
4.1. Première étape : l'introduction dans un nouvel environnement 37
4.1.1. Les caractéristiques écologiques favorisant le prélèvement 37
4.1.2. Les vecteurs de propagation des espèces au-delà des barrières géographiques 38
4.1.3. La notion d'effet de fondation 40
4.2. Deuxième étape : l'établissement de populations viables dans le milieu d'introduction 40
4.2.1. L'établissement stricto sensus 40
4.2.1.1. La survie aux conditions physiques et biotiques de l'environnement local 41
4.2.1.2. La démographie des petites populations 41
4.2.1.3. La génétique des petites populations 42
4.2.2. Stratégies d'adaptation au nouveau milieu : la naturalisation 43
4.2.2.1. L'adaptation au nouvel environnement et la phase de latence 43

4.2.2.2. Les cas d'hybridation 44
4.2.2.3. Les cas particuliers de flux de gènes 44
4.2.3. Les caractéristiques écologiques et génétiques des espèces invasives favorisant leur établissement dans le nouveau milieu 45
4.3. Troisième étape : la prolifération des populations allochtones 46
4.3.1. Rôle de la compétitivité 46
4.3.2. Capacités de propagation 47
4.3.3. Rôle de la plasticité 48
4.3.3.1. Les différents niveaux de plasticité 48
4.3.3.2. Les processus environnementaux inducteurs de plasticité phénotypique 49
4.3.4. Les caractéristiques écologiques et génétiques des espèces aquatiques envahissantes favorisant leur prolifération 52
4.4. Conclusion : l'invasion nécessite des capacités à franchir différentes barrières 54

5- Enigmes évolutives : pourquoi et comment les invasions biologiques peuvent-elles avoir lieu ? 56
5.1. Invasibilité du milieu récepteur 57
5.1.1. Les perturbations 57
5.1.2. L'hypothèse de la "niche vide" 57
5.2. Résistance et tolérance aux agressions biotiques 58
5.2.1. « Enemy Release Hypothesis » ou relâchement de la pression des agresseurs 58
5.2.2. Allocation de ressources, « EICA » 60
5.2.3. « Novel weapons » 61
5.3. Processus d'acquisition rapide de diversité génétique 62
5.3.1. Introductions multiples 62
5.3.2. Hybridation 63
5.3.3. Evolution des taux de mutation et de recombinaison 64

II. Introduction au sujet d'étude 65

1. Problématique et enjeux des invasions des élodées 66
1.1 Problématique et historique 66
1.2. Enjeux écologiques et éco-physiologiques 67
1.3. Enjeux socio-économiques et environnementaux de la prolifération des élodées 69
1.4. Type de reproduction des élodées 72
1.5. Données cytologiques et génétiques 73

2. Présentation des objectifs de recherche et des approches utilisées 74

III. Matériel et méthodes 76

1. Présentation des espèces étudiées 77
1.1. Description générale 77
1.2. Elodea canadensis Michaux 78

1.3. Elodea nuttallii St John 80
1.4. Elodea callitrichoides Caspary et Elodea ernstiae St John 81

2. Protocole d'étude 82
2.1. Approche cytologique 82
2.1.1. Caryologie 82
2.1.1.1. Matériel et Méthodes 82
2.1.1.2. Pré-traitement des racines 82
2.1.1.3. Fixation stockage et coloration 83
2.1.1.4. Dénombrement des chromosomes 83
2.1.2. Approche cytométrique 84
2.1.2.1. Principe de la Cytométrie de flux 84
2.1.2.2. Matériel et méthodes 84
2.2. Approche phylogénique 86
2.2.1. Récolte des échantillons 86
2.2.2. L'AFLP par électrophorèse capillaire 86
2.2.2.1. Principe de l'AFLP 86
2.2.2.2. Extraction d'ADN 87
2.2.2.3. Quantification de l'ADN et ajustement des concentrations 88
2.2.2.4. Digestion de l'ADN 88
2.2.2.5. Ligation des adaptateurs 89
2.2.2.6. Amplification présélective 90
2.2.2.7. Amplification sélective 91
2.2.2.8. Collecte et analyse des données 92
2.3. Approche morphométrique 95
2.3.1. Récolte des échantillons 95
2.3.2. Traits morphologiques choisis 95
2.3.3. Traitement des données 97
2.4 Réalisation et suivi d'un essai de gestion par arrachage manuel de E. nuttallii 99
2.4.1 Matériels et méthodes du suivi de l'arrachage manuel 99
2.5 Liste des échantillons collectés pour les différentes approches 99

IV. Résultats 100

1. Résultats de l'étude cytologique 101
1.1 Résultats de l'étude caryologique 101
1.1.1. Dénombrement chromosomique : résultats concernant les échantillons des Vosges, d'Alsace et de Suisse 101
1.1.2. Résultats méthodologiques : réaction aux prétraitements 103
1.1.3. Particularités des chromosomes d' E. canadensis et E. nuttallii .. 104
1.1.3.1 Les chromosomes satellites 104
1.1.3.2 Le chromosome B 105
1.1.4.. Résultats de l'étude des populations indigènes 105
1.2. Résultats de l'étude cytométrique 106
1.3. Conclusion de l'étude cytologique 107

2. Résultats de l'approche phylogénique 108
2.1. Résultats méthodologiques de l'étude génétique par AFLP capillaire ... 108
2.1.1. Extraction d'ADN 108
2.1.2. Digestion de l'ADN 110
2.1.3. Amplification présélective 110
2.1.4. Amplification sélective 111
2.2. Résultats de l'étude génétique 112
2.2.1. Résultats de l'étude de la variabilité génétique entre des populations nord-américaines de E. canadensis et E. nuttallii et des populations européennes 113
2.2.1.1. Article en préparation pour soumission à BMC Evolutionary Biology. 113
2.2.1.2. Conclusion de l'étude de la variabilité génétique entre des populations nord-américaines de E. canadensis et E. nuttallii et des populations européennes 121
2.2.2. Résultats de l'étude de la variabilité génétique entre les populations d'E. nuttallii et de E. canadensis issues des sites où ces deux espèces cohabitent 122
2.2.3. Résultats de l'étude de la variabilité génétique entre les populations des trois secteurs étudiés en France (Lyon, Alsace, Vosges du Nord) 125
2.3 Conclusion de l'étude phylogénique 128

3. Résultats de l'approche morphométrique 130
3.1. Etude de la plasticité morphologique entre site d' indigénat et site d'introduction 131
3.1.1. Introduction 131
3.1.2. Publication : Survey of natural populations of the aquatic macrophyte Elodea nuttallii (Planch.) St John in their native and in their introduced ranges. 132
(soumise à Plant Ecology, 02/2008) 132
3.1.3 Conclusions et perspectives 140
3.2. Etude de la plasticité phénotypique en tant que réponse adaptative d' E. nuttallii le long d'un gradient de trophie 142
3.2.1 Introduction 142
3.2.2. Publication : Phénology and phenotipic variation of genetically uniform populations of Elodea nuttallii (Planch.) H. St John at sites of different trophic states, Archiv für Hydrobiologia 143
3.2.3. Conclusion : évolution temporelle saisonière de la phénologie des élodées 152

4. Impact de différents modes de gestion sur les populations et le fonctionnement de l'écosystème 153
4.1 Essai de gestion par arrachage manuel de E. nuttallii 153
4.1.1. Introduction 153
4.1.2. Publication : Response of Elodea nuttallii (Planch.) H. St. John to manual harvesting in the North-East of France (Hydrobiologia, 2005) 154

4.1.3. Conclusions : Réponses morphologiques des élodées à l'arrachage manuel 165
4.2. Résultats en termes de transfert pour la gestion 165
4.3. Conclusion générale, applications à la gestion 166

V. Synthèse et discussion 168

1. Historique de l'introduction des deux espèces d'élodées en Europe 170
1.1. Elodea canadensis 170
1.2. Elodea nuttallii 172
2. Pouvoir invasif des élodées 175
3. Risques invasifs 177

VI. Conclusions et Perspectives 180

1. Détermination taxonomique 181
2. Etude caryologique 181
3. Diversité génétique des populations d'élodées 182
4. Variabilité morphologique et phénoplasticité des élodées - Pouvoir compétitif 183
5. Impacts et interactions des espèces invasives sur les autres compartiments biologiques 184

VII. Bibliographie citée 186

Listes des Figures

Figure 1 : Etapes de l'invasion et de l'acclimatation de plantes aquatiques (Ashton & Mitchell, 1989) …….....p23

Figure 2 : Schéma des différentes étapes d'une invasion biologique (synthèse des articles de Di castri, 1989 ; Asthon & Mitchell, 1989 ; Heywood, 1989, Raamsdonk & Nijs, 1998)…….....p36

Figure 3 : Les différentes barrières franchies au cours de l'invasion…….....p54

Figure 4 : Herbier dense d'*Elodea nuttallii,* station R100……..….p70

Figure 5 : Vue d'ensemble d'*Elodea nuttallii* ……...p77

Figure 6 : Photo de fleur d' *Elodea nuttallii*……...p78

Figure 7a : *Elodea canadensis* vue de face…….....p79

Figure 7b : *Elodea canadensis* vue de dessus…….....p79

Figure 8a : *Elodea nuttallii* vue de face…….....p80

Figure 8b : *Elodea nuttallii* vue de dessus…….....p80

Figure 9a : *Elodea ernstiae* vue de face…….....p81

Figure 9b : *Elodea ernstiae* vue de dessus…….....p81

Figure 10 : représentation des traits morphologiques choisis……..….p96

Figure 11 : Exemple de planches utilisées pour dénombrer les chromosomes. Trois planches par espèce représentant des observations microscopiques de chromosomes d'élodées (X1200)……...p102

Figure 12 : Les satellites chez *Elodea nuttallii* Représentation d'observation microscopique (X1200)……...p104

Figure 13 : Visualisation du chromosome B. Photographie d'une cellule d'*E. canadensis*, pré-traitée au bromonaphtalène et colorée au Carmin acétique et acétate de Fer……..p105

Figure 14 : Sortie écran de la cytométrie de flux. Mesure de la quantité d'ADN sur 20000 noyaux……...p106

Figure 15 : ADN dégradé des échantillons Alsaciens dénaturés par la congélation. Photo d'électrophorèse sur gel d'agarose 0.8%, migration 80V, 10mn……...p109

Figure 16 : Comparaison de la qualité de l'ADN, avec et sans congélation du matériel. Photo d'électrophorèse sur gel d'agarose 0.8%, migration 80V, 20mn……...p109

Figure 17 : Exemple de vérification d'une extraction d'ADN sur du matériel frais. Photo d'électrophorèse sur gel d'agarose 0.8%, migration 80V, 20mn……...p109

Figure 18 : Exemple de la digestion de l'ADN. Photo d'électrophorèse sur gel d'agarose 0.8%, migration 80V, 20mn…….....p110

Figure 19 : photo de la migration par électrophorèse sur un gel d'agarose (1.5%) des produits issus de l'amplification préselective……...p110

Figure 20 : Dendrogramme des élodées nord-américaines et européeenes pour les sites où les deux espèces cohabitent, basé sur le coefficient de similarité de Jaccard, mode UPGMA.....p123

Figure 21 : Dendrogramme des élodées de 3 sites d'étude en France (Alsace, Lyon, Vosges), basé sur le coefficient de similarité de Jaccard, mode UPGMA.....p125

Figure 22 : Evolution de la biomasse après arrachage manuel.....p165

Figure 23 : Les différentes barrières franchies au cours de l'invasion d' E. canadensis et d' E. nuttallii. p169

Listes des Tableaux

Tableau I : Origine des plantes exotiques et date de leur introduction en France. p31

Tableau II : Liste des plantes introduites en France et vecteurs d'introduction. p39

Tableau III : Liste des échantillons collectés pour les différentes approches. p99

Tableau IV : Valeur numérique de la cytométrie de flux.....p106

Tableau V: Corrélations de rang de Spearman (*r*) entre les traits morphologiques et la chimie des eaux. p141

PARTIE I

CHAPITRE INTRODUCTIF

I. Introduction générale

Compte tenu de l'existence de traits spécifiques aux plantes aquatiques (reproduction végétative prédominante qui assurent une stratégie efficace) et de la dégradation généralisée de la qualité de l'eau et des habitats, les milieux aquatiques sont particulièrement sensibles aux invasions biologiques. Introduite vers 1950 en Europe, *Elodea nuttallii* Planch. St. John est une espèce aquatique actuellement en pleine progression dans toute la partie Est de la France (bassins du Rhin et du Rhône, Lorraine) (Wolff, 1980 ; Cook & Urmi-Konig, 1985). Elle tend à prendre la place de l'élodée du Canada (*Elodea canadensis Michaux*) (Thiébaut *et al.,*1997 ; Barrat-Segrétain, 2001), autre espèce allochtone, introduite un siècle auparavant. Ces deux espèces appartiennent à la famille des Hydrocharitacées, dont d'autres représentants sont également connus pour leur caractère invasif (*Egeria densa*, *Lagarosiphon major, Hydrilla verticillata*). Les connaissances actuelles sur *Elodea nuttallii* restent encore fragmentaires en France et des recherches sur l'écologie de l'espèce et sur les traits biologiques à l'origine de son caractère invasif sont nécessaires dans la perspective de la mise en place d'une politique de gestion de cette espèce dont l'invasion a des conséquences écologiques et économiques de plus en plus importantes (Cook & Urmi-konig, 1985 ; Dutartre & Tremea, 1990 ; Santamaria, 2002).

Le but de cette thèse, qui s'inscrit dans le programme de recherche « invasions biologiques » du ministère de l'écologie et du développement durable, est de contribuer à l'amélioration des connaissances sur ces deux espèces d'élodées. L'étude de leur variabilité génétique et phénotypique nous permettra d'appréhender l'historique et les stratégies de l'invasion, tandis que les études morphométriques nous permettrons d'évaluer les réponses adaptatives aux contraintes du milieu. Notre recherche se propose également d'expérimenter des moyens, sinon de lutte, de contrôle appropriés à ces espèces.

Dans cette introduction générale (I) nous définirons le rôle, les processus et les impacts des invasions biologiques.

Ensuite, nous verrons que, de manière générale, chaque invasion peut être décomposée en trois phases : une phase d'introduction, une phase d'établissement de populations viables et une phase de prolifération (ou d'expansion) dans le nouvel environnement. Les mécanismes démographiques, écologiques et génétiques qui interviennent au cours de ces différentes étapes sont bien connus, mais il est cependant difficile de prédire quelles sont les espèces capables d'envahir un écosystème donné : « invasiveness » et quels sont les milieux les plus sensibles, susceptibles d'être envahis :

« invasibility ».

Enfin, sur la base de nouvelles hypothèses scientifiques nous tenterons d'élucider quelques contradictions apparentes qui sous-tendent les invasions biologiques et nous essaierons de comprendre quels sont les processus favorisant les invasions biologiques.

Dans la suite de l'introduction (II), nous exposerons les enjeux de l'invasion des élodées, ainsi que les objectifs de notre travail de recherche et les approches utilisées.

La distribution des espèces à la surface du globe est en constante évolution sous l'effet des changements climatiques, tectoniques et eustatiques à la surface de la Terre, des dispersions et de l'évolution des espèces.

Or, les phénomènes d'invasion biologique, du type d'*Elodea* étudiée ici, participent de plus en plus aujourd'hui à l'évolution du « paysage planétaire ».

C'est pourquoi il nous semble utile de nous arrêter, dans une première partie, sur quelques définitions.

1. Définitions

Le terme « invasion » est utilisé pour la première fois dans un contexte écologique par Goeze, en 1882 (Rejmanek *et al*., 2002), pour désigner la prolifération d'organismes étrangers dans de nouveaux environnements.

Par la suite, l'étude scientifique des invasions biologiques prend réellement son essor à partir des années 1930 sous l'impulsion de Charles Sutherland Elton, l'un des fondateurs de l'écologie moderne (Southwood & Clarke, 1999 ; Simberloff, 2000 ; Davis *et al*., 2001). Le livre de ce dernier, « The Ecology of Invasions by Animals and Plants », publié en 1958, est le premier ouvrage scientifique d'importance traitant des invasions biologiques.

Depuis, l'étude des phénomènes d'invasion a pris de plus en plus d'ampleur dans la littérature scientifique internationale, notamment en Ecologie, et plus récemment en Ecologie Evolutive avec la création d'une revue internationale « Biological Invasions » en 1999, ainsi que les synthèses régionales et globales produites sous l'égide du SCOPE (Groves & Burdon, 1986 ; MacDonald *et al.*, 1986, Mooney & Drake, 1986 ; di Castri, 1990), et enfin le livre de Williamson (1996). Plus récemment, cette littérature a été enrichie notamment de six titres majeurs : Cox, 2004 ; Muller *et al.,* 2004 ; Cadotte *et al.*, 2005 ; Mooney *et a*l., 2005 ; Sax *et al.*, 2005 ; Pascal *et al.*, 2006.

C'est pourquoi il nous semble intéressant de resituer quelques définitions et de citer celles que nous avons retenues pour notre étude.

1.1. Notions d'espèces autochtone, allochtone et naturalisée

Selon les définitions retenues en France, en 2003, par l'INRA, le CNRS et le Museum, en zone tempérée ou nordique, une espèce est dite « autochtone » dans un pays ou une entité biogéographique, si elle s'y reproduit depuis le début de l'Holocène (dernière période de l'aire quaternaire) dans les eaux douces (milieux dulçaquicoles) ou saumâtres, ou bien dans les milieux terrestres, qu'elle y soit ou non encore présente, disparue ou de retour

après une disparition temporaire (ex. du castor récemment réapparu dans certaines régions, suite à sa réintroduction ou à une migration à partir d'un bassin versant voisin).

Inversement, une espèce est dite « allochtone » dans un pays ou une entité biogéographique, si elle ne s'y reproduisait pas au début de l'Holocène, mais qu'elle y constitue aujourd'hui, ou y a constitué durant plusieurs siècles avant de disparaître, une ou plusieurs populations pérennes se reproduisant sans l'aide directe de l'Homme.

Classiquement, on distingue les archéophytes et les néophytes ; les néophytes représentant les espèces introduites à partir du XVI^{ème} siècle, notamment par les grands explorateurs européens, les archéophytes représentant les espèces introduite antérieurement.

Enfin, une espèce introduite qui s'étend naturellement est une espèce naturalisée.

1.2. Les invasions biologiques : différentes définitions actuelles et définition retenue

Les définitions d'«invasions biologiques» sont nombreuses (Elton, 1958 ; di Castri, 1990 ; Williamson, 1996 ; Richardson *et al*., 2000b ; Simberloff, 2000 ; Davis & Thompson, 2001 ; Davis *et al*., 2001 ; Sakai *et al*., 2001 ; Rejmanek *et al*., 2002 ; Colautti & MacIsaac, 2004).

Certains considèrent que la soudaine prolifération d'espèces indigènes et celle d'espèces allochtones ne doivent pas être différenciées (Davis *et al*., 2001), tandis que d'autres pensent qu'il faut se concentrer sur les espèces ayant un impact négatif sur l'environnement (Davis & Thompson, 2001 ; Rejmanek *et al*., 2002 ; l'ISSG (Invasive Species Specialist Group) de l'UICN (Union International pour la Conservation de la Nature et des Ressources Naturelles)). Pour ces derniers, une espèce est dite « invasive » quand, s'étant établie dans un nouveau domaine géographique (écosystèmes ou habitats naturels ou semi-naturels), elle y devient un agent de perturbation qui nuit à la diversité biologique.

Par ailleurs, Williamson (1996) précise, dans le domaine de l'écologie, qu'une invasion biologique est, sur une période identifiable à l'échelle des temps géologique ou paléontologique, une invasion caractérisée par l'accroissement durable de l'aire de répartition d'un taxon (en une ou plusieurs populations, et que cette invasion soit ou non d'origine anthropique).

Pour notre part, nous avons choisi de nous référer à la définition retenue par l'INRA (2003) : « Une invasion biologique est l'apparition durable, dans une nouvelle partie de son aire de répartition, d'une ou de plusieurs populations pérennes d'une espèce animale, végétale ou fongique, (microbienne ou virale éventuellement), que cette apparition soit ou non d'origine anthropique, à condition que la population en question se reproduise sans apports extérieurs nécessaires ». Cette définition, reprise par Pascal *et al*. (2006) et Barbault

(2007), ne prend donc pas en compte des espèces domestiquées qui ne survivraient pas sans l'aide de l'Homme.

Les invasions biologiques peuvent avoir différentes origines ou vecteurs, c'est pourquoi nous proposons d'exposer quels sont les différents mécanismes d'invasion connus, notamment pour les plantes.

2. Les mécanismes d'invasion

Les processus d'invasion par les plantes ont beaucoup été étudiés (ex. Elton, 1958 ; Connell and Slatyer, 1977 ; Grime, 1979, 1985 ; Grubb, 1985 ; Groves and Burdon, 1986 ; Macdonald *et al*., 1986 ; Monney and Drake, 1986), et ont souvent été utilisés pour expliquer la diversité et la succession de la composition des herbiers. Johnstone (1986) et Breen *et al*. (1987) considèrent que la première cause des invasions peut être expliquée par le déplacement ou le franchissement des barrières qui excluaient jusqu'alors une espèce d'une aire biogéographique.

Dans ce contexte, la succession des plantes sur un site semble causée par une suite séquentielle de phénomènes interconnectés d'introduction, d'acclimatation, de naturalisation et éventuellement de déclin (Johnstone, 1986). A notre connaissance, le seul exemple connu dans la littérature de plante introduite qui, après une phase d'expansion, est en déclin est celui de *E. canadensis* Michaux (Williamson, 1996).

Cependant, en l'absence d'intervention humaine, les phénomènes d'extension brutale de l'aire de répartition d'une espèce dite invasive, sont extrêmement rares. Il est donc important de rappeler que l'Homme peut être, soit à l'origine, soit le vecteur d'invasions biologiques, qu'il conviendra de dissocier des invasions dites naturelles.

2.1. Les invasions d'origines spontanées ou naturelles

Les invasions biologiques dites spontanées ou naturelles concernent les espèces dont l'établissement est sans rapport avec des activités humaines.

Elles apparaissent lorsqu'une barrière entre deux aires tombe, par le développement d'un mécanisme de transport biotique ou abiotique qui permet à l'espèce de franchir la barrière en question (Ashton & Mitchell, 1989).

L'examen de fossiles végétaux indique que des phénomènes d'invasion par des plantes aquatiques ont eu lieu pendant des millénaires (Sculthorpe, 1967). Les fossiles du pléistocène d'*Azola filiculoides* indiquent, par exemple, que l'espèce a connu de fortes périodes d'expansion au cours de chaque ère inter-glacière, recréant alors toute la communauté qui disparaissait entièrement pendant la période glaciaire (Moore, 1969).

Ce processus d'extension naturelle de l'aire de répartition dépend de la capacité de l'espèce à surmonter les obstacles biotiques et abiotiques (Crawley, 1986 ; Gray *et al*., 1987). Ce processus peut être résumé en une succession de petites étapes (Figure 1).

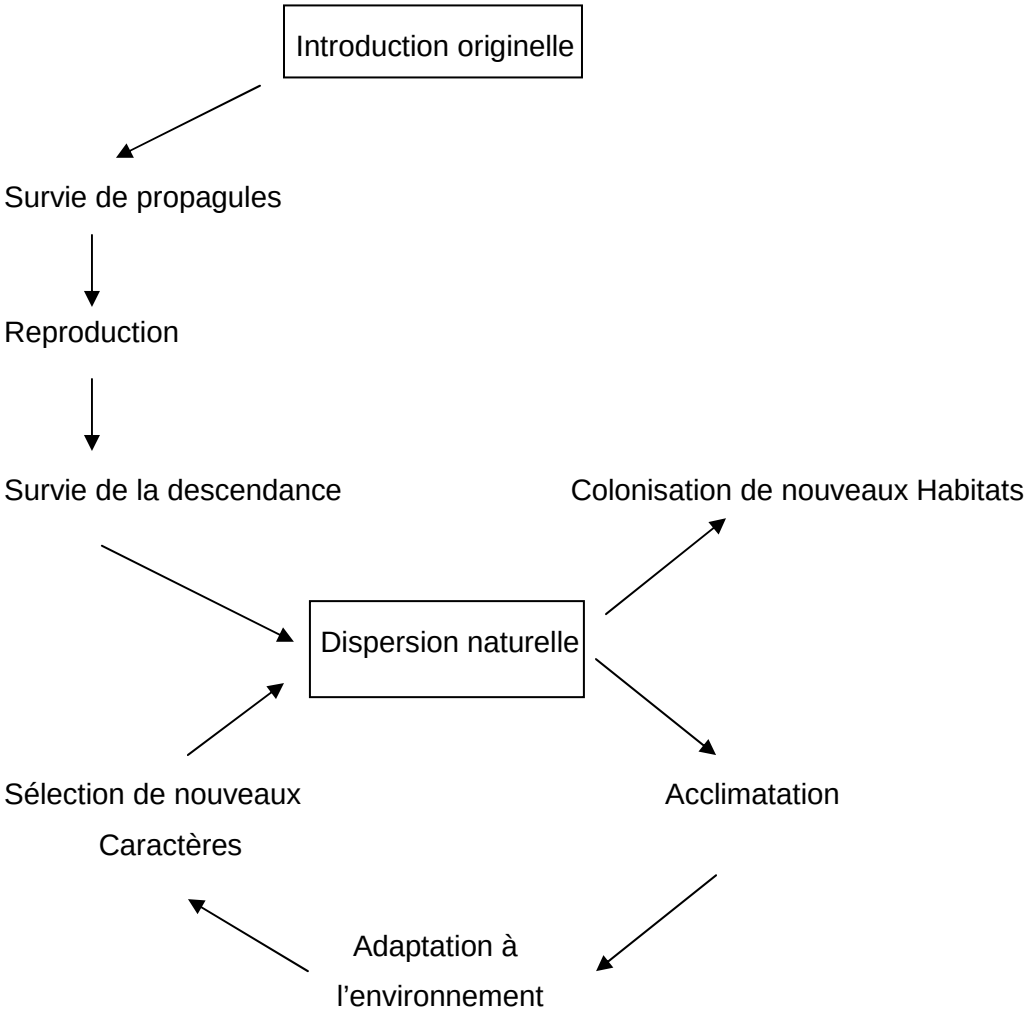


Figure 1 : Etapes de l'invasion et de l'acclimatation de plantes aquatiques (Ashton & Mitchell, 1989)

La distance géographique entre la zone d'origine de l'espèce et le site d'introduction représente probablement la barrière la plus infranchissable pour les plantes aquatiques.

Les événements de dispersions sont donc naturellement peu fréquents à longue distance, même s'ils ont joué un rôle clé dans l'histoire de la répartition des espèces.

En effet, les plantes aquatiques ne peuvent pas survivre :

- hors de l'eau pendant une longue période de transport,
- à une période prolongée d'immersion dans l'eau de mer (Haller *et al*., 1974).

Mais, ces distances entre zone d'origine et zone d'introduction ne sont plus un obstacle pour beaucoup d'espèces depuis que l'Homme favorise, plus ou moins directement

et volontairement, leurs déplacements au-delà des barrières géographiques.

De plus, l'anthropisation de la planète a de nombreuses conséquences (destruction de nombreux habitats, réchauffement climatique…) qui, en modifiant les constantes environnementales, agissent sur les aires de répartition des espèces et favorisent certaines invasions.

Aux perturbations naturelles (« natural disturbance ») s'ajoutent alors les perturbations anthropiques (« man-made disturbance »), qui agissent en synergie sur les aires de répartition (Fox & Fox, 1986). Ces perturbations anthropiques ont modifié les règles et le rythme du jeu de l'évolution naturelle. A titre d'exemple, pour le seul territoire Français : 49% des invasions recensées s'étendent sur une période allant de 1945 à 2002.

2.2. Le rôle de l'Homme dans les invasions biologiques

Avant l'intervention de l'Homme, les phénomènes d'invasion étaient des processus rares et lents qui participaient à l'évolution des espèces sur une échelle de temps géologique. Mais depuis qu'il a développé la chasse, l'agriculture et l'élevage, l'Homme est devenu un vecteur très important de déplacements des espèces hors de leur écosystème d'origine, que ce soit volontairement ou accidentellement (di Castri, 1989). Et cela s'est encore accentué depuis la fin du XIX^{ème} siècle et l'augmentation des moyens techniques dont ils disposent, lui permettant d'être présent et de se déplacer rapidement sur tous les continents.

Par ailleurs, certaines espèces deviennent spontanément proliférantes parce que l'Homme a fait disparaître leur prédateur par la chasse, ou bien a développé un nouveau milieu qu'il leur est facile de coloniser (cultures et forêts monospécifiques notamment).

Nous pouvons alors distinguer les invasions biologiques anthropiques des invasions biologiques subspontanées.

2.2.1. Les invasions biologiques d'origines anthropiques : Historique des introductions d'espèces liées aux activités humaines

Historiquement, les processus d'introduction d'espèces allochtones liés à l'Homme ont débuté dès la fin de la préhistoire, où déjà certaines espèces suivirent les migrations humaines : le rat (*Rattus rattus*) originaire d'Indochine, et la souris (*Mus musculus domesticus*) originaire du Moyen-Orient, s'établirent ainsi dans toute l'Eurasie (Auffray *et al.,* 1990).

De même, des découvertes faites dans d'anciens tombeaux ont établi que des plantes adventices s'installèrent en Egypte avec le développement de l'agriculture (Kosinova 1974, cité dans Guillerm *et al.,* 1989). Mais c'est au XVI^{ème} siècle, avec la découverte de

nouveaux territoires, que les déplacements d'espèces par l'homme s'intensifièrent. Certaines plantes furent importées en Europe à cette époque pour y être acclimatées et cultivées (pomme de terre, haricot, tomate…), parfois accompagnées de leurs adventices, parasites et prédateurs. Parallèlement, entre les XVI^{ème} et XIX^{ème} siècles, de nombreuses espèces européennes furent importées dans les nouvelles régions découvertes, en particulier dans le « Nouveau Monde ». La propagation de nombreuses espèces européennes de la côte Est vers la côte Ouest des Etats-Unis est liée à l'avancée des colons européens vers la côte Pacifique.

Durant les dernières décennies, le transport d'espèces allochtones dans de nouveaux environnements aurait fortement augmenté avec l'intensification du commerce international et des transports humains (Lodge, 1993 ; Williamson, 1996 ; Hodkinson & Thompson, 1997 ; Vitousek *et al.,* 1997 ; Mack & Lonsdale, 2001). Ainsi, de nombreuses espèces ont été introduites involontairement dans de nouveaux écosystèmes, notamment par le ballastage et déballastage des navires de commerce, et le transport par les coques de péniches et de navires. Ces vecteurs d'introduction ont d'abord été ignorés, puis sous-estimés, et peu de mesures sont prises pour endiguer ce problème encore actuel. Sans compter que les autres moyens de transports (trains, camions, voitures, avions…) sont maintenant fortement développés et accentuent également le déplacement des espèces en dehors de leur aire d'origine. Une étude de 2007 de l'Université d'Oxford (étude sur 800 lignes aériennes du 1er mai 2005 au 30 avril 2006, soit 3 millions de vols environ) a montré par exemple que dans des régions au climat comparable, plus on s'approche d'une zone desservie par des lignes aériennes, plus le risque d'invasion par des espèces étrangères animales augmente. Un «pic d'invasion» est même visible de juin à août, a priori du fait de la combinaison de deux facteurs que sont l'augmentation du nombre de vols et de passagers, et des conditions climatiques favorables.

2.2.2. Les introductions volontaires et involontaires

L'homme a volontairement introduit des espèces originaires d'autres aires biogéographiques pour de multiples raisons. Les espèces introduites volontairement dans des zoos, des jardins botaniques ou encore des exploitations, sont souvent des espèces à intérêt agronomique, ornemental (renouées du Japon par exemple), ou économique (vison d'Amérique et raton laveur pour leur fourrure).

Dans les écosystèmes aquatiques, de nombreuses espèces de poissons (perche soleil, poisson-chat, black bass..) ont été introduits volontairement pour l'aquaculture, l'amélioration des stocks, les activités de loisirs ou la lutte biologique.

De nombreuses espèces animales se sont également échappées des enclos (écrevisses de Louisiane, ragondins, ibis sacré….) et posent des problèmes liés à leur prolifération hors du milieu d'introduction. Dans le cas des macrophytes aquatiques, il semblerait que ceux-ci aient été introduits involontairement dans les hydrosystèmes, notamment par la circulation des bateaux et des vidanges d'aquarium.

2.2.3. Les invasions biologiques dites subspontanées

Les invasions biologiques dites subspontanées concernent des espèces arrivées spontanément dans une zone biogéographique d'où elles étaient absentes, et où leur survie et développement ont été permis par des modifications de milieux générées par l'Homme : élimination de prédateurs, déforestation, drainage, irrigation, nourriture disponible dans les champs cultivés, création de bocages, création d'axes de pénétration et de milieu de vie le long des routes, voies ferrées et canaux, ou mise en connexion de réseaux hydrographiques, voire de mers par des canaux, modification de la turbidité de l'eau, du pH de l'environnement, du climat, etc.

Ainsi, certaines espèces deviennent spontanément invasives parce que l'Homme a fait disparaître leur prédateur par la chasse, ou bien a développé un nouveau milieu facile à coloniser pour elles. Parfois, elles colonisent simplement l'aire de répartition et la niche écologique d'espèces que l'Homme a fait disparaître ou a affaibli.

Ceci fait apparaître la notion d'invasibilité d'un écosystème (« habitat invasibility »).
En effet, selon Lonsdale (1999), le succès introductif résulte de :

- la pression des propagules ;
- la sensibilité de l'habitat à l'invasion « Invasibility ».
- les caractéristiques intrinsèques des espèces : traits éco-biologiques « invasiveness »;

Ainsi, nous allons voir que deux processus entrent en jeu lors des invasions biologiques : l'invasibilité de l'écosystème receveur de cette nouvelle espèce (« habitat invasibility ») d'une part, et les caractéristiques des espèces invasives (« invasiveness ») d'autre part.

2.3. Caractéristiques des écosystèmes et communautés envahies

2.3.1. Invasibilité des écosystèmes : « habitat invasibility »

Pour qu'une espèce non-native colonise avec succès un milieu, celui-ci doit être « ouvert à l'invasion » et perturbé (Kornas, 1983), étant donné que la perturbation d'un écosystème diminue sa résistance à l'invasion.

Toutefois, si les populations introduites qui se naturalisent échappent souvent au contrôle humain, toutes ne sont pas invasives. En fait, une espèce introduite sur mille environ devient invasive, ce qui signifie qu'elle présente un impact écologique dans l'écosystème receveur. En effet, seules 10% environ des espèces introduites hors de leur milieu survivent, et parmi celles-ci seulement 10% généreront des "perturbations majeures" (Williamson & Fitter 1996).

Certains écosystèmes semblent plus sensibles à l'invasion que d'autres, notamment les écosystèmes insulaires. Les écosystèmes tempérés seraient, en outre, plus atteints par les invasions biologiques que les écosystèmes tropicaux (Hewitt, 2002). Elton (1958) suppose que les écosystèmes les plus riches en nombre d'espèces sont certainement les moins sensibles aux invasions biologiques. Cette hypothèse, « la résistance biotique des écosystèmes », est actuellement à l'origine de nombreux travaux. Le débat sur l'existence d'un lien entre la diversité d'une communauté et sa stabilité (Tilman & Downing, 1994) a récemment stimulé les recherches dans ce domaine (Prieur- Richard & Lavorel, 2000). Ainsi, l'idée est reprise par McCann (2000), pour qui plus la communauté est diverse, plus elle serait productive et stable ; la stabilité étant généralement définie comme la résistance à des perturbations, notamment à l'introduction d'espèces exotiques. Les communautés les plus diverses seraient ainsi les plus résistantes à l'invasion, et les moins diverses, les moins résistantes. Cette relation entre diversité spécifique et résistance à l'invasion s'expliquerait en partie par une meilleure utilisation des ressources (Stachowicz *et al.,* 2002 ; Levine *et al.,* 2004).

Ainsi, les différentes causes qui rendraient un écosystème sensible aux invasions seraient : le faible nombre d'espèce qui constituent la communauté (Elton, 1958), la faible capacité d'adaptation des espèces natives (Sculthorpe, 1967), l'absence de prédateurs (Mitchell, 1974 ; Harper, 1977), les espaces libres générés par des perturbations (Mitchell, 1974 ; Sousa, 1984), les changements chimiques du milieu (Hutchsinson, 1975), la compétitivité face à une diminution des ressources du milieu (Mitchell, 1974, Connell & Slatyer, 1977, Noble & Slatyer, 1980), une niche écologique vide (Elton, 1958 ; Harper , 1977 ; Cook, 1985 ; Johnstone, 1986).

Ces concepts représentent des mécanismes qui peuvent faciliter l'invasion dans certaines circonstances, mais ils ne peuvent en aucun cas être généralisés. De même, bien qu'une plante ne puisse envahir un milieu (croissance et reproduction) qu'en absence de résistance environnementale et de facteurs qui pourraient décroître la croissance de l'envahisseur, aucun de ces mécanismes ne peut être considéré comme LA cause unique de l'invasion (Johnstone, 1986).

Il semblerait donc qu'un environnement puisse être résistant ou vulnérable à une invasion. Un environnement résistant peut être alors considéré comme une barrière au processus d'invasion, qui peut être inactivée, déplacée ou surmontée par des mécanismes de transport biotique ou abiotique. Ainsi, une barrière peut être efficace pour arrêter l'arrivée d'une espèce A, tout en étant inadéquate contre une espèce B.

Les caractéristiques des écosystèmes, principalement les diversités spécifiques et fonctionnelles, permettent de comprendre en partie pourquoi certains d'entre eux sont plus touchés par les invasions biologiques que d'autres. L'étude de ces caractéristiques, comme de celles des espèces envahissantes, a donc permis de proposer quelques hypothèses (par exemple la résistance biotique des communautés). Cependant, les exceptions sont nombreuses. Tous les écosystèmes sont en effet susceptibles d'être envahis (Lodge, 1993 ; Williamson, 1996), mais pas par n'importe quelle espèce. De même, toute espèce est potentiellement envahissante, mais pas dans tous les écosystèmes.

Concernant les milieux aquatiques en particulier, trois facteurs en facilitent l'invasion (Sculthorpe, 1967 ; Mitchell, 1973, 1974 ; Ashton *et al*., 1986) : la perturbation d'un milieu ou l'altération de l'habitat, l'absence de prédateur, et l'absence de réelle espèce compétitrice dans le milieu.

Ainsi, les écosystèmes aquatiques perturbés par l'activité humaine apparaissent comme particulièrement vulnérables à l'invasion (Cook, 1985). La perturbation d'habitat, tel la création de plans d'eau à coté d'une rivière (Mitchell, 1973) ou la création de canaux d'irrigation et de transport, sont impliqués dans les plus spectaculaires exemples d'invasion par des plantes aquatiques (Asthon & Mitchell, 1989).

Mais, on retrouve également des plantes invasives dans des milieux qui ne semblent pas êtres perturbés par les activités humaines, mais où il semblerait y avoir des niches vacantes et une augmentation des ressources disponibles, notamment des nutriments (Davis *et al.,* 2000). De plus, la réduction de la pression des compétiteurs et des prédateurs naturels, tous deux absents de ce nouvel environnement favorisent alors l'espèce par rapport aux espèces natives. Enfin, il pourrait également y avoir la possibilité de production par l'espèce envahissante de substances allélopathiques contre lesquelles les plantes natives, les pathogènes et les herbivores ne seraient pas armées pour se défendre, et qui

favoriseraient ainsi la prolifération de l'espèce allochtone (Ostrofsky & Zettler, 1986).

Par ailleurs, la proximité écologique des aires d'origine et d'introduction contribue aussi à l'établissement (Blackburn & Duncan, 2001). Ainsi, une espèce s'installera plus facilement dans un environnement situé dans la même région biogéographique que celle d'origine (Cassey, 2003).

Cependant toutes les espèces introduites ne sont pas capables de coloniser un milieu perturbé. Les espèces capables de se maintenir et de se développer hors de l'aire d'origine possèdent des caractéristiques morphologiques, physiologiques particulières et mettent en place des stratégies de compétition efficaces.

2.3.2. Caractéristique des espèces invasives : « invasiveness »

Bien que cette notion soit largement développé au cours des parties suivantes (4 et 5 de l'introduction), il nous semble important de résumer que, selon Mitchell (1974), Barrat-Segretain, (1996) et Combroux (2002), les espèces végétales invasives possèdent des caractéristiques qui contribuent au succès de leur prolifération, telles:

- l'aptitude à avoir une multiplication végétative très rapide et importante, ce qui leur confère une indépendance partielle vis-à-vis de la reproduction sexuée et un avantage compétitif important puisqu'un seul propagule ou fragment est capable de régénérer une population entière,
- un mode de propagation efficace (diaspores végétatives) : turions, bourgeons axillaires, stolons ou rhizomes,
- des mécanismes de résistance aux perturbations et aux stress,
- une croissance et une activité photosynthétique efficace,
- un pouvoir recouvrant important,
- une forte phénoplasticité,
- une large amplitude écologique vis-à-vis des paramètres environnementaux.

Par ailleurs, les perturbations anthropiques, l'intensification des échanges et la multiplication des moyens de transport modernes, ont fortement bouleversé la répartition des espèces depuis quelques centaines d'années, en particulier par les phénomènes d'invasions biologiques (McKinney & Lockwood 1999, Sax & Gaines 2003). Or, les différents impacts de ces invasions biologiques sont loin d'être négligeables, notamment dans les domaines écologique et économique.

3. Ampleur et impacts des invasions biologiques

3.1. Ampleur des invasions biologiques

Il est difficile d'estimer l'ampleur réelle des invasions biologiques. Cependant, quelques études ont mis en évidence une augmentation, depuis le XIX^{ème} siècle, du nombre d'espèces allochtones établies dans de nouvelles régions.

Le nombre d'espèces exotiques installées dans les Grands Lacs Nord Américains par exemple, est en nette augmentation depuis 1810 (observation des espèces installées par décade). Selon Ricciardi (2001), cette hausse pourrait être expliquée par l'effet combiné d'une part de l'accroissement des échanges commerciaux, et d'autre part de la perturbation du milieu causée par l'établissement d'espèces exotiques. Ce sont ces deux facteurs corrélés qui pourraient favoriser l'établissement de nouvelles espèces.

Dans un autre domaine, Hendrickson (2002) relève une tendance actuelle à la stabilisation du nombre d'espèces introduites dans les forêts canadiennes qui sont peut être ainsi saturées.

Enfin, bien que nous ne disposions pas d'informations plus globales concernant l'ampleur de ces invasions pour l'ensemble de la planète, nous pouvons tout de même noter que des estimations récentes dénombrent environ 50 000 espèces allochtones pour les seuls Etats-Unis (Pimentel *et al.,* 2005).

Concernant plus particulièrement notre sujet d'étude, Dutartre *et al*. (1997), Aboucaya *et al.* (1999) et plus récemment Thiébaut (2007) ont proposé une liste non-exhaustive de végétaux aquatiques exotiques introduits dans les hydrosystèmes en en France métropolitaine,

Ce dernier auteur a recensé 58 espèces appartenant à 24 familles, et quelques hybrides, identifiées comme espèces exotiques et en a établi une liste non exhaustive en fonction de leur aire d'origine et de la date de leur première observation (Tableau I). La majorité de ces espèces ont été introduites à la fin du XIX^{ème} siècle et au début du XX^{ème} siècle en France. Elles sont majoritairement originaires d'Amérique (plus de 50% des espèces introduites) et secondairement d'Asie et d'Afrique (40% des introductions) (Thiébaut, 2007).

Tableau I : Origine des plantes exotiques et date de leur introduction en France. (? = inconnu).
Source: Thiébaut (2007)

	Aire d'Origine	1ere Observation
Algue		
Hydrodictyon reticulatum (L.) Lagerh.	Cosm.subtropic.	1989
Bryophytes		
Dumortiera hirsuta (Sw.) Nees	N.Am	avant 1997
Octodiceras fontanum (Bach. Pyl) Lindb.	S-Europe	?
Pteridophytes		
Azolla filiculoides Lam.	N.Am, S. Am, Australie	1880
Azolla mexicana C. Presl.	N. Am	1901
Salvinia natans (L.) All.	S.Europe, Inde, Japon.	Avant 1997
Plantes vasculaires		
Acorus calamus L.	Asie, N.Am, Inde	XIV ième
Althernanthera philoxeroides (Martius) Griseb	S. Am	1971
Aponogeton distachyos Thunb.	S. Af	1830
Callitriche peploides Nutt.	N.Am	avant 1997
Callitriche terrestris Rafin	N.Am	avant 1997
Cortadaria selloana (Schultes & Schultes fil.) Ascherton & Graebner	S. Am	avant 1997
Cotula coronopifolia L.A	S.Af	avant 1980
Cyperus difformis L.	Pantropicale	1850
Cyperus eragrostis Lam.	S.Am	XIX ième
Cyperus esculentus L.	Trop. Asie & Afrique	1952
Cyperus reflexus Vahl	Trop Am.	2003
Egeria densa Planchon	S.Am	1961
Eichhornia crassispes (Mart.) Solms	S.Am	Avant 1993
Eleocharis bonariensis Nees	S. Am	1750
Elodea canadensis Michaux	N.Am	1845
Elodea ernstiae H. St. John	S.Am	1959
*Elodea nuttallii (*Planchon) H. St. John	N.Am	1959
Fallopia japonica (Houtt.) Ronse Decraene	Asie	1825
Fallopia sachalinensis (F. Schmidt Petrop.*)* Ronse Decraene	Japon	1869
Fallopia x bohemica Chrtek & Chrtkova	Hybride	Avant 2003
Glyceria striata (Lam.)A.S.Hitchc	N. Am, Centrale Am.	1906
Heracleum mantegezzianum Sommier & Lev	Caucase	1993
Hibiscus roseus Thore	Europe ?	Avant 1995
Hydrilla verticillata (L.f.) Royle	Australie, Asie, Afrique	Avant 1997
Hydrocotyle ranunculoides L.fil	N & S. Am	1820
Impatiens balfouri Hooker fil.	Himalaya	1943
Impatiens glandulifera Royle	Himalaya	1842
Juncus tenuis Willd	N. Am	XIX ième
Lagarosiphon major (Ridley) Moss	S. Af	1960
Lemna aequinoctialis Welw.	S. Am	?
Lemna minuta H.B.K.	N. and S. Am	1965
Lemna perpusilla Torrey	Asie, N. Af. and S. Am	Avant 1997
Lemna turionifera Landolt	N. Am	1992
Lindernia dubia (L.) Pennel	N.Am	Avant 1997
Ludwigia grandiflora subsp. hexapetala (Hook. and Arn.) Nesom and Kartesz	S.Am	1820-1830
Ludwigia peploides subsp. montevidensis (Spreng.) Raven	S.Am	1820-1830
Myriophyllum aquaticum (Velloso) Verdcourt	S.Am	1880
Myriophyllum heterophyllum Michaux	N.Am	avant 1997
Najas graminea Delile	S. Europe - E. Asie. ?	avant 1997
Paspalum dilatatum Poiret	S. Am	1937
Paspalum distichum L.	Trop. Am	1965
Pistia stratiotes L.	S. Am	?
Pontederia cordata L.	N. Am	?
Sagittaria latifolia Willd.	N. Am	1936
Schoenoplectus prolifer Rottb.	S. Af, Australie?	1920
Scirpus mucronatus L.	Paleo Subtrop	1859
Scirpus pungens Valh.	S. Am	1849
Spartina alterniflora Loisel	N. Am	1906?
Spartina x townsendii H.& J. Groves	hybride	1906
Spirodela oligorhiza (Kurz) Hegelm.	Asie, Au	?
Stratiotes aloides L.	S. Europe, Asie	1834
Vallisneria spiralis L.	S.Europe, N. Af., Asie	1787

3.2. Impacts des invasions biologiques

Une étude statistique réalisée sur différents jeux de données (faune et flore de Grande-Bretagne, oiseaux introduits sur Hawaii, insectes utilisés pour le contrôle biologique…) indique qu'environ 10% des espèces envahissantes (« 10's rule ») auraient un impact négatif sur les écosystèmes envahis (Williamson & Fitter 1996). L'impact global, écologique comme économique, des invasions biologiques est donc potentiellement très important.

3.2.1. Les impacts écologiques directs et indirects

Les invasions biologiques sont considérées comme la deuxième cause d'érosion de la biodiversité après la destruction des habitats, et comme une composante importante des changements globaux provoqués par l'activité humaine (Vitousek *et al.,* 1997).

Les espèces invasives modifient les communautés biologiques indigènes par les interactions directes créées avec les espèces locales, notamment par prédation et la compétition pour les ressources (Davis *et al*., 2000) :

En Australie par exemple, le lapin (*Oryctolagus cuniculus*) est directement responsable de la diminution de densité des populations végétales qu'il broute (Fenner & Fantini, 1999). Mais l'exemple le plus flagrant concerne l'introduction de la perche du Nil, *Lates niloticus*, dans le lac Victoria où elle serait responsable de la disparition, par prédation, de plus de 50% des 600 espèces endémiques de Cichlidés (Kaufman, 1992 ; Schofield & Chapman, 1999 ; Balirwa *et al.,* 2003).

Enfin, l'introduction de mammifères prédateurs, principalement le rat et le chat, sur de nombreuses îles, est responsable de fortes pertes de biodiversité (Courchamp *et al.,* 2003).

Les espèces envahissantes ont aussi un impact direct sur les populations de leurs compétiteurs (Levine *et al.,* 2003) :

L'algue *Caulerpa taxifolia* introduite en mer Méditerranée a diminué la diversité de certaines communautés algales méditerranéennes, compétitrices pour la lumière et l'espace, notamment avec les herbiers de posidonies (*Posidonia oceanica*) qui constituent l'écosystème littoral de Méditerranée le plus répandu. Cette souche, particulièrement vigoureuse (gigantisme du thalle et densité élevée de frondes) malgré une reproduction exclusivement végétative (Lévi, 2004), est surtout résistante au froid, contrairement aux autres souches d'espèces indigènes compétitrices qui ne tolèrent pas les eaux tempérées

(Phillips & Price, 2002). Ainsi, un appauvrissement drastique de la communauté algale des zones envahies a été observé (Verlaque & Fritayre, 1994).

Par ailleurs, la production de toxines par cette espèce invasive, notamment de terpènes, contribuerait à expliquer ces changements importants dans les communautés d'algues et d'animaux, car ces toxines limiteraient la croissance de compétiteurs pour l'espace (algues et éponges), et dissuaderaient les prédateurs (Thibaut, 2001).

Les espèces envahissantes ont également des impacts indirects sur les communautés envahies, suite à des réactions en chaîne dans les réseaux trophiques :

Ainsi, le phénomène de compétition apparente (interaction négative réciproque entre deux espèces partageant un même prédateur, parasite ou mutualiste) est un exemple de relation indirecte complexe entre espèces (Holt, 1977).

Pour illustrer ce propos, nous pouvons donner l'exemple de la réduction des populations autochtones de fougère *Botrychium australe*, en Nouvelle Zélande, qui furent préférentiellement consommées par des populations indigènes de limaces prédatrices qui ont proliféré suite à l'introduction d'une nouvelle ressource : la graminée *Agrotis capillaris* (Sessions & Kelly, 2002).

Les invasions biologiques participent donc à ce que l'on suppose maintenant être l'une des crises de la biodiversité les plus graves qu'ait connue la Terre (Chapin III *et al.,* 2000). Car l'impact des espèces envahissantes sur les communautés autochtones n'est pas uniquement écologique. A titre d'exemple, l'introduction de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée a entraîné des modifications, parfois adaptatives, du comportement et de la morphologie de certains poissons (Arigoni *et al.* 2002). Les changements évolutifs peuvent donc être très rapides en réponse à l'introduction de nouvelles espèces (Mooney & Cleland, 2001 ; Reznick & Ghalambor, 2001 ; Stockwell *et al.,* 2003).

D'autre part, des hybridations entre espèces introduites et locales peuvent être à l'origine d'introgressions modifiant le devenir évolutif des espèces (Mooney & Cleland, 2001).

Mais nous ne disposons pas encore actuellement de recul suffisant pour appréhender l'impact global des invasions biologiques sur les processus évolutifs.

3.2.2. Les impacts économiques et sanitaires

La plupart des changements écologiques majeurs sont aussi accompagnés de changements sociaux et économiques. Dans le cas des invasions biologiques, les conséquences économiques et sociales semblent colossales, même si elles sont difficiles à estimer.

Ainsi, en 2001, les pertes de rendement en agriculture et foresterie, ainsi que les moyens de lutte mis en œuvre contre les organismes nuisibles, sont à l'origine de coûts annuels estimés, pour les Etats-Unis, l'Inde, le Brésil, l'Australie, l'Afrique du Sud et le Royaume-Uni, à plus de 28 milliards de dollars (Hoddle *et al.,* 2003). Et les coûts totaux engendrés directement par les espèces envahissantes ou par leur contrôle atteindraient 314 milliards de dollars par an pour ces six pays (Pimentel *et al.,* 2001). Une étude plus récente estime ces coûts à 120 milliards de dollars par an, uniquement pour les Etats-Unis (Pimentel *et al.* 2005).

Par ailleurs, certaines espèces causent à elles seules des dégâts économiques considérables ; comme la moule zébrée, *Dreissena polymorpha*, issue d'Europe et introduite dans la région des Grands Lacs (Amérique du Nord), où elle causerait en moyenne des dégâts de l'ordre d'un milliard de dollars par an (Pimentel *et al.,* 2000).

Sur un plan médical, les espèces envahissantes ont aussi parfois des conséquences importantes en terme de santé publique. L'introduction massive de microorganismes pathogènes dans les ballasts des bateaux à travers le monde est ainsi fort inquiétante (McCarthy & Khambaty, 1994 ; Hallegraeff, 1998 ; Ruiz *et al.,* 2000), car les populations humaines peuvent aussi développer des allergies au contact d'envahisseurs comme les chenilles processionnaires ou certaines plantes (H*eracleum mantegazzianum*).

De même, d'importantes pertes de rendement agricole peuvent mettre en danger les populations humaines ; comme en Irlande, où le mildiou de la pomme de terre, introduit en 1845, est en partie responsable de la famine qui débuta en 1846 et entraîna la mort d'un million de personnes et des migrations de masse vers les Etats-Unis (O'Grada, 1992).

3.2.3. Des actions pour limiter les invasions ?

Selon l'INRA/CNRS (2003), il n'y a eu aucune évaluation des impacts écologiques ou socio-économiques concernant 75% des espèces introduites et invasives, ni aucune mesure de gestion particulière. Mais on peut penser que les impacts sur la biodiversité autochtone sont importants, et que le phénomène des invasions biologiques représente actuellement un enjeu majeur ; car même si le nombre d'espèces envahissantes n'est pas connu

exactement, il semble très élevé (cf. I.3.1.)

La lutte biologique est alors parfois considérée comme une solution à envisager face à ces espèces invasives. Et des efforts de plus en plus importants, comme la surveillance et la prévention, sont déployés à l'échelle mondiale, et particulièrement de la part de pays à fort taux d'endémisme tels que l'Australie, Madagascar ou Hawaii.

Aujourd'hui quelques réglementations internationales existent pour limiter ces introductions, mais les mesures réglementaires adoptées sont toujours insuffisantes pour contrebalancer l'augmentation des transports d'espèces au-delà des barrières géographiques qui limitent leur aire naturelle de répartition.

La première convention internationale de ce type s'est tenue à Berne en 1881 sur la régulation du commerce de la vigne, pour limiter l'expansion du *Phylloxera*. En 1951 fut signée la Convention internationale pour la protection des végétaux, actuellement ratifiée par 115 pays. Elle fournit des normes phytosanitaires internationales sur les moyens de prévenir la dissémination et l'introduction des organismes nuisibles aux végétaux. Enfin, l'article 8h de la Convention internationale sur la diversité biologique, approuvée au sommet de Rio de Janeiro en 1992, prévoit que « *chaque partie contractante doit, autant que possible, empêcher l'introduction, contrôler et éradiquer les populations d'espèces allochtones qui menacent les écosystèmes, les habitats et d'autres espèces* ».

Au niveau français, la législation interdit depuis quelques mois la vente des Jussies en France.

Ainsi, compte tenu des impacts potentiellement importants en termes économiques, mais surtout écologiques, il semble qu'il faille non seulement développer des moyens de lutte efficaces qui ne présentent aucun danger pour l'environnement et la santé publique, mais aussi profiter de l'opportunité unique que représentent les invasions biologiques pour étudier les processus écologiques et évolutifs à une courte échelle de temps.

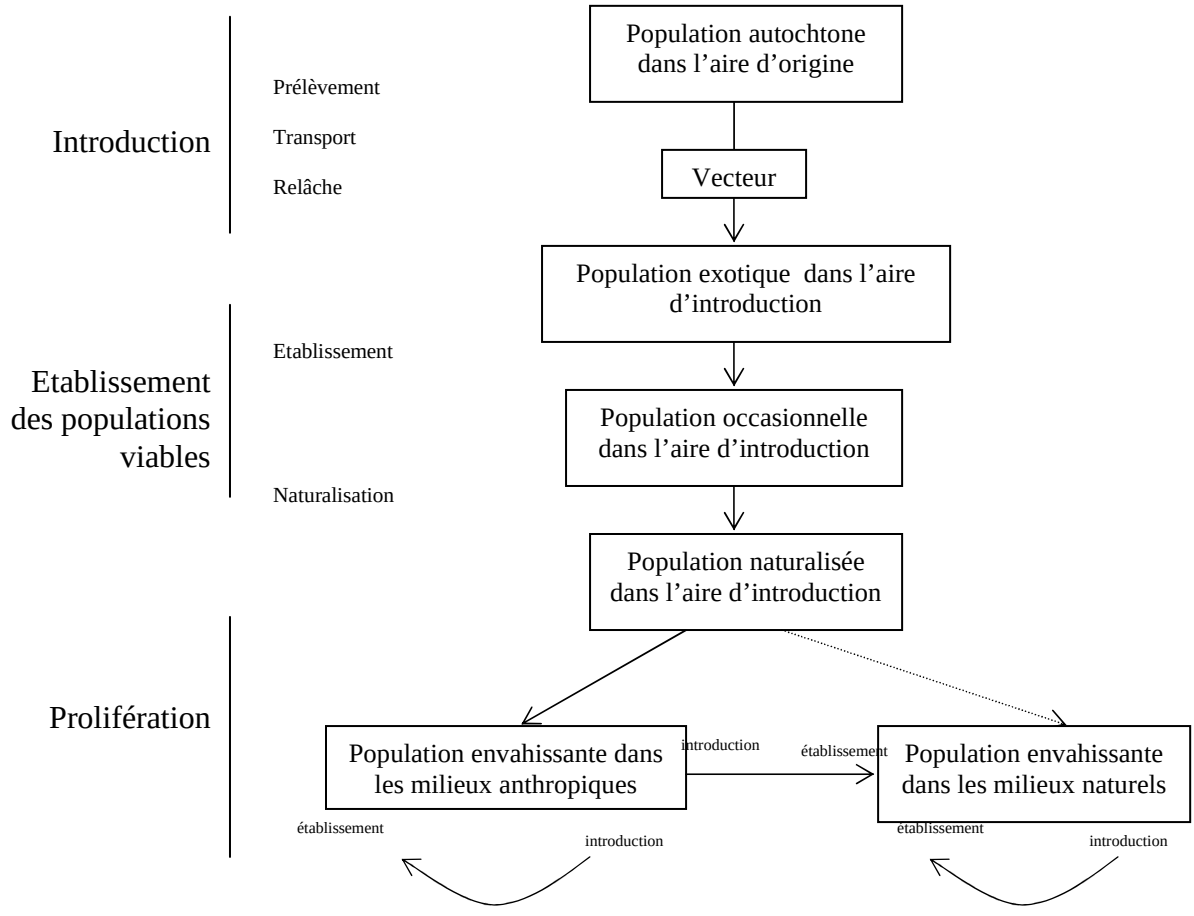
Car dans un contexte où les déplacements humains sont toujours plus nombreux, l'impact des activités humaines toujours plus fort, le risque d'une augmentation des phénomènes d'espèces invasives, avec ses conséquences sur la biodiversité, est bien réel.

4. Processus écologiques et évolutifs des invasions biologiques

Grâce à l'étude comparée de l'histoire des invasions, nous pouvons distinguer trois étapes dans la dynamique de toute invasion biologique : l'introduction d'espèces allochtones dans une nouvelle aire biogéographique, l'établissement de populations viables dans ce nouveau milieu, et enfin leur prolifération (Richardson *et al.,* 2000b ; Colautti & MacIsaac, 2004) ; chacune de ces phases pouvant elle-même être divisée en différentes étapes (Fig. 2).

Cependant, il semblerait que la plupart des espèces introduites dans un nouvel environnement disparaissent sans avoir proliféré (Lodge, 1993), car le processus d'invasion peut être interrompu à chacune de ces phases. La compréhension des phénomènes d'invasion passe donc par l'étude des mécanismes et caractéristiques (démographiques, écologiques et évolutifs) qui limitent ou favorisent l'introduction, l'établissement et la prolifération des espèces allochtones dans un nouveau milieu.

Figure 2 : Schéma des différentes étapes d'une invasion biologique (synthèse des articles de di castri, 1989 ; Asthon & Mitchell, 1989 ; Heywood, 1989, Raamsdonk & Nijs, 1998)



Par ailleurs, il ne faut pas oublier de considérer que certaines espèces nécessitent un temps important avant de constituer des populations assez significatives pour développer tous leurs impacts écologiques (Wilson, 1993). Citons à titre d'exemple les Renouées (*Fallopia japonica* et *F. sachalinensis*) et la Balsamine (*Impatiens glandulifera*) en République Tchèque (Pysek & Prach, 1993).

4.1. Première étape : l'introduction dans un nouvel environnement

Cette première étape du processus d'invasion correspond au franchissement de la barrière géographique qui limitait auparavant la dispersion. En effet, les dispersions à longue distance sont naturellement très limitées au-delà des barrières géographiques.

Et l'introduction d'espèces est fortement dépendante des activités humaines, notamment l'agriculture et la pêche, c'est pourquoi les espèces qui y sont associées sont préférentiellement transportées : végétaux d'ornementation, animaux de compagnie, espèces forestières et piscicoles productives, espèces utilisées pour le contrôle biologique, parasites et adventices de végétaux commercialisés…

4.1.1. Les caractéristiques écologiques favorisant le prélèvement

En ce qui concerne la phase d'introduction, la probabilité de franchir la barrière géographique semble liée à la "disponibilité" d'individus pour le prélèvement et le transport.

En effet, il semblerait que les espèces rares et menacées ou celles dont l'aire de répartition est restreinte ont peu de chance d'être prélevées accidentellement pour être transportées puis introduites dans de nouveaux environnements.

Inversement, les espèces dont l'aire originelle de répartition est étendue, ou bien se situant dans des régions géographiques où le trafic commercial est intense, ou qui sont largement répandues dans certaines régions du globe, ou encore qui sont commercialisées, sont plus fréquemment transportées dans de nouveaux milieux (Cassey *et al.,* 2004b).

Ainsi, la superficie de l'aire d'origine semble corrélée avec la probabilité d'invasion (Goodwin *et al.,* 1998) ; corrélation qui peut s'expliquer par une plus grande chance de prélèvement de ces espèces. Cependant, la probabilité d'invasion pourrait aussi être le résultat d'une plus grande plasticité ou d'une plus grande capacité d'adaptation locale de ces populations, favorisant la prolifération et non l'introduction.

4.1.2. Les vecteurs de propagation des espèces au-delà des barrières géographiques

Peu d'espèces aquatiques ont pu se propager à travers des aires géographiques non-connectées à leur réseau hydrographique (Ashton & Mitchell, 1989), car le transport étant généralement long et se faisant souvent dans des conditions défavorables, seules les espèces résistantes au transport seront introduites dans de nouveaux environnements. Ainsi, l'introduction de certaines espèces peut être favorisée par les formes de résistance qu'elles développent à certaines périodes de leur cycle de vie, et qui les rendent adaptées à la dispersion (phase de dormance, graines des plantes…).

De plus, la taille des populations transportées étant généralement très limitée, le transport est une étape très sensible du processus d'invasion, car le peu d'individus prélevés doit y survivre (Lockwood, 1999). C'est pourquoi, dans la majorité des cas d'introduction des plantes aquatiques sur de nouveaux continents, l'Homme est le vecteur direct d'introduction, pour diverses raisons utilitaires ou esthétiques (Cook, 1985), comme par exemple *Egeria densa* en Amérique du Nord, *Elodea canadensis* en Europe, en Australie et en Nouvelle Zelande, *Hydrilla verticillata* en Amérique du Nord (Ashton & Mitchell, 1989).

En France, la vente comme plante ornementale, ou mellifère, de végétaux exotiques explique l'expansion des renouées et des balsamines (Thiébaut, 2007). A titre d'exemple, une liste des plantes aquatiques introduites en France et de leur vecteur d'introduction (Tableau II) a été proposée par Thiébaut (2007).

Tableau II: Liste des plantes introduites en France et vecteurs d'introduction: (a) aquarium, (b) bateaux, (c) introduction volontaire (plantes ornementales, médicinales), (d) semences, graines contaminées, (e) industrie lainière, (f) expansion naturelle, (?) raison inconnue. Source : Thiébaut (2007).

	Famille	Vecteurs
Algues		
Hydrodictyon reticulatum (L.) Lagerh.	Hydrodictyaceae	?
Bryophytes		
Dumortiera hirsuta (Sw.) Nees	Marchantiaceae	f
Octodiceras fontanum (Bach. Pyl) Lindb.	Fissidentaceae	f
Pteridophytes		
Azolla filiculoides Lam	Azollaceae	a
Azolla mexicana C.Presl	Azollaceae	a
Salvinia natans (L.) All.	Salviniaceae	a?
Plantes supérieures(monocotylédones & dicotylédones)		
Acorus calamus L.	Araceae	c
Althernanthera philoxeroides (Martius) Griseb	Amaranthacea	a
Aponogeton distachyos Thunb.	Aponogetonaceae	c
Callitriche peploides Nutt.	Callitrichaceae	?
Callitriche terrestris Rafin	Callitrichaceae	?
Cortadaria selloana (Schultes & Schultes fil.) Ascherton & Graebner	Poaceae	c
Cotula coronopifolia L.	Asteraceae	c?
Cyperus difformis L.	Cyperacea	?
Cyperus eragrostis Lam.	Cyperacea	c
Cyperus esculentus L.	Cyperacea	e
Cyperus reflexus Vahl	Cyperacea	e
Egeria densa Planchon	Hydrocharitaceae	a
Eichhornia crassispes (Mart.) Solms	Pontederiaceae	c
Eleocharis bonariensis Nees	Cyperaceae	?
Elodea canadensis Michaux	Hydrocharitaceae	a/b
Elodea ernstiae H. St. John	Hydrocharitaceae	a
*Elodea nuttallii (*Planchon) H. St. John	Hydrocharitaceae	a
Fallopia japonica (Houtt.) Ronse Decraene	Polygonaceae	c
Fallopia sachalinensis (F. Schmidt Petrop.*)* Ronse Decraene	Polygonaceae	c
Fallopia x bohemica Chrtek & Chrtkova	Polygonaceae	f
Glyceria striata (Lam.)A.S.Hitchc	Poaceae	d
Heracleum mantegezzianum Sommier & Lev	Apiaceae	c
Hibiscus roseus Thore	Malvaceae	c
Hydrilla verticillata (L.f.) Royle	Hydrocharitaceae	a/c
Hydrocotyle ranunculoides L.fil	Apiacae	a/c
Impatiens balfouri Hooker fil.	Balsaminaceae	c
Impatiens glandulifera Royle	Balsaminaceae	c
Juncus tenuis Willd.	Juncaceae	?
Lagarosiphon major (Ridley) Moss	Hydrocharitaceae	a
Lemna aequinoctialis Welw.	Lemnacaeae	f?
Lemna minuta H.B.K.	Lemnacaeae	f?
Lemna perpusilla Torrey	Lemnacaeae	f?
Lemna turionifera Landolt	Lemnacaeae	f?
Lindernia dubia (L.) Pennel	Scrophulariaceae	f
Ludwigia grandiflora subsp. hexapetala (Hook. and Arn.) Nesom and Kartesz	Onagraceae	c
Ludwigia peploides subsp. montevidensis (Spreng.) Raven	Onagraceae	c
Myriophyllum aquaticum (Velloso) Verdcourt	Haloragaceae	a
Myriophyllum heterophyllum Michaux	Haloragaceae	a/c
Najas graminea Delile	Najadaceae	f?
Paspalum dilatatum Poiret	Poaceae	e
Paspalum distichum L	Poaceae	f?
Pistia stratiotes L.	Araceae	a/c
Pontederia cordata L.	Pontederiaceae	c
Sagittaria latifolia Willd.	Alismataceae	a/c
Schoenoplectus prolifer Rottb.	Cyperaceae	?
Scirpus mucronatus L.	Cyperaceae	?
Scirpus pungens Valh.	Cyperaceae	?
Spartina alterniflora Loisel	Poaceae	b/c
Spartina x townsendii H.& J. Groves	Poaceae	f
Spirodela oligorhiza (Kurz) Hegelm.	Lemnacaeae	f/a
Stratiotes aloides L.	Hydrocharitaceae	c
Vallisneria spiralis L.	Hydrocharitaceae	a

4.1.3. La notion d'effet de fondation

Les populations introduites dans de nouveaux environnements sont généralement de petite taille au départ, compte tenu du petit nombre d'individus prélevés et du faible taux de survie pendant le transport. La diversité génétique subit alors un fort goulot d'étranglement (Nei *et al.,* 1975), appelé « effet de fondation » : l'échantillonnage des individus engendre des différences marquées de composition génétique entre populations introduites et populations de l'aire d'origine.

De telles pertes de diversité ont été mises en évidence à partir de plusieurs marqueurs génétiques chez différentes espèces introduites dont le polymorphisme est supposé neutre (Glover & Barrett, 1987 ; Barrett & Husband, 1990 ; Husband & Barrett, 1991 ; Villablanca *et al.,* 1998 ; Amsellem *et al.,* 2000 ; Tsutsui *et al.,* 2000 ; Baumel *et al.,* 2001 ; Novak & Mack, 2001 ; Tsutsui *et al.,* 2001). Ainsi, les introductions de *Rubus alceifolius* à Madagascar puis à Mayotte, la Réunion, Maurice et en Australie furent chacune accompagnées d'une forte diminution de la diversité génétique, confirmant l'existence de forts effets de fondation dans les environnements d'introduction (Amsellem *et al.,* 2000).

Toutefois, l'introduction d'un grand nombre d'individus, en un seul relâchement ou en plusieurs, peut limiter les effets de fondation (Barrett & Husband, 1990).

Ainsi, l'effet de fondation, limitant fortement la variabilité génétique initiale dans le nouvel environnement, joue également un rôle important dans la phase d'établissement pendant laquelle les espèces introduites font face à de nouvelles pressions de sélection.

4.2. Deuxième étape : l'établissement de populations viables dans le milieu d'introduction

L'établissement correspond au franchissement d'une barrière, non plus géographique, mais écologique, qu'est l'environnement local dans lequel les individus introduits doivent survivre (Richardson *et al.,* 2000b). Cette seconde phase peut elle-même être divisée en deux étapes : l'établissement (*stricto sensus*) et la naturalisation.

4.2.1. L'établissement stricto sensus

Plusieurs mécanismes démographiques qui fragilisent les populations de petite taille interviennent au cours de cette deuxième phase du processus d'invasion biologique.

4.2.1.1. La survie aux conditions physiques et biotiques de l'environnement local

Une grande proportion des espèces introduites échoue à établir des populations viables car elles ne sont pas du tout adaptées aux conditions physiques ou biotiques du nouvel environnement.

Ainsi, une espèce tropicale aura théoriquement des difficultés à s'établir dans un environnement tempéré et inversement. Cependant, certaines espèces envahissent parfois des biomes différents de celui de leur environnement originel, comme *Caulerpa taxifolia* par exemple (Phillips & Price, 2002).

Mais, même si les conditions physiques de l'environnement d'introduction sont semblables à celles de l'environnement d'origine, les espèces introduites sont confrontées à des environnements biotiques très différents du leur, tant au niveau des compétiteurs et des prédateurs, que des parasites ou même des mutualistes.

Ainsi, la présence de certains compétiteurs (Thébaud *et al.,* 1996 ; Erneberg, 1999 ; Hamilton *et al.,* 1999 ; Levine, 2001 ; Mazia *et al.,* 2001 ; Lambrinos, 2002 ; Seabloom *et al.,* 2003), parasites (Torchin & Mitchell 2004) ou prédateurs (Erneberg, 1999 ; Case & Crawley, 2000 ; Lambrinos, 2002 ; Prieur-Richard *et al.,* 2002) limite l'établissement et la prolifération des espèces introduites.

De même que la présence de mutualistes semble être un facteur déterminant dans l'établissement des populations allochtones (Richardson *et al.,* 2000a ; Chittka & Schurkens, 2001 ; Olesen *et al.,* 2002). Ainsi, l'invasion dans l'hémisphère sud de nombreuses espèces du genre *Pinus,* dont l'établissement fut limité par l'absence de mycorhizes convenables, ne devint possible qu'une fois les mycorhizes introduites (Richardson *et al.,* 1994).

En outre, compétiteurs, prédateurs, parasites et mutualistes ont des effets combinés. Ainsi, les capacités compétitives de deux espèces de *Centaurea* introduites en Amérique du Nord augmentent, ou diminuent, selon l'espèce indigène compétitrice considérée, avec la présence d'une communauté fongique du sol (Callaway *et al.,* 2003 ; Callaway *et al.,* 2004a).

4.2.1.2. La démographie des petites populations

Selon Grevstad (1999), il existe trois facteurs limitant les probabilités d'établissement des populations introduites pour le contrôle biologique : la stochasticité démographique, la variabilité environnementale et l'effet Allee.

La stochasticité démographique correspond aux fluctuations aléatoires de la taille de la population résultant de variations individuelles et aléatoires de la survie et de la fécondité (Lande *et al.,* 2003). Elle affecte particulièrement les populations réduites à un faible effectif (Gabriel & Bürger, 1992).

La variabilité environnementale limite aussi l'installation des petites populations, car les fluctuations aléatoires de l'environnement induisent des variations stochastiques des taux de croissance des populations (Lande *et al.,* 2003).

Enfin, l'effet Allee est un phénomène démographique qui se caractérise par une réduction du taux de croissance des populations à faible densité, menant dans des cas extrêmes, mais fréquents, à une décroissance de ces populations (Allee *et al.,* 1949). Cet effet peut être causé, entre autres, par la difficulté à trouver un partenaire ou des pollinisateurs quand la densité est faible (Dérédec & Courchamp, 2003). Son importance a été mise en évidence, théoriquement (Keitt *et al.,* 2001 ; Drake, 2004 ; Taylor *et al.,* 2004 ; Petrovskii *et al.,* 2002) et expérimentalement (Cappuccino, 2004 ; Davis *et al.,* 2004a), dans le cas d'invasions biologiques au stade de l'expansion. Cependant, nous pouvons supposer que l'impact de l'effet Allee sur l'établissement des populations est très important, et aurait pu contribuer grandement à l'échec de nombreuses tentatives de contrôle biologique (Grevstad, 1999). Ainsi, le temps de latence observé lors de l'introduction du roselin familier (*Carpodacus mexicanus*) en Amérique du Nord serait la conséquence d'un effet Allee, causé par la difficulté à trouver un partenaire à faible densité (Veit & Lewis, 1996).

Pendant la phase d'établissement, les populations introduites, de petite taille et/ou de faible densité, sont donc particulièrement sensibles à ces phénomènes démographiques ou écologiques. Sous ces contraintes, les populations introduites s'éteignent souvent avant d'avoir eu l'opportunité de s'accroître suffisamment pour ne plus être affectées par ces phénomènes.

4.2.1.3. La génétique des petites populations

Des processus génétiques fragilisent aussi les populations pendant la phase d'établissement. L'accumulation de mutations délétères qui entraîne une baisse de valeur sélective est particulièrement accrue dans les populations de petite taille. L'effet de fondation et la dérive génétique qui s'en suit augmentent en effet la probabilité de fixation des mutations délétères (Lynch *et al.,* 1995). En outre, la reproduction entre individus apparentés (y compris l'autofécondation) est accrue à faible densité, révélant ainsi l'effet des mutations délétères récessives (dépression de consanguinité). Si la population ne s'éteint pas sous l'effet du fardeau de ces mutations délétères (Newman & Pilson, 1997 ; Nieminen *et al.,* 2001), une phase de purge permet de les éliminer. Cette purge pourrait expliquer dans certains cas la période de latence des invasions (Sakai *et al.,* 2001).

La dérive génétique accentue la perte de variabilité génétique causée par l'effet de

fondation. Ainsi la plupart des pertes de diversité observées entre les populations sources et introduites sont en fait le résultat de deux effets d'échantillonnage combinés : dans la population source lors de l'introduction (effet de fondation) et lors de la succession des générations dans l'environnement d'introduction (dérive génétique). Sans une connaissance précise de l'historique de l'invasion, il est impossible de différencier ces deux phénomènes.

4.2.2. Stratégies d'adaptation au nouveau milieu : la naturalisation

Pour établir des populations viables, la survie des individus introduits n'est pas suffisante, il faut aussi qu'ils soient capables de se reproduire naturellement. La barrière de la reproduction est franchie pendant l'étape de naturalisation. Une population naturalisée est constituée d'individus capables de se reproduire normalement et d'assurer le maintien durable de la population (Richardson *et al.,* 2000b).

4.2.2.1. L'adaptation au nouvel environnement et la phase de latence

Une fois introduites, les populations qui ont survécu à la première étape de l'établissement et qui sont capables de se reproduire, au moins occasionnellement, vont alors progressivement s'adapter à leur nouvel environnement. Car ce nouvel environnement d'introduction impose une forte pression de sélection qui va engendrer l'évolution de nouveaux caractères, plus adaptés à cet environnement. Ces adaptations aux conditions locales, pendant la phase d'établissement, peuvent être observées en comparant plusieurs populations issues d'une même source, et introduites indépendamment dans différents habitats (Stockwell & Weeks, 1999 ; Hendry *et al.,* 2000 ; Quinn *et al.,* 2000 ; Weinig, 2000 ; Kinnison *et al.,* 2001 ; Moczek *et al.,* 2002). Ainsi, en réponse à la compétition pour la lumière, *Abutilon theophrasti* (Malvaceae), une plante adventice asiatique introduite aux Etats-Unis, a développé des traits d'histoire de vie très différents dans les champs de soja et de maïs (Weinig, 2000).

La phase de latence observée pendant la période d'établissement, qui s'explique entre autres par les processus démographiques et génétiques précédemment décrits, pourrait aussi correspondre au temps nécessaire à l'acquisition de nouveaux caractères mieux adaptés au nouvel environnement (Ellstrand & Schierenbeck, 2000 ; Mack *et al.,* 2000).

En fait, si l'adaptation des populations introduites n'est pas remise en cause, son rôle dans l'invasion, plus particulièrement dans la naturalisation, est contesté, car c'est un processus considérée comme trop lent, et les espèces introduites qui occupent une niche préalablement vide n'auraient peut être pas besoin d'adaptation pour devenir envahissantes, même si elles s'adaptent bien sûr à leur nouvel environnement au cours des générations.

4.2.2.2. Les cas d'hybridation

L'évolution de caractères adaptés à l'environnement d'introduction peut aussi se faire par hybridation avec des espèces locales, et par l'introgression de gènes à forte valeur sélective (Abbott *et al.,* 2003). Plusieurs populations envahissantes de plantes sont issues de l'hybridation d'une espèce indigène et d'une espèce introduite (Vilà & D'Antonio, 1998 ; Vilà *et al.,* 1998 ; Ayres *et al.,* 1999 ; Weber & D'Antonio, 1999 ; Bleeker, 2003) ou encore de deux espèces allochtones (O'Hanlon *et al.,* 1999 ; Milne & Abbott, 2000). Certains de ces hybrides sont maintenant considérés comme de nouvelles espèces : *Spartina anglica* est issue de l'hybridation entre une espèce indigène en Angleterre (*S. maritima*) et une espèce allochtone nord-américaine (*S. alterniflora*). Cet hybride originaire d'Angleterre est d'ailleurs maintenant envahissant en Bretagne où il fut introduit au début du XX^{ème} siècle (Baumel *et al.,* 2001). Ces phénomènes d'hybridation s'observent aussi chez les algues (Durand *et al.,* 2002) et les plantes rivulaires comme les renouées (Bailey, 2003).

Ainsi, la pression de sélection exercée par l'environnement d'introduction peut expliquer que la naturalisation de ces populations s'accompagne d'une adaptation parfois rapide, facilitée par l'hybridation avec les espèces locales.

4.2.2.3. Les cas particuliers de flux de gènes

Il a été démontré théoriquement que les flux de gènes, depuis le foyer d'introduction vers les limites de l'aire de répartition de l'espèce introduite, limitent l'adaptation locale en important des gènes issus d'un environnement local différent (le foyer) et donc « mal adaptés » (Kirkpatrick & Barton, 1997 ; García-Ramos & Rodríguez, 2002 ; Lenormand, 2002). Ces flux de gènes, en limitant l'adaptation locale des populations, diminuerait également la vitesse d'adaptation au nouveau milieu (García-Ramos & Rodríguez ; 2002).

Ainsi, nous pouvons supposer que les événements rares de dispersion à longue distance, qui permettent la fondation de populations isolées, favorisent l'adaptation locale, contrairement à des événements de dispersion à courte distance plus fréquents. Ces événements pourraient donc jouer un rôle important dans l'expansion géographique des populations envahissantes.

Par contre, les flux de gènes peuvent aussi augmenter la vitesse d'adaptation à de nouveau milieu. En ayant lieu entre l'espèce introduite et des espèces déjà présentes sur les sites d'introductions, que ce soit d'autres espèces invasives déjà adaptées à ce milieu, ou bien des espèces autochtones ou naturalisées. Dans tous ces cas, les flux de gènes peuvent apporter à la nouvelle venue des caractères nouveaux lui permettant de s'adapter rapidement à ce nouveau milieu.

4.2.3. Les caractéristiques écologiques et génétiques des espèces invasives favorisant leur établissement dans le nouveau milieu

La première caractéristique qui affecte la probabilité d'établissement des espèces introduites est la pression des propagules, c'est-à-dire le nombre d'individus relâchés lors d'une introduction et le nombre d'introductions indépendantes d'individus de cette même espèce (Veltman *et al.,* 1996 ; Lonsdale, 1999 ;Cassey *et al.,* 2004b). En effet, plus la population introduite est grande, moins elle est sujette aux mécanismes démographiques (stochasticités démographique, environnementale et effet Allee) et génétiques (dépression de consanguinité et dérive) qui tendent à la fragiliser.

Par ailleurs, plusieurs facteurs (ou caractères) communs, qui jouent sur les mécanismes de dispersion et de reproduction, peuvent être identifiés par la comparaison de différentes espèces de plantes aquatiques qui ont démontré une remarquable capacité d'invasion lorsqu'elles étaient introduites dans un nouvel environnement (Arthington & Mitchell, 1986) :

- ces plantes ont une reproduction végétative prédominante,
- le vecteur d'introduction et de déplacement de ces plantes est l'activité humaine,
- ces plantes sont capables d'une multiplication et d'une croissance très rapides.

Ainsi, le succès de l'invasion par des plantes aquatiques dépend très fortement de la capacité de reproduction de l'espèce. Car si le milieu aquatique impose des contraintes particulières conditionnant l'architecture, le développement, l'anatomie et les grandes fonctions des plantes, les hydrophytes submergées y sont particulièrement adaptées, car l'intégralité de leur cycle se déroule en milieu aquatique. En effet, chez la plupart de ces espèces, la floraison est encore aérienne pour permettre une pollinisation par les insectes, mais les stratégies de regénération chez les phanérogames aquatiques font surtout appel à des diaspores végétatives tels que les turions, les bourgeons axilaires, les stolons ou les rhizomes (Barrat-Segretain, 1996 ; Combroux, 2002), qui sont beaucoup plus efficaces. Par exemple, si plus de 1000 graines et turions sont produits par mètre carré au sein de

peuplements de *potamogeton crispus*, seul 0,001% des graines germent par rapport à 60% des turions (Rogers & Breen, 1980). La reproduction sexuée est alors beaucoup plus minoritaire que la reproduction végétative.

Pour plus de détails, les plantes R- opportunistes ou r- stratégiques (Grime, 1977 ; 1979 ; 1985), et avec de grandes capacités de reproduction végétative, sont bien représentées chez les plantes aquatiques envahissantes, que ce soit chez les plantes aquatiques flottantes (*Eichhornia crassipes* et *Salvinia molesta*) ou les plantes aquatiques submergées (*E. canadensis* et *Hydrilla verticillata*). Ces plantes, capables d'une reproduction végétative rapide et importante, possèdent ainsi un important avantage puisqu'un seul propagule ou fragment est capable de régénérer une colonie entière.

D'autre part, ces plantes sont capables de créer de grande populations dans tous types de milieu, avec l'incroyable capacité à supporter d'importants stress environnementaux (Arthington & Mitchell, 1986 ; Asthon *et al*., 1986).

Toutes ces caractéristiques semblent constituer une stratégie biologique prédisposant ces espèces à envahir de nouveaux habitats avec succès.

4.3. Troisième étape : la prolifération des populations allochtones

La dernière phase du processus d'invasion biologique est caractérisée non seulement par une explosion démographique des populations naturalisées, mais aussi par une expansion géographique, souvent très rapide. Les habitats envahis peuvent se limiter aux milieux anthropiques (milieux agricoles, par exemple). Cependant, on observe souvent, après une première phase de colonisation de milieux anthropiques, une deuxième phase d'invasion des milieux naturels (Williamson, 1996 ; Richardson *et al.,* 2000b). Pour qu'il y ait prolifération, il faut que l'espèce naturalisée soit capable de se disperser, mais aussi d'établir des populations viables dans de nouveaux milieux, parfois différents du milieu d'introduction. Les espèces compétitives, capables de se disperser à longue distance et plastiques seront avantagées dans cette phase de prolifération post-naturalisation.

4.3.1. Rôle de la compétitivité

La compétitivité d'une plante est définie par deux aspects : elle dépend de sa capacité à prélever les ressources et à les rendre non disponibles pour les autres espèces mais également à croître, survivre et se reproduire malgré la présence d'autres compétiteurs (Goldberg, 1990 ; Uriatre *et al*., 2002).

Une synthèse des attributs des espèces compétitives a été réalisée d'après les

modèles de stratégie des plantes de Grime (Grime, 1974, 1977, 1979 ; Grime *et al*., 1988) et de leur adaptation en milieu aquatique (Kautsky, 1988 ; Murphy *et al*., 1990 ; Albernethy, 1994). Selon ces auteurs, les espèces compétitives sont celles qui ont évolué sous la seule contrainte de compétiteurs, et donc qui :

- sont capables d'une croissance apicale rapide et possèdent une activité photosynthétique efficace,
- observent un rapide turn-over des organes photosynthétiques afin de maximiser l'efficacité de la photosynthèse,
- possèdent une forte capacité à prélever les ressources et à les incorporer rapidement dans la structure végétative tout en stockant une petite partie afin d'assurer leur croissance l'année suivante,
- allouent peu d'énergie à la reproduction sexuée et développent des stratégies de régénération utilisant peu de types de reproduction végétatives différents,
- ont une forte plasticité morphologique.

4.3.2. Capacités de propagation

Les capacités de propagation des espèces influencent fortement les vitesses d'expansion démographique et géographique. Ainsi, une espèce capable de se disperser à longue distance colonisera plus rapidement de nouveaux milieux (Shigesada & Kawasaki, 2002). En effet, il semblerait que la plupart des expansions géographiques ne se produisent pas selon un modèle simple de diffusion spatiale, mais plus vraisemblablement selon un modèle combinant de l'expansion par diffusion simple et des événements plus rares de dispersion à longue distance (Shigesada & Kawasaki, 1997 ; 2002 ; Hastings *et al.,* 2005).

Les événements de dispersion à longue distance sont à l'origine de la fondation de petites populations dans de nouveaux milieux de l'aire d'introduction. Les mécanismes précédemment décrits, intervenants lors de l'introduction (effet de fondation) et de l'établissement des espèces, interviennent donc aussi pendant la phase de prolifération. L'effet Allee, par exemple, réduit la vitesse d'expansion des populations introduites (Garrett & Bowden, 2002), comme c'est le cas pour *Spartina alterniflora* (Poaceae) dans la baie de Willapa (Davis *et al.,* 2004a ; Davis *et al.,* 2004b ; Taylor *et al.,* 2004).

Par ailleurs, si la prolifération d'une espèce exotique se fait par une succession d'évènements de dispersion à longue distance, les populations subissent plusieurs goulots d'étranglement consécutifs qui peuvent très fortement réduire la diversité génétique, bien plus qu'après un unique événement de fondation lors de la phase d'introduction (Estoup *et al.,* 2001 ; Clegg *et al.,* 2002 ; Estoup & Clegg, 2003 ; Walker *et al.,* 2003 ; Estoup *et al.,*

2004). Inversement, l'expansion rapide des populations introduites limite fortement les pertes de diversité génétique par dérive génétique (Zeisset & Beebee, 2003 ; Zenger *et al.,* 2003).

4.3.3. Rôle de la plasticité

Les environnements d'introduction étant souvent très hétérogènes, l'espèce envahissante doit être suffisamment plastique (Baker, 1974 ; Parker *et al.,* 2003) pour s'adapter rapidement à différentes conditions locales. Or, cette adaptation aurait un rôle majeur dans la phase de prolifération de l'espèce (Lambrinos, 2004 ; Hastings *et al.,* 2005). Selon Sexton *et al.* (2002), la combinaison de la plasticité phénotypique et de l'adaptation locale augmenterait les capacités d'invasion : la plasticité phénotypique permettrait à l'espèce de s'établir dans de nouveaux milieux, et la sélection favoriserait l'adaptation locale et augmenterait les capacités d'invasion locale. Certains gradients génétiques se créent ainsi au cours de l'expansion géographique, suivant des gradients environnementaux. Par exemple, l'adaptation locale de plantes à la latitude ou à l'altitude peut également être à l'origine de gradients génétiques dans l'aire d'introduction (Weber & Schmid, 1998 ; Maron *et al.,* 2004b ; Küpfer and Yuan, 1996)

Compte tenu de l'importance de la plasticité dans nos travaux, il nous semble important de détailler les différents niveaux de plasticité, et les processus environnementaux inducteurs de plasticité phénotypique afin de mettre en évidence en quoi la plasticité, alliée à la reproduction végétative, a un rôle primordial dans les phénomènes d'invasion.

4.3.3.1. Les différents niveaux de plasticité

Les ajustements de la plante à un facteur limitant (lumière, nutriment) ou à des perturbations peuvent passer par un répertoire assez vaste de réponses plastiques au niveau cellulaire, physiologique, morphologique ou encore phénologique (Dudley & Schmitt, 1996 ; Humphrey & Pyke, 1998).

La phénoplasticité peut alors se mesurer à différents niveaux :

- « Functional plasticity » est celle qui est le plus fréquemment étudiée (Sultan, 2001). Elle consiste à étudier les variations des traits permettant à l'individu de maintenir ses grandes fonctions (par exemple : absorption de lumière, prélèvement de nutriments, ou absorption de gaz permettant la photosynthèse et la respiration). *Hydrilla verticillata* traduit des changements d'allocation de ressources au sein des différents organes de la plante en créant une forte canopée proche de la surface des eaux, favorisant ainsi les organes

photosynthétiques au détriment de ses organes racinaires (Titus & Adams, 1979 ; Barko & Smart, 1981 ; Madsen *et al*., 1991 ; Maberly, 1993).

- « Developmental plasticity » agit sur la mise en place des éléments cellulaires pendant le développement ontogénique (relations entre les organes de la plante pour atteindre la maturité) comme la vascularisation des feuilles (Dubé & Morisset, 1996).
- « Life history plasticity » concerne les stratégies démographiques de la plante. L'expression du sexe, le système de reproduction, ou l'allocation des ressources à la reproduction, sont autant de facteurs qui peuvent varier en fonction des conditions environnementales. Par exemple, les proportions de fleurs staminées ou hermaphrodites, chez l'espèce monoïque *Solanum*, dépendent des ressources disponibles (Diggel, 1994)
- « Cross generationnal plasticity », peu connu, commence seulement à être étudié chez les plantes terrestres. Les plantes répondent à leur environnement, non-seulement en ajustant leur propre phénotype, mais aussi en modifiant celui de leur descendance. Cette modification se fait par l'intermédiaire de changements dans la quantité et la qualité d'approvisionnement des graines, et dans la structure et la biochimie des téguments des graines et des péricarpes (Mazer & Gorchov, 1996 ; Sultan, 1996 ; Thiede, 1998). Par exemple, les plantules issues des parents ayant été privés de nutriments auront proportionnellement une biomasse racinaire plus importante que les plantules issues de parents dont la croissance s'est effectuée dans un milieu riche en nutriments (Wulf & Bazzaz, 1992). Les adaptations transmises à la future plantule peuvent lui permettre de maintenir certains aspects fonctionnels critiques, malgré la réduction de sa biomasse initiale, occasionnée le plus souvent par le stress des parents (Sultan, 2001).

4.3.3.2. Les processus environnementaux inducteurs de plasticité phénotypique

Trois grands processus définis comme le stress, la compétition et la perturbation affectent la composition et la dynamique des communautés végétales terrestres (Grime, 1977, 1979 ; Grime *et al*., 1988 ; Westoby, 1998) ; Le stress et la perturbation étant également deux axes sur lesquels ont été élaborées des théories de stratégies des macrophytes aquatiques dérivées du modèle de Grime (Kautsky, 1987 ; Murphy *et al*. 1990).

- Le stress représente les contraintes extérieures (ressources) qui limitent la production de tout ou partie de la végétation sans provoquer la destruction de biomasse (Grime, 1979). Son action peut se prolonger dans le temps. Ces ressources peuvent être très variées et correspondre à des paramètres affectant la photosynthèse des hydrophytes (lumière, nutriment, CO2), leur respiration (O2) ou encore les deux processus (T °C) (Grime *et al*., 1988). Ces paramètres peuvent être dépendants d'autres variables

environnementales. Par exemple, la latitude détermine la quantité de lumière disponible ou encore la température. En effet, les plantes exposées à de plus hautes latitudes sont généralement soumises à de plus faibles irradiances et à de plus longues photopériodes (Kirk, 1994) ainsi qu'à des températures plus fraîches. Des études de leur plasticité montrent que les écotypes des plus hautes latitudes sont plus petits avec de plus faibles taux de croissance et des cycles de développement plus courts. De même, la profondeur d'eau affecte la croissance des hydrophytes submergées en diminuant la quantité de lumière disponible (Hootsmans, 1994) et en modifiant les caractéristiques du sédiment (richesse en nutriments, potentiel redox, teneur en matière organique) (Spence, 1967 ; Grace, 1988). Les réponses phénotypiques induites par ces stress sont liées aux niveaux de ressources, à la période et à la durée du stress (Wayne & Bazzaz, 1993 ; Novoplansky *et al*., 1994 ; Sultan *et al*., 1998).

➢ La compétiton est définie comme la tendance naturelle des plantes voisines à prélever les mêmes ressources et à se développer dans le même espace (Grime, 1979). L'un des paramètres permettant le mieux de caractériser la pression de compétition est la densité, dont les variations peuvent influer fortement sur la plasticité chez de nombreuses espèces terrestres (Schmitt *et al*., 1986 ; Weiner & Thomas, 1992 ; Thomas & Bazzaz, 1993) et aquatiques (Albernethy *et al*., 1996 ; Van *et al*., 1999 ; Barrat-Segretain & Elger, 2004). Jusqu'à maintenant, les travaux traitant de l'impact de la compétition sur les hydrophytes se basent sur l'étude des variations d'allocation de biomasse en fonction de la compétition.

➢ Les perturbations (disturbances) sont définies comme les mécanismes qui limitent la biomasse en causant sa destruction, totale ou partielle (Grime, 1979). Pickett & White (1985) précisent qu'une perturbation est un événement relativement court dans le temps qui désorganise la structure de l'écosystème, de la communauté ou de la population, et modifie les ressources, la disponibilité du substrat ou de l'environnement physique. Ainsi, les ressources du système pourront être utilisées soit par des organismes ayant survécu à la perturbation, soit par de nouveau organismes arrivant dans la communauté (Van der Maarel, 1993). La perturbation se caractérise par son apparition discontinue dans le temps (Blandin & Lamotte, 1985) et son caractère imprévisible (Resch *et al*., 1988). Nous distinguons cependant deux types de perturbations, sources de plasticité adaptative des plantes :

- les perturbations discontinues répondant à la définition stricte donnée ci dessus tels que les crues (vitesse du courrant, turbidité de l'eau) l'assèchement, la gestion par fauche ou arrachage,
- les perturbations continues, et donc prévisibles, comme la présence de pathogènes ou de prédateurs herbivores qui ont un impact sur la croissance (Sculthorpe, 1967) et la biomasse

par consommation ou fragmentation (Soszka, 1975 ; Cronin *et al*., 1998) ; ou encore l'exposition aux vagues, dues à la navigation sur les étendues d'eau stagnante, qui fragmentent, arrachent les végétaux (Vermaat & De Bruyne, 1993), et ont un impact sur la photosynthèse en augmentant la turbidité de l'eau (Spence, 1982).

Ainsi, la plasticité phénotypique est induite par un signal environnemental. Cependant, la transduction de ce signal pour aboutir à des adaptations tant physiologiques que morphologiques est un processus faisant intervenir de multiples intermédiaires et des interactions complexes entre les différents éléments de la plante. Le plus souvent, la plante est soumise à une combinaison de différentes variations de paramètres environnementaux qui peuvent impliquer des réponses adaptatives parfois contradictoires (Barko & Smart, 1981). La phénoplasticité intègre alors l'ensemble de ces réponses afin de déterminer le phénotype spécifique de cette combinaison (Donohue *et al*., 2000). Souvent, cette intégration n'est pas additive car la plupart des paramètres environnementaux interagissent ensemble : par exemple, les variations de température et de lumière seront corrélées (Barko, 1982), ainsi que la quantité de nutriments présents dans la colonne d'eau et la turbidité (Westlake, 1973).

Par ailleurs, la plasticité phénotypique est la propriété d'un génotype[1] à produire différents phénotypes en réponse à différentes conditions environnementales (Bradshaw, 1965 ; Schlichting, 1986 ; Sultan, 1987 ; Pigliucci, 2001). La plasticité phénotypique correspond donc à l'ensemble des phénotypes pouvant s'exprimer à partir d'un même génotype sous la dépendance des variations de l'environnement. Sultan (2001) précise que la phénoplasticité comprend des changements dans le développement, la physiologie, les stratégies démographiques, ainsi que des modifications de la morphologie des individus. La phénoplasticité peut donc s'exprimer à l'échelle de l'individu (Winn & Evans, 1991 ; Winn, 1996), de la population d'une même espèce (Clausen *et al*., 1940) ou encore à l'échelle de plusieurs espèces. La capacité phénoplastique est déterminée génétiquement (van Via, 1994) grâce à de multiples gènes contrôlant l'expression d'un caractère donné (Schlichting & Pigliucci, 1993), codant pour un récépteur particulier (Pigliucci, 1996) ou ayant un but de régulation (Schlichting & Pigliucci, 1995).

Certains auteurs précisent que si la plasticité physiologique est favorisée dans les milieux pauvres en ressources, la plasticité morphologique est nécessaire dans les milieux hétérogènes (Grime *et al*., 1986), car celle-ci joue en effet un rôle important dans

[1] Le génotype correspond à l'ensemble des gênes d'un individu tandis que le phénotype correspond à l 'expression de ceux-ci dans un environnement donné et décrit tous les aspects de la morphologie, de la physiologie, de l'écologie et du comportement d'un individu (Suzuki *et al*., 1989).

l'acquisition des ressources (Bradshaw *et al*., 1964 ; Crick & Grime, 1987). En particulier, les variations de croissance et de localisation des organes prélevant les ressources (feuilles, racines) favorisent l'adaptation de la plante à la disponibilité en ressource (Bazzaz & Harper, 1977 ; Crick & Grime, 1987). Certaines plantes rhizomateuses ou stolonifères adaptent par exemple la longueur des entre-nœuds ou le degré de ramification pour exploiter les microhabitats favorables à leur développement, et éviter ceux qui leur sont moins favorables (Harper, 1981 ; Bell, 1984 ; Hutchings & Slade, 1988 ; Schmid, 1990 ; Hutchings & De Kroon, 1994).

4.3.4. Les caractéristiques écologiques et génétiques des espèces aquatiques envahissantes favorisant leur prolifération

Les plantes aquatiques flottantes sont responsables de la plupart des invasions biologiques aquatiques. Les meilleurs exemples sont *Eichhornia crassipes, Salvinia molesta et Azolla filiculoides* (Sculthorpe, 1967 ; Mitchell, 1974) ou *Pistia stratiotes*, qui sont les plus préoccupantes au niveau mondial. Ce groupe de plantes possède des caractéristiques qui, indubitablement contribuent au succès de leur prolifération, dont voici les principales :

- l'aptitude à avoir une multiplication végétative très rapide et importante, c'est à dire une capacité de se régénérer à partir d'un petit fragment végétatif, ce qui leur confère une indépendance partielle vis-à-vis de la reproduction sexuée ;
- une morphologie qui résulte du développement de la plus grande surface photosynthétique possible, et qui de fait occupe rapidement la totalité de la zone photosynthétique ;
- et finalement l'indépendance totale au substrat et au niveau d'eau (Mitchell, 1974).

Les plantes submergées et émergées sont, quant à elles, enracinées au sédiment, et donc leur survie dépend d'avantage de la stabilité du régime hydrique (Sculthorpe, 1967). Ces plantes présentent probablement des difficultés de croissance dans les zones où il y a de forte variation du niveau de la colonne d'eau, et la modification artificielle du niveau d'eau est d'ailleurs utilisée pour tenter de gérer le développement de ces populations (Sculthorpe, 1967).

Par ailleurs, la croissance et le maintient des espèces submergées sont dépendants de l'existence du substrat correct et d'une quantité suffisante de lumière qui pénètre la colonne d'eau, car l'augmentation de la turbidité de l'eau affecte négativement la croissance de ces espèces (Asthon & Mitchell, 1989).

Ainsi, ces espèces sont cantonnées à des milieux présentant des conditions environnementales bien précises, mais de par leur grande capacité d'adaptation, elles

peuvent occuper rapidement tout cet habitat et en coloniser rapidement d'autres. Dans ce dessein, les plantes submergées possèdent des caractéristiques particulières telles que : la présence de système lacunaire intracellulaire qui empêche le développement trop important d'organe photosynthétique, la capacité de diminuer la rigidité morphologique, la capacité de rester en phase dormante l'hiver où pendant des conditions environnementales défavorables (Sastroutomo, 1981), la capacité de régénération de tout un organisme a partir d'un simple fragment végétatif, l'absence quasi-complète de reproduction sexuée, et la capacité de produire un nombre important de propagules, tels que les turions, importants pour la colonisation de nouveaux sites (Nichols & Shaw, 1986).

Les espèces émergées, quant à elles, sont pourvues d'une grande longévité, d'une résistance de leur rhizome qui peut agir tel un organe de réserve utile pendant les périodes défavorables, d'une production de thalle morphologiquement rigide dont le port des feuilles repousse les espèces compétitrices (Lovett-Doust, 1981 ; Hutchings & Bradbury, 1986), ainsi que d'un grand pouvoir de régénération après la coupe (Westlake, 1963), qui favorisent leur prolifération.

Enfin, en ce qui concerne quatre membres de la famille des hydrocharitaceae : *Egeria densa, Elodea canadensis, Hydrilla verticillata* et *Lagarosiphon Major ;* les feuilles, souvent implantées de la même façon sur la tige, et la faible longeur des entre-nœud, leur confère une morphologie très similaire, qui conduit souvent à les confondre. Toutes ces plantes sont des espèces submergées et occupent le même type d'habitat, mais elles sont originaires d'aires géographiques différentes (Sculthorpe, 1967).

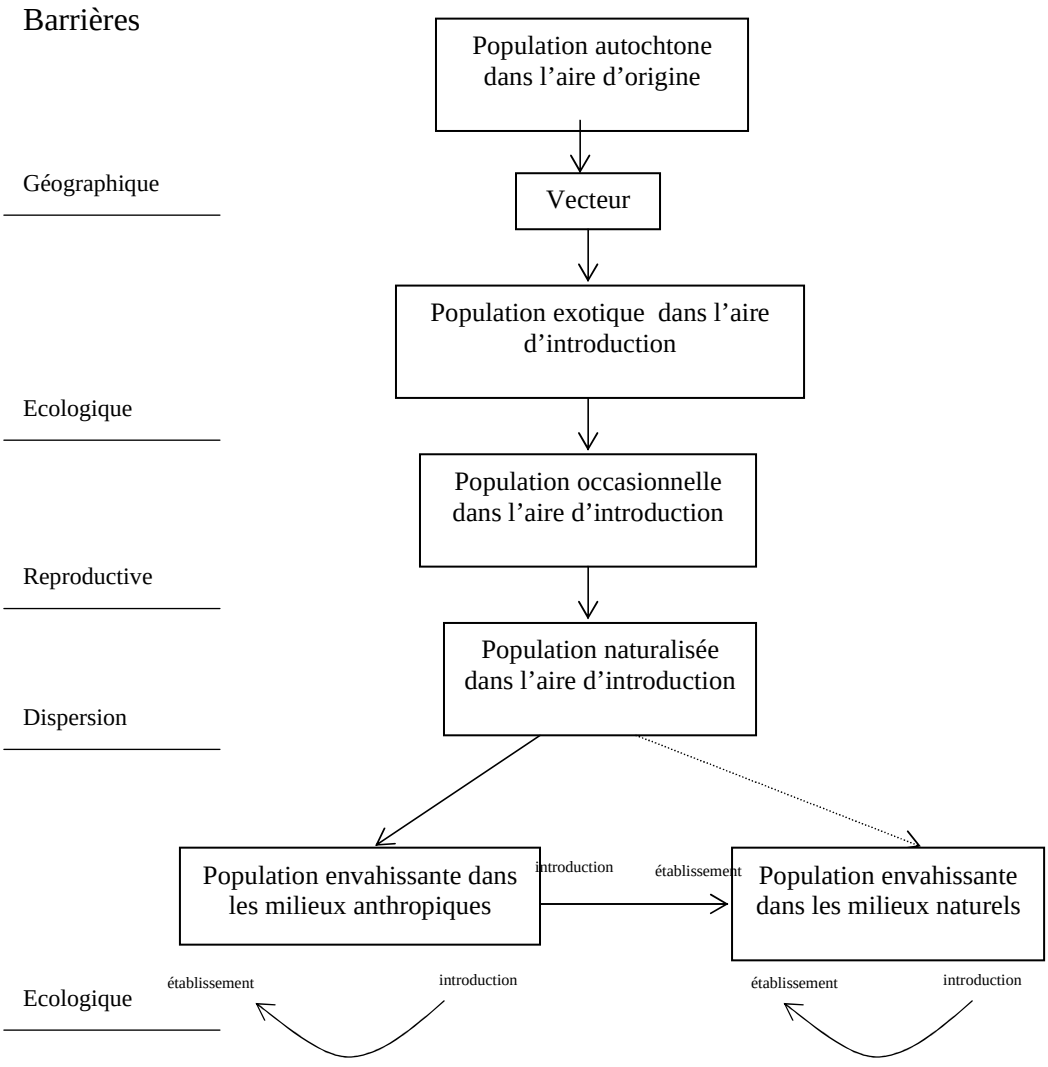
Or, ces quatre espèces ont connu de spectaculaires épisodes d'invasion durant lesquels elles ont été responsables de troubles majeurs lorsqu'elles ont été introduites hors de leur milieu d'origine, alors que les autres espèces de cette famille, morphologiquement très similaires, n'ont pas demontré jusqu'à présent de capacité d'invasion. La prolifération de ces populations fut si rapide que le phénomène fut décrit comme une explosion biologique, où l'espèce envahissante dominait complètement le nouvel habitat au dépend des espèces indigènes (Arthington & Mitchell, 1986 ; Asthon *et al*. 1986), alors qu'elles étaient introduites dans un nouvel habitat dans lequel elles n'étaient pas en équilibre écologique (Sculthorpe, 1967 ; Mitchell, 1974).

Enfin, outre le fait que les invasions aient probablement été rendues possibles par une forte reproduction végétative, aucun mécanisme spécifique ne peut expliquer ces invasions (Mitchell, 1974 ; Arthington & Mitchell, 1989). Par ailleurs, il existe très peu de données sur les causes d'échec de ces invasions.

4.4. Conclusion : l'invasion nécessite des capacités à franchir différentes barrières

Le succès d'une invasion biologique peut donc se résumer par la capacité d'une espèce à franchir différentes « barrières » (Figure 3) dans le nouvel environnement (Richardson *et al*., 2000b).

Figure 3. Les différentes barrières franchies au cours de l'invasion.



Plusieurs mécanismes démographiques, écologiques et évolutifs interviennent alors à chacune de ces étapes :

• La première barrière est géographique. Pour la franchir, la population prélevée dans l'environnement d'origine doit survivre au transport et surpasser l'effet de fondation.

• La deuxième barrière est écologique. Divers mécanismes démographiques, comme

l'effet Allee et la stochasticité, interviennent durant cette étape très sensible et fragilisent la population introduite. Les relations que développe l'espèce allochtone avec son nouvel environnement sont cruciales pour sa survie.

• La troisième barrière est celle de la reproduction. La naturalisation est notamment limitée par la dépression de consanguinité, élevée dans les populations de petite taille. L'adaptation des populations dans le nouvel environnement qui améliore les capacités de survie et de reproduction jouerait un rôle central dans de nombreux cas (Lee, 2002).

• La quatrième barrière est celle de la propagation ou dispersion. L'invasion de l'habitat d'introduction, comme la dispersion dans de nouveaux milieux variés, sont alors favorisés par la plasticité, l'adaptation locale et la reproduction végétative.

• De nouvelles barrières géographiques et écologiques doivent de nouveau être franchies pour permettre à l'espèce de s'établir dans de nouveaux milieux et devenir envahissante.

Ainsi, chaque étape nécessite une série d'interactions entre le nouvel environnement (milieu physique, chimique, biologique), et les caractéristiques biologiques de l'espèce qui peuvent aider, retarder, ou empêcher la réalisation d'une des étapes de l'invasion (Arthington & Mitchell, 1986).

De nombreuses caractéristiques écologiques, génétiques, et phénoplastiques sont donc associées aux capacités qu'ont les espèces à franchir les barrières à l'invasion. Mais, si l'ensemble de ces caractéristiques est utile pour définir les risques associés à l'invasion possible d'une espèce (Kolar & Lodge, 2001), il semble cependant difficile de déterminer une stratégie générale permettant l'invasion du fait de l'existence d'un trop grand nombre d'exceptions (Roy, 1990 ; Mack, 1996).

En outre, les capacités d'une espèce introduite à s'adapter rapidement à son nouvel environnement sont liées à la quantité de variance génétique disponible, L'introduction d'un petit nombre de fondateurs limite la quantité de variance présente dans le nouvel environnement, et restreint donc les capacités d'adaptation de l'espèce. La faible probabilité d'établissement des populations introduites de petite taille (Veltman *et al.,* 1996 ; Cassey *et al.,* 2004a) pourrait ainsi s'expliquer, outre les phénomènes purement démographiques (stochasticités, effet Allee) et les problèmes d'accumulation de mutations délétères, par de faibles potentiels adaptatifs.

5- Enigmes évolutives : pourquoi et comment les invasions biologiques peuvent-elles avoir lieu ?

Compte tenu du nombre et de la diversité des barrières à franchir pour envahir un nouveau milieu, le succès des invasions biologiques semble relever de la contradiction, voire de l'énigme évolutive. La résolution de certaines de ces énigmes pourrait alors nous aider à mieux comprendre les phénomènes d'invasion.

En effet, pourquoi des populations qui sont adaptées aux conditions environnementales de leur écosystème d'origine sont-elles parfois capables d'envahir un nouvel écosystème où les conditions sont différentes, surpassant parfois en compétition les populations locales (Sax & Brown, 2000) ? Comment une espèce « exotique » peut-elle s'établir dans un écosystème auquel elle n'est *a priori* pas adaptée, sans y avoir évolué, et réussir à l'envahir ?

De même, pourquoi les populations introduites, qui subissent *a priori* un fort effet de fondation et présentent donc une faible variance génétique, arrivent-elles à s'adapter à leur nouvel environnement (Allendorf & Lundquist, 2003 ; Frankham, 2005) ? Comment les espèces invasives, une fois introduites, réussissent-elles à s'adapter si rapidement à leur nouvel environnement et à y proliférer ?

La compréhension de ces contradictions évolutives apparentes permettrait d'expliquer les phénomènes d'invasion. Et, si la capacité d'une espèce à envahir un nouvel écosystème dépend de son degré d'adaptation à cet environnement ou de sa capacité à s'y adapter rapidement, il semble qu'une approche évolutive, fondée sur l'interaction entre l'écosystème envahi et l'espèce introduite, soit une piste de réflexion.

Ainsi, trois hypothèses, qui relèvent toutes des relations interspécifiques entre le milieu d'introduction et l'espèce invasive, peuvent nous permettre de comprendre ces contradictions évolutives : les premiers relèveraient plutôt de la particularité du milieu d'introduction que l'espèce invasive a su « exploiter » (5.1) ; les seconds prennent en compte, quant à eux, les avantages dont peut bénéficier une espèce en changeant d'environnement (5.2) ; enfin, les troisièmes sont d'ordre reproductif, et sont relatifs aux phénomènes permettant à l'espèce invasive d'acquérir rapidement une diversité génétique lui conférant une capacité d'adaptation particulièrement efficace (5.3).

5.1. Invasibilité du milieu récepteur

A la question : « Comment les populations envahissantes, une fois introduites, réussissent-elles à s'adapter si rapidement à leur nouvel environnement, et à y proliférer ? », les perturbations du milieu d'introduction (5.1.1), ou l'hypothèse de la niche vide (5.1.2) donnent certains éléments de réponse, et permettent de résoudre une première contradiction, qui finalement n'en est pas une. En effet, dans ces deux cas, la barrière écologique est quasiment inexistante, et donc il n'y aurait pas à proprement parler de capacités adaptatives spécifiques à développer pour l'espèce invasive.

5.1.1. Les perturbations

La perturbation des écosystèmes, notamment sous l'action de l'Homme, favoriserait l'installation d'espèces allochtones (Lodge, 1993 ; Lozon & MacIsaac, 1997). En effet, si l'environnement est perturbé, les espèces locales ne sont plus nécessairement mieux adaptées que les espèces exotiques. Il se peut même que les espèces introduites soient mieux adaptées à l'environnement perturbé, anthropisé. De nombreuses espèces commensales de l'Homme, comme le rat, ou plus généralement les espèces adaptées aux écosystèmes transformés par l'Homme (adventices des cultures, etc.), prolifèrent ainsi à travers le globe (Vermeij, 1991 ; Lodge, 1993 ; McKinney & Lockwood, 1999). De même, la présence d'espèces envahissantes, perturbant l'écosystème envahi, faciliterait l'établissement d'autres populations introduites (Simberloff & Von Holle, 1999 ; Adams *et al.,* 2003 ; O'Dowd *et al.,* 2003 ; Grosholz, 2005). La facilitation de l'établissement d'espèces allochtones par la présence d'autres espèces exotiques expliquerait pourquoi certaines régions sont particulièrement touchées par les phénomènes d'invasions biologiques (Cohen & Carlton, 1998 ; Ricciardi & MacIsaac, 2000).

5.1.2. L'hypothèse de la "niche vide"

Si l'espèce introduite n'a pas de compétiteurs dans son nouveau milieu d'introduction, elle occupe alors une niche qui était auparavant vide. Cette hypothèse de la "niche vide" est donc très liée à la notion de résistance biotique des communautés.

La notion de niches vides dans l'environnement d'introduction est particulièrement développée dans le cas d'invasions sur les îles, car pour une même gamme de ressources, celles-ci possèdent moins d'espèces que les continents. L'idée est donc que certaines niches écologiques y sont alors probablement vides (Sax & Brown, 2000). Des espèces

venues des continents peuvent alors s'établir, bien qu'elles soient peu adaptées à l'environnement insulaire d'introduction. Par la suite, la sélection permettra une meilleure adaptation de l'espèce introduite à son nouvel environnement, ainsi qu'une prolifération dans de nouveaux milieux. Il est possible que des niches écologiques soient également inoccupées sur les continents, mais elles sont certainement plus rares.

Enfin, si nous considérons la présence de prédateurs ou de parasites comme une des dimensions de la niche écologique, l'absence de prédateurs ou de parasites spécialistes dans le nouvel environnement permet également à certaines espèces de s'installer sans réel besoin d'adaptation. De l'hypothèse de la "niche vide" découlent alors des notions plus spécifiques, comme l'hypothèse du relâchement de la pression biotique souvent évoquée comme une cause favorisant les invasions biologiques (Shea & Chesson, 2002).

5.2. Résistance et tolérance aux agressions biotiques

Les espèces d'une même communauté « co-évoluent », développant des mécanismes d'agression, de défense ou de coopération très spécifiques. Or, une fois déplacé dans un nouveau milieu, la population introduite se trouve confrontée à de nouveaux prédateurs, parasites, compétiteurs qui n'ont développé aucun mécanisme spécifique. Et, si les espèces introduites souffrent généralement de ce changement, principalement à cause du manque de mutualistes spécifiques (Richardson *et al*., 2000a), certaines semblent tirer avantage de ces changements d'environnement, qui leur permettent de devenir invasives.

Ainsi, plusieurs hypothèses sont formulées depuis une dizaine d'années, selon lesquelles une espèce peut tirer avantage à être introduite dans une nouvelle communauté. Les principales hypothèses sont : « Enemy Release Hypothesis», « EICA », « Novel weapons ». Leur étude nous permettrait de comprendre en partie comment une espèce exotique peut s'établir dans un écosystème auquel elle n'est *a priori* pas adaptée, et à l'envahir, surpassant parfois des espèces locales..

5.2.1. « Enemy Release Hypothesis » ou relâchement de la pression des agresseurs

Déplacées hors de leur écosystème d'origine, certaines populations introduites dans un nouvel environnement seraient avantagées par le changement de communauté.

L'hypothèse du relâchement de la pression des agresseurs - « Enemy Release Hypothesis » proposée par Keane & Crawley (2002) ou « Escape from Enemy » émise par Wolfe (2002) - suggère que la plupart des agresseurs de la plante introduite (prédateurs, herbivores et parasites) ne sont pas introduits avec elle dans le nouvel environnement.

Ainsi, dépourvue de ces agresseurs qui régulaient sa croissance, la population introduite est avantagée par rapport aux populations indigènes compétitrices. La population introduite ne doit plus faire face qu'aux prédateurs et parasites généralistes qui se trouvent dans le nouvel environnement, alors que les populations indigènes subissent non-seulement la pression de ces généralistes, mais aussi celle de spécialistes (Maron & Vilà, 2001 ; Keane & Crawley, 2002 ; Colautti *et al.,* 2004).

Il a en effet été mis en évidence que, par rapport aux populations dans leur aire d'origine, certaines populations végétales exotiques subissent moins d'agression de pathogènes dans leur aire d'introduction (Wolfe, 2002 ; Beckstead & Parker, 2003 ; Mitchell & Power, 2003 ; Callaway *et al.,* 2004b ; Torchin & Mitchell, 2004) ou d'herbivores (Fenner & Lee, 2001 ; Wolfe, 2002 ; DeWalt *et al.,* 2004 ; Vilà *et al.,* 2005), principalement à cause d'une différence du nombre d'espèces d'agresseurs spécialistes (Memmott *et al.,* 2000 ; Wolfe, 2002). En effet, certaines études ont mis en évidence une plus faible production de défenses contre les herbivores dans les populations introduites en comparaison avec celles de l'aire d'origine. Les individus des populations invasives de certaines espèces de plantes arborent en effet moins de trichomes (Blair & Wolfe, 2004) ou présentent des niveaux de concentration en divers composés chimiques toxiques plus faibles (Siemann & Rogers, 2001 ; Maron *et al.,* 2004a).

Cependant, pour que cette perte d'agresseurs permette d'expliquer, en partie au moins, l'invasion, il faut que la diminution des dommages causés par les agresseurs se traduise par des avantages au niveau de l'individu, de la population ou de la communauté (Keane & Crawley, 2002). Ainsi, les individus de l'aire d'invasion seraient en moyenne plus grands et plus vigoureux que ceux de l'aire d'origine (Crawley, 1987 ; Buckley *et al.,* 2003 ; Grosholz & Ruiz, 2003 ; Leger & Rice, 2003). Selon Torchin et Mitchell (2004), cette augmentation de taille ou de vigueur résulterait du relâchement de la pression des bioagresseurs, ce que d'autres études semblent confirmer (Torchin *et al.,* 2001 ; Jakobs *et al.,* 2004). Cependant, l'augmentation de taille des individus dans l'aire d'introduction n'est pas une règle générale (Thébaud & Simberloff, 2001 ; Vilà *et al.,* 2005 ; Grosholz & Ruiz, 2003).

Certaines études confirment une augmentation de densité qui pourrait être liée à la diminution de la pression des bioagresseurs (Jakobs *et al.,* 2004 ; Vilà *et al.,* 2005). Au niveau de la communauté, le rôle du relâchement de la pression des agresseurs constituerait un avantage compétitif. Cependant, les résultats sont pour l'instant contrastés, car si certaines études montrent que les espèces introduites souffrent moins des dommages causés par les bioagresseurs que les espèces indigènes, leur conférant ainsi un avantage compétitif (Schierenbeck *et al.* 1994, Siemann & Rogers 2003a,b), d'autres études, comparant dans un même environnement plusieurs espèces de plantes indigènes et

introduites, ne révèlent pas de différence d'attaques par les herbivores ou les pathogènes (Blaney & Kotanen 2001a, Blaney & Kotanen 2001b, Agrawal & Kotanen 2003).

Par ailleurs, il faut garder à l'esprit que les populations ne sont pas uniquement régulées par les pressions exercées par les prédateurs et les parasites (contrôle de type « top-down »), mais sont aussi contrôlées par la disponibilité des ressources (contrôle « bottom-up »). Ainsi, si les ressources sont limitantes dans le nouvel environnement, la population introduite ne pourra pas profiter du relâchement de la pression biotique (Keane & Crawley, 2002).

5.2.2. Allocation de ressources, « EICA »

La théorie d'allocation des ressources (accroissement évolutif des capacités compétitives : « Evolution of Increased Competitive Ability », EICA), repose sur le principe de base que les organismes sont limités de manière ultime par les ressources. Ainsi, selon cette théorie, des compromis sont nécessaires entre l'énergie allouée à la croissance, au fonctionnement du métabolisme basal (facteur de maintenance), et à la reproduction (Gadgil & Bossert, 1970). Les allocations d'énergie se feraient de manière hiérarchique entre la croissance végétative et la reproduction, puis secondairement entre les reproductions sexuée et asexuée (White, 1979 ; Worley *et al*., 2003).

Ainsi, pour se maintenir dans son milieu et se reproduire, une plante doit pouvoir assurer une croissance végétative locale, tout en se reproduisant pour assurer la pérennité de la population et coloniser de nouveaux habitats. Or, les allocations d'énergie au sein d'une espèce vont différer entre la croissance végétative et la reproduction, en fonction des conditions environnementales. Par exemple, dans des milieux temporaires, la survie des espèces colonisant chaque année ces habitats va dépendre d'une forte reproduction. Ces plantes vont donc essayer de maximiser leurs possibilités de se reproduire. *A contrario*, dans un habitat plus stable, un cycle pérenne et une forte croissance végétative seront favorisés (Harper, 1977).

Ainsi la quantité d'energie destinée à la reproduction ou « effort de reproduction » (Roff, 1992) va présenter de fortes variabilités selon les conditions du milieu. Les ressources allouées à la croissance végétative seront préférentiellement dirigées vers les organes responsables du prélèvement de la ressource la plus limitante pour la croissance. Plusieurs auteurs ont élaboré des modèles prédictifs de ces schémas d'allocation de ressource en fonction des conditions environnementales (Tilman, 1987 ; 1988).

Cette hypothèse a été proposée par Blossey & Nödzold (1995) pour expliquer la vigueur des populations de *Lythrum salicaria* en Amérique du Nord par rapport aux populations européennes.

Certaines études se sont attachées à comparer la résistance aux herbivores ou aux parasites des plantes de l'aire d'introduction et de l'aire d'origine, et il semblerait que certaines diminutions de résistance soient associées à des augmentations de taille ou de production de graines (Siemann & Rogers, 2001 ; Wolfe *et al.,* 2004), laissant supposer une réallocation des ressources de la résistance vers la croissance ou la reproduction.

Cependant, d'autres études n'ont pas détecté de différence de taille, de production de graines ou de capacité de compétition entre populations indigènes et introduites (Willis *et al.,* 1999 ;Willis *et al.,* 2000 ; van Kleunen & Schmid, 2003 ; Vilà *et al.,* 2003 ; Bossdorf *et al.,* 2004 ; Maron *et al.,* 2004a ; Maron *et al.,* 2004b).

De plus, une étude récente a détecté chez les individus des populations envahissantes de *Senecio jacobaea* (Asteraceae), en contradiction avec l'hypothèse EICA, une augmentation de vigueur et de production de graines, ainsi qu'une plus grande production de composés chimiques de défense (Stastny *et al.,* 2005). Il est donc actuellement difficile d'évaluer le rôle du mécanisme EICA dans les processus d'invasion.

5.2.3. « Novel weapons »

Selon cette hypothèse, il semblerait que les populations introduites tireraient également avantage des changements de compétiteurs. En effet, plusieurs études montrent que les plantes invasives sont allélopathiques (Callaway & Aschehoug, 2000 ; Bais *et al.,* 2003 ; Hierro & Callaway, 2003 ; Callaway & Ridenour, 2004 ; Prati & Bossdorf, 2004), c'est-à-dire qu'elles libèrent dans le sol des substances limitant la germination et la croissance d'autres plantes. Ces substances produites sont très peu toxiques pour les plantes originaires de la même région biogéographique, puisqu'elles s'y sont adaptées (Mallik & Pellissier, 2000) en co-évoluant avec l'espèce.

Par contre, dans l'aire d'introduction, les plantes indigènes ne sont pas adaptées à ces substances potentiellement toxiques. Les populations introduites dans un nouveau milieu émettraient ces substances contre les pathogènes, les herbivores et les autres espèces végétales (« Novel Weapons hypothesis », Callaway & Ridenour 2004).

Par ailleurs, une espèce introduite dans un nouvel écosystème change également la communauté des espèces avec lesquelles elle développe des relations mutualistes, comme les mycorhizes ou les pollinisateurs par exemple (Richardson *et al.,* 2000a ; Olesen *et al.,* 2002), qui favorisent l'établissement et la prolifération des espèces introduites ("facilitation", Bruno *et al.,* 2003). Cependant, il semble difficile d'imaginer qu'une espèce puisse être avantagée par un changement de mutualistes, car les bénéfices réciproques des mutualistes sont le résultat d'une longue co-évolution.

Toutefois, alors qu'une population introduite a en principe des difficultés à s'établir dans un nouvel environnement sans ses mutualistes, il arrive que des plantes introduites profitent plus des mycorhizes du sol que les plantes indigènes (Callaway *et al.,* 2001 ; Callaway *et al.,* 2003 ; Callaway *et al.,* 2004a), ou que des plantes exotiques attirent davantage les pollinisateurs que les autochtones (Chittka & Schurkens, 2001 ; Brown *et al.,* 2002).

5.3. Processus d'acquisition rapide de diversité génétique

Si elles réussissent à s'établir, les espèces introduites s'adaptent, souvent rapidement, à leur nouvel environnement (Reznick & Ghalambor, 2001 ; Stockwell *et al.,* 2003). Or, la population introduite subit généralement un effet de fondation ainsi qu'une forte dérive qui limitent la variance génétique présente. Comment expliquer alors que ces populations puissent s'adapter si rapidement à leur nouvel environnement (Allendorf & Lundquist, 2003 ; Frankham, 2005) ?

Il semblerait que différents mécanismes, ou processus, permettent à certaines espèces de passer plus facilement la barrière de la reproduction. Ainsi, les introductions multiples (I.5.3.1), les phénomènes d'hybridation intraspécifique ou interspécifiques (I.5.3.2), et une évolution « positive » des taux de mutation, permettraient de comprendre la forte capacité d'adaptation des espèces invasives.

5.3.1. Introductions multiples

Peu d'études se sont attachées à comparer les diversités génétiques neutres entre populations d'origine et introduites, et encore moins se sont intéressées aux variances génétiques associées à des caractères quantitatifs potentiellement sélectionnés (Eckert *et al.,* 1996 ; Giraud *et al.,* 2002). Certaines études démontrent clairement une perte de diversité génétique associée à l'effet de fondation et à la dérive génétique qui s'en suit (Glover & Barrett, 1987 ; Villablanca *et al.,* 1998 ; Amsellem *et al.,* 2000 ; Baumel *et al.,* 2001 ; Estoup *et al.,* 2001).

Cependant, d'autres études ne détectent aucune perte de diversité génétique (Neuffer & Hurka, 1999 ; Stepien *et al.,* 2002 ; Maron *et al.,* 2004b), voire mettent en évidence que les populations présentent une plus grande diversité génétique dans les aires d'introduction que dans l'aire d'origine (Squirell *et al.,* 2001 ; Kolbe *et al.,* 2004). Or, si l'arrivée d'un nombre important d'individus permet d'expliquer qu'il n'y ait aucune perte de diversité génétique, il est cependant difficile de comprendre une augmentation de cette

diversité au sein des populations invasives.

Des introductions multiples de plusieurs individus originaires de plusieurs populations génétiquement distinctes permettraient d'expliquer ce phénomène. Ces introductions multiples ont en effet été mises en évidence dans de nombreux cas (Husband & Barrett, 1991 ; Novak & Mack, 1995 ; Bastrop *et al.,* 1998 ; Neuffer & Hurka, 1999 ; McIvor *et al.,* 2001 ; Novak & Mack, 2001 ; Durand *et al.,* 2002 ; Pfenninger *et al.,* 2002 ; Stepien *et al.,* 2002 ; Facon *et al.,* 2003 ; Walker *et al.,* 2003 ; Kolbe *et al.,* 2004 ; Maron *et al.,* 2004b). Elles permettent de transformer la diversité génétique interpopulationnelle en diversité génétique intrapopulationnelle, comme le confirment les résultats de certaines analyses de variances moléculaires (Husband & Barrett, 1991 ; Kolbe *et al.,* 2004).

Les effets de fondation seraient donc compensés par des introductions successives de diversité génétique en provenance de populations de sources variées, le nombre d'introductions indépendantes étant d'ailleurs un facteur associé au succès de l'établissement des espèces.

5.3.2. Hybridation

L'hybridation des espèces introduites avec des espèces indigènes permet également un apport important de diversité génétique. Ces hybridations sont fréquentes (Vilà & D'Antonio 1998, Vilà *et al.* 1998, Ayres *et al.* 1999, O'Hanlon *et al.* 1999, Weber & D'Antonio 1999, Milne & Abbott 2000, Baumel *et al.* 2001, Durand *et al.* 2002, Abbott *et al.* 2003, Bleeker 2003) et confèrent à l'espèce l'avantage direct de la « vigueur hybride ». Mais l'introgression d'allèles d'espèces indigènes (ou d'autres espèces envahissantes) par recombinaison permet surtout d'enrichir le pool génétique des populations exotiques en allèles d'adaptation aux conditions locales.

Ainsi, des introgressions de marqueurs génétiques et morphologiques de *Rhododendron catawbiense* (espèce nord-américaine) ont été mises en évidence dans les populations de *Rhododendron ponticum* (espèce originaire de la péninsule ibérique), récemment établies en Grande-Bretagne. Ces introgressions seraient plus nombreuses pour les populations établies dans les régions les plus froides de l'aire d'invasion, situées en Ecosse, suggérant que l'hybridation a permis aux populations de cette espèce méditerranéenne d'acquérir une résistance au froid (Milne & Abbott, 2000).

De même, *Senecio vulgaris hibernicus*, envahissant en Angleterre, est un hybride entre l'espèce locale *Senecio vulgaris* et une espèce sicilienne introduite *Senecio squalidus*. Or, l'hybride possède des capitules ligulés qui attirent plus les pollinisateurs et s'autoféconde moins que les capitules discoïdes de *Senecio vulgaris* (Abbott *et al.,* 2003).

Enfin, Moody & Les (2002) ont mis en évidence génétiquement l'existance, en

Amérique du Nord, d'un nouveau Myriophylle, résultat d'une hybridation entre une espèce indigène (*M. sibiricum*) et une espèce non-indigène (*M. spicatum*). Cette hybridation conférerait a cette nouvelle espèce un important avantage compétitif.

5.3.3. Evolution des taux de mutation et de recombinaison

Enfin, d'autres mécanismes permettraient d'expliquer les capacités des espèces envahissantes à engendrer particulièrement rapidement de la diversité génétique. Chez certaines bactéries, des allèles « mutateurs » permettent d'augmenter fortement (de 100 à 1000 fois plus) les taux de mutations (LeClerc *et al.,* 1996). Ces allèles arborent des mutations sur des gènes codant pour des protéines de réparation de l'ADN. Une fois modifiées, ces enzymes seraient alors moins efficaces pour réparer l'ADN, le taux de mutation en serait ainsi augmenté (Miller, 1996). La plupart des mutations engendrées étant délétères, on a longtemps considéré que de tels allèles mutateurs ne pouvaient qu'être contre-sélectionnés (Liberman & Feldman, 1986). Cependant, dans de nouveaux environnements, les allèles mutateurs peuvent être sélectionnés (Sniegowski *et al.,* 1997). On parle alors de sélection de second ordre (Tenaillon *et al.,* 2001). La présence de mutateurs faciliterait ainsi l'adaptation d'espèces introduites dans de nouveaux environnements lors de la phase d'établissement. L'expansion de ces populations dans un environnement hétérogène serait alors accélérée par la présence de ces allèles, qui permettraient une adaptation locale rapide pendant la phase de prolifération. Si ces mécanismes semblent plausibles dans le cas d'invasions d'espèces unicellulaires, comme des bactéries ou des levures, il semble difficile d'imaginer qu'ils puissent participer à l'invasion d'espèces pluricellulaires. De tels allèles mutateurs seraient en effet responsables chez l'Homme de tumeurs cancéreuses (Tomlinson *et al.,* 1996). Par contre, il semble que le taux de recombinaison puisse augmenter chez les espèces sexuées (Otto & Barton, 1997) par un mécanisme de sélection de second ordre (Tenaillon *et al.,* 2001). Des travaux théoriques montrent en effet qu'une augmentation des taux de recombinaison est favorisée dans des environnements qui varient dans le temps (Otto & Michalakis, 1998) ou dans l'espace (Lenormand & Otto, 2000), ou dans de petites populations (Otto & Barton, 2001). Des allèles « recombinateurs » pourraient alors être sélectionnés lors des processus d'invasion biologique puisqu'ils engendreraient des combinaisons bénéfiques d'allèles.

Après cette présentation détaillée des mécanismes mis en jeu dans le cadre des invasions biologiques, la suite de l'introduction (II) présentera les problématiques et enjeux des invasions des élodées (1) puis les objectifs de notre travail de recherche ainsi que les approches utilisées (2).

PARTIE II

PRESENTATION DU SUJET D'ETUDE

II. Introduction au sujet d'étude

1. Problématique et enjeux des invasions des élodées

1.1 Problématique et historique

Actuellement, *E. nuttallii* connaît une dynamique d'invasion très forte dans une grande partie Ouest de l'Europe (Iles britanniques, Belgique, Allemagne, Suisse, Nord et Nord-Est de la France, etc.), de même qu'en Extrême-Orient (Kunii, 1981 ; 1984). Elle est déjà l'espèce aquatique la plus fréquente dans certaines rivières d'Allemagne (Tremp, 2001) et risque de coloniser au cours des prochaines décennies la majeure partie des réseaux hydrographiques de l'Europe tempérée.

Or, une invasion identique s'était produite il y a plus d'un siècle par *E. canadensis*, espèce qui a tant proliféré au XIX^{ème} siècle, qu'elle fut surnommée « la peste des eaux », avant de régresser à partir de la moitié du XX^{ème} siècle.

Les premières données actuellement disponibles sur l'écologie d' *E. nuttallii* en Europe (Weber-Oldecop, 1977 ; Wolff, 1980 ; Cook et Urmi-König, 1985 ; Dendène *et al.,* 1993 ; Thiébaut *et al*., 1997 ; Tremp, 2001), et sur ses traits d'histoire de vie (Simpson, 1990), laissent craindre qu' *E. nuttallii* présente des aptitudes compétitives plus fortes que sa congénère. Elle présente également une grande variabilité morphologique, qui conduit parfois à des confusions avec des espèces voisines (Cook et Urmi-König, 1985 ; Vanderporten *et al*., 2000). Celle-ci laisse supposer une variabilité génétique élevée, qui n'a encore été que très peu étudiée. De même, aucune étude n'a tenté de comparer la variabilité génétique et phénoplastique de l'espèce dans son aire d'indigénat nord-américaine à celle observée dans son aire d'expansion en Europe. La compétition entre *E. canadensis* et *E. nuttallii,* ou entre cette dernière et d'autres macrophytes aquatiques, n'a été que peu abordée en France (Mériaux et Géhu, 1979 ; Thiébaut *et al*., 1997 ; Barrat-Segretain, 2001). Or, *E. nuttallii* risque de conduire à la disparition d'espères rares et protégées régionalement comme dans le cas des cours d'eau de la Réserve de Biosphère des Vosges du Nord (Thiébaut *et al*., 1997).

De plus, une troisième espèce d'élodées, initialement déterminée comme étant *E. callitrichoïdes* Caspary, est présente dans les rivières alsaciennes. Cependant, suite à une étude des traits biologiques et chromosomiques, *E. callitrichoïdes* en Alsace a été renommée *E. ernstiae* St. John par Sell (1967). Or, Vanderporten et al. (2000), sur la base d'étude génétique, ont mis en évidence qu' *E. callitrichoïdes* et qu' *E. nuttallii* était une seul

et même espèce. Ce qui laisse la question ouverte quant à la détermination d'*E. ernstiae* St John en Alsace.

1.2. Enjeux écologiques et éco-physiologiques

Dès 1979, Mériaux et Géhu ont comparé dans le Pas-de-Calais des groupements végétaux dépourvus d'*E. nuttallii* et d'autres dans lesquels l'espèce introduite s'est implantée. Ils ont constaté que la compétition a surtout lieu avec *E. canadensis* et qu'une phase d'expansion d'*E. nuttallii* était en cours. D'autres observations récentes ont mis en évidence que l'extension d'*E. nuttallii* semblait se faire au détriment d'*E. canadensis*. Ainsi, dans la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord, *E. canadensis* et *E. nuttallii* n'ont été observées ensemble que sur quelques stations. En 1993, quelques pieds d'*E. nuttallii* y étaient mélangés à des peuplements importants d'*E. canadensis*. Or, fin 1995 la situation s'est pratiquement inversée (Thiébaut *et al*., 1997). Récemment Barrat-Segretain (2001) a comparé ce remplacement d'une espèce par l'autre dans deux anciens chenaux du Rhône, l'un soumis uniquement à la dynamique naturelle du Rhône (crues) et l'autre ayant été l'objet d'une opération de restauration. Dans le premier cas le remplacement est lent (au moins plusieurs années) et les deux espèces continuent au moins provisoirement à cohabiter sur la même station, mais pas dans les mêmes zones. Dans le second cas, le remplacement est très rapide (moins d'un an) et aboutit à une exclusion totale de *E. canadensis*. Il semble donc que *E. nuttallii* présente un avantage compétitif par rapport à *E. canadensis*, et vraisemblablement par rapport à d'autres espèces également.

E. canadensis et *E. nuttallii* présentent des caractères morphologiques très proches en Europe (Sell, 1968). Cependant certains auteurs ont émis l'hypothèse que l'avantage compétitif présenté par *E. nuttallii* serait dû à des différences de traits biologiques entre les deux espèces. Ainsi, Simpson (1990) a montré que, dans certaines conditions, *E. nuttallii* présente une vitesse d'élongation des tiges et une production de bourgeons axillaires plus rapides que *E. canadensis.* Blossey et Notzold (1995) ont émis l'hypothèse de l'accroissement de la compétitivité des espèces non indigènes (EICA = Evolution of Increased Competition Ability) en absence d'herbivores. En revanche, Thébaud et Simberloff (2001) ont montré qu'il n'existe pas de tendance générale à un accroissement de la taille des plantes lorsqu'elles sont introduites. Le fait qu'il existe une augmentation de la taille des plantes lorsqu'elles sont introduites peut s'expliquer par l'absence d'herbivores ou par un milieu plus favorable.

Ainsi, la capacité de régénération et de colonisation par fragments végétatifs, ainsi que la palatabilité (sensibilité aux herbivores) de *E. nuttallii,* sont très légèrement supérieures à celles de l'espèce voisine (Barrat-Segretain & Lemoine, 2007). Le succès compétitif de *E. nuttallii* peut alors être expliqué par d'autres traits biologiques, liés à ses capacités de dispersion ou à sa capacité à utiliser les ressources nutritives du milieu. Mais les résultats des travaux liés à la capacité des élodées à utiliser les ressources du milieu apparaissent contradictoires.

Par ailleurs, Davis *et al*. (2000) proposent une théorie fondée sur la notion de la variabilité des ressources disponibles. Pour ces auteurs, certaines communautés végétales sont d'autant plus susceptibles de devenir invasives qu'il existe une augmentation des ressources disponibles dans le milieu. Cette hypothèse va dans le sens du modèle de Grime sur les stratégies des plantes (Grime, 1974 ; 1988) qui indique que la compétition est moins importante dans un milieu récemment perturbé et dans lequel les espèces indigènes n'ont pas utilisé toutes les ressources. Ainsi, tout facteur qui accroît la disponibilité des ressources, ou tout phénomène d'eutrophisation, augmentera la sensibilité du milieu à l'invasion. Les premiers éléments sur l'écologie des élodées vont dans le sens de la théorie de Davis *et al*. (2000).

Enfin, *E. nuttallii* est observée, en Europe, dans des eaux calmes, à une profondeur allant de quelques centimètres à trois mètres. Elle semble avoir une amplitude écologique plus restreinte que *E. canadensis* vis-à-vis de la température et préférer les températures plus élevées (Wolff, 1980 ; Tremp, 2001). Cette espèce se développe principalement dans les eaux eutrophes, riches en calcaire, moyennement polluées (Weber-Oldecop, 1977). Les travaux menés jusqu'à présent dans les rivières d'Alsace et des Vosges du Nord montrent qu'on la trouve également dans les eaux oligotrophes à eutrophes de géochimie acide. *E. canadensis* est présente dans des eaux mésotrophes à eutrophes aussi bien acides qu'alcalines. Malgré son amplitude trophique large, *E. canadensis* est reléguée actuellement aux eaux mésotrophes et tend à disparaître des eaux eutrophes lorsqu'elle est en compétition avec *E. nuttallii* (Thiébaut & Muller, 2003). Ces résultats semblent confirmer la théorie de la variabilité des ressources disponibles comme favorisant l'invasion des écosystèmes par les espèces exotiques. Ainsi, des études ont montré qu'*E. nuttallii* présente des capacités d'accumulation du phosphore plus importantes que *E. canadensis*, ce qui la rendrait plus compétitive en milieu eutrophe où l'on observe souvent de très fortes fluctuations des concentrations en phosphore (de 0 à 300 µg/P-PO4). Cette capacité pourrait en partie expliquer la distribution des deux espèces d'élodées (Robach *et al*., 1995 ; 1996a,b). Néanmoins, Eugelink (1998) indique que l'absorption foliaire du phosphore est plus importante chez *E. canadensis*. Celle-ci est également plus compétitive vis-à-vis du

carbone qu'*E. nuttallii* dans les eaux acides (Jones *et al*., 2000). Rolland *et al*. (1995), et Rolland & Trémolières (1995) ont montré que l'azote ammoniacal stimule les activités photosynthétiques et nitrate-réductase d'*E. nuttallii* et ralentit voire inhibe celles d'*E. canadensis*. Cependant, Ozimek *et al*. (1993) ont montré en laboratoire une capacité similaire des 2 espèces d'élodées à prélever l'azote des eaux hypertrophes. *E. nuttallii* et *E. canadensis* ont également la même capacité d'utilisation des bicarbonates (Jones *et al*., 1990 ; 1993). Ces différences physiologiques ne permettent donc pas d'expliquer le remplacement d'*E*. *canadensis* par *E. nuttallii* (Jones *et al*., 2000).

1.3. Enjeux socio-économiques et environnementaux de la prolifération des élodées

L'invasion par *E. canadensis* s'étant déroulée au cours du siècle dernier, il existe peu de données quant à ses conséquences sur la biodiversité. Toutefois, elle a été signalée comme causant des nuisances importantes sur l'écoulement des eaux, notamment en ce qui concerne les voies navigables et les canaux d'irrigations des cultures, dont 1500 km ont dû être traités chaque année dans le sud du Pays de Galles par des produits chimiques, tels que le Diquat, (Cook et Urmi-Konig, 1985) ou encore l'acrolein en Australie (Bowmer *et al*., 1984).

En ce qui concerne *E. nuttallii*, elle a actuellement une extension si importante qu'elle peut constituer à elle seule la strate inférieure d'une communauté végétale et s'opposer ainsi au développement des autres espèces. Ce pouvoir compétitif conduit dans un premier temps à une diminution de la diversité floristique de la station et peut aboutir à terme à une perte de la biodiversité du cours d'eau, comme cela a été observé dans un cours d'eau des Vosges du Nord où *Myriophyllum alterniflorum* - espèce rare et protégée en Alsace et en Lorraine - a fortement régressé à la suite de l'extension d'*E. nuttallii* (Thiébaut *et al*., 1997).

Toutefois Tremp (2001) a montré, dans l'étude de cours d'eau dans la plaine du Rhin, que la richesse floristique, évaluée sur la base des espèces les plus fréquentes de ces cours d'eau, augmentait régulièrement en fonction de l'augmentation de l'abondance d'*E. nuttallii*. Il indique cependant que ce résultat n'est valable qu'à l'échelle du tronçon du cours d'eau et, qu'à l'échelle de la communauté végétale, un peuplement important de l'élodée conduirait à l'élimination des autres espèces.

Dans les sites où sont présentes *E. callitrichoïdes* ou *E. ernstiae* St. John, les mêmes phénomènes de développement exubérant sont observés.

Il n'existe que peu de références traitant de proliférations spécifiques d'élodées en France (GIS Macrophytes, 1997). Cependant ces espèces sont recensées comme proliférantes dans de nombreuses régions, la densité de leurs herbiers, même localisés, les

faisant considérer bien souvent comme gênantes, notamment sur des pièces d'eau de petite taille (Figure 4).

Figure 4: Herbier dense d'*E. nuttallii*, station R100 :
Le Falkensteinbach (Vosges du Nord).

Photo : DI NINO F.

Les élodées occupent 60 à 70 % de la largeur du cours d'eau, sur toute la hauteur de la colonne d'eau. Cela induit des modifications locales de l'hydraulique (accélération, ralentissement) qui peuvent accentuer l'érosion des berges.

Les biomasses fournies par les herbiers denses d'élodées peuvent être très importantes. Pour *E. nuttallii*, elles se situent entre 500 et 800 g de poids sec/m^2 (Kunii, 1984 ; Ozimek *et al*., 1990), et *E. canadensis* présente des biomasses moyennes de l'ordre de 500 g de poids sec/m^2 (Pokorny *et al*., 1984) avec des maxima pouvant atteindre 1200 g de poids sec/m^2 dans un lac norvégien (Rorslett *et al*., 1986).

L'importance de la densité de leur biomasse et du taux de recouvrement par ces espèces menacent ainsi les autres espèces aquatiques ; notamment par le jeu de la

compétition pour le substrat et la lumière, car la prolifération de l'élodée crée en surface une canopée qui laisse peu de possibilités de pénétration de la lumière (GIS Macrophytes, 1997).

De plus, l'importante biomasse corrélée à ces proliférations de plantes aquatiques, comme les élodées, met en péril tout l'écosystème, car sa décomposition en fin de saison (automne) induit une très forte activité bactérienne au niveau du sédiment (fond aquatique). Cela se traduit par une forte consommation d'oxygène aboutissant à l'anoxie du milieu et à l'accumulation de produits issus de la fermentation (hydrogène sulfide, acide gras volatile), toxiques pour de nombreuses plantes (Santamaria, 2002) et pour toute la faune aquatique, en particulier les poissons. Pour ces derniers, l'anoxie du milieu, notamment des fonds aquatiques, et la perte des sites de ponte, par la modification du couvert végétal et un recouvrement important des fonds, porte atteinte à la survie des oeufs et alvins.

Enfin, la prolifération des végétaux aquatiques, comme les élodées, n'est pas sans conséquences sur l'activité économique.

Ainsi, des étangs de plaisance, tels que le lac de Madine en Meuse et le plan d'eau de Plobsheim dans le Bas-Rhin, le lac Léman en Suisse, doivent faire face depuis quelques années aux plaintes des plaisanciers gênés par ces « algues ». Actuellement, le moyen de lutte le plus utilisé contre l'envahissement des plantes aquatiques est le faucardage (arrachage manuel dans l'eau), qui n'a qu'un effet limité dans le temps et reste inefficace face à l'arrivée de nouvelles plantes. De plus, cette technique reste mal adaptée à l'élodée car elle favorise sa dissémination par fragments végétatifs (Dutartre & Tremea, 1990).

De même, dans les étangs de pêche, la présence d'herbiers denses de plantes aquatiques, dont *E. nuttallii*, a également un effet néfaste sur l'économie de l'exploitation. Cette forte densité cause une baisse de la fréquentation des étangs ou un surcoût de gestion, notamment en cas de faucardage. A notre connaissance aucune étude n'a été réalisée sur la gestion des peuplements d'élodées. Toutefois, *Hydrilla verticillata*, une autre Hydrocharitacée, apparue en 1959 en Floride, conduit à des dépenses de plusieurs millions de dollars par an (3,8 millions de dollars en 1985) pour la gestion de sa prolifération (Joyce, 1991). En Suisse, que ce soit pour la gestion du lac de Neuchâtel, ou celle du lac Léman, en complément du faucardage automatisé déjà couteux, un arrachage manuel quotidien[1] a été mis en place pour toute la saison estivale, depuis qu'*E. nuttallii* est devenue la première cause de nuisance pour les plaisanciers.

[1] Pour le lac Léman, huit personnes effectuent cet arrachage, au rateau, sur embracation légère, par équipe de deux.

1.4. Type de reproduction des élodées

Comme de nombreuses espèces aquatiques, les élodées se multiplient essentiellement par voie végétative, la reproduction sexuée n'ayant qu'une importance secondaire. Ainsi, des tiges principales s'enracinent localement sous le poids des ramifications secondaires qui deviennent des plantes indépendantes. De plus, des fragments de tiges feuillées se détachent des plantes mères et, entraînés par le courant, vont s'enraciner à distance pour faire naître de nouveaux plants.

Dans toute la littérature disponible sur les élodées, il y a un consensus international qui ne relate la présence en Europe que de fleurs femelles, et ce pour toutes les espèces présentes en France ; les fleurs mâles ayant été observées dans les pays d'origine uniquement.

Jusqu'à présent, les chercheurs pensent que l'origine de l'invasion des élodées en Europe est due à l'arrivée d'un brin unique femelle par espèce, qui se serait reproduit alors de façon uniquement végétative. Ainsi, toutes les populations d'élodées d'Europe seraient issues du même brin et nous serions en présence de clones (Simpson, 1988).

C'est pourquoi l'hypothèse privilégiée sur les causes des différences phénotypiques, notamment chez *E. nuttallii*, est l'adaptation aux conditions du milieu. Nous serions donc en présence d'accommodats plutôt que d'écotypes.

Cependant, d'anciens articles signalent la présence anecdotique de fleurs mâles en Europe : en 1879 et 1883 à proximité d'Edinbourg (Ecosse), dans un petit lac proche de Braids Hill, pour *E. canadensis*. Elle s'y serait maintenue, selon les herbiers, jusqu'en 1903 (Cook et Urmi-Konig, 1985).

De même, il est à noter que les jardins botaniques de Bonn et de Zurich ont cultivé, pour des expérimentations sur les élodées, des pieds mâles d'*E. nuttallii* (Cook & Urmi-Konig, 1985). Ajoutons aussi la présence en Allemagne de l'Est, à proximité de Rodewisch (région de Vogtland) de pieds uniquement mâles d'*E. nuttallii* (Cook & Urmi-Konig, 1985).

Il existe donc une discordance entre cette littérature, qui met en évidence la présence de pieds mâles et femelles en Europe, et le consensus international sur la reproduction exclusivement clonale des élodées en Europe.

Ainsi, l'idée que l'invasion soit due à l'arrivée d'un seul brin par espèce pourrait être remise en cause, car il semble difficile de croire que nous aurions trois espèces d'élodées originaires d'Amériques, du Nord ou du Sud, qui serait chacune arrivée en Europe en exemplaire unique, et à chaque fois un pied femelle.

1.5. Données cytologiques et génétiques

E. nuttallii serait une espèce soit diploïde soit triploïde, avec des populations aneuploïdes (Cook & Urmi-König, 1985). Le nombre de chromosomes des populations d'*E. canadensis* semble constant en Europe (2n = 48) et diffère de celui des populations d'Amérique du Nord (2n = 24, au Canada). Il semblerait donc que toutes les populations d'*E. canadensis* soient issues d'un même clone (Cook & Urmi-König, 1985). Cette hypothèse expliquerait la faible variabilité morphologique des populations européennes. En revanche, le nombre de chromosomes des populations d'*E. nuttallii* varie selon les pays (2n = 32, 42, 44 aux USA, 2n = 48 en Angleterre, 2n = 44 –56 en Suisse, 2n = 56 en France). Le nombre de chromosomes de base chez *E. nuttallii* varie de 8 à 12 selon les auteurs, mais des erreurs de comptage se sont certainement produites (Löve & Löve, 1961 ; Cook & Urmi-König, 1985). Une étude cytologique des populations d'*E. canadensis* et *E. nuttallii* de France et des pays limitrophes (Allemagne, Belgique, Luxembourg, Suisse...) apparaît ainsi indispensable.

Les premières investigations génétiques et moléculaires sur ces espèces, menées par Vanderpoorten *et al*. (2000), ont montré que *E. nuttallii* présente un polymorphisme génétique élevé, en relation avec une grande variabilité cytologique et morphologique, pouvant permettre à la plante de coloniser des habitats variés et peut-être d'expliquer son expansion. Les auteurs estiment que le polymorphisme génétique important observé chez *E. nuttallii* ainsi que les possibilités d'introgression avec *E. canadensis* nécessitent de nouvelles recherches. En effet, des hybrides fertiles entre *E. canadensis* et *E. nuttallii* ont été signalés aux Etats-Unis (Cook et Urmi-König, 1985).

En conclusion,

Les données actuellement disponibles sur la biologie et l'écologie de *E. nuttallii* sont descriptives, incomplètes et fragmentaires. Il n'existe quasiment pas d'études précises sur les traits biologiques de l'espèce, ni sur la relation entre ceux-ci et son caractère invasif. Le contrôle et la gestion de l'invasion par cette espèce sont inexistants, alors que le phénomène invasif, encore récent en France, risque de prendre une ampleur considérable.

2. Présentation des objectifs de recherche et des approches utilisées

Au regard des caractéristiques des élodées et de l'histoire de leur expansion, de nombreuses questions se posent sur ces espèces et leur capacité d'invasion. Ainsi :

1) La présence de populations morphologiquement différentes *d'E. nuttallii* correspond-elle à un évènement unique ou à des événements multiples d'introduction à partir de populations originaires d'Amérique du Nord ?
2) Leur capacité à coloniser des milieux très variés s'explique-t-elle par la plasticité phénotypique d'*E. nuttallii* ? La grande variabilité phénotypique des élodées, probablement en jeu dans les mécanismes de compétition, peut-elle s'expliquer par les caractéristiques intrinsèques à la plante (écotype), ou est-elle due aux conditions environnementales (accommodat) ?
3) La grande variabilité morphologique de l'espèce et son aptitude à coloniser des milieux assez différents sont-elles en relation avec un polymorphisme génétique d'*E. nuttallii* dans l'Est de la France ?
4) Compte tenu de cette grande variabilité morphologique, la détermination d'une troisième espèce d'élodée dans les rivières alsaciennes se vérifie-t-elle ?
5) La théorie EICA (Blossey & Notzold, 1995), qui indiquerait un taux de croissance supérieur en absence d'herbivores, lorsque l'espèce est introduite par rapport à l'espèce dans son aire de distribution originelle, est-elle vérifiée pour les élodées ?
6) Quels modes de contrôle de l'invasion par les élodées peut-on mettre en œuvre ? Comment réagissent-elles notamment à un arrachage manuel ?

Pour tenter d'apporter des éléments de réponses à ces questionnements, nous proposons une étude s'articulant autour de quatre approches :

Tout d'abord, la littérature opposant une reproduction essentiellement végétative à une très grande variabilité du nombre de chromosomes dénombrés dans les espèces (allant de 2n=16 à 2n=56 (Cook & Urmi-Konig, 1985)), un dénombrement du nombre de chromosomes des trois espèces étudiées a semblé utile pour effectuer une remise à jour nécessaire des connaissances dans ce domaine.

Ainsi, une approche cytologique, consistant à faire le caryotype des trois espèces d'élodées présentes dans différentes stations de Lorraine et d'Alsace à savoir, *E.*

canadensis, *E. nuttallii*, *E. ernstiae*, a permi de connaître le niveau de ploïdie des espèces dans l'Est de la France. Cette approche a également permis de rechercher au travers des caractères cytologiques des espèces, la source d'un avantage compétitif lié à la valence chromosomique, et de distinguer d'éventuels hybrides.

Ensuite, dans une approche phylogénique, l'ADN génomique des différentes espèces d'élodées (*E. canadensis*, *E. nuttallii*, *E. ernstiae*) a été caractérisé par la technique d'AFLP (Amplification de Fragments de Polymorphisme de Longueur).

La diversité génétique de ces marqueurs, comparée entre les espèces des aires d'origines et celles des aires d'introduction, a permis de mieux appréhender l'historique et les processus d'invasion des élodées, ainsi que de confirmer ou d'infirmer l'hypothèse de reproduction clonale des élodées sur les sites d'introduction.

Cette approche a également permis de déterminer l'appartenance des différents échantillons prélevés en Europe à l'une des trois espèces d'élodées étudiées, dépassant ainsi le problème de confusion due à une détermination basée sur les traits morphologiques.

Et finalement, nous nous sommes interrogés sur la question de l'existence d'*E. ernstiae* St. John en Alsace.

Par ailleurs, une approche morphométrique a été réalisée pour l'évaluation de la plasticité phénotypique des espèces. Dans un premier temps, la dynamique de colonisation des élodées a été étudiée, grâce à une comparaison morphométrique des populations dans leurs aires d'origines et d'introduction.

Ensuite, la plasticité morphologique d'*E. nuttallii* sur une population clonale le long d'un gradient de trophie a été recherché, afin d'appréhender sa capacité adaptative et son cycle phénologique, pouvant peut-être expliquer ses aptitudes à envahir différents milieux.

Finalement, les impacts de différents modes de contrôle sur la maîtrise de la colonisation ont été testés. Notamment l'arrachage manuel, comme mode de gestion, ce qui nous permettra également d'appréhender les réponses morphologiques d'*E. nuttallii*.

PARTIE III

MATERIEL ET METHODE

III. Matériel et méthodes

1. Présentation des espèces étudiées

1.1. Description générale

Les élodées (du grec *helôdês*, qui signifie «des marais») sont des Phanérogames, de l'ordre des hydrocharitales, de la famille des Hydrocharitacées, du genre *Elodea*. Ce sont en Europe, des hydrophytes submergées vivaces, dioïques, généralement unisexuées (Lambinon *et al.,* 1993), alors que la Flore Laurentienne indique que ces deux espèces peuvent être monoïque au Quebec.

Elles ont des tiges grêles pouvant atteindre plusieurs mètres, munies de petites feuilles sessiles, minces, verticillées par trois (Figure 5). En période de floraison, de petites fleurs blanches, comptant trois pétales et trois sépales identiques (Figure 6), éclosent à la surface de l'eau, reliées à la plante par un fin pédoncule.

Pour passer la saison hivernale, des bourgeons terminaux hivernent au fond de l'eau, sous le sédiment, puis produisent de nouvelles tiges au printemps. Cependant, il arrive dans les climats plus doux que les élodées résistent à la mauvaise saison et se comportent comme des plantes vivaces.

Figure 5: Vue d'ensemble d'*E. nuttallii*

Photo : DI NINO F.

Un long brin ramifié. Des feuilles verticillées par 3. La même morphologie générale est retrouvée pour l'ensemble des élodées. Les différences entre les espèces se situant au niveau de la forme des feuilles, et de leur dimension.

Figure 6: Photo de fleur d' *E. nuttallii*. (Source anonyme)

Actuellement, trois espèces d'élodées, *E. callitrichoides* Caspary, *E. canadensis* Michaux et *E. nuttallii* St. John, toutes natives soit d'Amérique du Nord (tempérée), soit d'Amérique du Sud (au Sud-Est et le long de la cordillère des Andes, de l'Equateur au Chili), sont fortement implantée dans d'autres régions du globe (Europe, Asie et Australie) (Cook & Urmi-König, 1985). Ces espèces ont toutes trois été introduites en Europe aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles.

1.2. Elodea canadensis Michaux

E. canadensis (Figure 7a et 7b), qui servait notamment de plante médicinale aux Iroquois, est originaire d'Amérique du Nord. Elle est l'une des plus anciennes " pestes végétales " ayant colonisé le continent européen, puisqu'elle a été découverte en Irlande dès 1836, puis en France en 1845. Cette espèce a envahi, entre 1850 et 1950, une grande partie du réseau hydrographique de l'Europe tempérée. Après cette phase de forte expansion, l'espèce a considérablement régressé dans de nombreuses régions et semble s'être " intégrée dans les phytocénoses aquatiques " (Mériaux et Géhu, 1979).

Photos : DI NINO F.

Figure 7a :
Elodea canadensis vue de face.
Feuilles courtes, larges, rigides, arrondies à la pointe.

Figure 7b :
Elodea canadensis vue de dessus.
Apex bien ordonné.

Historique de son introduction (« Napoléon waterlost »)

Selon Marshall (1852), l'importation de bois pour la construction du chemin de fer du Lancestershire est à l'origine probable des premières introductions *d'E. canadensis,* apparue en Angleterre dès 1840. En fait, l'histoire de cette introduction est liée aux crises internationales. En effet, le 21 novembre 1806, Napoléon décide le blocus continental de l'Angleterre. La flotte française n'est pas en mesure de faire le blocus des îles britaniques, mais Napoléon peut interdire les bateaux anglais dans les ports continentaux. En 1810, l'Angleterre, au bord de la famine et des révoltes sociales, va se tourner vers le continent Américain. Les Etats-Unis mettront alors en place un embargo sur les Britaniques.

Les Britaniques vont donc se tourner vers le Canada pour s'approvisionner en bois et potasse, nécessaires au fonctionnement de leurs industries, ce qui ouvrira alors un marché lucratif aux colons de Shefford (Canada), région probable d'origine des premiers brins d'*E. canadensis* apparus en Europe. Les prix augmentent alors tellement que ce sont les arbres abbattus pour le défrichement des terres éloignées, qui serviront à fournir l'Angleterre en bois et potasse, même s'il faut deux semaines pour aller les livrer sur le marché de Montréal (Musée de la civilisation de Québec, communication personnelle).

Ainsi, c'est l'achat de bois originaire d'Amérique du Nord par les Anglais, pour le fonctionnement de leur industrie, ou pour la construction de leurs infrastructures, comme le chemin de fer dans le Leicestershire (Angleterre), qui a introduit *E. canadensis* sur leur île. En effet, depuis le lieu de coupe, ce bois était transporté par flottaison sur les rivières jusqu'au port maritime. Ainsi, de nombreux brins d'élodées ont pu être transportés et chargés fortuitement sur les bateaux, puis expédiés en Angleterre avec le bois (Marshall, 1852). L'humidité de cette cargaison permis ainsi à E. canadensis de franchir une importante barrière géographique et de s'établir dans de nouveaux milieux très éloignés de son aire

d'origine. Par la suite, cette espèce a envahi une grande partie du réseau hydrographique de l'Europe tempérée avec l'aide des botanistes et des jardins botaniques (Cook et Urmi-Konig, 1985). Après une phase de régression généralisée en Europe, on signale actuellement de nouvelles explosions ponctuelles d' *E. canadensis* sur certains sites, comme le Lac de Plaine (Vosges) depuis 2003, ou encore en Suède (Larson & Willem, 2007), en Finlande (Huotarie, communication personnelle).

1.3. Elodea nuttallii St John

E. nuttallii (Figure 8a et 8b), également native d'Amérique du Nord, a été récoltée pour la première fois en Belgique en 1939, puis aux Pays-Bas, dans les Iles britanniques, en Autriche, en Suisse et en Allemagne où elle est classé dans le top 10 des espèces aquatiques les plus fréquentes (Wolff, 1980 ; Cook et Urmi-König, 1985 ; Simpson, 1984 ; Tremp, 2001 ; Demierre & Perfette, 2002 ; Klingenstein, comm. personnelle). En France, elle a été observée d'abord en Alsace dans les années 1950 (Sell, 1959). Sa présence a ensuite été signalée au cours des années 1970 dans les départements de la Moselle, de la Meuse, des Ardennes, du Nord, du Pas de Calais (Thiébaut *et al*., 1997), en même temps qu'elle poursuivait sa progression en Alsace. Elle a été découverte plus récemment (en 1995) en Bretagne (Haury, communication personnelle) ainsi que sur le réseau hydrographique du Rhône (dans un ancien bras de tressage en amont de Lyon), où elle a depuis envahi plusieurs sites (Barrat-Segretain, 2001), tout comme en Belgique où elle connaît une forte phase de prolifération depuis 2003 (Verniers, communication personnelle). La grande phénoplasticité d'*E. nuttallii* rend sa détermination difficile en l'absence de fleurs (Simpson, 1988). Des confusions sont possibles avec *E. canadensis,* notamment aux Etats-Unis (Lawrence, 1976 ; Cook et Urmi-König, 1985).

Photos : DI NINO F.

***Figure 8a** : Elodea nuttallii* vue de face.
Feuilles allongées, recourbées vers le bas, rigides et pointues.

Figure 8b :
Elodea nuttallii vue de dessus
Apex bien ordonné.

1.4. Elodea callitrichoides Caspary et Elodea ernstiae St John

La troisième espèce présente dans les rivières alsaciennes, *E. callitrichoides*, originaire d'Amérique du Sud (Argentine), a encore une présence anecdotique sur le territoire français. Elle a été découverte en Angleterre en 1948 (Simpson, 1984), puis en France, en Alsace, en 1959 (Sell, 1959).

Cependant, en se basant sur la longueur, largeur, le nombre de feuilles par verticille et le nombre chromosomique, cette espèce a été renommée *E. ernstiae* St. John par Sell (1967).

Toutefois, nombreuses sont les flores qui mettent encore en synonymie *E. ernstiae* St John (Figure 9a et 9b) et *E. callitrichoïdes* Caspary (Brisse et Kerguélen, 1994). Et de récentes expériences en biologie moléculaire, sur du matériel d'herbier de Belgique, ont mis en évidence des confusions entre *E. nuttallii* et *E. callitrichoïdes*, ce qui a conduit à l'élimination d'*E. callitrichoïdes* de la flore de Belgique (Vanderpoorten *et al.*, 2000).

Par ailleurs, il est actuellement difficile de différencier morphologiquement *E. ernstiae* de *E. nuttallii* sur certains sites alsaciens, en l'absence de fleurs d'*E. nuttallii*. Cela laisse la question ouverte quant à la détermination d'*E. ernstiae* en Alsace.

Photos : DI NINO F.

Figure 9a :
Elodea ernstiae vue de face.
Feuilles très longues, souples.

Figure 9b :
Elodea ernstiae vue de dessus.
Apex dit en pinceau, sans ordre visible.

2. Protocole d'étude

La variation des caractères cytologiques a été utilisée pour déterminer le niveau de ploïdie des espèces étudiées dans l'Est de la France, rechercher la source d'un avantage compétitif lié à la valence chromosomique, et distinguer d'éventuels hybrides.

2.1. Approche cytologique

2.1.1. Caryologie

2.1.1.1. Matériel et Méthodes

La numération chromosomique a eu lieu sur différents types de tissus de la plante. Si généralement ce sont les grains de pollen qui sont retenus, permettant un dénombrement plus aisé des chromosomes, grâce à un nombre *n* de génomes en seconde division de méiose, il n'a pas été possible de le faire sur notre matériel puisque l'on signale la présence de pieds uniquement femelles en Europe. Nous nous sommes alors dirigés vers une numération chromosomique sur des zones de forte croissance contenant de nombreuses divisions cellulaires. Nous avons ainsi choisi les méristèmes apicaux des racines.

2.1.1.2. Pré-traitement des racines

Deux protocoles différents ont été utilisés lors des campagnes de prélèvement :

- Pré-traitement au 1-Bromonaphtalène :

  1,5 cm d'apex racinaire sont plongés dans un tube Falcon de 50 mL contenant Une solution à 4% de 1-Bromonaphtalène pendant 3 heures.

  Composition de la solution de 1-Bromonaphtalène à 4%:

  - 2 mL 1-Bromonaphtalène
  - H_2O qsp 50 mL

- Pré-traitement au froid :

  1,5 cm d'apex racinaire sont plongés dans de l'eau pré-refroidie à 4 °C, contenue dans un tube Falcon de 50 mL, placé immédiatement dans une enceinte isotherme remplie de la glace pilée. On laisse le tout ainsi au froid (4 °C) et à l'obscurité pendant 12 heures.

2.1.1.3. Fixation stockage et coloration

Quelque soit le type de pré-traitement, les racines sont ensuite transférées dans une solution qui sert à la fois de fixateur, de colorant chromosomique et de stockage. Les racines sont laissées dans cette solution au minimum 1 mois.

Composition de la solution de fixation-coloration-stockage:

- 20 mL d'acide acétique glacial (100%)
- 1 mL de carmin acétique
- 5 gouttes d'acétate de fer
- complété à 100 mL par de l'éthanol absolu.

Pour le protocole détaillé de la préparation du carmin acétique et de l'acétate de fer se référer à : Di Nino, 2002. On soulignera la particularité, vis-à-vis de la littérature, du temps de chauffage long pour la dissolution du carmin acétique (6 à 8 heures) et de l'utilisation d'acétate de fer dans la solution de fixation-coloration-stockage ; une particularité issue de l'expérience du laboratoire de Neuchâtel.

2.1.1.4. Dénombrement des chromosomes

Les racines sont tout d'abord placées dans une coupelle en céramique (diamètre : 5 cm) avec du carmin acétique pur (maximum 2/3 du volume de la coupelle). On y ajoute une pointe d'aiguille lancéolée d'acétate de fer. En vérifiant que les racines ne flottent pas en surface du liquide, une loupe de montre est placée sur la coupelle afin de limiter l'évaporation du liquide au cours des 3 heures de macération.

La préparation est ensuite chauffée à feu doux, toujours surmontée de la loupe de montre, et maintenue juste en dessous de l'ébullition pendant 2mn. Elle est enfin retirée du feu et refroidie immédiatement par un volume équivalent en acide acétique 45%. Après avoir laissé refroidir 5 minutes, les racines sont prêtes pour un écrasement et une observation au microscope.

Sous la loupe, la coiffe d'une racine sélectionnée est éliminée, puis une coupe d'un demi millimètre dans l'apex racinaire est effectuée à l'aide d'une lame de rasoir. Ce fragment de racine est alors déposé entre lame et lamelle pour effectuer un écrasement.

Un dessin détaillé d'une cellule présentant des chromosomes bien condensés, bien différenciés et sans chevauchement, est réalisé à l'aide d'une chambre claire. Cela permet un dénombrement exact du nombre de chromosomes.

2.1.2. Approche cytométrique

2.1.2.1. Principe de la Cytométrie de flux

Le cytomètre de flux analyse ou compte des particules, des cellules ou des noyaux cellulaires. Dans le contexte de ce travail, cet appareil est utilisé pour comparer la quantité d'ADN entre les différentes populations et les différentes espèces. Il permet ainsi de déterminer si, malgré un nombre de chromosomes identique ou différent, la quantité d'ADN reste la même ou bien varie dans les noyaux. Car deux populations de même nombre chromosomique n'ont pas forcément la même quantité d'ADN, de même que deux populations de nombres chromosomiques différents peuvent avoir la même quantité d'ADN (Di Nino, 2002).

2.1.2.2. Matériel et méthodes

Libération des noyaux cellulaires et coloration de l'ADN nucléaire

Une feuille par individu, qui doit être exempte de toute contamination algale et fongique, est lacérée avec une lame de rasoir dans 500 µL de liquide tampon (Facs Flow (optimized sheeth fluid for use on Flow cytometer instrumentation) Becton Dickinson). Ce Liquide tampon évite l'éclatement des noyaux par choc osmotique. Séparé des débris cellulaires, l'ADN nucléaire contenu dans le liquide tampon est coloré par 10 µL de Iodure de propidium, marqueur fluorescent qui se fixe spécifiquement à l'ADN et de manière proportionnelle à la quantité d'ADN présente dans le noyau.

Composition du iodure de propidium :

- 50% de iodure de propidium
- 50% de solution mère de triton 10%

Composition de la solution mère de triton 10% :

- 5 mL triton
- 45 mL H_2O

Elle se conserve à 4 °C.

A l'aide d'une pipette, une homogénéisation du mélange par aspiration-refoulement est effectuée. Le liquide est ensuite récupéré et passé sur une membrane percée de pores d'un diamètre de 30 µm, découpée en carré de 1cm de côté et placée entre 2 embouts de pipette (cône 1 mL), et ainsi utilisée comme filtre.

Principe de l'analyse dans le cytomètre de flux

Pour les détails, se référer à : Di Nino, 2002.

Les paramètres standards ont été choisis pour ce type de manipulations (LL8, en type Dot Plot, détecteurs pour le signal d'entrée : FL2 A en abscisses, FL2 H en ordonnées, analyse en sortie des données : Dot histogram, en fonction de FL2 H en abscisses).

2.2. Approche phylogénique

Alors que très peu d'études ont été entreprises sur le polymorphisme génétique des élodées (Vanderporten *et al.,* 2000 ; Kadono *et al.,* 1997), nous nous proposons d'effectuer une étude par AFLP (Amplified Fragment Lenght Polymorphism) par électrophorèse capillaire pour analyser l'histoire de l'introduction des Elodées dans l'Est de la France, ainsi qu'en Europe, et les caractéristiques génétiques liées à la répartition géographique des espèces.

2.2.1. Récolte des échantillons

L'étude génétique a été réalisée sur des apex foliaires d'élodées. Pour optimiser la qualité de l'ADN extrait par la suite, le matériel récolté a été placé, sur site, dans des tubes Falcon de 50 mL remplis d'eau, eux-mêmes placés directement dans une glacière remplie de glace pillée (donc à l'obscurité et au froid). De retour au laboratoire, les échantillons ont été soigneusement lavés, afin de les débarrasser du périphyton (algues vertes…). Ils ont ensuite été stockés dans des falcons de 50 mL remplis d'eau et placés à 4 °C, à l'obscurité pendant 24 à 48 heures, afin de diminuer le nombre de polysaccharide contenus dans le fragment de plante pélevé. Cela a permis d'optimiser les réactions de PCR qui suivent l'extraction d'ADN.

Nous avons également mené cette étude sur des plants d'élodées qui présentaient des traits morphologiques rendant leur détermination difficile. Ces plants présentaient, par exemple, certains brins ayant les caractéristiques morphologiques d'*E. nuttallii,* et d'autres celles d'*E. ernstiae*.

2.2.2. L'AFLP par électrophorèse capillaire

2.2.2.1. Principe de l'AFLP

L'ADN d'élodée extrait des apex foliaires est digéré par des endonucléases de restriction (EcoRI et MseI). On obtient alors des fragments d'ADN avec des extrémités 5' sortantes, extrémités que l'on utilise pour liguer des séquences nucléotidiques connues, d'une longueur de 15 à 20 mères (les adaptateurs), nécessaires à la réalisation d'une amplification sélective de certains fragments digérés. Une première amplification dite présélective, ayant pour but d'augmenter le pool de fragments d'ADN avec adaptateurs, est d'abord effectuée. Ensuite, une seconde amplification, sélective cette fois-ci, est réalisée

avec une amorce marquée en fluorescence qui reconnaît le site EcoRI, et une amorce non-marquée qui reconnaît le site MseI.

Le marquage fluorescent permet la détection par un laser des fragments marqués qui ont été préalablement séparés les uns des autres par une migration dans un capillaire. Cela permet ainsi la recherche d'un polymorphisme.

2.2.2.2. Extraction d'ADN

Pour chaque échantillon, l'ADN est extrait d'un apex foliaire d'une longueur de 1 cm.

Les apex ont été broyés au mortier-pillon sous azote liquide.

Des essais de broyage dans un shaker (Mix Mill 300) ont été tentés : un apex est placé avec 2 billes d'acier d'un diamètre de 1 mm dans un tube eppendorf placé lui-même dans le shaker pour une durée de 2 fois 2 mn. Malheureusement, l'ADN a été dégradé par cette technique lorsqu'il était issu d'échantillons prélevés hors de la saison de repos de la plante. L'utilisation de ce type de broyage aurait pu être possible si tout le dispositif avait été placé en chambre froide, pour limiter la dégradation de l'ADN sous l'effet d'enzymes.

Après le broyage et une brève centrifugation, l'ADN a été extrait en accord avec le protocole du kit QIAGEN, DNeasy Plant Mini Kit. L'ADN a ensuite été repris par 100 µL (deux fois 50µL) de tampon AE du Kit.

La qualité de l'ADN obtenu a été contrôlée par migration (15 mn ,100 V) sur un gel d'agarose 0,8% (0.8 g d'agarose, 100 mL de tampon TAE 0.5X) par dépôt de 3 µL de chaque échantillon.

L'ADN extrait a été stocké à –80 °C.

<u>Remarque :</u>

Il est à noter que l'utilisation du kit PROMEGA, Wizard Genomic DNA Purification Kit, utilisé en accord avec le protocole fourni, n'a pas donné de bons résultats, ce qui était probablement dû à l'absence de colonne de purification. L'ADN extrait par ce Kit est dégradé et reste trop peu purifié.

2.2.2.3. Quantification de l'ADN et ajustement des concentrations

L'AFLP capillaire donne des résultats très fins. Afin d'avoir des résultats facilement interprétables par la suite, il a fallu quantifier l'ADN par spectrophotométrie (lecture de la DO à 260 nm), puis réaliser les dilutions adéquates en ajoutant le volume nécessaire de tampon AE (du kit d'extraction de l'ADN), pour avoir des concentrations relativement homogènes entre tous nos échantillons.

Pour cela, une lecture de la densité optique de 100 µL d'une solution d'ADN diluée 25 fois (5 µL d'ADN dilué dans 95 µL d'eau) a été réalisée à 260 nm dans une cuve en quartz (adaptée à ce faible volume).

La concentration d'ADN dans notre solution de départ à été déterminée comme suit :

$$\mathbf{C_{ADN} = A * 50 * FD}$$

Avec

$\mathbf{C_{ADN}}$: la concentration d'ADN dans la solution de départ (ng/µl),

A : la densité optique,

50 : le coefficient correctif appliqué lors de la lecture de DO pour de l'ADN double brin,

FD : le facteur de dilution de l'échantillon, ici égal à 100/5.

Les concentrations ont été ajustées, pour tous les échantillons, à **80 ng/µL**.

2.2.2.4. Digestion de l'ADN

L'ADN est digéré simultanément par deux endonucléases de restriction EcoRI et Tru9I (qui remplace MseI). En effet, nous préférons utiliser Tru9I car il crée les mêmes sites de restriction que MseI, en travaillant dans le même tampon qu'EcoRI. Cela permet ainsi d'avoir une digestion très efficace en une seule étape.

Séquence reconnue par EcoRI : **GAATTC**

Séquence reconnue par MseI : **TTAA**

La digestion se déroule dans un thermocycler à 37 °C pendant 3 heures, puis elle est arrêtée par passage 15 mn à 70 °C.

Un contrôle de la digestion est effectué par électrophorèse (15 mn 100 V) sur gel d'agarose 1,5% (1,5 g d'agarose, 100 mL de tampon TAE 0.5X) de 5 µL de la digestion.

L'ADN peut être stocké à –80 °C.

Solution de digestion utilisée pour 1 échantillon :

- 10 µL d'ADN issu de l'extraction
- 0,5 µL d'enzyme de restriction EcoRI (PROMEGA à 20 U)
- 0,5 µL d'enzyme de restriction True9I (5 U)
- 5 µL de Buffer M
- H_2O qsp 50 µL.

2.2.2.5. Ligation des adaptateurs

➢ Préparation des adaptateurs:

L'étape de digestion a créé des fragments d'ADN de différentes tailles, possédant à chacune de leur extrémité une séquence 5' sortante (AATTC pour EcoRI et TA pour MseI).

Pour pouvoir amplifier les fragments d'ADN sans connaître leurs séquences, nous fixons deux adaptateurs aux extrémités 5' sortantes précédemment créées par la digestion, un de chaque côté du fragment. Ces séquences connues permettent l'utilisation, lors de l'amplification de ces fragments, d'amorces de séquence complémentaires aux adaptateurs.

Chacun des deux adaptateurs est constitué de 2 simples brins qu'il faut apparier. L'hybridation des simples brins a lieu dans un thermocycler (2 mn 95 °C, 5 mn 65 °C, 5 mn 37 °C).

Séquence de l'adaptateur EcoRI :

CTCGTAGACTGCGTACC (40 pmol/µL)
AATTGGTACGCAGTCTAC (40 pmol/µL)

Séquence de l'adaptateur MseI :

GACGATGAGTCCTGAG (40 pmol/µL)
TACTCAGGACTCAT (40 pmol/µL)

Solution d'hybridation de l'adaptateur (pour EcoRI comme pour MseI):

- 12.5µL (à 40 pmol/µL) d'un des simples brins
- 12.5 µL (à 40 pmol/µL) du brin complémentaire
- H_2O qsp 50 µL.

➢ Ligation:

Une fois les simples brins hybridés, nos adaptateurs sont prêts à être ligués aux extrémités 5' sortantes de l'ADN. La réaction s'est déroulée à température ambiante pendant 3 heures.

La solution de ligation peut ainsi être conservée à –20 °C et pourra servir pour de nombreuses amplifications.

Solution de ligation (50µL finale) :

- 40 µL d'ADN digéré
- 1 µL d'adaptateur EcoRI
- 1 µL d'adaptateur MseI
- 5 µL de tampon 10X T4 DNA ligase
- 2 µL d'eau
- 1 µL de T4 DNA ligase (1 U/ µL).

2.2.2.6. Amplification présélective

A ce stade, l'ADN a été digéré par des endonucléases de restriction et ligué à des adaptateurs de séquence connus. Pour diminuer le bruit de fond, nous réalisons une amplification présélective avec des amorces à une base (sous-entendu 1 base de plus que la séquence des adaptateurs). Cela va augmenter le pool de fragments qui ont été digérés et ligués, en particulier ceux qui possèdent, à chacune de leur extrémité, la base supplémentaire qui est la seule à appartenir au génome de la plante.

Séquence des amorces présélectives :

EcoRI-**A** :GACTGCGTACCAATTC**A** (la base supplémentaire qui va s'apparier à l'ADN de la plante est ici le **A**)

MseI-**C** : GATGAGTCCTGAGTAA**C** (la base supplémentaire qui va s'apparier à l'ADN de la plante est ici le **C**)

Pour les amplifications nous utilisons un thermocycler (Biometra T3 thermocycler). Le principe de l'amplification repose sur la PCR (Polymerase Chain Reaction).

5 µL de cette amplification ont été contrôlés par une migration (100 V, 15 mn) sur gel d'agarose 1,5% (1.5 g d'agarose, 100 mL de tampon TAE).

Les 15 µL d'amplification présélective restants sont dilués 20 fois avec de l'eau afin d'avoir un stock assez conséquent pour réaliser de nombreuses amplifications sélectives.

Ce stock peut être conservé à –20 °C.

Le cycle PCR que nous avons déterminé comme étant le plus efficace est :

94 °C 2 mn

28 cycles de variation de température

94 °C 45 s
56 °C 45 s
72 °C 1 mn

72 °C 10 mn

4 °C ∞

Solution pour la PCR préselective (pour un échantillon, 20µL finale) :

- 2 µL de la solution de ligation
- 12,8 µL d'eau
- 2 µL de tampon PCR 10X sans Mg2+
- 1,6 µL de solution de MgCl2 (25 nM)
- 0,5 µL d'amorce présélective EcoRI-**A** (10 pmol/µL)
- 0,5 µL d'amorce présélective MseI-**C** (10 pmol/µL)
- 0,5 µL de dNTP Mix (10mM)
- 0,1µL de taq DNA polymérase (PROMEGA, 5 U/µL).

2.2.2.7. Amplification sélective

Grâce à l'amplification présélective, nous possédons un pool relativement important de fragments qui ont été amplifiés avec une base sélective.

L'amplification sélective va maintenant amplifier ces fragments en utilisant des amorces (EcoRI et MseI) à trois bases sélectives. EcoRI, marquée en fluorescence, permet un marquage moléculaire.

Nous avions à notre disposition quatre amorces fluorescentes (EcoRI-ANN) et huit amorces non-marquées (MseI-ANN). Les trente-deux combinaisons possibles ont été testées afin de ne retenir que les cinq paires d'amorces les plus adaptées au polymorphisme de l'espèce.

Les différents couples d'amorces utilisés sont:

E-A**GA** (marquage bleu)	avec	M-C**AC**
E-A**GA** (marquage bleu)	avec	M-C**AT**
E-A**TG** (marquage jaune filtre D)	avec	M-C**TT**
E-A**GT** (marquage jaune filtre C)	avec	M-C**TG**
E-A**TC** (marquage jaune filtre D)	avec	M-C**AG**

Le cycle PCR que nous avons déterminé comme étant le plus efficace est :

94 °C 2 mn
13 cycles de variation de température
94 °C 30 s
65 °C 30 s (-0.7 °C par cyc le)
72 °C 1 mn
23 cycles de variation de température
94 °C 30 s
56 °C 30 s
72 °C 1 mn.
72 °C 10 mn
4 °C ∝

Remarque :

La diminution de la température d'hybridation de 0,7 °C par cycle (lors des 13 premiers cycles de PCR), permet de commencer l'amplification avec des conditions très stringeantes et donc hautement spécifiques, puis de diminuer progressivement cette stringeance, afin d'obtenir un pool important de ces fragments amplifiés.

Solution pour la PCR sélective (pour un échantillon, 22 µL finale):

- 5 µL de produit d'amplification présélective
- 11.8 µL d'eau
- 2 µL de tampon de PCR 10X sans Mg2+
- 1,6 µL MgCl2 (25nM)
- 0,5 µL de dNTP Mix (10mM)
- 0,1 µL Taq DNA polymérase (5 U/µL)
- 0,5 µL de primer EcoRI-ANN (10 pmol/µL) (marqué en 5')
- 0,5 µL de primer MseI-CNN (10 pmol/µL)

Le marquage des amorces EcoRI en 5' est réalisé par un marqueur fluorescent détectable par le laser du séquenceur capillaire.

2.2.2.8. Collecte et analyse des données

➢ Collecte des données:

Une solution d'analyse, contenant le produit issu de l'amplification sélective, est placé dans un séquenceur capillaire (ABI prism 310 genetic analyser®).

Pour le detail du fonctionnement du séquenceur voir : Di Nino, 2002.

L'échelle de considération de la taille des pics a été fixée entre 50 et 400 paires de base. L'unité de distinction d'un fragment est une paire de base, on attribue donc la même taille aux fragments ayant moins d'une paire de base de différence.

Solution d'analyse au séquenceur :

- 0,5 µL (marquage bleu) ou 0.8 µL (marquage jaune) de produit de l'amplification sélective
- 12 µL de formamide déionisé
- 0,5 µL de marqueur de poids moléculaire Genescan500® (ROX®)
- Bien vortexer
- Chauffer à 95 °C pendant 2 mn
- plonger immédiatement dans la glace

Les échantillons peuvent alors être placés dans le séquenceur et le protocole d'analyse peut être lancé.

Taille (pb) des fragments dénaturés du marqueur de poids moléculaire Genescan500® (ROX®) :
35, 50, 75, 100, 139, 150, 160, 200, 250, 300, 340, 350, 400, 450, 490, 500

Paramètres de l'analyse :

- Longueur du capillaire : 30 cm
- Polymère: Performance Optimized Polymer, POP4 310 Genetic Analyser
- Température choisie pour le polymère : 65 °C.
- Courant électrique d'injection : 15000 V
- Durée de l'injection : 5 s
- Courant électrique de migration : 15000 V
- Puissance du laser : 9 mW
- Durée de la migration : 26 mn

Remarques:

Le fait de chauffer les échantillons à 95 °C va induire la séparation des deux brins d'ADN. La présence de formamide dans la solution, couplé au refroidissement rapide dans la glace, va empêcher le réappariement des 2 brins d'ADN. Ainsi les échantillons déposés dans le séquenceur sont sous forme de simple brin.

Un marqueur de poids moléculaire, constitué d'une quinzaine de fragments de taille et d'intensité connues, est ajouté à chaque échantillon analysé par le séquenceur. Il est utilisé par le logiciel de collecte des données comme référence, permettant ainsi d'étalonner, tout au long de la sortie des fragments, leur taille et leur intensité. Cela rend enfin possible la comparaison des échantillons entre eux, en superposant ensuite toutes les courbes des marqueurs de poids moléculaire.

➢ Analyse des données:

Nous avons utilisé le programme Genotyper pour comparer tous les profils électrophorétiques de tous les individus. Genotyper converti en gel virtuel les profils électrophorétiques obtenus, ce qui permet de créer une matrice binaire en fonction de la présence (1) ou de l'absence (0) de bande pour chaque poids moléculaire retenu (Di Nino, 2002). La matrice ne contient que les fragments pour lesquels les bandes électrophorétiques, et donc les pics, sont bien définies pour chaque individu.

La matrice binaire est ensuite convertie en matrice des distances moyennes entre les échantillons par le programme Cluster (PHYLIP package), en utilisant le coefficient de

Jaccard en mode UPGMA (Unweighted Arithmetic Average). Il en résulte un algorythme d'un arbre des distances, en format Phylip Drawtree, qui est exporté vers le programme Treeview (PHYLIP package), qui permet de réaliser le dendrogramme, permettant une analyse visuelle et rapide de la distance génétique entre les différents échantillons.

Remarque :

Tous les programmes utilisés pour l'analyse des données, issus du PHYLIP package sont disponibles gratuitement sur Internet à l'adresse :
http://evolution.genetics.washington.edu/phylip.html

2.3. Approche morphométrique

Après l'étude des caractères cytologiques et des marqueurs moléculaires, une étude morphométrique a été réalisée pour étudier la variabilité morphologique des élodées entre les continents, mais aussi en fonction des conditions environnementales. Cette méthode a été développée pour les élodées, testée et ajustée dans des études préliminaires (Di Nino, 2002).

2.3.1. Récolte des échantillons

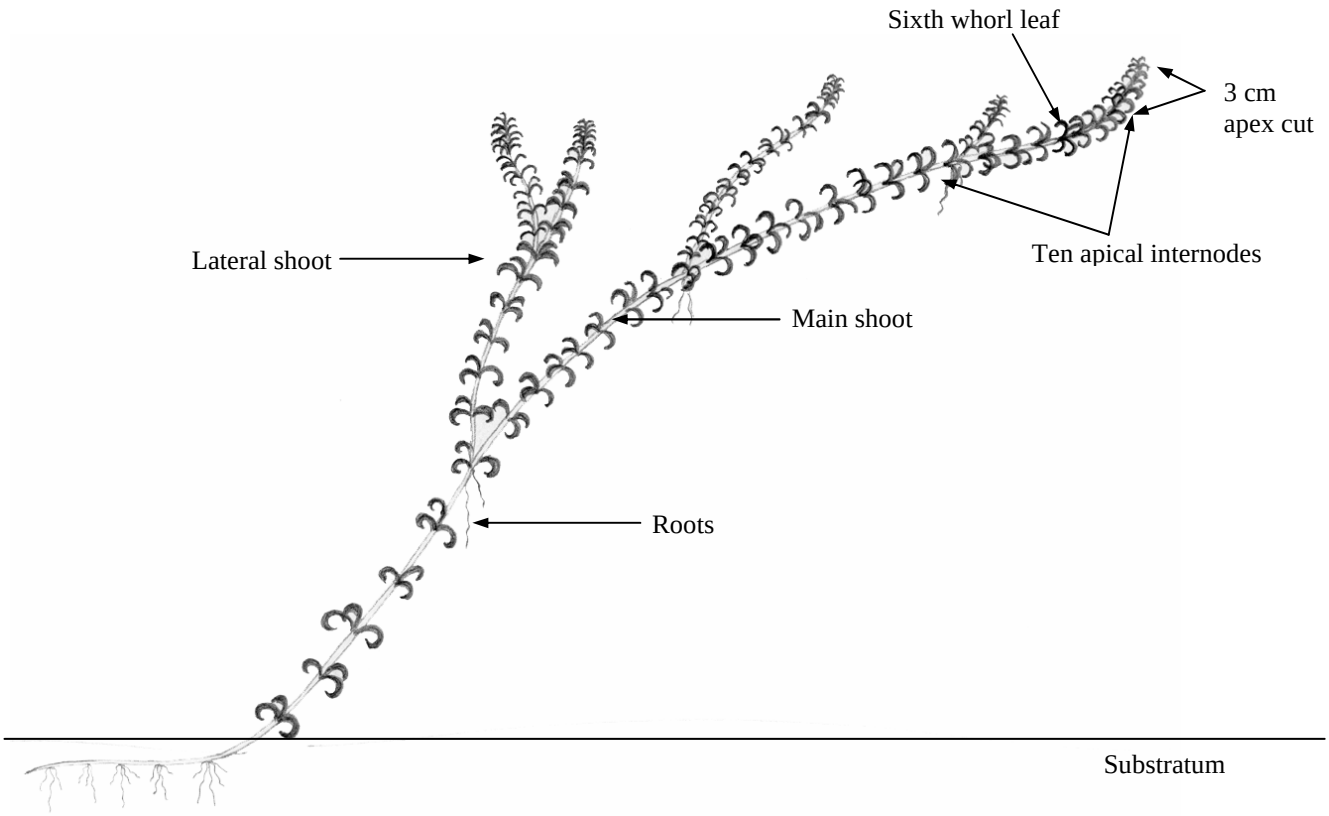
Sur chaque site, trente brins d'élodées sont récoltés de façon aléatoire par cueillette manuelle, sur une surface de 5 m^2.

Un protocole de récolte a été défini pour qu'un brin d'élodée soit défini comme une plante et non simplement une ramification qui se serait brisée. Ainsi, deux critères devaient être réunis : un apex entier et la partie basale du brin devait être enfouie dans le sédiment.

2.3.2. Traits morphologiques choisis

Trois caractères ont été pris en compte pour mettre en évidence des différences phénotypiques, sur trente brins, par site et par saison : les tiges, les entre-noeuds, les feuilles (Figure 10 ci-après). Les racines ont été éliminées de l'étude précédente pour leurs résultats trop aléatoires (Di nino, 2002).

Figure 10 : représentation des traits morphologiques choisis



Les tiges :

- Mesure de la longueur du brin principal (postulat : le brin principal est le brin le plus long)
- Nombre de ramifications sur le brin principal
- Mesure de la longueur des ramifications
- Détermination de la densité de la plante (sans les racines) par calcul du rapport :

longueur totale de tige (brin principal + ramifications) / poids sec du total des tiges

Les entre-noeuds :

Sur le brin principal, 3 cm d'apex ont d'abord été coupés, afin de standardiser les mesures. Ainsi, en sortant de la zone apicale, qui est en forte croissance, nous éliminons les artefacts apportés par des entre-noeuds trop jeunes et qui n'auraient pas atteint leur taille finale.

- Mesure de la longueur des dix entre-noeuds qui suivent les 3 cm d'apex éliminés du brin principal.

Les feuilles :

Les dix entre-noeuds précédents séparent onze verticilles de trois feuilles chacun.

Parmi les trois feuilles du sixième verticille, une feuille est prise au hasard, coupée puis fixée sur papier à l'aide d'un ruban adhésif transparent. Enfin, différentes mesures ont été réalisées sur cette feuille :

- Mesure de la largeur
- Mesure de la longueur
- Mesure de la surface

Procédure :

- Toutes les mesures ont été réalisées au laboratoire, à la règle, dans les 48 heures qui ont suivies la récolte des échantillons.
- En ce qui concerne la surface foliaire, les feuilles ont été numérisées, puis traitées par le logiciel Scion image (V 4.02), afin de déterminer leur surface par comparaison avec une gamme étalon.
- Les tiges ont été emballées dans un papier aluminium, séchées pendant 24 heures à l'étuve à 105 °C, puis pesées à la balance de préci sion.

2.3.3. Traitement des données

Les données, issues des mesures de traits morphologiques, constituent une importante base de données. On utilisera donc l'outil statistique pour analyser cette base de données et présenter les résultats.

L'analyse statistique a été réalisée à l'aide du logiciel Minitab 13.20, et Statistica 6.0.

-Tests statistiques utilisés :

Tout d'abord, une analyse descriptive des données a été faite, présentée sous forme de boîte à moustaches.

Ensuite, une analyse de la variance (ANOVA) a été réalisée pour mettre en évidence les différences entre les populations, ainsi que l'évolution dans le temps d'une même population.

Un classement des différentes variables analysées par ANOVA a été obtenu à l'aide du test de Bonferroni.

Toutefois, peu de paramètres mesurés vérifiaient les hypothèses du modèle linéaire (normalité des résidus, puis homogénéité de la variance). Des test non-paramétriques ont alors été utilisés, et plus particulièrement celui de Kruskal-Wallis qui compare les rangs moyens

entre deux populations par rapport à la variance des rangs de l'ensemble de la base de données. Des classements ont été obtenus par le test de comparaisons multiples dans le cadre de Kruskal Wallis (test semblable au test de Newmann Keuls) au seuil 5 %.

2.4 Réalisation et suivi d'un essai de gestion par arrachage manuel de E. nuttallii

2.4.1 Matériels et méthodes du suivi de l'arrachage manuel

Un essai d'éradication manuelle de *E. nuttallii* sur une station d'un ruisseau de la Réserve de Biosphère des Vosges du Nord a été réalisé en 2003 et en 2005. Un premier arrachage manuel des herbiers d'élodées a eu lieu en 2003 : en février sur deux zones E1 et E2, séparées l'une de l'autre par une zone tampon. Deux autres arrachages ont eu lieu respectivement en mai 2003 et en mars 2005 sur la zone E2.

Lors de chaque arrachage, la biomasse des herbiers a été mesurée. Un suivi physico-chimique et phytoécologique ont été réalisés de février à novembre 2003 et de mars à juin 2005. Des mesures de traits biologiques ont été réalisées mensuellement en 2003 et en 2005, sur 30 individus de *E.nuttallii* prélevés dans les deux zones qui ont subi un arrachage et dans une zone témoin colonisée par les élodées.

2.5 Liste des échantillons collectés pour les différentes approches

Continent	Pays	Zone géographique	Nombre de sites	Nombre de fixation pour l'approche cytologique	Approche Génétique (échantillons pour lesquels l'ADN a été extrait)	Approche morphométrique (Nbr de site, 30 échantillons par espèces et par site)
Europe	France	Alsace	23	50	33 (33)	11
Europe	France	Bretagne	3	3	3 (3)	3
Europe	France	Garonne	3	0	3 (3)	0
Europe	France	Lorraine	3	3	3 (3)	0
Europe	France	Rhône-Alpes	11	11	11 (11)	0
Europe	France	Vosges du Nord	11	50	13 (13)	6
Europe	Pologne	Opolski	3	3	3 (0)	0
Europe	Belgique	Namur	3	3	3 (3)	3
Europe	Suisse	Genève	3	1	3 (3)	1
Europe	Suisse	Lausanne	3	1	3 (3)	1
Europe	Suisse	Neuchâtel	4	10	4 (4)	1
Am du Nord	Canada	Quebec-Ontario	33	33	33 (31)	11
Am du Nord	Etats-Unis	Etat de New-York	25	25	25 (19)	13
		Total	128	193	140 (129)	39

Tableau III : Liste des échantillons collectés pour les différentes approches.

PARTIE IV

RESULTATS

IV. Résultats

1. Résultats de l'étude cytologique

1.1 Résultats de l'étude caryologique

1.1.1. Dénombrement chromosomique : résultats concernant les échantillons des Vosges, d'Alsace et de Suisse

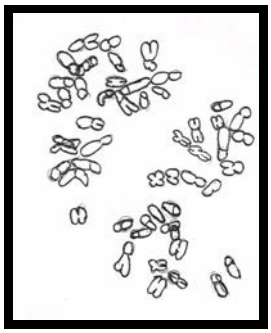
Compte tenu de l'incertitude présent dans la littérature concernant le nombre même de base pour cette espèce (Cook & Urmi-Konig, 1985), nous n'avons validé nos comptages qu'en cas de certitude, et non pas au chromosome près comme il est courant de faire.

En ce qui concerne les populations européennes, les racines ont été prélevées et prétraitées directement sur le terrain. Or, les apex racinaires des élodées ont montré une activité mitotique très faible. Nous avons réalisé 3 campagnes de terrain à différentes périodes de l'année, et à chaque fois très peu d'images de mitoses ont pu être observées. Une mise en culture des populations européennes d'élodées a alors été réalisée, afin de prétraiter des racines assez jeunes (2 cm de longueur). Les résultats ont été à peine supérieurs. Au final, 24 comptages ont été réalisés sur *E.canadensis* (8) et *E. nuttallii* (16), originaires de différentes régions (Alsace, Vosges, Suisse).

Aucun doute n'est possible pour chacun de ces dénombrements. A chaque fois, nous avons dénombré **52** chromosomes, que ce soit pour *E. canadensis* ou *E. nuttallii* (quelques exemples : Figure 11).

Par contre, nous n'avons jamais observé ni 24, ni 48, ni quelques autres nombre chromosomique présent dans la littérature (Cf. étude bibliographique précédente : II.1.5). Tous nos comptages, même ceux que nous n'avons pas validé du fait d'une quelconque incertitude, étaient proches de 52 chromosomes.

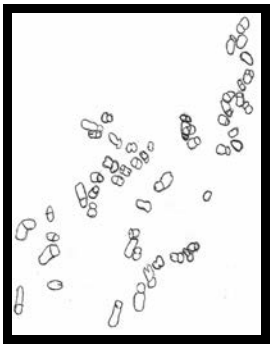
Figure 11 : Exemple de planches utilisées pour dénombrer les chromosomes.
Trois planches par espèce représentant des observations microscopiques de chromosomes d'élodées (X1200).

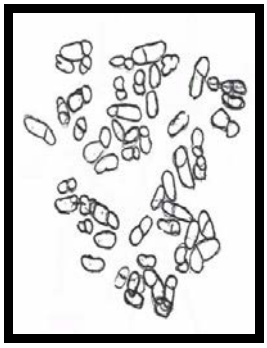

a

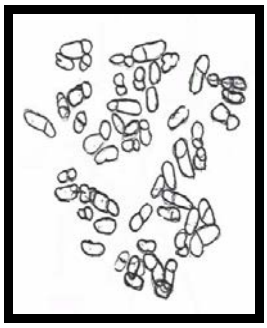
b

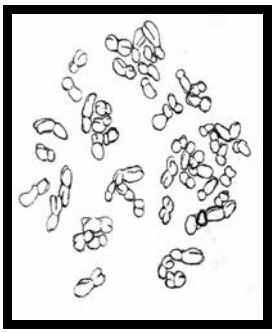
c

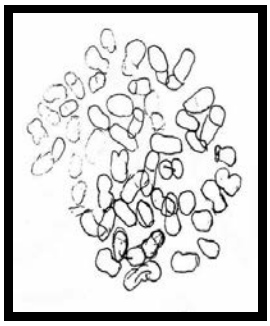
d


e


f


g


h


i

Légende

Dessin	Espèce	Station	Nombre de chromosomes
a	*Elodea canadensis*	R52 (Vosges du Nord)	52
b	*Elodea canadensis*	R37 (Vosges du Nord)	52
c	*Elodea canadensis*	A9 (Plaine d'Alsace)	52
d	*Elodea nuttallii*	R1 (Vosges du Nord)	52
e	*Elodea nuttallii*	W2 (Woëvre)	52
f	*Elodea nuttallii*	A2 (Plaine d'Alsace)	52
g	*Elodea nuttallii*	A1 (Plaine d'Alsace)	52
h	*Elodea nuttallii*	A5 (Plaine d'Alsace)	52
i	*Elodea nuttallii*	Lac de Neuchâtel (Suisse)	52

1.1.2. Résultats méthodologiques : réaction aux prétraitements

Deux techniques de prétraitement des racines ont été utilisées :

• La première, au 1-Bromonaphtalène, est la technique classiquement utilisée :
Un agent anti-mitotique agit sur le fuseau d'actine qui guide les chromosomes au plan équatorial de la cellule. Une fois le fuseau désorganisé, les chromosomes se retrouvent condensés mais répartis dans tout le cytoplasme, à condition d'effectuer un bon écrasement.

Cette méthode a fourni de belles images de chromosomes condensés et bien étalés dans le cytoplasme. Toutefois, les cellules présentaient très peu de divisions, si bien que seulement une ou deux images de division pouvaient être observées tous les dix écrasements.

• La seconde méthode, moins « conventionnelle », consiste à prétraiter les racines au froid (4 ℃, 12H). Le froid a un type d'action iden tique au 1-Bromonaphtalène : il désorganise les microtubules et permet aux chromosomes de se retrouver condensés sans être regroupés au plan équatorial.
Cette méthode a donné de nombreuses images de chromosomes condensés et repartis dans tout le cytoplasme.

Ainsi, sur des racines prélevées au même moment, mais prétraitées différemment, nous avons eu deux types de réponses:
- Avec le bromonaphtalène, les chromosomes sont mieux séparés, mais la fréquence d'observation d'image convenable est très faible.
- Tandis que par le prétraitement au froid, il y a eu un effet d'accumulation importante de divisions mitotiques, les divisions sont nombreuses (cinq ou six divisions par écrasement), mais moins bien séparées dans le cytoplasme.

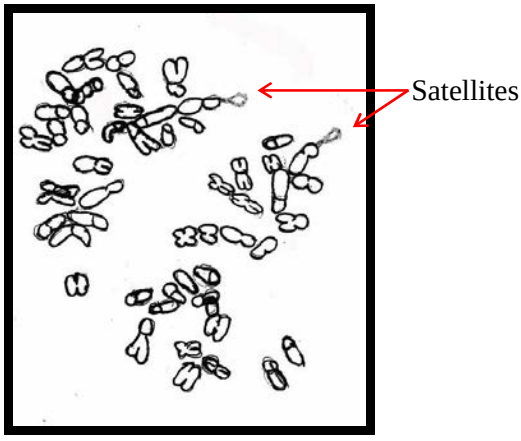
1.1.3. Particularités des chromosomes d' E. canadensis et E. nuttallii

Nous pouvons aussi noter quelques particularités morphologiques de ces chromosomes.

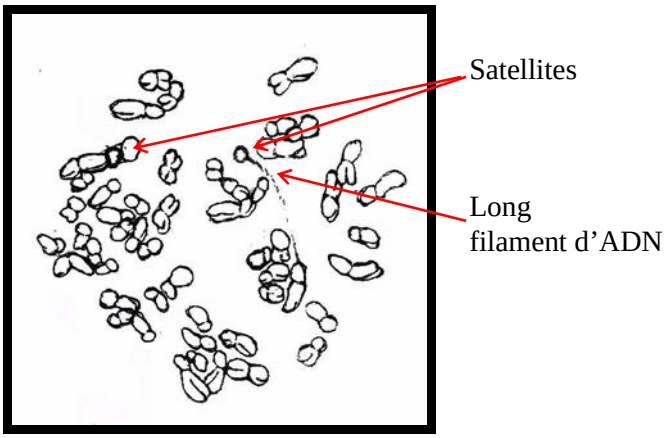
1.1.3.1. Les chromosomes satellites

Tout d'abord, des chromosomes satellites sont fréquemment observés, notamment pour *E. nuttallii.* Ces satellites peuvent facilement être comptés comme un chromosome à part entière du fait, d'une part de leur taille relativement proche de la taille des petits chromosomes de la cellule, et d'autre part de l'éloignement du chromosome auquel il est rattaché par un fin filament d'ADN décondensé. (Figure 12)

Figure 12: Les satellites chez *Elodea nuttallii*
Représentation d'observation microscopique (X1200)
Les préparations, surcolorées par de l'acétate de Fer en excès, ont permis de visualiser le filament d'ADN qui relie les chromosomes aux satellites.



Deux satellites identiques sur deux chromosomes homologues.

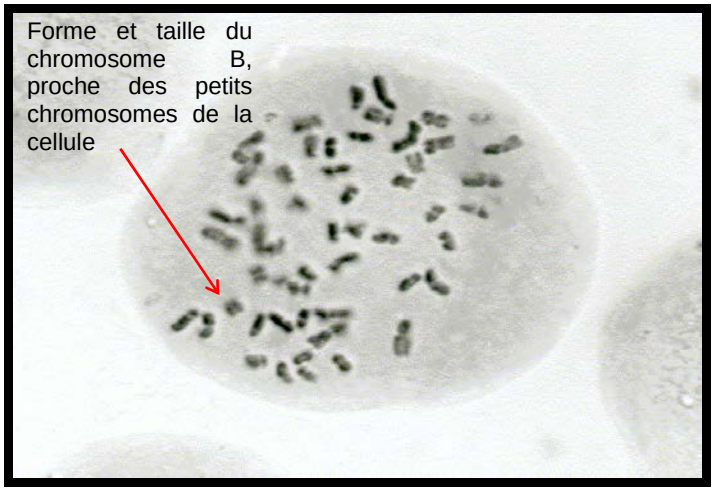


Ici, l'un est éloigné de son chromosome l'autre est plus proche.
On visualise bien la présence du filament d'ADN entre le satellite et le chromosome.

1.1.3.2. Le chromosome B

Ensuite, un chromosome B est régulièrement présent, notamment chez *E. canadensis.* Véritable chromosome surnuméraire, il ne porte aucune information vitale étant donné que les plantes qui n'en présentent pas ne se portent ni mieux, ni moins bien (Figure 13).

Figure 13 : Visualisation du chromosome B
Photographie d'une cellule d'*E. canadensis*, pré-traitée au bromonaphtalène et colorée au Carmin acétique et acétate de Fer.



Observation de 52 chromosomes + le chromosome B

1.1.4.. Résultats de l'étude des populations indigènes

Il n'a pas été possible de réaliser l'étude cytologique des populations nord-américaines malgré les 58 fixations réalisées. Tout d'abord parce qu'il a été impossible de maintenir en culture les populations, ce qui est étonnant compte tenu de son fort potentiel de prolifération. Ensuite, il y a eu très peu de croissance racinaire chez les populations qui se sont maintenues, et aucune image exploitable n'a pu en être tirée.

1.2. Résultats de l'étude cytométrique

L'homogénéité du nombre de chromosomes à plus grande échelle a été réalisée par cytométrie de flux sur des échantillons de population des Vosges, d'Alsace et de Suisse. Certaines observations chromosomiques montraient une différence de contrastes de la coloration, et l'hétérochromatie des chromosomes était différente d'une espèce à l'autre. Afin de déterminer si la quantité d'ADN est similaire entre ces différents échantillons, bien que le nombre chromosomique soit identique, nous avons utilisé la Cytométrie de Flux.

La cytométrie de flux a pu être utilisée y compris sur les sites d'Alsace, des Vosges et de Suisse qui n'ont pu avoir une numération chromosomique précise.

Aucune variation significative n'a été observée d'une espèce à l'autre parmi les échantillons d'Alsace, des Vosges et de Suisse par cette technique. (Figure 14 ci dessous, Tableau IV).

Figure 14: Sortie écran de la cytométrie de flux
Mesure de la quantité d'ADN sur 20000 noyaux

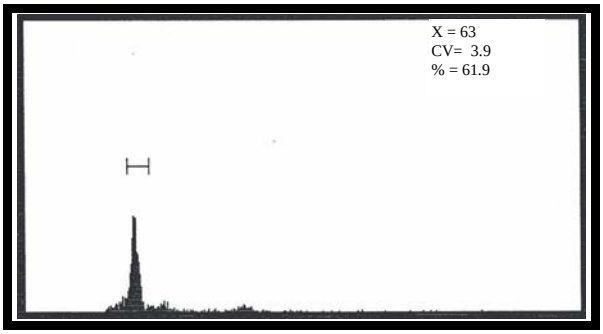


Tableau IV: Valeur numérique de la cytométrie de flux

Nom	Quantié d'ADN relative
E. canadensis	61 à 63
E. nuttallii	61 a 63

1.3. Conclusion de l'étude cytologique

Nos résultats montrent tout d'abord un nombre constant et unique de chromosomes de 52, aussi bien chez *E. nuttallii* que chez *E. canadensis* ; que ce soit en France, comme dans les pays limitrophes. Ce qui donnerait un nombre de base de 13 chromosomes. Des chromosomes avec des satellites ont souvent été observés, notamment pour *E. nuttalii*. De plus, un chromosome B est régulièrement présent notamment chez *E. canadensis*. Véritable chromosome surnuméraire, il ne porte aucune information vitale étant donné que les plantes qui en présentent ne diffèrent en rien des autres plantes qui ne le possèdent pas.

Ensuite, nos expériences mettent aussi en évidence un phénomène assez curieux : la croissance en culture d' *E. canadensis* et *E. nuttallii*, espèces compétitives et adaptées à des variations trophiques importantes, s'est révélée être très difficile, notamment pour les échantillons prélevés sur les sites d'origine (Etats-Unis et Canada). En effet, même les plus vigoureux d'entre eux ne se sont maintenus que quelques mois, sans montrer aucun signe de croissance.

Enfin, nos résultats obtenus sur les échantillons européens sont originaux et infirment les données bibliographiques. En effet, selon Cook et Urmi-König (1985), *E. nuttallii* serait une espèce soit diploïde soit triploïde, avec des populations aneuploïdes ; et le nombre de chromosomes des populations d'*E*. *canadensis* serait constant en Europe (2n = 48). D'après la littérature, le nombre de chromosomes de base chez *E. nuttallii* varie de 8 à 12, et le nombre de chromosomes des populations d'*E. nuttallii* varie selon les pays (2n = 32, 42, 44 aux USA, 2n = 48 en Angleterre, 2n = 44 à 56 en Suisse, 2n= 56 en France). Mais des erreurs de comptage se sont certainement produites (Löve & Löve, 1961 ; Cook & Urmi-König, 1985) et peuvent s'expliquer par la taille importante des satellites, relativement proche de la taille des petits chromosomes et par l'éloignement du chromosome auquel il est rattaché par un fin filament d'ADN décondensé. De plus, la présence régulière d'un chromosome B de taille importante chez *E. canadensis* peut conduire également à des erreurs de comptages.

2. Résultats de l'approche phylogénique

2.1. Résultats méthodologiques de l'étude génétique par AFLP capillaire

L'AFLP par électrophorèse capillaire a eu lieu au Laboratoire de Botanique Evolutive de Neuchâtel, avec les précieux conseils du Docteur Yong-Ming YUAN et du Docteur Roberto GUADAGNUOLO.

2.1.1. Extraction d'ADN

L'AFLP nécessite que l'ADN soit de bonne qualité.

Les élodées prélevées à la fin de l'automne (fin Novembre pour les Vosges du Nord), puis congelées à - 20 °C pour en extraire l'ADN déb ut Janvier, ont montré une extraction d'ADN de bonne qualité, ainsi qu'une reproductibilité impressionnante pour toutes les étapes qui conduisent à l'électrophorèse capillaire, se traduisant par des profils électrophorétiques fortement similaires entre les feuilles et les racines d'un même individu (95%). Les feuilles présentant tous les pics des racines plus quelques pics spécifiques. Ces différences provenant de la présence d'ADN chloroplastique dans les feuilles, puisque l'on travaille sur l'ADN total de la plante. De plus, les profils électrophorétiques entre deux apex foliaires d'un même individu ont montré une parfaite similarité (100%).

Par contre, les élodées prélevées fin Mai (Woëvre et Alsace), puis congelées à - 20 °C pour en extraire l'ADN début Juillet, ont d onné des résultats inexploitables. En effet, l'ADN des élodées prélevé à cette saison est fortement dégradé par la congélation/décongélation, comme l'indique la présence des nombreux smirs sur le gel d'agarose (Figure 15). Cette observation a été vérifiée en comparant l'extraction d'ADN entre deux fragments d'une même plante, l'un congelé pendant 12 heures, l'autre conservé dans de l'eau à température ambiante. L'ADN du premier était dégradé, tandis que l'échantillon frais a permis d'extraire un ADN en parfait état (Figure 16).

Figure 15: ADN dégradé des échantillons Alsaciens dénaturés par la congélation.
Photo d'électrophorèse sur gel d'agarose 0.8%, migration 80V, 10mn.

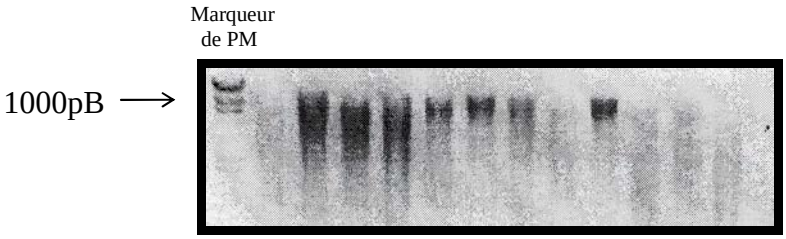
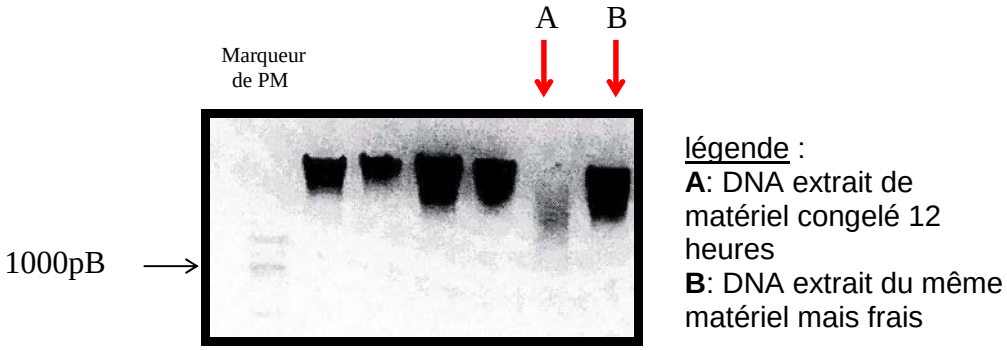
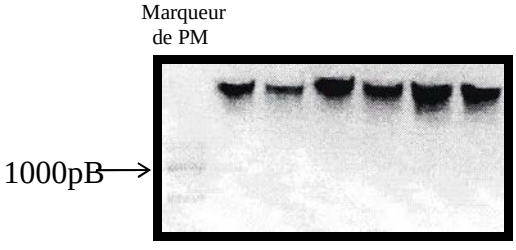


Figure 16: Comparaison de la qualité de l'ADN, avec et sans congélation du matériel.
Photo d'électrophorèse sur gel d'agarose 0.8%, migration 80V, 20mn.



Cette expérience nous montre que les plants d'élodées ne supportent pas la congélation/décongélation en période de croissance. L'extraction devant alors être réalisée rapidement sur du matériel frais. Ainsi, nous pouvons dire que cette technique est fiable, à condition d'avoir un ADN de bonne qualité (Figure 17).

Figure 17: Exemple de vérification d'une extraction d'ADN sur du matériel frais.
Photo d'électrophorèse sur gel d'agarose 0.8%, migration 80V, 20mn.



2.1.2. Digestion de l'ADN

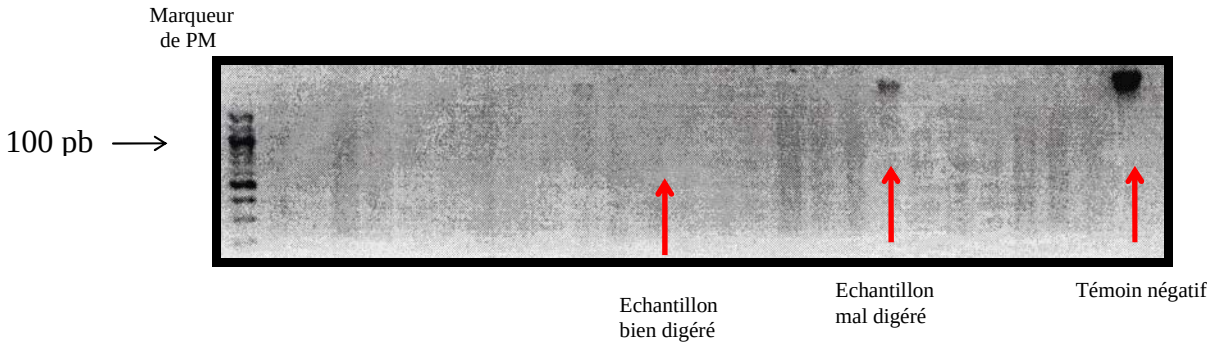
Une fois que nous sommes en possession d'un ADN de qualité, cet ADN est digéré par les deux enzymes de restrictions, EcoRI et Tru9I.

Sur un gel d'agarose, nous avons vérifié la qualité de la digestion (Figure 18):

Pour les échantillons complètement digérés, on ne voit plus que de légers smirs, correspondant à un ADN coupé en de nombreux fragments de tailles différentes.

Pour les échantillons mal digérés, une forte bande de haut poids moléculaire est encore visible, il faut alors refaire la digestion pour ces échantillons.

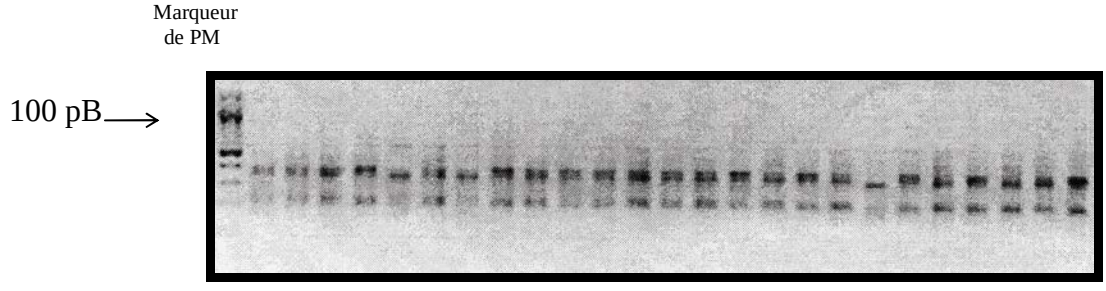
Figure 18: Exemple de la digestion de l'ADN.
Photo d'électrophorèse sur gel d'agarose 0.8 %, migration 80V, 20mn



2.1.3. Amplification présélective

L'ADN étant digéré puis ligué, nous pouvons alors augmenter le pool des fragments digérés par une amplification présélective, qui utilise comme amorce les oligo-nucléotides ligués à l'étape précédante, plus une base qui appartient spécifiquement à l'ADN digéré de la plante. Sur un gel d'agarose, nous avons vérifié la qualité de cette amplification présélective, qui est aussi le témoin du bon déroulement de la ligation (Figure 19). Alors que pour la digestion, l'ADN n'est visible que sous forme de smirs, représentants toute une gamme de tailles de fragments, nous pouvons observer cette fois-ci l'amplification de certains de ces fragments sélectionnés. Les profils semblent relativement similaires entre tous les échantillons.

Figure 19: photo de la migration par électrophorèse sur un gel d'agarose (1.5%)
des produits issus de l'amplification préselective



2.1.4. Amplification sélective

La vérification d'une bonne amplification sélective ayant été faite, nous amplifions nos échantillons, cette fois-ci de façon plus sélective. La séquence de l'adaptateur est utilisée comme amorce, de chaque coté du fragment, plus trois bases spécifiques de la séquence ADN de la plante. La première de ces trois bases est celle qui a été utilisée pour l'amplification présélective. Les deux varient selon les couples de primer utilisés.

L'amplification sélective est l'étape décisive. Elle met en évidence les problèmes qui auraient pu intervenir pendant les manipulations précédentes (digestion, ajustement des concentrations de chaque échantillon à une même valeur, ligation, amplification présélective et sélective). Quand toutes les étapes précédentes ont bien été réalisées, nous devons obtenir entre quarante et cent trente pics d'électrophorèse par échantillon et par couple utilisé. Les pics doivent être bien marqués (pointus et non pas arrondis), afin que la taille qui correspond à ce fragment ne s'étale pas sur une trop grande gamme de poids moléculaires différents. Enfin, les différents pics doivent avoir une intensité suffisante pour pouvoir être différenciés du bruit de fond.

Ainsi, les cinq couples que nous avons retenus, sont :

E-A**GA**	(marquage bleu)	avec	M-C**AC**
E-A**GA**	(marquage bleu)	avec	M-C**AT**
E-A**TG**	(marquage jaune filtre D)	avec	M-C**TT**
E-A**GT**	(marquage jaune filtre C)	avec	M-C**TG**
E-A**TC**	(marquage jaune filtre D)	avec	M-C**AG**

Ils amplifient tous environs une centaine de fragments de tailles différentes. Leur bonne intensité reflète une bonne amplification du matériel, de plus, ils sont étroits, reflet de la qualité de l'ADN extrait.

2.2. Résultats de l'étude génétique

Pour analyser l'histoire de l'introduction des Elodées, une étude par AFLP (Amplified Fragment Lenght Polymorphism) par électrophorèse capillaire a été réalisée sur 140 échantillons, parmi lesquels 11 échantillons n'ont pas pu être analysés, suite à des problèmes de conservation (problème de transport, ou de maintien en culture) ayant conduit à une extraction d'ADN de mauvaise qualité et donc inexploitable.

La diversité génétique des caractères obtenus a été comparée :

1. entre des populations de *E. canadensis* et *E. nuttallii* d'Amérique du Nord et des populations européennes. Les résultats sont présentés et discutés dans la publication ci-jointe.
2. entre des populations d'*E. nuttallii* et *E. canadensis* issues de sites où ces deux espèces cohabitent,
3. entre des populations issues de 3 secteurs différents étudiés en France (Vosges, Alsace, Lyon),

2.2.1. Résultats de l'étude de la variabilité génétique entre des populations nord-américaines de E. canadensis et E. nuttallii et des populations européennes

2.2.1.1. Article en préparation pour soumission à BMC Evolutionary Biology.

Genetic diversity of *Elodea* species in Europe as compared to native populations in North America.

Abstract

Background: *E. nuttallii* (Planch.) St John, *E. canadensis* Michaux are aggressive North American aquatic macrophyte species. *E. canadensis* and *E. nuttallii* were accidentally imported in Europe in the 19th and 20 th century respectively where they rapidly became invasive in all Europe. As a first steps towards understanding the causes and mechanisms of *Elodea* invasion, genetic structure of these two *Elodea* species was investigated in European and American freshwaters, using amplified fragment length polymorphism (AFLPs) techniques. In total, 129 samples were analysed using five AFLP primers combinations which generated 260 polymorphic bands.

Results: The AFLP patterns showed a high genetic variability for *E. nuttallii* and *E. canadensis* in their native and in their introduced area. Although, according to the literature only few female plants of *E. nuttallii* and *E. canadensis* were introduced in Europe, European populations exhibited surprisingly high among-population differentiation for population recently established (i.e. in Rhône region, France), they exhibit different genetic variability than older ones (i.e. in the Northern Vosges and In the Alsatian region, France). Population of the two species established before the 80's showed that band frequencies of markers could vary considerably between native and introduced populations, which may have been caused by a genetic drift after sequential bottlenecks, suggesting a scenario of single introduction source of *Elodea* species.

Conclusions: These results suggest that curently, new introductions of *Elodea* species occurred in European freshwaters, including plants from a mixture of sources, in contrast to the invasion of *Elodea* species before the 80's, where only few plants were introduced from a single introduction source.

Background

Biological invasions are now recognized as part of human-induced global change. They pose major threats to global and local biodiversity, ecosystem functioning, agriculture, fisheries and public health (Vitousek *et al.,* 1997). Human activities promote bio-invasions by being worldwide efficient dispersal agents, and they may also facilitate establishment of introduced species by altering native habitats, making them more prone to invasions (Williamson, 1996). Although understanding of bioinvasions requires interdisciplinary studies, they have been studied mainly by population and community ecologists, receiving little attention from evolutionary biologists (Lee, 2002). The success of invasive species may therefore depend on their ability to evolve in response to their new environments. For example, the Evolution of Increased Competitive Ability hypothesis stipulates that because introduced species escape many of their specialist enemies in moving to new areas (Keane & Crawley, 2002; Maron *et al*., 2004), they can then reallocate resources saved from defence to growth or reproduction (Blossey & Nötzold, 1995*).*

Genetic variability is required to permit an adaptive response of the introduced species to the new selective regime imposed by the invaded environment. However, introductions usually consist of a small number of founders, resulting in lower genetic variability in introduced populations compared to native ones (Nei *et al*., 1975). Losses of genetic diversity have indeed been detected both at selectively neutral markers (e.g. Villablanca *et al*., 1998; Amsellem *et al*., 2000; Estoup *et al*., 2001) and at loci under selective pressures (e.g. Eckert *et al*., 1996; Giraud *et al*., 2002). Colonization following introduction can involve sequential bottlenecks that would further reduce genetic diversity (Amsellem *et al*., 2000 ; Clegg *et al*., 2002 ; Estoup & Clegg, 2003 ; Estoup *et al*., 2004). Nevertheless, invasive species seem to be able to rapidly adapt to the new conditions they face (reviewed in Reznick & Ghalambor, 2001; Stockwell *et al*., 2003) when introduced (e.g. Lee, 1999 ; Kinnison *et al*., 2001) as well as when expanding their range.

Several different explanations, depending on the characteristics of the introduced species, the invaded environment and the invasion history, have been invoked to resolve this apparent paradox (Frankham, 2005). First, adaptation may not always be a prerequisite for successful establishment of introduced populations (e.g. *Caulerpa taxifolia* in the Mediterranean Sea, Phillips & Price, 2002). Second, rapid population expansion sometimes occurs just after introduction, retaining genetic diversity (e.g. Zenger *et al*., 2003) and facilitating later adaptation to local environment. Third, polyploidization and hybridization phenomena may rapidly produce novel diversity in the introduced area (Ellstrand & Schierenbeck, 2000). Finally, multiple introductions may generate high level of genetic diversity in the introduced range (Neuffer & Hurka, 1999; Maron *et al*., 2004), sometimes higher than in the native range (Kolbe *et al*., 2004). Despite their importance for investigating evolutionary dynamics of bio-invasions, few studies to date have assessed the genetic diversity and structure in introduced populations and compared them to those in their native range (but see Giraud *et al*., 2002 ; Kolbe *et al*., 2004; Maron *et al*., 2004).

Native to temperate North America, *Elodea canadensis* Michaux and *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St John was first introduced in Europe in 1836 and in 1939 respectively. Only female plants and clonal reproduction were observed in Europe (Cook & Urmi-König, 1985). The two *Elodea* species have rapidly become invasive in many lakes, ponds and streams in Europe (Cook & Urmi-König, 1985). *E. nuttallii* seems to be actively spreading in many parts of Europe and appears to be replacing *Elodea canadensis* Michaux in many localities (Simpson, 1988 ; Thiébaut *et al.*, 1997 ; Barrat-Segretain, 2001 ; Tremp, 2001).

Only genetic investigations of the *E. nuttallii* populations have been performed in Belgium and North of France (Vanderpoorten *et al.,* 2000). Despite their importance for investigating evolutionary dynamics of bio-invasions, no study to date have assessed the genetic diversity in introduced and native populations of *Elodea* species and compared them. Here, we compare genetic diversity between North American native and European introduced populations of *Elodea* species to elucidate whether European populations have a single or multiple North American source(s). Towards understanding the mechanisms of *Elodea* invasion, we addressed more specifically the following questions: (i) Are there differences in genetic diversity among European and North American populations? (ii) Do European populations originate from a single or multiple North American sources? (iii) Do most recently established French populations (i.e. in Rhône region) exhibit similar genetic variability than older ones (i.e. in theNorthern Vosges and in the Alsatian region)?

Results and Discussion

After pooling the date from the five AFLP primer combinations used for analysis, a total of 260 polymorphic bands were scored among the 129 plants sampled. These fragments were ranging from 75 bp to 500 bp, with an average of 143.5 bp. The average number of DNA markers per plant and per primer pair was 54. The *Eco*RI-AGT and *Mse*I-CTG combination gave the smallest number of markers (43) and the *Eco*RI-AGA and *Mse*I-CAT combination gave the largest number (58). A pairwise matrix of genetic similarities among all the plants studied was obtained. The relationships among the 28708 fragments are shown by the dendrogram (Fig. 1). For five primer combinations, a marker was shared on average by 41.8 % of the plant and they were shared from 2.3 % to 90.6 % of the plant.

Molecular phylogenies in plants are traditionally based on chloroplast DNA sequence variation. If this approach has proved to be very powerful at the family level through the sequencing of coding regions, the low evolutionary rate of these sequences limits the power of cpDNA at the genus or species level. The most common alternative is the sequencing of the internal transcribed spacer (ITS) of 18S-25S nuclear ribosomal DNA (Baldwin, 1992). More recently, when both cpDNA and ITS sequencing failed in resolving phylogenies, the amplified fragment length polymorphism (AFLP) approach had the potential to solve such difficulties, particularly among closely related species, or the intraspecific level (Xu & Sun, 2001). For example, using a similar AFLP approach Miyashita et al. (1999) obtained an average value of 83.10 % of all fragments shared between 38 ecotypes of *Arabidopsis thaliana*, while analysing AFLP somaclonal variation Polanco & Ruiz (2002) obtained an average value between 99.41 % and 99.97 % in *Arabidopsis thaliana* plants regenerated from calli.

Genetic diversity of Elodea species in European and North American populations

High genetic variability was established in North America and in Europe for the two species. Band frequencies of markers could vary considerably between native and introduced populations of the two *Elodea* species. These results contrast with most previous plant invasion studies that detected a reduced genetic diversity within introduced populations (e.g. Husband & Barrett, 1991 ; Amsellem *et al*., 2000) or found no clear differences (e.g. Neuffer & Hurka, 1999; Maron *et al*., 2004). A few studies on plant invasions however, also demonstrated an increase in genetic variability in the introduced range (Squirell *et al*., 2001 ; DeWalt & Hamrick, 2004 ; Bossdorf *et al*., 2005).

Do European populations originate from a single or multiple North American sources?

If European populations had come from a single source population in North America, one would have expected a reduced genetic variability in Europe compared to native populations. Introduced populations indeed generally loose some rare alleles because of the genetic bottleneck occurring at introduction (Nei *et al*., 1975). Although, according to the literature only few female plants of *E. nuttallii* and *E. canadensis* were introduced in Europe,

In some particular area, European populations exhibited surprisingly high among-population differentiation. These results suggest that the European invasive populations include plants from mixted sources. New introductions of *Elodea* species occurred in European freshwaters. In European region, the presence of these aquatic plants can result from multiple events. Multiple introductions may generate high level of genetic diversity in the introduced range (Neuffer & Hurka, 1999 ; Maron *et al*., 2004), sometimes higher than in the native range (Kolbe *et al*., 2004).

Do most recently established French populations (i.e. in Rhône region) exhibit similar genetic variability than older ones (i.e. in the Northern Vosges and in the Alsatian region)?

Samples originated from different French catchments were investigated. We have established a genetic polymorphism among the populations of *Elodea nuttallii* and of *E. canadensis* introduced in France. This is congruent with the genetic *E. nuttallii*'s study of Vanderpoorten et al. (2000). Most recently established French populations (i.e. in Rhône region) exhibit higher genetic variability than older ones (i.e. in the Northern Vosges and in the Alsatian region), it suggests that the recently French introduced populations result from mixt of different native populations and that they may not be at migration–drift equilibrium, in contrast to our AFLP studies on *E. nuttallii* and *E. canadensis* in Northern Vosges and in the Alsatian region that detected a

reduced genetic diversity and a genetic drift as is it expected after sequential bottlenecks from a single source population. These older French population of Elodea shared between 98 % and 100 % of all AFLP markers. The possibility that such a variation was due to artefactual results is very low as the experimental procedures were repeated in order to confirm the changes observed. Hence *E. nuttallii* and *E. canadensis* plants showed a high identity and this result suggests that the little genetic variation in each *Elodea* species in the Northern Vosges is somaclonal, and that the reproduction in these area is only vegetative.

Conclusions

Our results are consistent with a scenario of single introduction source of few plants for each *Elodea* species in European region concerning the introduction of populations present before 1980's.

Our results suggest that nowadays, expansion of *Elodea* species in Europe is the result of new and multiple sources of introduction, followed by colonization of new areas like Rhone-Alpes, Bretagne and Aquitaine in France or lots of lake in Belgium.

Invasion capacity may be influenced by the balance between sexual and clonal reproduction. The relative importance of sexual versus clonal recruitment may vary among populations of clonal plants because asexual reproduction allows populations to persist in habitats or regions where sexual reproduction cannot occur: for example, Europe across which the dioecious *Elodea nuttallii* has spread. Moody & Les (2002) clearly demonstrated that in North America invasive watermilfoil populations have resulted from hybridization between non-indigenous and native species. They suggest that invasiveness in these aggressive aquatic plants may be linked to heterosis maintained by vegetative propagation. In the case of *Myriophyllum* species and of *Elodea nuttallii*, molecular data stress the very high performance of the vegetative reproduction.

Further, our study provides an interesting solution to the paradox outlined by Frankham (2005), that introduced species are able to invade their new environment despite expected reduced genetic diversity. In the case of the invasion of Elodea spieces in France, no actual loss of genetic diversity has been detected in the new population appared since 1990's. In contrast, within-population diversity is even higher in introduced populations than in source populations. More studies comparing genetic characteristics of native and introduced populations of invasive species are needed to get more insights into the genetic changes that accompany bio-invasions (Hierro *et al*., 2005).

Methods

Study area

For a representative comparison of North American and European regions, a total of 129 population samples were visited. Within each region, the populations were sampled according to a geographical gradient (samples were distributed evenly in the East-West and South-North areas of each sampling region). The populations were distributed in four main regions in two continents: 79 European populations were located in France (66), Switzerland (10) and Belgium (3), while 50 North American populations were located in Canada and the United States (31 sites in Quebec and 19 in New York State).

The distribution of the aquatic plants in North America and in Europe has been documented in the literature. A study of a herbarium sample of *Elodea nuttallii* was undertaken to document localization in Canada (Montreal, Quebec) and in the USA (Albany, New York State) and to determine the taxonomic criteria for distinguishing *E. canadensis* and *E. nuttallii* in North America. In North America, *E. nuttallii* is concentrated around the St Lawrence Valley, the Great Lakes, and the Pacific West Coast, but is more common further south. *Elodea nuttallii* is listed in southern Ontario (Argus & White, 1977), southern British Columbia and southern Quebec (Bouchard *et al.,* 1983). Historically there has been much confusion regarding the classification of the species *Elodea* in North America (Catling & Wojtas, 1986 ; Cook & Urmi-König, 1985).

AFLP analysis

AFLP analysis is essentially a combination of restriction fragment length polymorphism and PCR amplification. Following restriction enzyme digestion of DNA, a subset of the resulting restriction fragments is selected with specific primers for PCR amplification. The short time required to assay a large number of loci is a major advantage of AFLP over other molecular markers. One plant of *E. nuttallii* or and of *E. canadensis* from each of the 129 sites were subjected to AFLP analysis using five primer combinations. *Egeria densa* was analyzed by AFLP to make the outgroup for the genetic studies.

Molecular characterization

DNA extraction

Total genomic DNA was isolated from one apex of each plant frozen in liquid nitrogen and homogenized to a fine powder using a mortar under liquid nitrogen. DNA was extracted using the QIAGEN Dneasy Plant Mini Kit, according to the manufacturer's instructions. Each DNA sample concentration was adjusted to 80 ng.μL^{-1}. The quality of the DNA was checked by electrophoresis with staining by ethidium bromide. All samples used in the study had high-quality DNA as indicated by the lack of significant degraded (low molecular weight) DNA in the sample.

AFLP protocol

DNA was digested to completion with restriction enzymes *Eco*RI and *Mse*I. The reaction was performed in a single tube for 3 h at 37 °C. The ligation rea ction of *Eco*RI and *Mse*I site-specific double-stranded adaptors was performed in a single tube for 3 h at room temperature. Pre-selective amplification of template DNA was carried using *Eco*RI-A, *Mse*I-C and Taq DNA polymerase was carried for 28 cycles on a thermocycler following cycling program: 94 °C during 45 s for denaturation, 56 °C during 45 s for annealing and 7 2 °C during 1 mn for extension. After a 10 x dilution, a selective amplification was performed in a thermocycler using *Eco*RI-ANN labelled primers and MseI-CNN unlabelled primers following cycling program: firstly 13 cycles at 94 °C during 30 s for denaturation, 65 °C during 30 s for annealing and 72 °C during 1 mn for extension, (for each of the first 13 cycles the annealing temperature decreased by 0.7 °C), secondly 23 cycle s of 94 °C during 30 s for denaturation, 56 °C during 30 s for annealing and 72 °C during 1 mn for extension. The PCR products of selective amplifications were separated by capillary electrophoresis on an ABI Prism 310 Genetic Analyser and detected by fluorescence as the *Eco*RI site-specific primers were labelled with yellow (NED), blue (FAM), or green (JOE) fluorescent dyes. An internal size marker, Genescan Rox-500 (35–500 bp) labelled with a red (ROX) dye was added allowing the co-loading of the different reactions.

Initially all 32 selective primer pairs available from Perkin-Elmer AFLP Selective Amplification Start-Up Module for small genomes were tested in order to select five primer pair combinations for the selective amplifications. The five more informative primer pair combinations used were *Eco*RI-AGA / *Mse*I-CAC, *Eco*RI-AGA / *Mse*I-CAT, *Eco*RI-ATG / *Mse*I-CTT, *Eco*RI-AGT / *Mse*I-CTG and *Eco*RI-ATC / *Mse*I-CAG. Each AFLP procedure was reproduced at least twice for each DNA sample.

Data analysis

Selectively amplified DNA fragment data were collected by the ABI Prism 310 and analysed using the ABI Prism GeneScan 3.1 software, which sized and quantified the detected fragments. The same software was used to compare the graphical representations of amplified fragments from all the plants analysed to create five matrices, one for each primer pair, where fragments were scored as either present (1) or absent (0). Finally the five matrices were grouped in one single matrix. Genetic identity was calculated using Jaccard (Jaccard 1901) index and the Unweighted Pair Group Method using arithmetic Averages (UPGMA) procedure was used for cluster analysis. A dendrogram was generated to present the relationships between genotypes.

Acknowledgements

This project is sponsored by the French Ministry of Ecology and Sustainable Development Program "Biological Invasions".

References

ARGUS, G.W. & WHITE, D.J. (1977): The Rare Vascular Plants Of Ontario. Nat. Mus. of Canada, Syllogeus - No.14,

AMSELLEM, L., NOYER, J.L., LE BOURGEOIS T, HOSSAERT-MCKEY M (2000): Comparison of genetic diversity of the invasive weed *Rubusalceifolius* Poir. (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction, using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Molecular Ecology*, **9**, 443–455.

BALDWIN, B.G. (1992): Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants: an example from the Compositae. Mol Phylogenet. Evol. **1**:3-16.

BARRAT-SEGRETAIN, M.-H. (2001): Invasive species in the Rhône River floodplain (France) : replacement of *Elodea canadensis* Michaux by *E. nuttallii* St. John in two former river channels. -Arch. Hydrobiol. **152**: 237-251.

BLOSSEY, B., NÖTZOLD, R. (1995): Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, **83**, 887–889.

BOSSDORF, O., AUGE, H., LAFUMA, L., ROGERS, W.E., SIEMANN, E., PRATI, D. (2005): Phenotypic and genetic differentiation in native versus introduced plant populations. *Oecologia*, **144**, 1–11.

BOUCHARD, A., BARABÉ, D., DUMAIS, M.et HAY, S. (1983) : *Les plantes vasculaires rares du Québec*. Syllogeus. No 48, 79 p.

CATLING, P.M. & WOJTAS, W. (1986): The waterweeds (*Elodea* and *Egeria*, Hydrocharitaceae) in Canada. - Can. J. Bot. **64**: 1525-1541.

CLEGG, S.M., DEGNAN, S.M., KIKKAWA, J., MORITZ, C., ESTOUP, A., OWENS, I.P.F. (2002): Genetic consequences of sequential founder events by an island-colonizing bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **99**, 8127–8132.

COOK, C.D.K. & URMI-KÖNIG, K. (1985): A revision of the genus *Elodea (Hydrocharitaceae*). - Aquat. Bot. **21**: 111-156.

DEWALT, S.J., HAMRICK, J.L. (2004): Genetic variation of introduced Hawaiian and native Costa Rican populations of an invasive tropical shrub, *Clidemia hirta* (Melastomataceae). *American Journal of Botany*, **91**, 1155–1162.

ECKERT CG, MANICACCI D, BARRETT SCH (1996): Genetic drift and founder effect in native versus introduced population of an invading plant, *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *Evolution*, **50**, 1512–1519.

ELLSTRAND, N.C., SCHIERENBECK, K.A. (2000): Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? P*roceedings of theNational Academy of Sciences, USA*, **97**, 7043–7050.

ESTOUP, A., WILSON, I.J., SULLIVAN, C., CORNUET, J-M., MORITZ, C. (2001): Inferring population history from microsatellite and enzyme data in serially introduced cane toads, *Bufo marinus*. *Genetics*, **159**, 1671–1687.

ESTOUP, A., CLEGG, S.M. (2003): Bayesian inferences on the recent island colonization history by the bird *Zosterops lateralis lateralis*.

ESTOUP, A., BEAUMONT, M., SENNEDOT, F., MORITZ, C., CORNUET, J-M. (2004): Genetic analysis of complex demographic scenarios: spatially expanding populations of the cane toad, *Bufo marinus*. *Evolution*, **58**, 2021–2036.

FRANKHAM, R. (2005): Resolving the genetic paradox in invasive species. *Heredity*, **94**, 385.

GIRAUD, T., PEDERSEN, J.S., KELLER, L. (2002): Evolution of supercolonies: the Argentine ants of southern Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **99**, 6075–6079.

HIERRO, J.L,, MARON, J.L., CALLAWAY, R.M. (2005): A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, **93**, 5–15.

HUSBAND, B.C., BARRETT, S.C.H. (1991): Colonization history and population genetic structure of *Eichhornia paniculata* in Jamaica. *Heredity*, **66**, 287–296.

JACCARD, P. (1901) : Distribution de la flore alpine dans le bassin des Dranses et dans quelques régions voisines. Bulletin del la Société Vaudoise des Sciences Naturelles 37, 241-272.

KEANE, R.M., CRAWLEY, M.J. (2002): Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 164–170.

KINNISON, M.T., UNWIN, M.J., HENDRY, A.P., QUINN, T.P. (2001): Migratory costs and the evolution of egg size and number in introduced and indigenous salmon populations. *Evolution*, **55**, 1656–1667.

KOLBE, J.J., GLOR, R.E., RODRIGUEZ-SCHETTINO, L., CHAMIZO-LARA, A., LARSON, A., LOSOS, J.B. (2004): Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature*, **431**, 177–181.

LAWRENCE, D.K. (1976): Morphological variation of *Elodea* in western Massachusetts: field and laboratory studies. - Rhodora 78: 739-749.

LEE, C.E. (1999): Rapid and repeated invasions of fresh water by the copepod *Eurytemora affinis*. *Evolution*, **53**, 1423–1434.

LEE, C.E. (2002): Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 386–391.

MARON, J.L., VILÀ, M., BOMMARCO, R., ELMENDORF, S., BEARDSLEY, P. (2004): Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs*, **74**,261–280.

MIYASHITA, N.T., KAWABE, A. & INNAN, H. (1999): DNA variation in the wild plant *Arabidopsis thaliana* revealed by amplified length polymorphism analysis. – Genetics **152** : 1723-1731.

MOODY, M.L. & LES, D.H. (2002): Evidence of hybridity in invasive watermilfoil (*Myriophyllum*) populations.- PNAS **99** (23): 14867-14871.

NEI, M., MARUYAMA, T., CHAKRABORTY, R. (1975): Bottleneck effect and genetic-variability in populations. *Evolution*, **29**, 1–10.

NEUFFER, B., HURKA, H. (1999): Colonization and introduction dynamics of *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae) in North America: isozymes and quantitative traits. *Molecular Ecology*, **8**, 1667–1681.

PHILLIPS, J.A., PRICE, I.R. (2002): How different is Mediterranean *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales: Chlorophyta) to other populations of the species? *Marine Ecology Progress Series*, **238**, 61–71.

POLANCO, C. & RUIZ, M.L., (2002): AFLP analysis of somaclonal variation in *Arabidopsis thaliana* regenerated plants. – Plant Science **162** : 817-824.

REZNICK, D.N., GHALAMBOR, C.K. (2001): The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica*, **112–113**, 183–198.

SIMPSON, D.A. (1988): Phenotypic plasticity of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St John and *Elodea canadensis* Michx in the British Isles. - Watsonia **17**: 121-132.

SQUIRELL, J., HOLLINGSWORTH, P.M., BATEMAN, R.M. (2001): Partitioning and diversity of nuclear and organelle markers in native and introduced populations

of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, **88**, 1409–1418.

STOCKWELL, C.A., HENDRY, A.P., KINNISON, M.T. (2003): Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 94–101.

THIEBAUT, G., ROLLAND, T., ROBACH, F., TREMOLIERES, M. & MULLER, S. (1997): Quelques conséquences de l'introduction de deux espèces de macrophytes, *Elodea canadensis* Michaux et *Elodea nuttallii* St. John, dans les écosystèmes aquatiques continentaux: exemple de la Plaine d'Alsace et des Vosges du Nord (Nord-Est de la France). - Bull. Fr. Pêche Piscic. **344/345**: 441-452.

TREMP, H. (2001): Standörtliche Differenzierung der Vorkommen von *Elodea canadensis* Michx. und *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in Gewässern der badischen Oberrheinebene. - Ber. Inst. Landschafts-Pflanzenökologie Univ. Hohenheim **10**: 19-32.

VANDERPOORTEN, A., LAMBINON, J. & TIGNON, M. (2000): Morphological and molecular evidence of the confusion between *Elodea callitrichoides* and *E. nuttallii* in Belgium and Northern France. - Belg. Journ. Bot. **133**: 41-52.

VITOUSEK, P.M., D'ANTONIO, C.M., LOOPE, L.L., REJMANEK, M., WESTBROOKS, R. (1997): Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal ofEcology*, **21**, 1–16.

VILLABLANCA, F.X., RODERICK, G.K., PALUMBI, S.R. (1998): Invasion genetics of the Mediterranean fruit fly: variation in multiple nuclear introns. *Molecular Ecology*, **7**, 547–560.

WILLIAMSON, M. (1996): *Biological Invasions*. Chapman & Hall,London.

XU, F. & SUN, M. (2001): Comparative analysis of phylogenetic relationships of grain amaranths and their wild relatives (*Amaranthus*, Amaranthaceae) using internal transcribed spacer, amplified fragment length polymorphism, and double-primer fluorescent intersimple sequence repeat markers. Mol. Phylogenet. Evol. **21**:372-387.

ZENGER, K.R., RICHARDSON, B.J., VACHOT-GRIFFIN, A-M. (2003): A rapid population expansion retains genetic diversity within European rabbits in Australia. *Molecular Ecology*, **12**, 789–794.

FIGURES

Figure 1 - Dendrogram of *Elodea* species in Europe as compared to native populations in North America obtained using Jaccard similarity index and UPGMA cluster analysis for 129 samples

Legende:

Samples of dendrogram are code by :

Country – Region – Species – name site

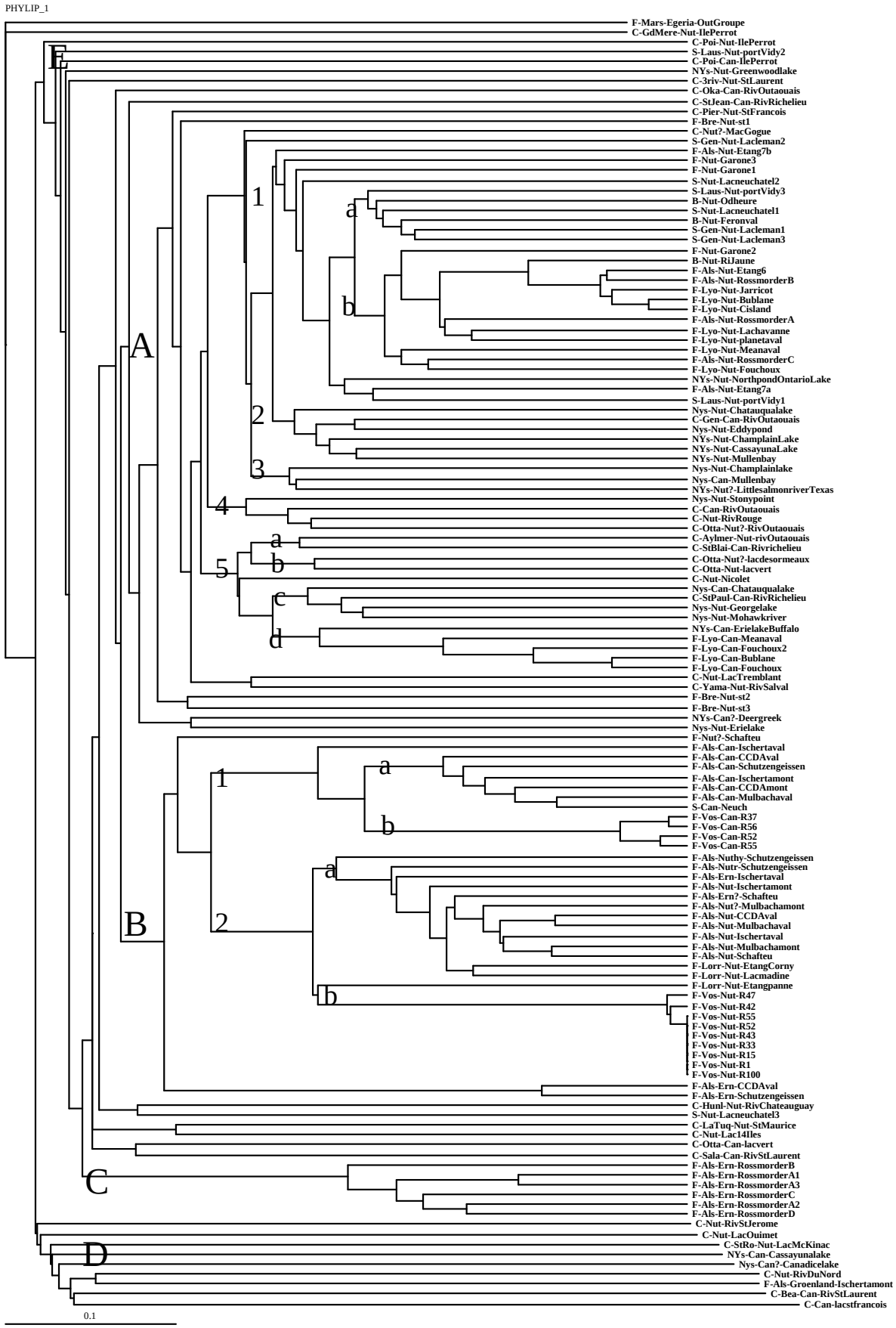
Code for country : C : Canada , NYs : state of New York , F : France,
S : Switzerland ,

Code for region : Als : Alsace , Vos : Vosges du Nord ; Lyo : Lyon, Bre : Bretagne,
Gar : Garonne.

Code for species : Nut : *E. nuttallii*, Can : *E. canadensis,* Ern : *E. ernstiae*,
? : not sure by morphology critere, Hy : possible Hybride?

- Some sample didn't have area name, after the country name there are directly the species and then the name of the site.
- Outgroup is *Egeria densa*, Hydrocharitaceae, from France (marseille)
- Control sample is *Groenlandia densa*, Potamogetonaceae from France (Alsace)

Figure 1 : Dendrogram of *Elodea* species in Europe as compared to native populations in North America obtained using Jaccard similarity index and UPGMA cluster analysis for 129 samples



2.2.1.2. Conclusion de l'étude de la variabilité génétique entre des populations nord-américaines de E. canadensis et E. nuttallii et des populations européennes

Les résultats présentés dans l'article précédent montrent 3 clades principales :

- la clade A rassemble les populations nord-américaines et des populations européennes récemment signalées,
- la clade B ne regroupe que des populations françaises alsaciennes et vosgiennes de *E. canadensis* (branche 1) et de *E. nuttallii* (branche 2) anciennement installées,
- la clade C est représentée par *E. ernstiae* en Alsace,
- les deux groupes D et E renferment majoritairement des populations canadiennes et dans une moindre mesure des échantillons de l'Etat de New-York.

Ce premier dendrogramme construit à partir de l'analyse de 129 échantillons issus des populations du Canada, des Etats-Unis, et d'Europe montre :

- la très forte variabilité génétique des populations nord-américaines dans leur aire d'indigénat ;
- une importante variabilité génétique en Europe : les échantillons de Suisse, de Belgique et de France (sauf Alsace et Vosges) sont génétiquement distants entre eux. Toutefois, ils sont plus proches des populations américaines que de leurs homologues d'Alsace ou des Vosges ;
- l'existence de 3 espèces d'élodées en France : *E. nuttallii, E. canadensis, E. ernstiae* et de deux espèces *E. nuttallii* et *E. canadensis* en Amérique du Nord. Toutefois, l'identification sur des critères morphologiques étant difficile en absence de fleurs et de fruits, et la présence d'hybrides étant connue en Amérique du Nord, des erreurs d'identifications des populations américaines d'élodées sont possibles ;

Ces résultats infirment l'hypothèse d'une introduction unique des élodées et de la propagation exclusivement clonale d'*E. nuttallii* en Europe. Ces multiples introductions, en palliant au goulot d'étranglement génétique qu'induit une introduction, limitent ainsi l'effet de fondation, associé clairement à la perte de diversité génétique et la dérive qui s'en suit. Cela induit ainsi une forte variabilité génétique des populations de *E. nuttallii* à l'échelle de l'Europe.

En revanche, les populations européennes de *E. canadensis* sont relativement proches, d'un point de vue génétique, les unes des autres et se caractérisent par une faible variabilité génétique. Cette caractéristique pourrait expliquer la régression des populations

de *E. canadensis* observées localement. La forte variabilité génétique de *E. nuttallii* lui confèrerait un avantage compétitif sur sa congénère et pourrait se traduire par une phase de colonisation de nouveaux sites à l'avenir, et par un maintien des populations à long terme.

Par ailleurs, il est impossible de conclure sur les interactions possibles entre les deux espèces d'élodées en Amérique du Nord. Il existe certes une forte variabilité inter-sites dans ces pays, mais les distances parcourues pour échantillonner les populations était telles que seules deux explications sont possibles : la variabilité importante est due soit à des croisements inter-spécifiques, soit à des croisements intra-spécifiques.

Remarque :

La détermination des espèces s'est révélée délicate en Amérique du Nord. Le nom d'espèce que nous leur avons attribué sur le terrain en utilisant nos critères morphologiques correspond au nom de l'espèce déterminée par AFLP ; mais il est souvent en contradiction avec le nom de l'espèce présent dans les herbiers américains et canadiens.

2.2.2. Résultats de l'étude de la variabilité génétique entre les populations d'E. nuttallii et de E. canadensis issues des sites où ces deux espèces cohabitent

Les résultats sont présentés par le dendrogramme (Figure 20) dans lequel deux clades se distinguent :

- la clade I ne regroupe que des populations françaises alsaciennes et vosgiennes de *E. nuttallii* (branche A) et de *E. canadensis* (branche B) et un hybride (branche C) ;
- la clade II rassemble les populations nord-américaines et des populations européennes récemment signalées,

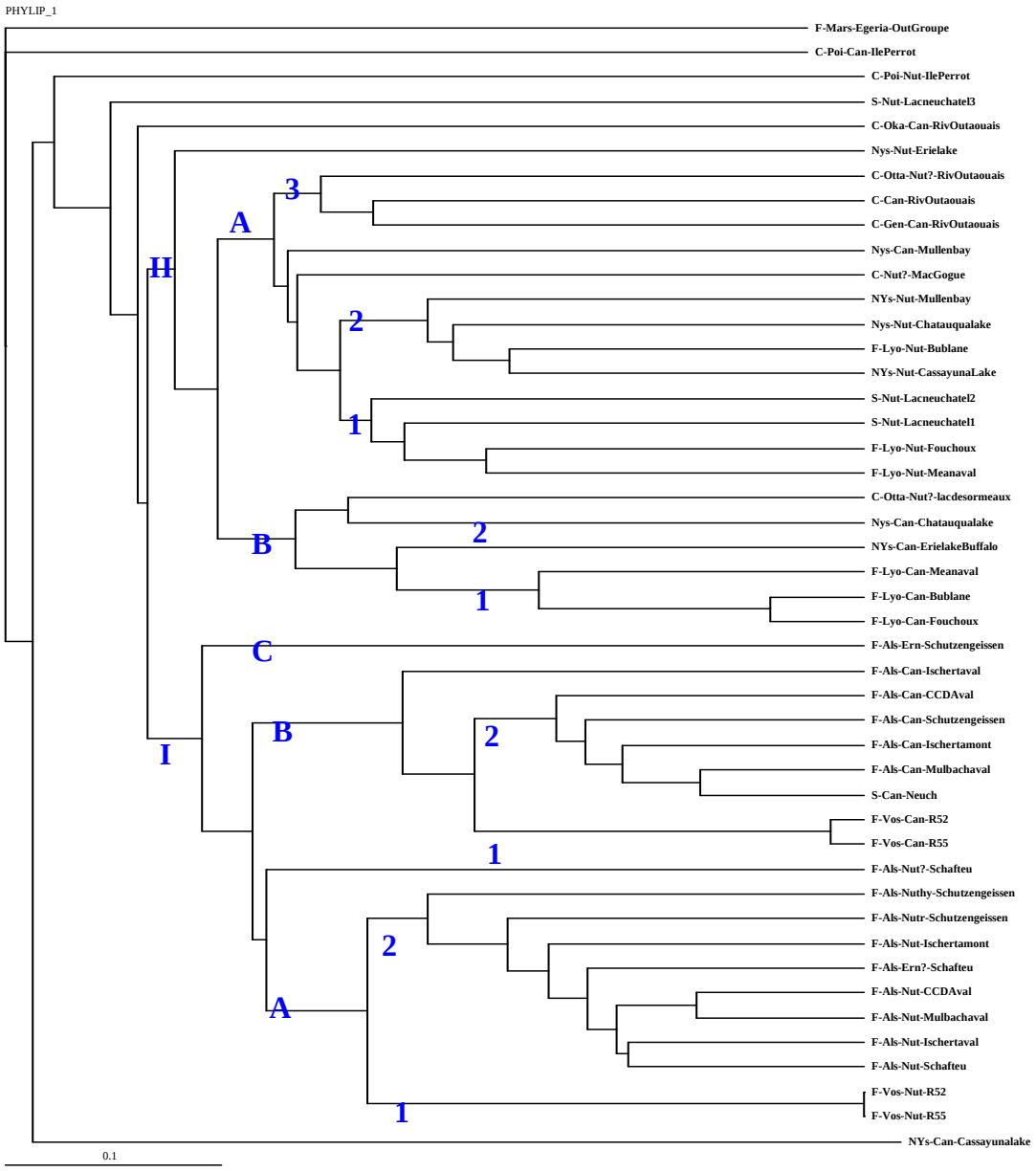


Figure 20 : Dendrogramme des élodées nord-américaines et européeenes pour les sites où les deux espèces cohabitent, basé sur le coefficient de similarité de Jaccard, mode UPGMA

Légende :

Sur les dendrogrammes, les échantillons sont codés comme suit :
Pays-Région-Espèce-Nom du site.

Code Pays : C : Canada , NYs : Etat de New York , F : France, S : Suisse ,
Code Région : Als : Alsace , Vos : Vosges du Nord ; Lyo : Lyon, Bre : Bretagne, Gar : Garonne.
Code Espèce : Nut : *E. nuttallii*, Can : *E. canadensis,* Ern : *E. ernstiae*, *espèce* ? : détermination incertaine, Espèce Hy : Hybride?

L'analyse de 45 échantillons issus des populations du Canada, des Etats-Unis, et d'Europe montre (Figure 20) :

- l'existence probable d'hybrides. Citons par exemple, l'échantillon F-Als-Ern-Schutzengeissen qui semble être un hybride entre *E. nuttallii* et *E. canadensis*. Déterminé au départ comme *E. ernstiae* sur la base de critères morphologiques, il ne fait partie ni des populations européennes de *E. canadensis* ni de celles de *E. nuttallii*. Il n'appartient pas non plus à la clade qui représente exclusivement *E. ernstiae*. Un autre exemple est celui de F-Als-Ern-CCDaval, issu du site Alsacien du Canal de Contre Drainage du Rhin (CCD), déterminé aussi comme *E. ernstiae* et morphologiquement proche de *E. nuttallii* à l'exception de ses feuilles plus longues et moins recourbées vers le bas. Il semble être lui aussi un hybride entre les 2 espèces présentes sur le site. Ces échantillons sont représentés par quelques individus morphologiquement très différents des autres individus au sein de populations morphologiquement homogènes,
- une différence génétique importante entre les premiers sites français sur lesquels *E. nuttallii* et *E. canadensis* ont été observés dans les années 1950 (Vosges et Alsace) et les populations des autres sites français,
- une différence très nette entre les populations françaises de *E. canadensis* et *E. nuttallii,*
- lorsque des individus atypiques ont été déterminés comme *E. ernstiae* (forme grèle de *E. nuttallii*, qui a en synonimie *E. callitrichoïdes*) sur la base de critères morphologiques en France, il s'agit le plus souvent de populations d'*E. nuttallii*, soumises à des conditions environnementales particulières.

Ces résultats montrent qu'une reproduction sexuée entre les espèces présentes semble rare, mais possible dans le Nord-Est de la France. Il serait ainsi interressant de rechercher l'existence ou non de pieds mâles d'élodées en Alsace. La présence d'hybrides, si elle était confirmée, ne reste que sporadique au sein de populations bien déterminées morphologiquement et génétiquement, et n'apporterait pas de gain compétitif supplémentaire.

Si dans les années 1950, seuls quelques individus avaient été introduits en France et s'étaient propagés dans les écosystèmes alsaciens et vosgiens (variabilité génétique observée faible sur les sites où l'invasion a eu lieu en premier), on assiste depuis les années 1990 à des introductions multiples de *E. nuttallii*, introductions favorisées par l'augmentation des échanges commerciaux et le développement des activités nautiques.

2.2.3. Résultats de l'étude de la variabilité génétique entre les populations des trois secteurs étudiés en France (Lyon, Alsace, Vosges du Nord)

Les résultats sont présentés dans le dendrogramme (Figure 21), dans lequel trois clades se distinguent :

- la clade A ne regroupe que des populations alsaciennes et vosgiennes de *E. canadensis* (branche 1) et de *E. nuttallii* (branche 2) et trois hybrides (branche 3 et 4) ;
- la clade B rassemble les populations francaises récemment signalées,
- la clade C rassemble *Elodea ernstiea*, la 3ème espèce.

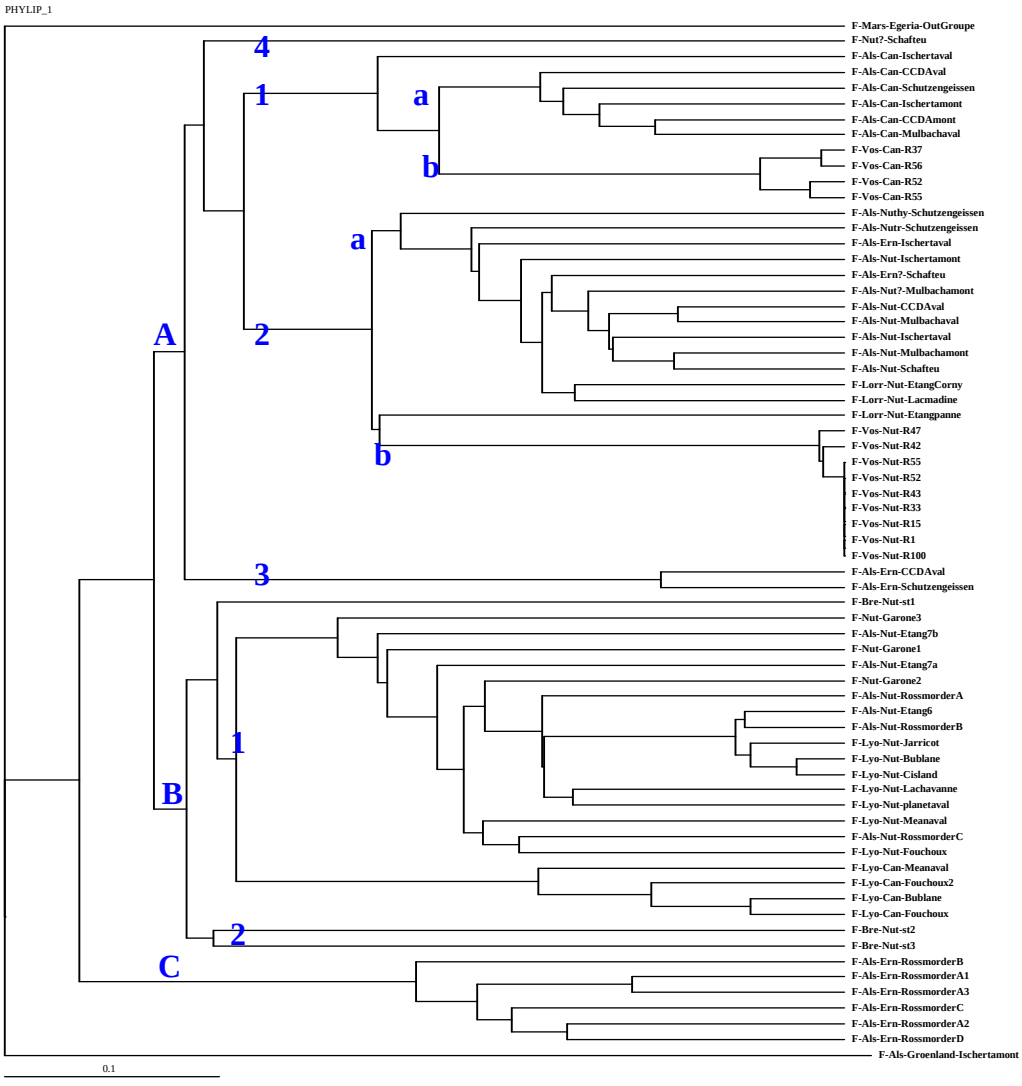


Figure 21 : Dendrogramme des élodées de 3 sites d'étude en France (Alsace, Lyon, Vosges), basé sur le coefficient de similarité de Jaccard, mode UPGMA.

Légende :

Sur les dendrogrammes, les échantillons sont codés comme suit :

Pays-Région-Espèce-Nom du site.

Code Pays : C : Canada , NYs : Etat de New York , F : France, S : Suisse ,
Code Région : Als : Alsace , Vos : Vosges du Nord ; Lyo : Lyon, Bre : Bretagne, Gar : Garonne.
Code Espèce : Nut : *E. nuttallii*, Can : *E. canadensis,* Ern : *E. ernstiae*, *espèce* ? : détermination incertaine, Espèce Hy : Hybride?

L'analyse de 65 échantillons montre (Figure 21) que :

- parmi les échantillons collectés, seules les populations d'*E. nuttallii* et de *E. canadensis* des stations de Vosges du Nord sont clonales. Ces sites correspondent à des petits cours d'eau, non-navigables, colonisés précocément par les élodées. Ils mettent en évidence l'importance de la reproduction végétative de l'espèce, et de la dispersion dans la colonisation du réseau hydrographiques des Vosges du Nord.
- les deux espèces d'élodées *E. nuttallii* et *E*. *canadensis* des anciens sites du Nord-Est de la France sont génétiquement plus proches entre elles que de leur homologue récement arrivée,
- les populations lyonnaises d'*E. canadensis* sont plus proches des populations d'*E. canadensis* du Lac Erié, dans l'Etat de New-York, que des populations françaises d'*E. canadensis*,
- les populations lyonnaises de *E. nuttallii,* sont proches des populations récentes alsaciennes (Etang 6, Rossmoder A, B, C), du lac du Ri Jaune en Belgique et de la Garonne en France,
- l'existence d'une troisième espèce d'élodée, *E. ernstiae,* se confirme, mais sur très peu de sites en Alsace,
- la présence de quelques hybrides entre *E. nuttallii* et *E. canadensis* : F-Als-Ern-Schutzengeissen, F-Als-Ern-CCDaval et F-Nut ?-Schafteu, en Alsace ; ce qui atteste de l'existence d'une reproduction sexuée interspécifique.

Remarque :

- les 3 échantillons de Bretagne présentent une distance génétique élevée entre eux mais aussi par rapport aux autres échantillons récemment signalés.

En conclusion, *E. canadensis* possède un patrimoine génétique plus faible *qu'E. nuttallii*, puisque même si les populations lyonnaises divergent des populations d'Alsace et des Vosges, *E. canadensis* présente une faible variabilité intrazone. En revanche, *E. nuttallii*

montre une variabilité génétique déjà marquée dans les populations les plus anciennes, et ce polymorphisme génétique est élevé dans les populations arrivées depuis 1990.

Il semblerait qu'il n'existe que peu d'échanges entre les Vosges du Nord et les autres régions, probablement du fait que les rivières soient non-navigables. Les populations issues de ces sites divergent génétiquement de leurs homologues des aires d'indigénat, probablement suite à des phénomènes combinés de fondation, conduisant à une perte de diversité génétique et de dérive génétique, qui sont la conséquence du faible nombre d'individus ayant colonisé ces sites. Le relatif temps de latence qu'a connu l'invasion de ces espèces dans ces zones ne doit pas non plus être négligé (temps entre les premières observations et la phase observable du phénomène d'invasion).

Par contre, la variabilité génétique des populations des sites nouvellement colonisés en Alsace et à Lyon, peut s'expliquer soit uniquement par l'introduction de brins de provenances différentes, et donc par de multiples introductions dans le milieu récepteur, soit par l'arrivée régulière de nouveaux individus génétiquement différenciés, parallèlement à une reproduction sexuée anecdotique. Cette seconde hypothèse, étayée par la présence d'hybrides, semble la plus à même d'expliquer la grande variabilité génétique d'*E. nuttallii*.

Mais dans tous les cas, cela permet à l'espèce de pallier en partie à l'effet de fondation, et à la dérive génétique qui s'en suit, en corrélation avec l'explosion du phénomène d'invasion sur ces sites. Car les popualtions de ces sites sont génétiquement comparables à leurs homologues de l'aire d'indigénat.

Actuellement, les élodées apparaissent dans les cours d'eau connectés à des fleuves et dans des milieux stagnants nouvellement créés (gravières, retenues d'eau potable) ou qui font l'objet d'activités nautiques. Cela permet à *E.nuttallii* de se développer de façon importante dans les écosystèmes aquatiques, d'une part grâce à son fort potentiel de propagation par voie végétative, d'autre part grâce à sa forte variabilité génétique qui lui permet de coloniser différents milieux et lui confère une forte capacité d'adaptation.

De même, des transferts entre l'Alsace (Rhin) et Lyon (le Rhône), ou entre Lyon et la Suisse (Lac Leman) semblent être plus fréquents via le Rhône. Ces résultats confirment en partie notre hypothèse selon laquelle l'apparition dans les années 1990 d'*E. nuttallii* dans la région lyonnaise serait une conséquence de la gestion de l'espèce en amont sur le Lac Léman, couplée au pouvoir de propagation élevé d'*E. nuttallii*.

2.3 Conclusion de l'étude phylogénique

Compte tenu des différences mises en évidence par l'étude phylogénique entre les « anciens » sites et les « nouveaux » sites d'introduction des Elodées en Europe, il semblerait que deux *scenarii* d'introduction et d'invasion aient eu lieu :

- dans les « anciens » sites (Alsace-Vosges, voies non-navigables) : compte tenu de la faible variabilité génétique d' *E. nuttallii* comme d'*E*. *canadensis*, peu d'individus doivent être à l'origine de cette introduction. Ils se sont ensuite propagés essentiellement de manière végétative, comme le montre la présence de populations exclusivement clonales d'*E. nuttallii* dans les Vosges du Nord. Les populations de ces sites, en plus de l'effet de fondation qu'elles ont connu lors de leur introduction, montrent aujourd'hui une distance génétique élevée avec les populations d'origine, phénomène probablement lié à une dérive génétique.
- dans les « nouveaux » sites, où les espèces ont été récemment signalées (Rhône, Suisse, Belgique…) : le polymorphisme génétique apparaît élevé, et ces populations sont également très proches génétiquement de leurs homologues américaines. Cela montre que les introductions ont été multiples sur ces sites, récentes, et probablement encore actuelles. Cela limite alors l'effet de fondation et confère aux espèces une forte capacité d'adaptation ainsi qu'une compétitivité importante.

Par ailleurs, la faible variabilité génétique inter-populationnelle d'*E*. *canadensis,* sur l'ensemble des sites Européens, montre que cette espèce possède un patrimoine génétique plus faible qu' *E. nuttallii.* La variabilité génétique supérieure de cette dernière pourrait lui conférer un avantage compétitif et/ou adaptatif sur sa congénère notamment.

Cela pourrait également expliquer en partie l'ampleur actuelle du phénomène d'invasion par *E. nuttallii*, et justifier la surveillance de cette espèce et de son évolution dans les années à venir, car il se pourrait que son polymorphisme génétique lui permette de poursuivre son invasion sur sa lancée, sans phase de régression comme a connu *E*. *canadensis.*

Nous pouvons d'ailleurs noter la difficulté à déterminer morphologiquement certaines élodées, qui finalement s'avèrent souvent être des pieds d' *E. nuttallii ;* ce qui nous montre qu'en plus de cette importante variabilité génétique, *E. nuttallii* a une très grande phénoplasticité qui pourrait lui permettre de s'adapter aux conditions particulières à chaque site.

De plus, la présence d'Hybrides dans le Nord-Est de la France montre qu'une reproduction sexuée anecdotique est possible. Il serait donc intéressant de rechercher des pieds mâles sur ces sites.

Enfin, cette étude phylogénique nous a permis de mettre en évidence qu'il existe bien une troisième espèce d'élodées en Alsace : *E. ernstiae*. Toutefois, il faudrait mener des investigations morphologiques pour déterminer avec précision s'il s'agit d'*E. ernstiae* ou bien d'*E. callitrichoïdes.*

3. Résultats de l'approche morphométrique

L'étude morphométrique a été réalisée :

a) En comparant morphologiquement *in situ* les populations des aires d'indigénats aux populations européennes. Cette comparaison biogéographique a pour but d'appréhender la variabilité morphologique des élodées.

b) sur des populations clonales, le long d'un gradient de trophie, afin d'évaluer la capacité adaptative d' *E. nuttallii* en réponse aux contraintes environnementales.

3.1. Etude de la plasticité morphologique entre site d' indigénat et site d'introduction

3.1.1. Introduction

La croissance de plants d'*E. nuttallii* originaires d'Amérique du Nord a été comparée à celle des élodées introduites en Europe, pour determiner s'il existe une augmentation de la taille des plantes introduites, qui pourrait être en lien avec sa capacité d'invasion.

Pour cela, l'étude s'est déroulée en deux étapes :

La première phase consista à réaliser une campagne de prospection en Amérique du Nord et en Europe, afin de sélectionner des sites et de caractériser les populations d'élodées.

La seconde phase eu pour objectif de prélever des plants d'*E. nuttallii* sur un même herbier, en début de phase de croissance sur des sites en Amérique du Nord ainsi qu'en Europe. Les deux populations d'*E. nuttallii,* l'une « américaine » et l'autre « européenne », ont été récoltées dans des milieux similaires : mêmes caractéristiques physiques du milieu, même composition physico-chimique des eaux. Les résultats sont présentés et discutés dans la publication ci-jointe.

3.1.2. Publication : Survey of natural populations of the aquatic macrophyte Elodea nuttallii (Planch.) St John in their native and in their introduced ranges. (soumise à Plant Ecology*, 02/2008)*

Survey of natural populations of the aquatic macrophyte *Elodea nuttallii* (Planch.) St John in their native and in their introduced ranges.

Morphological variation of *Elodea nuttallii.*

Gabrielle Thiébaut[1]*, Fiorant Di Nino*

Laboratoire Interactions Ecotoxicologie, Biodiversité, Ecosystèmes, Université Paul Verlaine de Metz, CNRS UMR 7146, Avenue Général Delestraint, F-57070 Metz, France.

[1]Corresponding author: Email : thiebaut@univ-metz.fr

Keywords: morphological variation, *Elodea nuttallii*, Europe, North America, streams, lakes.

Abstract:

Our study compares the morphological variation of native and introduced populations of *Elodea nuttallii* (Planch.) St John. We assessed eight morphological traits of 24 populations in the native North America range and 16 populations in the introduced European range. The introduced taxa can be very distinct in their growth form and size from counterparts in their native range. The average population vigour, branching and leaf traits were significantly higher in European than in American populations. They appeared to perform better in Europe, possibly because of different selection pressures. The variation of the morphological traits can also be related to the type of water body, to the nutrient availability and to the light. The shorter broaded-leaved phenotype typically occurs in shallow streams, whereas the longer spacer narrow-leaved phenotype occurs in lakes. Larger leaf width and higher number of lateral shoots were produced to make use of higher nutrient conditions.

1. Introduction

Some non-indigenous taxa have the potential to establish and spread rapidly in new environments. Several factors that may influence the susceptibility of a community to invasion have been identified (Crawley 1987; Lonsdale 1999; Davis et al. 2000). The reasons that some species become invasive following introduction, and which traits allow these species to disrupt the ecosystems they invade, have become topics of considerable interest and debate (Blossey and Nötzold 1995; Callaway and Aschehoug 2000; Keane and Crawley 2002; Müller-Schärer et al. 2004). For example, in the USA Sutherland (2004) compared ten life history traits to determine if there were significant traits that distinguish weeds from non-weed species, non indigenous plants from native weeds and invasive non- indigenous plants from non-invasive non-indigenous weeds. There seem to be some traits commonly associated with successful invaders: growth rate, resistance and tolerance to disturbances, high fecundity and efficient dispersal of seeds or vegetative fragments.

Thus, Barrat-Segretain et al. (2002) studied three life-history traits of two exotic Elodea species, traits related to species production and plant survival factors (regeneration and colonization of vegetative fragments), resistance to water current and palatability to a generalist herbivore. They showed that fragments of both Elodea species have high survival rates which allow them to be dispersed over long distances, therefore increasing their ability to invade. Introduced plant species that became successful invaders appear often more vigorous and taller than their counterparts in the native range (Thebaut and Simberloff 2001; Leger and Rice 2003; Stastny et al. 2005). For example, Solidago gigantea is larger and grows more dense where it is an alien species than where it is native (Jakobs et al. 2004). Growth rate and allocation of resources to growth appear important. Closely associated with this is the capacity for vigorous spatial growth. This seems to contradict the results of Daehler (2003) who reviewed the performance of co-occurring native and alien species but did not find higher growth rates, competitive ability nor fecundity to be characteristics of the latter (Pysek and Richardson 2007). The seemingly contradictory conclusions of Daehler's review (2003) could be due to fact that his review was not confined to congeners. To our knowledge, no study concerning non-indigenous freshwater plants in introduced and native ranges has been undertaken.
However, invaders characterized by higher leaf area and greater phenotypic plasticity appear to be "super invaders" (Daehler 2003).

Some aquatic plants exhibit a high morphological plasticity, especially in terms of leaf morphology (e.g. Schulthorpe 1967; Milne et al. 2002; Richards and Ivey 2004). A notable example is that of Ranunculus L. subgen. Batrachium (DC.) A. Gray, in which Cook (1966) found a total of 302 possible names for the 17 species that he recognised. In the same way Fiasson et al. (1997) showed, using flavonoid patterns, that at least some taxa of Ranunculus L. subgen. Batrachium from widely separated parts of Europe, that are given the same (morphologically based) botanical name, represent totally different, convergent, entities. Due to infrequent and ephemeral flowering, together with the minute size of the flowers, leaf morphology is often the trait used to differentiate Elodea species in North America (Catling and Wojtas 1986; Lawrence 1976). Unfortunately there is overlap in the characters and there is little agreement among authors on the nature of these characters.

According to Catling and Wojtas (1986) leaf width partially separates male plants of Elodea canadensis Michaux and Elodea nuttallii (Planch.) St John but not female plants. The ratio of pistillate sepal length versus leaf width separates female E. canadensis from female E. nuttallii, but intermediates exist in North America. Determination of sterile Elodea species has also been an area of controversy in Europe. The leaves are either linear or linear-lanceolate and the shape of the leaf apex is narrowly acute to acuminate in E. nuttallii's European population (Sell 1968; Simpson 1988). Narrow-leaved plants of E. nuttallii are almost indistinguishable from E. callitrichoides. The variation of European populations of E. nuttallii is such that the two extremes of its morphological range appear to be distinct taxa, one with long, completely plane leaves, and the other with shorter, broader, strongly reflexed leaves (Simpson 1988; Vanderpoorten et al. 2000).

The aim of our study was to collect empirical data for a plant which is currently one of the most rapid invaders in European water bodies, the North American species Elodea nuttallii. Our main hypothesis was that plants in the introduced range are more vigorous than they are in their native ranges. However, Thiébaut (2007), based on data from the literature, suggested that there is no general tendency for aquatic plants to be more vigorous in their introduced ranges. In this study, we investigated whether introduced and native populations of E. nuttallii morphologically differ in the field, which is often hypothesised for invaders.

2. Methods

The study species in the native and in the introduced ranges

In North America, E. nuttallii is concentrated around the St Lawrence Valley, the Great Lakes, and the Pacific West Coast, but is more common further south. It frequently appears in reports of weed control practices for North America but generally only as a minor component of the submerged flora. E. nuttallii is listed in southern Ontario (Argus and White 1977), southern British Columbia and southern Quebec (Bouchard et al. 1983). Remarkably little is known about the ecology of E. nuttallii within its native range. Studies indicate that E. nuttallii is present at different stages in the eutrophication of a lake (Lawrence 1976).

E. nuttallii was introduced into Europe in 1939 (Simpson 1984). Only female plants were observed initially, introduced via the trade in live aquarium plants (Cook and Urmi-König 1985). The spread of E. nuttallii has resulted in its displacement of E. canadensis from many localities where the latter had previously become well established (Simpson 1990; Thiébaut et al. 1997; Barrat-Segretain 2001; Tremp 2001). Furthermore, E. nuttallii is probably in an expansion phase and will likely spread to new areas (Larson 2007).

Field surveys

The distribution of the aquatic plants in North America and in Europe has been documented in the literature. A study of a herbarium sample of Elodea nuttallii was undertaken to document localization in Canada (Montreal, Quebec) and in the USA (Albany, New York State).

For a representative comparison of North American and European regions, a total of 90 populations were visited during the summers of 2003 and 2004. The populations were distributed through four main regions in both continents: Thirty European populations were located in Britain, north-eastern France, Switzerland and Belgium, while 60 North American populations were located in Canada and the United States (30 sites in Quebec and 30 in New York State; Table 1). Even though the climate was generally more continental in the areas visited in North America, all regions were characterized by a temperate climate.

Location	Type	location	label	latitude/longitude coordinates
Canada	Lake	Lac Renaud	Can1	45.56 N 74.12 W
Canada	Lake	Lac Buckingham	Can2	45.35 N 75.25 W
Canada	Lake	Grand-mère	Can3	46.37 N 72.41 W
Canada	Lake	Lac Ouimet	Can4	45.50 W 74.10 W
Canada	Lake	Lac Tremblant	Can5	46.15 N 74.38 W
Canada	Stream	Magog river	Can6	45.16 N 72.09 W
Canada	Stream	Saint Jerome	Can7	45.47 N 74.00 W
Canada	Stream	Rivière Rouge	Can8	45.39 N 74.42 W
Canada	Stream	Saint-François river: Pierville	Can9	46.04 N 72.45 W
Canada	Stream	Châteaugay river: Huntdington	Can10	45.05 N 74.10 W
Canada	Stream	Yamaska	Can11	45.17 N 72.55 W
USA	Lake	Pond Eddy	Usa1	41.27 N 74.49 W
USA	Lake	Chautauqua lake	Usa2	42.12 N 79.27 W
USA	Lake	Greenwood lake	Usa3	41.11 N 74.19 W
USA	Lake	Lake Canandaigua	Usa4	42.49 N 77.16 W
USA	Lake	Lake Cassayuna	Usa5	43.11 N 73.34W
USA	Lake	Lake Champlain: port Henry	Usa6	44.03 N 73.28 W
USA	Lake	Lake Erie Buffalo	Usa7	42.54 N 78.53 W
USA	Lake	Lake George Bolton	Usa8	43.35 N 73.35 W
USA	Lake	Sandy pond lake Ontario	Usa9	43.39 N 76.05 W
USA	Lake	Troy pond	Usa10	42.43 N 73.40 W
USA	Stream	Little Salmon river	Usa11	43.34 N 76.03 W
USA	Stream	Hudson river Saugerties	Usa12	42.45 N 73.57 W
USA	Stream	Mohawk river troy cohoes	Usa13	42.46 N 73.42 W
Belgium	Lake	Lac d'Eau d'Heure 1	Bel1	50.14 N 4.24 E
Belgium	Lake	Lac d''Eau d'Heure 2	Bel2	50.14 N 4.24 E
Belgium	Lake	Lac d'Eau d'Heure 3	Bel3	50.14 N 4.24 E
France	Lake	Talmont	Fran1	46.28 N 1.37 W
France	Stream	Derval:Don river 1	Fran2	47.40 N 1.40 W
France	Stream	Derval:Don river 2	Fran3	47.40 N 1.40 W
France	Lake	Corny	Fran4	49.03 N 6.04 E
France	Stream	Philipsbourg	Fran5	48.57 N 7.38 E
France	Stream	Niederbronn les Bains	Fran6	48.57 N 7.38 E
France	Stream	Bitche	Fran7	49.03 N 7.26 E
France	Stream	Ingwiller	Fran8	48.52 N 7.29 E
France	Stream	Wimmenau	Fran9	48.55 N 7.25 E
France	Stream	Wingen sur Moder	Fran10	48.55 N 7.22 E
Switzerland	Lake	Genève	Sui2	46.42 N 6.09 E
Switzerland	Lake	Lausanne	Sui3	46.31 N 6.38 E
Switzerland	Lake	Neuchatel	Sui1	46.59 N 6.56 E

Table 1: Location of sampling sites in North America and in Europe

To measure the morphological variation of Elodea nuttallii in its native ranges and in its introduced ranges, 16 sites were selected in Europe from among the 30 European sites visited, while of the 60 North American sites visited, 11 and 13 sites, respectively, were chosen in Canada (Quebec) and the USA (New York State). Among them, five and ten of the sites in Canada and USA respectively were lakes whilst eight of the sites in Europe were also lakes. Within each region, the populations were sampled according to a geographical gradient (samples were distributed evenly in the East-West and South-North areas of each sampling region). Records made for each population included geographical location, the most frequent species in the accompanying flora and the type of water body (lake or stream). The criteria used to identify the Elodea species in North America and in Europe were the criteria defined by Simpson (1988). Field trips were carried out in the summer (from mid-July to mid- August). Thirty plants were randomly collected at each site to investigate the morphological variations. Among them, the presence or absence of fruits in each plant was investigated. Measurements of morphological traits were realized in the laboratory.

Eight morphological traits were measured on each plant: (1) main shoot length; (2) number of lateral shoots - Lateral shoots included the initial lateral shoot which developed from the nodes on the original apical shoot and the other lateral shoots that developed either from the same nodes or from the nodes on the lateral shoots - ; (3) cumulated length of lateral shoots (initial +secondary); (4) bulk, measured as the ratio between dry mass of the plant and total length of all shoots; (5) spacer length, defined as the length of ten internodes below the three-cm long apex; (6) length of a leaf located at the sixth whorl; (7) width of a leaf located at the sixth whorl; (8) area of a leaf located at the sixth whorl. The leaf fully expanded was fixed on a paper, and its length, its width and its area were calculated by using a Scion image V. 1.63 programme).

Chemical composition of water

Only sites sampling several times were selected to represent base flow chemistry. Twelve sites (five rivers and seven lakes) and thirteen sites (six streams and seven lakes) were respectively chosen in North America and in Europe. Conductivity and pH were measured using a combined glass electrode. Soluble reactive phosphorus (SRP) was determined using the ascorbic acid method for SRP (APHA 1992), while ammonium was analyzed using the phenol hypochloride method (Wetzel and Likens 1991). Nitrate, sulfate and chloride analyses were determined with ion chromatography.

For lakes, we added two parameters: water clarity and chlorophyll a. Water clarity was estimated by Secchi disk and chlorophyll a was analysed according to standard methods.

Statistical analyses

Canonical Correspondence Analysis (CCA) based on raw data was used to elucidate the relationships between morphological traits (except the area leaf and bulk) and environmental variables. Significance of the canonical axes was tested using Monte-Carlo permutations of samples.

Spearman's coefficients of correlation were calculated between chemical variables and independent morphological traits. Relationships with the traits "leaf area" and "bulk" were not considered because of their correlations with other traits.

We used analysis of variance (two-factor ANOVAs) methods for testing for differences in plants traits between continents and type of water body. Data were log transformed to normalize their distribution prior to analysis. Tukey HDS tests were used as a post-hoc test. They were set at a significance level of 0.05.

3. Results

Site conditions

The species E. nuttallii typically form dense monospecific stands in the lower littoral zone of lakes in the prospected sites in Canada, whereas it was often mixed with Elodea canadensis (38% of the sites) in eastern USA. The two Elodea species were only found together in 6.7 % of the European sites. In the introduced range, E. nuttallii often covered the littoral zone of the shallow basin or streams with dense mats, but it is most commonly associated with European native aquatic vascular plants (e.g. Callitriche species, Ranunculus species, Myriophyllum spicatum).

The CCA showed that a high percentage of the traits-environment relation (85%) was explained by the first two canonical axes (Fig.1). Monte Carlo permutation tests on the first eigenvalues indicated that the relation between the traits and the environmental variables selected by the model were significant. These results suggest that morphological traits of Elodea nuttallii in the European and North American sites can be explained by the variables included in the model. The first axis was mainly defined by sulfate. The second axis was correlated with conductivity and nutrients (ammonium and, to a lesser degree SRP). The first axis was defined by the length of lateral shoots and in lesser extend by shoot length and spacer length (Fig. 1). The second axis was characterised positively by the number of lateral shoots and to a lesser extent by leaf width.

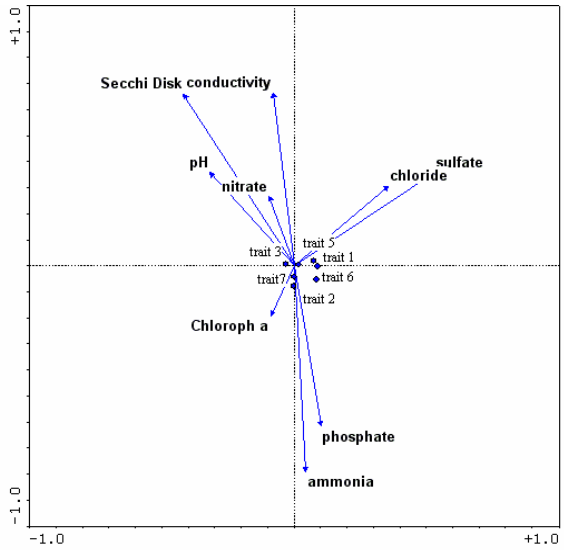


Fig1: Ordinations obtained by Canonical Correspondence Analysis based on morphological traits. The relative position and magnitude of the explanatory variables environmental variables are represented by arrows. The species traits are positioned as points in the C.C.A. diagram. Trait 1: main shoot length; trait 2: number of lateral shoots; trait 3: length of lateral shoots; trait 5: internode length; trait 6: leaf length; trait 7: leaf width..

Relationships between environmental parameters and plant traits

The number of lateral shoots and width leaf were correlated with nutrients (traits 2, 7), whereas the main shoot length, length of lateral shoots and the spacer length were correlated with the Secchi Disk (traits 1, 3, 5; Table 2).

	pH	Cond.	Phosph.	Ammo.	nitrate	sulfate	chloride	Chloro.l a	Secchi Disk
Shoot length	0.07	0.06	**0.23**	-0.08	**0.38**	-0.13	**-0.23**	-0.07	**0.54**
Nbr lat.shoot	0.004	**-0.26**	**0.59**	**0.55**	0.15	**-0.31**	**-0.33**	0.14	-0.01
Length lat.shoot	**0.24**	0.14	0.06	-0.09	**0.27**	-0.17	-0.19	-0.00	**0.60**
Spacer length	**0.32**	**0.38**	-0.04	-0.18	**0.23**	**0.27**	**0.24**	-0.05	**0.39**
Length leaf	-0.01	**0.25**	**0.23**	0.003	**0.30**	0.18	0.11	0.003	0.18
Width leaf	**-0.54**	**-0.34**	**0.78**	**0.49**	**0.23**	-0.12	**-0.33**	0.05	-0.11
Dry Mass	-0.04	-0.02	**0.55**	**0.24**	**0.41**	-0.14	**-0.26**	0.006	**0.33**

Table 2:Coefficient of correlation between water chemical parameters and plant traits of *Elodea nuttallii.*
In bold: significant values

Morphological variation of E. nuttallii in Europe and in North America.

Individual plants vary in appearance depending on local conditions.

All morphological traits significantly differed between Europe and North America and between lakes and streams (Table 3).

			F	P	Degree of freedom
trait 1	Main shoot lenght	Type of water body	2,90	0,0888	1
		Continent	298,62	< 0,0001	1
		interaction	15,52	0,0001	1
trait 2	Number of lateral shoots	Type of water body	10,95	0,0010	1
		Continent	67,53	< 0,0001	1
		interaction	20,60	< 0,0001	1
trait 3	Length of lateral shoots	Type of water body	13,19	0,0003	1
		Continent	89,70	< 0,0001	1
		interaction	2,03	ns	1
trait 4	Bulk	Type of water body	2,90	0,0888	1
		Continent	109,14	< 0,0001	1
		interaction	33,44	< 0,0001	1
trait 5	Spacer length	Type of water body	42,96	< 0,0001	1
		Continent	164,37	< 0,0001	1
		interaction	8,77	0,0031	1
trait 6	Length leaf	Type of water body	0,46	ns	1
		Continent	115,41	< 0,0001	1
		interaction	20,30	< 0,0001	1
trait 7	Leaf width	Type of water body	152,19	< 0,0001	1
		Continent	173,73	< 0,0001	1
		interaction	79,66	< 0,0001	1
trait 8	Leaf area	Type of water body	92,53	< 0,0001	1
		Continent	122,46	< 0,0001	1
		interaction	9,29	0.0024	1

Table 3: two-factor ANOVAs used to test the continent and water bodies effects on each trait.
ns: no signification

The average population size (main shoot length, spacer length), bulk, branching (number and length) and leaf traits (area, length, and width) were significantly higher in European than in American populations (Table 4).

		Europe			North America			P
trait 1	Shoot length cm	57.12	±	30.26	31.28	±	17.43	< 0.01
trait 2	Number lat.shoot	7.65	±	4.67	5.50	±	4.64	< 0.0001
trait 3	Length lat.shoot cm	61.82	±	63.0	35.64	±	39.4	< 0.0001
trait 4	Bulk (mg cm -1)	2.31	±	1.2	1.73	±	0.95	< 0.0001
trait 5	Spacer length cm	0.74	±	0.33	0.56	±	0.28	< 0.0001
trait 6	Length leaf cm	1.17	±	0.31	0.96	±	0.28	< 0.0001
trait 7	Width leaf cm	0.22	±	0.09	0.15	±	0.05	< 0.01
trait 8	Leaf area cm²	0.17	±	0.11	0.09	±	0.05	< 0.01
trait 9	Dry Mass g	0.27	±	0.22	0.13	±	0.13	< 0.01

Table 4: Morphological differences between European and American populations of *Elodea nuttallii*
P-values. Mean± Standard deviation.

A highly significant difference was established between streams and lakes, except for main shoot length, length leaf and dry mass (traits 1, 6, 9; Table 5).

		Lake			Stream			P
trait 1	Shoot length cm	41.77	±	1.01	40.92	±	1.24	ns
trait 2	Number lat.shoot	5.82	±	0.18	7.14	±	0.22	< 0.0001
trait 3	Length lat.shoot cm	49.89	±	1.95	39.94	±	2.40	< 0.0013
trait 4	Bulk (mg cm -1)	1.82	±	0.04	2.17	±	0.05	< 0.0001
trait 5	Spacer length cm	0.66	±	0.01	0.58	±	0.06	< 0.0001
trait 6	Length leaf cm	1.03	±	0.01	1.06	±	0.01	ns
trait 7	Width leaf cm	0.15	±	0.15	0.21	±	0.001	< 0.01
trait 8	Leaf area cm²	0.09	±	0.001	0.17	±	0.001	< 0.01
trait 9	Dry Mass g	0.18	±	0.01	0.19	±	0.01	ns

Table 5 : Morphological differences between populations of *Elodea nuttallii* in lakes and in streams.
(Mean± Standard deviation), ns: no signification

The interactions between the continent and the type of waterway were significantly different for the morphological traits tested, with the exception of length of lateral shoots (two-factor ANOVAs, Table 3).

4. Discussion

Biological traits of E. nuttallii in native and introduced areas

North American and European populations of E. nuttallii showed pronounced differences in reproduction. E. nuttallii was characterized by no sexual reproduction in their introduced range, whereas fruits were observed in 6.7 % of the USA sites. Our observations are congruent with the literature. Fruiting specimens are very rare (Lawrence 1976) and very few fully mature fruits were noticed in Canada (Catling and Wojtas 1986). Although E. nuttallii reproduces both sexually and asexually by vegetative clonal propagation in North America, vegetative reproduction seems to be the main efficient way of propagation. To our knowledge, no study has been undertaken to investigate the speed and extent of vegetative reproduction and propagation of E. nuttalii in North America. Barrat-Segretain et al. (1998, 2002) showed that when introduced to a new habitat, the establishment of Elodea buds is rapid, since the propagules sank into the sediment and grew rapidly. Many macrophytes such as Nuphar lutea allocate their resources to growth and vegetative versus sexual reproduction (Barrat-Segretain 1996).

Furthermore, the role of the environmental parameters (abiotic and biotic) on trade-offs between sexual and clonal reproduction are not well-known. Thompson and Eckert (2004) only observed a trade-off between sexual investment and Butomus umbellatus inflorescence bulbils under high nutrients, probably because bulbil formation was strongly inhibited by low nutrient regardless of whether plants were pollinated. However, it is difficult to drawn any conclusion regardless the effect of variation in environmental quality on reproductive trade-offs (Thompson and Eckert 2004).

Despite considerable variation between populations within continents, there were pronounced differences between continents; the dry mass and the growth (main shoot length, branching,) were significantly higher in European than in American populations. The introduced Elodea nuttallii populations appeared to perform better in Europe, possibly because of changed selection pressures (no selective herbivores for example). They have the ability to produce more lateral shoots (branching), they have a higher specific leaf length (1.17 cm) and leaf width (0.22 cm) and internode length (0.74 cm) in the non-indigenous populations than in native ones (0.96 cm, 0.15 cm, 0.56 cm respectively). These results are congruent with the literature (Table 6).

	Europe			North America	
	Vanderpoorten et al.(2000)	Simpson (1988)	Sell (1968)	Lawrence (1976)	Catling & Wotjas (1986)
Leaf length(cm)	0.72-1.15	0.55-3.5	0.6-1.3	nd	0.3-1.8
Leaf width (cm)	0.15-0.33	0.08-0.30	0.03-0.20	< 0.15	< 0.15
Spacer length (cm)	nd	0.5-2.0	nd	nd	nd

Table 6: Morphological variation of leaf traits and spacer length of *E. nuttallii* according to the literature.
nd: no data

Furthermore, the Cover Growth rates variations of E. nuttallii's stands is related to spacer length, stem length, leaf area and foliar investment (Hérault et al. 2007). Such differences have been described for other invasive plants, e.g. Lythrum salicaria (Willis and Blossey 1999) and Solidago gigantea (Jakobs et al. 2004). E. nuttallii is a very plastic species in Europe water bodies (Simpson 1988; Di Nino et al. 2007; our results). A greater phenotypic plasticity is particularly advantageous in disturbed environments and disturbances favoured the invasiveness of E. nuttallii. One explanation for this might be that morphological plasticity allows introduced species to naturalize across a range of environments. Plastic "general-purpose genotypes" could have a fitness advantage in founding populations where local adaptation has not yet occurred (Sexton et al. 2002), or cannot occur because of a lack of genetic variation. Genetic differentiation in introduced populations may occur in any ecological trait that is beneficial under the novel selection conditions, given that there is genetic variation for it. A straightforward way of testing such a hypothesis about adaptive evolutionary change is to compare offspring from native and introduced populations of E. nuttallii in a common environment (Bossdorf et al. 2005). To detect evolutionary change in invaders, comparative studies of native versus introduced populations are needed. A combination of field and common garden studies is needed to fully understand evolutionary change in E. nuttallii.

Morphological plasticity in lakes and streams

The architecture and the growth of E. nuttallii in flowing water differ from those in still water. One hypothesis for this variation in observed life-history traits is that plants may respond differently to the environmental parameters; light and nutrient availability are evolved (Simpson 1988; Barrat-Segretain 2004; James et al. 2006; Di Nino et al. 2007). The study of Di Nino et al. (2007) on genetically uniform populations of E. nuttallii showed that they develop a common phenotype under similar environmental conditions. However with increasing water nutrient enrichment, E. nuttallii showed increases in leaf area with decreases in internode length (Di Nino et al. 2007). Furthermore, E. nuttallii showed a decrease in root weight and a reduction in the root to shoot ratio across a nutrient gradient (James et al. 2006). This plastic response - when nutrients are not limiting- indicates a change in the partitioning of carbon away from roots development and may enhance plant performance. Our data showed that leaf width and number of lateral shoots were correlated with the water nutrient status (Table 2). Larger leaf width and higher number of lateral shoots were produced in streams (Table 4) to make use of higher nutrient conditions in rivers (mean values: ([ammonium] = 32µg/l; [SRP] = 51µg/l) than in lakes ([ammonium] = 48µg/l; [SRP] = 16µg/l). By changing leaf width, individuals maximize growth under a variety of environmental conditions and have the potential to intensify the development of lateral shoots and of resource-acquiring structures in the more favourable microhabitats of a heterogeneous environment.

Of the environmental factors influencing morphological variation of aquatic macrophytes, light is probably the most significant, particularly in terms of intensity. Morphological variability of leaf size and internode length has been often interpreted as an adaptative response to different nutrient and light conditions (Garbey et al. 2004, 2006; Di Nino et al. 2007). In lakes, the plants were stressed (mainly due to light and nutrient deficiency or low carbone availability). Under stress conditions, E. nuttallii was able to respond both physiologically (Jones et al. 1993; Thiébaut 2005) and morphologically by elongating the lateral shoots and spacer length and by reducing the number of lateral shoots growth. Where light intensity is reduced in water (lakes), E. nuttallii was characterized by the production of long lateral shoots, narrow, light green leaves and longer

internodes (Table 5). If light intensity is compatible with the rapid growth of E. nuttalli, this species grows rapidly and forms a canopy, thus restricting light availability for species growing beneath its canopy (Barrat-Segretain 2004). Hence it is possible that growth of the plant increased to avoid the lower light conditions. Others factors might have an influence include light quality, photoperiodism and ontogenetic drift. Temperature may also be important and, in common with light, varies according to the time of the year and depth of water. It is also interactive with light, and responses to the two factors may be impossible to separate (Barko et al. 1982).

Our results established that E. nuttallii shows a wide range of morphological variations. The shorter broaded-leaved phenotype typically occurs in shallow streams, whereas the longer spacer narrow-leaved phenotype occurs in deeper waters. The latter may also be present near the surface when light intensity is reduced due to shading or turbidity of the water (Simpson 1988; Di Nino et al. 2007).

5. Conclusions

If a particular plant taxon becomes invasive in the introduced range, the question arises to what extent the plant differs from its conspecific in the native range. A direct comparison of plants growing in both ranges provides useful evidence of whether such differences exist. The results of this field survey show an increase growth performance of Elodea nuttallii in the introduced range. However, without experimental studies we cannot be certain that the trends described here reveal genetic differences between continents. Further studies are required.

Acknowledgements

We are grateful to Pr Haury Jacques (ENSA, Rennes) and to Verniers Gisèle (GEREA, Belgium), Pr Kuepfer Philippe (University of Neuchâtel, Switzerland), Pr Giamberini Laure (University of Metz), Pr Trémolières Michèle (University of Strasbourg) for their helpful assistance in collecting Elodea nuttallii samples. Many thanks to Dr Dan Molloy from the New York Museum and to Dr Jacques Brisson from the Plant Biology Research Institute of Montreal and the Botanical Gardens of Montreal for information on the distribution of Elodea canadensis and E. nuttallii in North America. This project was sponsored by the “Biological Invasions” program of the French Ministry of Ecology and Sustainable Development.

References

APHA, (1992) Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. APHA, Washington DC

Argus GW, White DJ (1977) The rare vascular plants of Ontario. Rep. No. 14. National Museum of Natural Sciences, Ottawa.

Barko JW, Harding DG, Matthews MS (1982) Growth and morphology of submersed macrophytes in relation to light and temperature. Can. J. bot. 60: 877-887.

Barrat-Segretain M-H (1996) Germination and colonisation dynamics of Nuphar lutea (L.) in a former river channel. Aquat. bot. 55 : 31-38.

Barrat-Segretain M-H (2001) Invasive species in the Rhone River floodplain (France): replacement of Elodea canadensis Michaux by E. nuttallii St. John in two former river channels. Archiv Hydrobiol. 152: 237-251.

Barrat-Segretain M-H (2004) Growth of Elodea canadensis and Elodea nuttallii in monocultures and mixture under different light and nutrient conditions. Arch.Hydrobiol. 161: 133-144.

Barrat-Segretain M-H, Bornette G, Hering-Vilas-Boas A (1998) Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. Aquat. Bot. 60: 201-211.

Barrat-Segretain M.-H, Elger A, Sagnes P, Puijalon S, (2002) Comparison of three life-history traits of invasive Elodea canadensis Michx. and Elodea nuttallii (Planch.) H. St. John. Aquat. Bot.74: 299-313.

Blossey B, Nötzold R (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. J. Ecol. 83: 887-889.

Bossdorf O, Auge H, Lafuma L, Rogers WE, Siemann E, Prati D (2005) Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. Oecologia 144: 1-11.

Bouchard A, Barabé D, Dumais M, Hay S (1983) The rare vascular plants of Quebec, Rep. No. 48. National Museum of Natural Sciences, Ottawa.

Callaway R, Aschehoug E (2000) Invasive plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion. Science 290: 521-523.

Catling PM, Wojtas W (1986) The waterweeds (Elodea and Egeria, Hydrocharitaceae) in Canada. Can. J. Bot. 64: 1525-1541.

Cook CDK (1966) A monography study of Ranunculus (L.) subgen. Batrachium (DC.) A. Gray. Mitt.Bot.St Samml. Münch 6: 47-237.

Cook CDK, Urmi-König K (1985) A revision of the genus Elodea (Hydrocharitaceae). Aquat. Bot. 21: 111-156.

Crawley MJ (1987) What makes a community invasible? In: Gray A.J., Crawley M.J. and Edwards P.J. (eds) Colonization, Succession and Stability - The 26th Symposium of the British Ecological Society Held Jointly with the Linnean Society of London, Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 429-453.

Daehler CC (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasivplants: implications for conservation and restoration. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 34: 183-211.

Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. J. Ecol. 88: 528-534.

Di Nino F, Thiébaut G, Muller S (2007) Phenology and phenotypic variation of genetically uniform populations of Elodea nuttallii (Planch.) H. St John at sites of different trophic states. Archiv Hydrobiol. 168: 335-343.

Fiasson JL, Gluchoff-Fiasson K, Dahlgren G (1997) Flavonoid patterns in European Ranunculus L; Subgenus Batrachium (Ranunculaceae). Biochem. Syst. Ecol. 25 (4): 327-333.

Garbey C, Thiébaut G, Muller S (2004) Morphological plasticity of a spreading aquatic macrophyte, Ranunculus peltatus, in response to environmental variables. Plant Ecol. 173: 125-137.

Garbey C, Thiébaut G, Muller S (2006) An experimental study of the plastic responses of Ranunculus peltatus Schrank to four environmental parameters. Hydrobiologia 570: 41-46.
Hérault B, Bornet A, Trémolières (2007) Redundancy and niche differentiation among the european invasive Elodea species. Biol. Invasions DOI 10.1007/s10530-007-9187-9
Jakobs G, Weber E, Edwards PJ (2004) Introduced plants of the invasive Solidago gigantea (asteraceae) are larger and grow denser than conspecifics in the native range. Divers. Distrib. 10: 11-19.
James CS, Eaton JW, Hardwick K (2006) Responses of three invasive aquatic macrophytes to nutrient enrichment do not explain their observed field displacements. Aquat. Bot. 84: 347-353.
Jones JL, Eaton JW, Hardwick K (1993) Physiological plasticity in Elodea nuttallii. J. Aquat. Plant Manage. 31: 88-94.
Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. Trends Ecol. Evol. 17: 164-170.
Larson D (2007) Non-indigenous Freshwaters Plants. Patterns, Processes and Risk Evaluation; Doctoral Thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
Lawrence DK (1976) Morphological variation of Elodea in western Massachusetts: field and laboratory studies. Rhodora 78: 739-749.
Leger EA, Rice KJ (2003) Invasive California poppies (Eschscholzia californica Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition. Ecol. Lett. 6: 257-264.
Lonsdale WM (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. Ecology 8: 1522-1536.
Milne JM, Murphy KJ, Thomaz SM (2002) Morphological variation in Eichhornia azurea (Kunth) and Eichhornia crassipes (Mart.) Solms. in relation to vegetation type and environmental factors in the floodplain of the Rio Paraná, Brazil. In: Proceedings, EWRS 11th International Symposium on Aquatic Weeds, pp. 171-174.
Müller-Schärer H, Schaffner U, Steinger T (2004) Evolution invasive plants: implications for biological control. Trends Ecol. Evol. 19: 417-422.
Pysek R, Richardson DM (2007) Traits associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we stand? In: Ecological Studies, 193, W.Nentwig (eds) Biological Invasions, Springer -Verlag, Berlin Heidelberg, pp 97-125.
Richards JH, Ivey CT (2004) Morphological plasticity of Sagittaria lancifolia in response to phosphorus. Aquat. Bot. 80: 53-67.
Schulthorpe CD (1967) The Biology of aquatic vascular plants Edward Arnold, London.
Sell Y (1968) Les élodées. Aquarama 2: 18-23.
Sexton J, McKay J, Sala A (2002) Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. Ecol. Appl. 12: 1652-1660.
Simpson DA (1984) A short history of the introduction and spread of Elodea in the British Isles. Watsonia 15: 1-9.
Simpson DA (1988) Phenotypic plasticity of Elodea nuttallii (Planch.) H. St John and Elodea canadensis Michx in the British Isles. Watsonia 17: 121-132.
Simpson DA (1990) Displacement of Elodea canadensis Michx by Elodea nuttallii (Planch.) H. St John in the British Isles. Watsonia 18: 173-177.
Stastny M, Schaffner U, Elle E (2005) Do vigour of introduced populations and escape from specialist herbivores contribute to invasiveness? J. Ecol. 93: 27-37.
Sutherland S (2004) What makes a weed a weed: life history traits of native and non indigenous plants in the USA. Oecologia 141: 24-39.
Thébaud C, Simberloff D (2001) Are plants really larger in their introduced ranges? Am. Nat. 157: 231-236.
Thiébaut G (2005) Does competition for phosphate supply explain the invasion pattern of Elodea species? Water Res. 39: 3385-3393.
Thiébaut G (2007) Invasion success of non-indigenous aquatic and semi-aquatic plants in their native and introduced ranges. A comparison between their invasiveness in North America and in France. Biol. Invasions 9: 1-12.
Thiébaut G, Rolland T, Robach F, Tremolières M, Muller S, (1997) Quelques conséquences de l'introduction de deux espèces de macrophytes, Elodea canadensis Michaux et Elodea nuttallii St. John, dans les écosystèmes aquatiques continentaux: exemple de la plaine d'Alsace et des Vosges du Nord (Nord-Est de la France). Bull. Franç. Pêche Pisc. 344/345: 441-452.
Thompson FL, Eckert CG (2004) Trade-offs between sexual and clonal reproduction in an aquatic plant: experimental manipulations vs. phenotypic correlations. J. Evolution. Biol. 17: 581-592.
Tremp H (2001) Standörtliche Differenzierung der Vorkommen von Elodea canadensis Michx. und Elodea nuttallii (Planch) St. John in Gewässern der badischen Oberrheinebene. Ber. Inst. Landschafts- Pflanzenökologie Univ. Hohenheim, 10: 19-32.
Vanderpoorten A, Lambinon J, Tignon M (2000) Morphological and molecular evidence of the confusion between Elodea callitrichoides and E. nuttallii in Belgium and Northern France. Belgian J. Bot. 133: 41-52.
Wetzel RG, Likens GE (1991) Limnological Analysis. Springer, New York
Willis AJ, Blossey B (1999) Benign Environments do not Explain the Increased Vigour of Non-indigenous Plants: a Cross-continental Transplant Experiment. Biocontrol Sci. Technol. 9: 567 - 577.

3.1.3 Conclusions et perspectives

Les populations nord-américaines apparaissent moins vigoureuses que les populations européennes. Elles se caractérisent notamment par une plus faible taille, une longueur d'entre-nœuds plus faible, un poids inférieur et une surface foliaire plus faible que ceux des populations introduites. Les populations nord-américaines d'*E. nuttallii* se caractérisent surtout par une longueur et une largeur de feuille nettement plus faible que les populations européennes. En Amérique du Nord, les données de la littérature indiquent pour *E. nuttallii* des mesures de longueur et de largeur de feuilles similaires (longueur moyenne < 10mm, largeur moyenne < 1,75 mm) à celles mesurées sur le terrain. En Europe, Vanderpoorten et al. (2000) ont échantillonné des spécimens d'herbiers et donnent des mesures de longueur et de largeur des feuilles de *E. nuttallii* (longueur : 7,2-15,4 mm, largeur 1,4-3,3 mm) semblables à celles que nous avons mesurées.

Nos investigations génétiques ont montré que les populations nord-américaines de *E. nuttallii* différaient des populations européennes. Cette variabilité morphologique des populations entre les deux continents pourrait être due soit à des génotypes différents soit à des stratégies différentes des élodées dans leurs aires d'indigénat et d'introduction. Nos résultats semblent indiquer une allocation des ressources plus importante vers la croissance végétative dans l'aire d'introduction, les population européennes étant de plus grande taille.

Pour confirmer cette hypothèse, il serait nécessaire d'effectuer des essais de transplantation réciproque, indispensable pour confirmer la théorie « Evolution of Increased Competitive Ability » proposée par Blossey et Nödzold (1995) selon laquelle les végétaux introduits sans prédateurs et sans pathogènes seraient plus vigoureux dans leur aire d'introduction car ils alloueraient toute leur énergie à la croissance plutôt qu'à des mécanismes de défense.

On peut aussi attribuer cette différence de morphologie aux caractéristiques de l'habitat. Afin de tester le rôle de la chimie dans le développement des élodées, des corrélations entre les traits morphologiques et la qualité physico-chimique des eaux ont été recherchés. La largeur des feuilles et le poids sont ainsi fortement corrélés aux orthophosphates et, dans une moindre mesure à l'azote ammoniacal. De même, le nombre de ramifications est corrélé aux nutriments. Si la longueur des entre-noeuds est faiblement corrélée à des facteurs de minéralisation, aucune relation significative n'a été mise en évidence avec la trophie (Tableau V). Il apparaît donc que la longueur des entre-nœuds et la croissance apicale dépendent de la transparence des eaux et donc des

ressources pour la lumière, alors que la croissance latérale et l'activité photosynthétique dépendent davantage des ressources nutritives.

Tableau V: Corrélations de rang de Spearman (*r*) entre les traits morphologiques et la chimie des eaux ($P \leq 0.05$). ns : non significatif. (Invabio)

	pH	Conductivité	PPO4	NNH4+	NNO3	SSO4	chlorophylle a
LongEntre-noeuds	0,32	0,38	ns	ns	0,23	0,27	ns
LongFeuille	ns	0,25	0,23	ns	0,30	ns	ns
Larg Feuille	-0,54	-0,34	0,78	0,49	0,22	ns	ns
Nbr ramif	ns	-0,26	0,59	0,55	ns	-0,31	ns
LongRamif	0,24	ns	ns	ns	0,27	ns	ns
Longueur max	ns	ns	0,23	ns	0,38	ns	ns
Poids sec	ns	ns	0,55	0,23	0,41	ns	ns

D'autre part, l'étude des mécanismes de défense contre la prédation chez les élodées nord-américaines et européennes pourrait nous éclairer sur les causes de cette prolifération. Seul le taux de consommation des élodées européennes par des herbivores a été jusqu'à présent testé (Elger & Barrat-Segretain, 2004 ; Elger & Lemoine, 2005 ; Gierlinski, 2005). Il faut toutefois noter que, lors de nos campagnes de collecte des élodées dans le milieu naturel, nous avons souvent observé des feuilles partiellement consommées sur les populations américaines, ainsi que l'apparition de nombreux herbivores dans les aquariums lors des tentatives de mises en culture de ces populations. Cela n'était pas le cas des individus prélevés dans les populations européennes. Toutefois, il est possible qu'au cours des décennies, il y ait des mécanismes de co-évolution entre les macrophytes exotiques et les macro-invertébrés indigènes et que les élodées naturalisées soient consommées par les herbivores indigènes.

3.2. Etude de la plasticité phénotypique en tant que réponse adaptative d' E. nuttallii le long d'un gradient de trophie

3.2.1 Introduction

Le positionnement dans l'espace des populations clonales d' *E. nuttallii* a été testé dans l'optique du foraging concept. La réponse morphologique d' *E. nuttallii* a été étudiée le long d'un gradiant d'eutrophisation dans les Vosges du Nord. Les résultats sont présentés et discutés dans la publication ci-jointe.

3.2.2. Publication : Phénology and phenotipic variation of genetically uniform populations of Elodea nuttallii (Planch.) H. St John at sites of different trophic states, Archiv für Hydrobiologia

Fundamental and Applied Limnology
Archiv für Hydrobiologie
Vol. **168/4:** 335–343, April 2007
© E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung 2007

Phenology and phenotypic variation of genetically uniform populations of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St John at sites of different trophic states

F. Di Nino, G. Thiébaut* and **S. Muller**[1]

Université Paul Verlaine de Metz

With 2 figures and 3 tables

Abstract: The morphological variation of *E. nuttallii* (Planch.) H. St John, a clonal aquatic macrophyte introduced in Europe, was investigated along a eutrophication gradient in a Northern Vosges stream (NE France). Studies of morphological plasticity in clonal plants have analysed responses to habitat quality in terms of spacer length and branching intensity. The capacity for these parameters to respond to environmental quality has been interpreted as an expression of foraging behaviour, as it confers the potential to intensify the placement of ramets in the more favourable patches of a heterogeneous environment. In our study, the first step consisted in testing the Foraging Concept applied to plant morphology as an adaptation to the acquisition of resources (De Kroon & Hutchings 1995). Eight morphological traits of individuals of *E. nuttallii* were studied monthly at three sites to document morphological plasticity according to a trophic gradient. A significant difference in morphological traits appeared among the dates and among the sites. A seasonal pattern of the growth of *E. nuttallii* was established. In agreement with the prediction of the foraging hypothesis, there was a difference in internode and in photosynthetic surface among sites. Plants growing in oligotrophic water were long and thin, while plants growing in mesotrophic water were shorter and more robust, with a greater leaf surface.

The second step consisted in investigating the degree of genetic diversity among *Elodea nuttallii* plants in Northern Vosges streams by analysing twenty-seven samples using Amplified Fragment Length Polymorphic (AFLP) markers. Altogether 258 AFLP markers were scored using 5 primer pairs. The average proportion of shared AFLP fragments was higher than 99.80 %. These results establish that *E. nuttallii* propagates clonally in Northern Vosges streams. They exclude morphological variations due to the presence of ecotypes, and show an only phenotypic adaptation.

Key words: Morphological plasticity, *Elodea nuttallii*, AFLP, clonal plants, Foraging Concept.

Introduction

Plasticity has been widely recognized as a significant mode of phenotypic diversity and hence as an important aspect of how organisms develop, function and evolve in their environments (Sultan 2000). These biological characteristics correspond to the ability of an organism to adjust its performance by altering its morphology, physiology and life-history in response to varying environmental conditions (Bradshaw 1965, Sultan 2000). Although studies of phenotypic plasticity have a long history in plant ecology (reviewed in Bradshaw 1965), the extent to which patterns of plasticity differ among traits, life histories and habitats,

[1] **Authors' address:** Université Paul Verlaine de Metz, Laboratoire Interactions, Ecotoxicologie, Biodiversité, Ecosystèmes, CNRS UMR 7146, Avenue Général Delestraint, 57070 Metz, France.

* Corresponding author (e-mail : thiebaut@univ-metz.fr)

DOI: 10.1127/1863-9135/2007/0168-0335 1863-9135/07/0168-0335 $ 2.25
© 2007 E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, D-70176 Stuttgart

and the adaptive basis of this variation are largely unresolved. Morphological plasticity has been viewed as a behavioural phenomenon which allows clonal plants to arrange their ramets within their environment in a selective manner. This capability has been regarded as a manifestation of "foraging behaviour". The "Foraging Concept" (De Kroon & Hutchings 1995), defined as "the processes whereby an organism searches, or ramifies within its habitat, which enhance its acquisition of essential resources", considered that if a species forages in different ways in two environments with different resource availabilities, plants growing in each of these environments differ in morphology and in pattern of placement of their ramets, when evaluated at the same plant size (De Kroon & Hutchings 1995, Huber et al. 1998). The foraging theory thus postulates that the costs and benefits of a given behaviour are reflected in the performance of the organism. In some heterogeneous environments the benefits of exploratory search may not outweigh the costs, and more passive behaviours may be selected.

The phenotypic plasticity of vegetative traits is a characteristic feature of aquatic plants. Many of them occur in habitats characterized by strong environmental gradients and often display dramatic responses in their vegetative traits to changing water or trophic levels (Gerber & Les 1994, Garbey et al. 2004, Dorken & Barret 2004).

Native to temperate North America, *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St John was first introduced into Europe in 1939 (Weber-Oldecop 1977, Simpson 1984, Thiébaut et al. 1997, Barrat-Segretain 2001, Tremp 2001). In the British Isles, as only female plants and clonal reproduction were observed (Simpson 1988), the wide range of morphological variation within this species is entirely due to phenotypic plasticity. *E. nuttallii* shows a wide range of morphological features which has caused many problems of identification (Lawrence 1976, Catling & Wojtas 1986, Vanderpoorten et al. 2000). The ecological and evolutionary significance of leaf-shape variation has attracted particular attention and represents a classical example of developmental plasticity (Sculthorpe 1967). Due to infrequent and brief flowering, leaf morphology is often used to differentiate *Elodea* species (Lawrence 1976, Catling & Wojtas 1986). However, the variation is such that the two extremes of *E. nuttallii*'s morphological range have the appearance of distinct taxa, one with long, narrow, spreading leaves, the other with shorter, broader, strongly reflexed leaves (Simpson 1988, Vanderpoorten et al. 2000). No genetic investigations on the *E. nuttallii* populations have been performed, except the study of Vanderpoorten et al. (2000). Below, we present detailed information on the variability of *E. nuttallii* architecture along a river according to a eutrophication gradient. The aims of this paper are the analysis and interpretation of morphological plasticity in *Elodea nuttallii* by confronting morphological and molecular data. The conclusions of the study will be discussed in the light of the Foraging Concept.

Material and methods

Study area

The study was performed in the Northern Vosges mountains (NE France). The landscape pattern consists of sandstone mountains of 200–580 m altitude topped by rock conglomerates surrounded by steep cliffs. The regional climate is sub-continental. Winters are cold, with more than 100 days of frost and a mean annual temperature of 8.6 °C. Summer is relatively hot. The mean rainfall is 900 mm. The streams investigated are located in the Moder catchment. They drain a forested area covered by soils ranging from brown acidic to podzolic. The hydrological network flows in alluvial deposits poor in calcium carbonate. These sandstone streams are shallow.

The streams are subject to eutrophication (Thiébaut & Muller 1998). The main sources of pollution are fish farms and domestic sewage. The invasive species *E. nuttallii* has colonized the streams of this area since the end of the 1970s (Thiébaut et al. 1997).

Nine sites (S1 to S9) were selected for the genetic studies. Three sampling sites (S4, S5, S6) were located in the main river called Moder, whereas six other sites were located in tributaries.

Among these six sites, three (S1, S2, S3) in Falkensteinbach were selected in order to investigate the phenotypic plasticity and to assess the water quality. They were characterized by overabundance of *E. nuttallii* (mean cover percentage visually estimated between 70 and 90 % in July by imaging a bird's eye view of the channel). The first site "S1" located upstream ran across peatbogs, whereas the second site "S2" was in the middle part of the river which flowed between pastures. The last site "S3" was located downstream from villages.

Material

E. nuttallii is a submersed, dioecious aquatic plant. Individual plants vary in appearance depending on growing conditions. They grow either rooted in the bottom or free-floating. Leaves of middle and upper stem branches are whorled in groups of three, linear-lanceolate or linear, pale green, flaccid, often twisted, finely serrulate, whereas leaves on basal portions of the stems are opposite in pairs or in whorls of three and somewhat shorter than those above. The stem is long, narrow and generally branched. Winter buds are produced late in the season. They consist of leafy branch tips with relatively short nodes widely spaced on lower stems and becoming more crowded near the apices.

Less is known about the biology of *E. nuttallii* (Kunii 1984 a, b, Cook & Urmi-König 1985, Bowmer et al. 1995). Currents,

winds, boat traffic, foraging animals, or other disturbance easily fragment the brittle stems. Any part of the axis is capable of producing a new plant if a dormant lateral bud is present and the fragment does not become desiccated (Sculthorpe 1967). When the water reaches 10 °C new shoots and roots develop from the buds on the prostrate stems. The main shoots grow rapidly upwards and, after this elongation phase, vigorous branching occurs. These branched shoots form a dense canopy just below the surface of the water (Kunii 1982).

Physical features and chemical survey of the water

Physical features (water transparency, width, water velocity, depth) were recorded monthly from May to October at the three sites selected for investigating the phenotypic plasticity (S1, S2, S3). In mid-stream, 500 ml of water were collected monthly from the end of May to the end of October. Analyses were performed immediately upon returning to the laboratory (less than 24 hours after sample collection). Alkalinity was determined by titration (AFNOR 1990). Conductivity and pH were measured using a combined glass electrode and corrected for temperature (25 °C). Reactive soluble phosphorus and ammonia were analysed using a spectrophotometer (single reagent ascorbic acid technique for phosphorus, and indophenol technique for ammonia, AFNOR 1990). Samples for nitrate, sulphate and chloride analyses were processed with ion chromatography.

Phenotypic plasticity

Field measurements of morphological traits were carried out between May and October (the vegetative period). Thirty plants were randomly collected each month at each site selected (S1, S2, S3) to investigate the phenotypic plasticity. Three-cm long apical shoots, corresponding to the optimal growth area, were cut off. Lateral shoots, called "ramets" included the secondary lateral shoot which developed from the nodes on the original apical shoot and the other lateral shoots that developed either from the same nodes, or from the nodes on the lateral shoots.

Eight morphological traits were measured on each individual.

1: main shoot length,
2: number of lateral shoots (secondary shoots only),
3: cumulated length of lateral shoots (secondary + tertiary),
4: bulk, as the ratio between dry weight of the plant and total length of all shoots,
5: spacer length was the total length of ten internodes after the three-cm long cut apex.

A preliminary statistical study showed that leaves from the sixth whorl were the most representative in the ten nodes (Di Nino 2002).

6: length of a leaf located at the sixth whorl,
7: width of a leaf located at the sixth whorl,
8: area of a leaf located at the sixth whorl. One leaf of this sixth whorl was cut, fixed on a paper with sailor tape. Its area was calculated by using Scion image V. 1.63 programme.

Statistical analysis

A Principal Components Analysis (PCA) based on the mean values of morphological trait variables (except leaf area which was correlated with leaf length and width) was applied to test for space and time variability (software ADE-4 version 2001, CNRS Lyon).

Data were analysed using Statistica Software. After verification of the normal distribution of the values and homogeneity of the variances, two-factor ANOVAs were used to test the time and space effects on each trait. Newman-Keuls methods were applied.

AFLP analysis

AFLP analysis is essentially a combination of restriction fragment length polymorphism and PCR amplification. Following restriction enzyme digestion of DNA, a subset of the resulting restriction fragments is selected with specific primers for PCR amplification. The short time required to assay a large number of loci is a major advantage of AFLP over other molecular markers. Three plants of *E. nuttallii* from each of the nine sites S1 to S9 distributed in five rivers were subjected to AFLP analysis using five primer combinations. *Elodea canadensis* from the Moder river was analyzed by AFLP to make the outgroup for the genetic studies.

Total genomic DNA was isolated from one apex of each plant frozen in liquid nitrogen and homogenized to a fine powder using a mortar under liquid nitrogen. DNA was extracted using the QIAGEN Dneasy Plant Mini Kit, according to the manufacturer's instructions. Each DNA sample concentration was adjusted to 80 ng L^{-1}.

DNA digestion using *Eco*RI and *Mse*I restriction enzymes was performed in a single tube for 3 h at 37 °C. Ligation reaction of *Eco*RI and *Mse*I site-specific double-stranded adaptors was performed in a single tube for 3 h at room temperature. Preselective amplification using *Eco*RI-A, *Mse*I-C and Taq DNA polymerase was carried for 28 cycles on a thermocycler following cycling program: 94 °C during 45 s for denaturation, 56 °C during 45 s for annealing and 72 °C during 1 mn for extension. After a 10 × dilution, a selective amplification was performed in a thermocycler using *Eco*RI-ANN labelled primers and MseI-CNN unlabelled primers following cycling program: firstly 13 cycles at 94 °C during 30 s for denaturation, 65 °C during 30 s for annealing and 72 °C during 1 mn for extension, (for each of the first 13 cycles the annealing temperature decreased by 0.7 °C), secondly 23 cycles of 94 °C during 30 s for denaturation, 56 °C during 30 s for annealing and 72 °C during 1 mn for extension. The PCR products of selective amplifications were separated by capillary electrophoresis on an ABI Prism 310 Genetic Analyser and detected by fluorescence as the *Eco*RI site-specific primers were labelled with yellow (NED), blue (FAM), or green (JOE) fluorescent dyes. An internal size marker, Genescan Rox-500 (35–500 bp) labelled with a red (ROX) dye was added allowing the co-loading of the different reactions.

Initially all 32 selective primer pairs available from Perkin-Elmer AFLP Selective Amplification Start-Up Module for small genomes were tested in order to select five primer pair combinations for the selective amplifications. The five more informative primer pair combinations used were *Eco*RI-AGA / *Mse*I-CAC, *Eco*RI-AGA / *Mse*I-CAT, *Eco*RI-ATG / *Mse*I-CTT, *Eco*RI-AGT / *Mse*I-CTG and *Eco*RI-ATC / *Mse*I-CAG. Each AFLP procedure was reproduced at least twice for each DNA sample.

Data analysis

Selectively amplified DNA fragment data were collected by the ABI Prism 310 and analysed using the ABI Prism GeneScan 3.1 software, which sized and quantified the detected fragments. The same software was used to compare the graphical representations of amplified fragments from all the plants analysed to create five matrices, one for each primer pair, where fragments were scored as either present (1) or absent (0). Finally the five matrices were grouped in one single matrix. Genetic identity was calculated using Jaccard (Jaccard 1901) index and the Unweighted Pair Group Method using arithmetic Averages (UPGMA) procedure was used for cluster analysis. A dendrogram was generated to present the relationships between genotypes.

Results

Physical features and chemical composition of the water

The characteristics of the three plasticity sampling sites are presented in Table 1. A clear opposition in physical features and in chemical composition was established between upstream site (S1) and downstream sites (S2 and S3). Upper site S1 was an acidic, oligotrophic, turbid and shallow stretch with low mineral content, whereas the downstream sites were deeper and mesotrophic with higher mineral content. A eutrophication and rising pH gradient appeared from upstream to downstream.

Table 1. Physical features and water chemistry at the three sampling sites. Mean values and standard deviations (n = 6).

Site	S 1	S 2	S 3
transparency	turbid	clear	clear
width (m)	0.8 ± 0.4	4.7 ± 0.2	5.0 ± 0.5
water velocity ($m^3 s^{-1}$)	0.00	0.35 ± 0.04	0.30 ± 0.10
depth (m)	0.1 ± 0.2	0.4 ± 0.2	0.6 ± 0.4
pH	6.10 ± 0.14	6.95 ± 0.12	6.90 ± 0.17
conductivity ($\mu S\ cm^{-1}$)	40 ± 2	71 ± 6	95 ± 7
alkalinity ($\mu eq\ L^{-1}$)	128 ± 30	291 ± 29	335 ± 31
phosphate ($\mu gP\ L^{-1}$)	8 ± 3	37 ± 10	48 ±13
ammonia ($\mu gN\ L^{-1}$)	32 ± 10	109 ± 40	65 ± 16
nitrate ($mgN\ L^{-1}$)	0.20 ± 0.08	0.55 ± 0.10	0.60 ± 0.10
sulphate ($mg\ L^{-1}$)	6.70 ± 0.20	9.37 ± 0.75	10.00 ± 0.69
chloride ($mg\ L^{-1}$)	2.4 ± 0.4	5.7 ± 0.2	7.3 ± 0.2

Morphological plasticity of *E. nuttallii*

A significant temporal effect for all traits was established in our study, showing a common seasonal baseprogramme at the three stands of *E. nuttallii,* but also striking variability in some growth characteristics (Table 2, site-time interactions). Three steps characterized the phenology of *E. nuttallii* in Falkensteinbach (Table 3).

Table 2. Significance levels of a two-factor ANOVA for effects of Time and Site, and their interactions, on morphological traits of *Elodea nutallii*.

Morphological traits	Time	Site	Site × Time
1 main shoot length	< 0.001	< 0.001	< 0.001
2 number of lateral shoots	< 0.001	0.338	< 0.001
3 cumulated length of lateral shoots	< 0.001	0.010	< 0.001
4 bulk	< 0.001	< 0.001	< 0.001
5 spacer length	< 0.001	< 0.001	< 0.001
6 length of a leaf	< 0.001	< 0.001	< 0.001
7 width of a leaf	< 0.001	< 0.001	< 0.001
8 area of a leaf	< 0.001	< 0.001	< 0.001

a) Firstly a stage of growth from May to June. Plants began growing in May. As the season progressed, main shoot length, number of lateral shoots, spacer length and leaf length (traits 1, 2, 5, 6) increased;
b) Secondly, after a decrease of shoot length, leaf length and leaf area (traits 1, 6, 8) in July, an elongation phase occurred from July to September where shoot length (trait 1), spacer length (trait 5) and leaf length (trait 6) increased. Moreover, the number of lateral shoots and the bulk (traits 2, 4) increased from May to August. As a result of the branching, the number of lateral shoots, the cumulated length of lateral shoots and bulk (traits 2, 3, 4) were maximum by the end of August;
c) Finally, the plants declined from September to the end of October. Main shoot length (trait 1) and leaf length (trait 6) decreased until the last sampling date. After the end of September, branching (traits 2, 3) ceased.

In the PCA performed on morphological traits, a significant decrease in leaf length (trait 6) and spacer length (trait 5) and a significant increase in the main shoot length, cumulated length of lateral shoots, bulk, leaf width and photosynthetic surface area (traits 1, 3, 4, 7, 8, respectively) were observed from upstream to downstream (Table 2, $p < 0.05$ and Fig. 1a). A clear opposition appeared between site S1 and the other two (Fig. 1b), except for trait 2 (Table 2). The architecture of the three clonal populations of *E. nuttallii* was different in the same stream.

Genetics

A total of 258 markers was detected by AFLP among the 27 plants sampled. Average DNA fragment length was 140.2 bp and the average number of DNA mark-

Table 3. Seasonal changes in *Elodea nuttallii*. Mean values and standard deviation (n = 30). Different letters (a, b, c, d) indicate significant differences between the monthly measures detected with the Newman-Keuls test ($p < 0.05$).

	May	SD	June	SD	July	SD	August	SD	September	SD	October	SD
Main shoot length (cm)	35.35^{a}	± 10.02	55.76^{c}	± 25.59	43.94^{b}	± 17.90	55.28^{c}	± 21.36	51.35^{c}	± 20.44	41.24^{b}	± 17.69
Number of lateral shoots	4.27^{a}	± 2.25	5.53^{bc}	± 3.22	6.39^{cd}	± 3.82	7.00^{d}	± 4.00	6.11^{cd}	± 3.01	4.73^{ab}	± 2.93
Cumulated length of lateral shoots (cm)	26.89^{a}	± 20.31	34.57^{a}	± 33.36	36.74^{a}	± 39.59	53.03^{b}	± 59.16	49.55^{b}	± 42.45	32.42^{a}	± 25.24
Bulk (mg cm^{-1})	1.20^{a}	± 0.52	1.50^{ab}	± 0.47	1.60^{bc}	± 0.50	1.90^{c}	± 0.52	1.80^{bc}	± 0.61	1.60^{bc}	± 0.72
Spacer length (cm)	5.41^{a}	± 1.63	6.98^{bc}	± 2.67	6.25^{b}	± 2.02	7.38^{c}	± 2.38	7.28^{c}	± 2.86	6.54^{bc}	± 2.27
Length of a leaf (cm)	1.09^{c}	± 0.20	1.17^{d}	± 0.23	0.95^{a}	± 0.15	1.01^{b}	± 0.14	1.07^{c}	± 0.22	0.94^{a}	± 0.18
Width of a leaf (cm)	0.27^{bc}	± 0.05	0.26^{bc}	± 0.04	0.28^{c}	± 0.04	0.24^{a}	± 0.06	0.24^{a}	± 0.07	0.25^{ab}	± 0.05
Area of a leaf (cm^2)	0.18^{bc}	± 0.07	0.19^{c}	± 0.06	0.17^{b}	± 0.05	0.15^{a}	± 0.05	0.17^{bc}	± 0.06	0.16^{b}	± 0.06

Fig. 1. Principal component analysis (PCA) of morphological traits. **a)** Correlation circle showing the position of the variables on plane F1 × F2. Morphological traits are indicated by a number: 1: main shoot length, 2: number of lateral shoots, 3: cumulated length of lateral shoots, 4: bulk, 5: spacer length, 6: length of a leaf, 7: width of a leaf. **b)** Ordination of the 3 selected sites on plane F1 × F2. Circles show the weighted average of all samples taken from a given sampling site. Lines link samples (small dots) to the weighted average.

ers per plant and per primer pair was 51. The *Eco*RI-AGT and *Mse*I-CTG combination gave the smallest number of markers (43) and the *Eco*RI-AGA and *Mse*I-CAT combination gave the largest number (58). All the plants investigated shared 251 (97.30 %) markers. Another 7 (2.70 %) markers were not present in all the plants from one or several groups, indicating the variability between groups. A pairwise matrix of genetic similarities among all the plants studied was obtained. The relationships among the 6966 fragments are shown by the dendrogram (Fig. 2). On average, between 99.80 % and 100 % of all fragments were shared by the plants for five primer combinations.

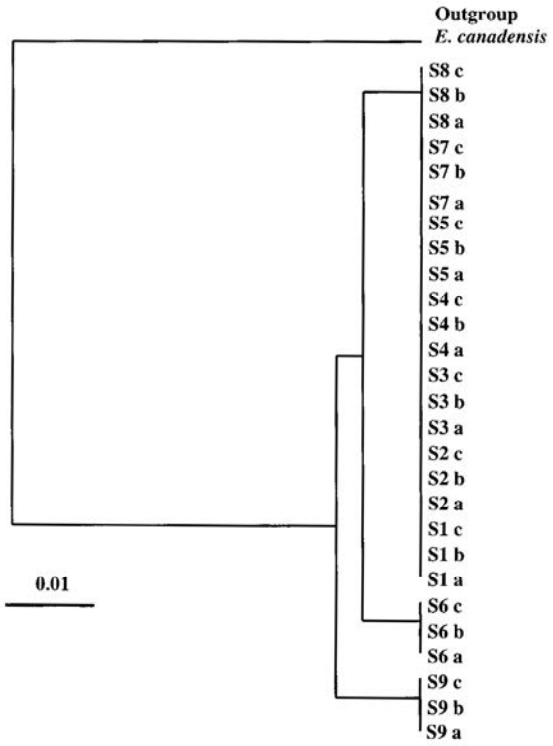


Fig. 2. Dendrogram of *Elodea nuttallii* obtained using Jaccard similarity index and UPGMA cluster analysis for 27 samples from sites S1 to S9 in Northern Vosges streams, three samples (a, b, c) per site. A scale bar for genetic distance is given.

Discussion

The Foraging Concept

Our results are a partial illustration of the "foraging concept" (De Kroon & Hutchings 1995). The length of spacers can change in response to environmental factors such as light or nutrient availability (Hutchings & de Kroon 1994) leading to changes in plant architecture. Such changes have been interpreted in a functional way. Producing longer spacers under shaded conditions may lead to enhanced light capture (Hutchings & de Kroon 1994). According to this concept, plants in favourable habitats (S2, S3) should have shorter spacers in order to place a maximum amount of shoots while plants in less favorable habitat (S1) should grow long spacers. Spacer length is not an independent part of the foraging strategy, but rather a result of overall productivity and biomass allocation. Phosphorus content of plant tissue at the more productive site S3 was almost two-fold higher (S3: P_{total} = 14.79 mg P [g dry weight]$^{-1}$) that at the less productive site S1 (S1 : P_{total} = 8.63 mg P [g dry weight]$^{-1}$) which suggests that the different growth types may be due to differences in sediment nutrient availability (S3: $P_{total\ sediment}$ = 0.61 mg P [g dry weight]$^{-1}$, S1: $P_{total\ sediment}$ = 0.34 mg P [g dry weight]$^{-1}$, unpubl. data). Our investigations confirmed this hypothesis, whereas Wolfer & Straile (2004) found only a small difference in *Potamogeton perfoliatus* spacer length among sites. In contrast with our findings, the Foraging Concept considers that one of the most consistent morphological responses shown by clonal species is a higher branching intensity under conditions of higher resource supply. The lack of significant differences among the number of lateral shoots at the three sites cannot be interpreted by the foraging theory alone. We suggest that the number of lateral shoots was more related to phenology than to resource uptake and use. However, to fully understand the adaptive constraints placed on the morphology of *E. nuttallii*, other aspects of its habitats, physiology, and development must be addressed.

Phenotypic plasticity

E. nuttallii appeared as a highly plastic plant. This conferred the potential to intensify the development of lateral shoots and of resource-acquiring structures in the more favourable microhabitats of a heterogeneous environment. The morphological features we observed on the investigated plants are congruent with literature data in Europe (Sell 1968, Kunii 1984b, Simpson 1988, Vanderpoorten et al. 2000).

The leaves were longer and thinner and the spacer length was shorter at oligotrophic site S1 than at both mesotrophic sites. By changing leaf area individuals maximize growth under a variety of environmental conditions (light, temperature, trophic level, disturbances). The leaf surface area in submerged aquatic plants is not only important in light capture and CO_2 uptake, but also contributes to nutrition (Gerber & Les 1994). Species with orthotropic stems commonly etiolate under shade and it has been shown that the degree of elongation depends on the quantity and quality of the light that reaches the elongating internodes (Kunii 1984b). Generally, the plants receiving most light and nutrients are able to photosynthesise and produce most biomass (Kunii 1984b, McKee et al. 2002). When the plants were stressed (mainly due to nutrient deficiency and turbidity as at site S1), *E. nuttallii* was able to respond both physiologically (Jones et al. 1993, Thiébaut 2005) and morphologically by elongating the leaves and spacer length and by reducing the main

stem. Differential growth characteristics of *Elodea* species can explain the expansion of *E. nuttallii* under eutrophic field conditions (Barrat-Segretain & Elger 2004). Although trying to isolate the impact of a particular factor on the morphology of plants is difficult, our study showed that clonal plants of *E. nuttallii* develop a similar morphological architecture in similar environments (sites S2, S3) and a different phenotypic aspect in different field conditions (site S1).

Variation versus time

In a Japanese pond, Kunii (1984a) identified six stages in the life cycle of *Elodea nuttallii*: a phase of elongation in spring, a peak of flowering during May until early June, a phase of vigorous branching in summer, a stage of defoliation from June to October, a stage of decline from August to October and a sinking stage characterized by prostrate overwintering plants near the bottom.

Our results contribute precise information regarding three stages that occurred in Falkensteinbach.

a) The exotic *E. nuttallii* developed early in the vegetative season (late March as in Kunii, 1984a) grew rapidly and occupied free space in the river. Such phenology gives a competitive advantage over other species which develop later.

b) In summer, the significant decrease in main shoot length and in leaf length may be related to fragmentation in July when large numbers of stem portions are swept downstream and established new populations under optimal environmental conditions. This strategy corresponds to an efficient asexual reproductive strategy. Expansion via the development of branches (traits 2, 3) with maximum growth and the elongation of the stems (traits 1, 5) occurred in August. This explains why the bulk was optimum in August.

c) Decline and vegetative dispersion by fragmentation of the main and lateral shoots started in September. According to a previous study (Di Nino et al. 2005) in Falkensteinbach, maximum productivity of *Elodea nuttallii* occurred in August (productivity: 822 g Dry Weight m^{-2}), whereas one month later a decrease in productivity happened (productivity: 610 g Dry Weight m^{-2}). From August to September, the stands of *E. nuttallii* lost 25 % of their biomass. This late dispersion stage may represent the pool of fragments able to colonize free river areas throughout the winter, earlier than most native species (Kunii 1984a).

Even in winter, when the daily mean water temperature was higher than 4 °C Kunii (1981) noted a slight growth of *Elodea nuttallii* instead of a dormancy. For Kunii (1984a), the success of *Elodea nuttallii* as an aggressive competitor might be correlated with its lack of dormancy throughout the winter season. The underground organs and particularly their reserve substances are important for the survival of perennials through adverse periods, including winter. Best & Dassen (1987) investigated several growth characteristics in stands of *E. nuttallii*. They showed that starch was the main component and that the low carbohydrate reserves sufficed only for spring growth during 0.4 days, making the use of alternative reserves of protein likely. Later, McKee et al. (2002) reported that the phenology of *E. nuttallii* was significantly related to nutrients. Its high phosphorus storage ability in autumn and winter allowed the plant to assume an efficient growth after the cold season (Thiébaut 2005).

The plastic responses of *E. nuttallii* to environmental changes suggest that this species has a great competitiveness and invasion potential. However, care must be taken when interpreting such results. There is a high degree of co-variance between a stream's chemical and physical variables on one hand, and biotic factors such as palatability or competition on the other hand (Barrat-Segretain et al. 2002). Analysis of vectors of introduction and of the life traits (dispersal of propagules, reproductive biology, allelopathy) of such invasive species will therefore lead to a better understanding of the invasion process.

Genetics

Molecular phylogenies in plants are traditionally based on chloroplast DNA sequence variation. If this approach has proved to be very powerful at the family level through the sequencing of coding regions, the low evolutionary rate of these sequences limits the power of cpDNA at the genus or species level. The most common alternative is the sequencing of the internal transcribed spacer (ITS) of 18S-25S nuclear ribosomal DNA (Baldwin 1992). More recently, when both cpDNA and ITS sequencing failed in resolving phylogenies, the amplified fragment length polymorphism (AFLP) approach had the potential to solve such difficulties, particularly among closely related species, or the intraspecific level (Xu & Sun 2001). For example, using a similar AFLP approach Miyashita et al. (1999) obtained an average value of 83.10 % of all fragments shared between 38 ecotypes of *Arabidopsis thaliana*, while analysing AFLP somaclonal variation Polanco

& Ruiz (2002) obtained an average value between 99.41 % and 99.97 % in *Arabidopsis thaliana* plants regenerated from calli. Our AFLP studies on *E. nuttallii* showed an average between 99.80 % and 100 % of all fragments shared among plants. The possibility that such a variation was due to artefactual results is very low as the experimental procedures were repeated in order to confirm the changes observed. Hence, *E. nuttallii* plants showed a high identity and this result suggests that the little genetic variation in *E. nuttallii* in the North Vosges is somaclonal. This is congruent with the genetic study of Kadono et al. (1997). These two studies establish no genetic polymorphism among the populations of *Elodea nuttallii* introduced in Japan (Kadono et al. 1997) and in the Northern Vosges, whereas Vanderpoorten et al. (2000) found a high level of genetic polymorphism among populations of *Elodea nuttallii* in the North of France and in Belgium. The reasons for this striking difference of genetic distances in *Elodea nuttallii* in our study and the one of Vanderpoorten et al. (2000) are presently unclear. Our samples originated from one geographical area, while populations from different catchments were investigated by Vanderpoorten et al. (2000).

Firstly our genetic study showed that the morphological variations observed in *E. nuttallii* populations from the northern Vosges streams is only due to environmental adaptation, excluding the presence of different ecotypes. Secondly it suggests that in case of direct introduction from North America, the presence of *E. nuttallii* in the Northern Vosges streams is the result of a single introduction event. But in case of an indirect introduction from another European region where only one genotype occurs, the presence of this aquatic plant can be the result of a single or multiple events.

Invasion capacity may be influenced by the balance between sexual and clonal reproduction. The relative importance of sexual versus clonal recruitment may vary among populations of clonal plants because asexual reproduction allows populations to persist in habitats or regions where sexual reproduction cannot occur: for example, Europe across which the dioecious *Elodea nuttallii* has spread. Moody & Les (2002) clearly demonstrated that in North America invasive watermilfoil populations have resulted from hybridization between non-indigenous and native species. They suggest that invasiveness in these aggressive aquatic plants may be linked to heterosis maintained by vegetative propagation. In the case of *Myriophyllum* species and of *Elodea nuttallii*, molecular data stress the very high performance of the vegetative reproduction.

Conclusion

The knowledge of the life history of invasive species that are successful in new habitats is important in order to be able to predict the ability of a species to invade elsewhere. Our research shows that *E. nuttallii* is an excellent example of the plastic abilities of invasive species switching their allocation of resources in an effort to maximize growth despite the remarkably similar genotypes correlated with a very efficient clonal propagation.

Acknowledgements

The expert advice of E. Pattée on the presentation of the results was greatly appreciated. The study was funded by the Northern Vosges Biosphere Reserve. This project is sponsored by the French Ministry of Ecology and Sustainable Development Program "Biological Invasions".

References

AFNOR, 1990: Recueil de normes françaises. Eaux. Méthodes d'essais. – Ed. AFNOR Paris.

Baldwin, B. G., 1992: Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants: an example from the Compositae. – Mol Phylogenet. Evol. **1:** 3–16.

Barrat-Segretain, M.-H., 2001: Invasive species in the Rhône River floodplain (France): replacement of *Elodea canadensis* Michaux by *E. nuttallii* St. John in two former river channels. – Arch. Hydrobiol. **152:** 237–251.

Barrat-Segretain, M.-H. & Elger, A., 2004: Experiments on growth interactions between two invasive macrophyte species. – J. Veget. Sci. **15:** 109–114.

Barrat-Segretain, M.-H., Elger, A., Sagnes, P. & Puijalon, S., 2002: Comparison of three life-history traits of invasive *Elodea canadensis* Michx and *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John. – Aquat. Bot. **74:** 299–313.

Best, E. P. H. & Dassen, J. H. A., 1987: A seasonal study of growth characteristics and the levels of carbohydrates and proteins in *Elodea nuttallii, Polygonum amphibium* and *Phragmites australis*. – Aquat. Bot. **28:** 353–372

Bowmer, K. H., Jacobs, S. W. L. & Sainty, G. R., 1995: Identification, biology and management of *Elodea canadensis*, Hydrocharitaceae. – J. Aquat. Plant Manage. **33:** 13–19.

Bradshaw, A. D., 1965: Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. – Adv. Genet. **13:** 115–155.

Catling, P. M. & Wojtas, W., 1986: The waterweeds (*Elodea* and *Egeria*, Hydrocharitaceae) in Canada. – Can. J. Bot. **64:** 1525–1541.

Cook, C. D. K. & Urmi-König, K., 1985: A revision of the genus *Elodea* (Hydrocharitaceae). – Aquat. Bot. **21:** 111–156.

de Kroon, H. & Hutchings, M. J., 1995: Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. – J. Ecol. **83:** 143–152.

Di Nino, F., 2002: Caractérisation morphogénétique des élodées de Lorraine et de la Plaine d'Alsace. – DEA Toxicologie de l'Environnement Report, University of Metz, 41 pp.

Di Nino, F., Thiébaut, G. & Muller, S., 2005: Response of *Elodea nuttalli.* (Planch.) H. St. John to manual harvesting in the North-East of France. – Hydrobiologia **551:** 147–157.

Dorken, M. E. & Barrett, S. C. H., 2004: Phenotypic plasticity of vegetative and reproductive traits in monoecious and dioecious populations of *Sagittaria latifolia* (Alismataceae): a clonal aquatic plant. – J. Ecol. **92:** 32–44.

Garbey, C, Thiébaut, G. & Muller, S., 2004: Morphological plasticity of a spreading aquatic macrophyte, *Ranunculus peltatus*, in the NE of France. – Plant Ecology **173:** 125–137.

Gerber, D. T. & Les, D. H., 1994: Comparison of leaf morphology among submersed species of *Myriophyllum* (Haloragaceae) from different habitats and geographical distributions. – Amer. J. Bot. **81:** 973–979.

Huber, H., Fijan, A. & During, H. J., 1998: A comparative study of spacer plasticity in erect and stoloniferous herbs. – Oikos **81:** 576–586.

Hutchings, M. J. & De Kroon, H., 1994: Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. – Adv. Ecol. Res. **25:** 159–238

Jaccard, P., 1901: Etude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura. – Bull. Soc. Vaudoise Sci Nat **37:** 547–579.

Jones J. I., Eaton, J. W. & Hardwick, K., 1993: Physiological plasticity in *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. – J. Aquat. Plant Manage. **31:** 88–94.

Kadono, Y., Nakamura, T. & Suzuki, T., 1997: Genetic uniformity of two aquatic plants, *Egeria densa* Planch. and *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John, introduced in Japan. – Jap. J. Limnol **58:** 197–203.

Kunii, H., 1981: Characteristics of the winter growth of detached *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in Japan. – Aquat. Bot. **11:** 57– 66.

– 1982: The critical water temperature for the active growth of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. – Jap. J. Ecol. **32:** 111–112.

– 1984a: Seasonal growth and profile structure development of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in pond Ojaga-Ike, Japan. – Aquat. Bot. **18:** 239–247.

– 1984b: Effects of light intensity on the growth and buoyancy of detached *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John during winter. – Bot. Mag. Tokyo **97:** 287–295.

Lawrence, D. K., 1976: Morphological variation of *Elodea* in western Massachusetts: field and laboratory studies. – Rhodora **78:** 739–749.

McKee, D., Hatton, K., Eaton, J. W, Atkinson, D., Atherton, A., Harvey, I. & Moss, B., 2002: Effects of simulated climate warming on macrophytes in freshwater microcosm communities. – Aquat. Bot. **74:** 71–83.

Miyashita, N. T., Kawabe, A. & Innan, H., 1999: DNA variation in the wild plant *Arabidopsis thaliana* revealed by amplified length polymorphism analysis. – Genetics **152:** 1723–1731.

Moody, M. L. & Les, D. H., 2002: Evidence of hybridity in invasive watermilfoil (*Myriophyllum*) populations.– PNAS **99** (23): 14867–14871.

Polanco, C. & Ruiz, M. L., 2002: AFLP analysis of somaclonal variation in *Arabidopsis thaliana* regenerated plants. – Plant Science **162:** 817–824.

Sculthorpe, C. D., 1967: The Biology of Aquatic Vascular Plants. – Edward Arnold Ltd, London.

Sell, Y., 1968: Les élodées. – Aquarama **2:** 18–23.

Simpson, D. A., 1984: A short history of the introduction and spread of *Elodea* in the British Isles. – Watsonia **15:** 1–9.

– 1988: Phenotypic plasticity of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St John and *Elodea canadensis* Michx in the British Isles. – Watsonia **17:** 121–132.

Sultan, S. E., 2000: Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. – Trends Plants Sci. **5:** 537–542.

Thiébaut, G., 2005: Does competition for phosphate supply explain the invasion pattern of *Elodea* species? – Wat. Res. **39:** 3385–3393.

Thiébaut, G. & Muller, S., 1998: The impact of eutrophication on aquatic macrophyte diversity in weakly mineralised streams in the Northern Vosges mountains (N-E, France). – Biodiversity and Conservation **7:** 1051–1068.

Thiébaut, G., Rolland, T., Robach, F., Trémolières, M. & Muller, S., 1997: Quelques conséquences de l'introduction de deux espèces de macrophytes, *Elodea canadensis* Michaux et *Elodea nuttallii* St. John, dans les écosystèmes aquatiques continentaux: exemple de la Plaine d'Alsace et des Vosges du Nord (Nord-Est de la France). – Bull. Fr. Pêche Piscic. **344/345:** 441–452.

Tremp, H., 2001: Standörtliche Differenzierung der Vorkommen von *Elodea canadensis* Michx. und *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in Gewässern der badischen Oberrheinebene. – Ber. Inst. Landschafts- Pflanzenökologie Univ. Hohenheim **10:** 19–32.

Vanderpoorten, A., Lambinon, J. & Tignon, M., 2000: Morphological and molecular evidence of the confusion between *Elodea callitrichoides* and *E. nuttallii* in Belgium and Northern France. – Belg. J. Bot. **133:** 41–52.

Weber-Oldecop, D. W., 1977: *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John (*Hydrocharitaceae*), eine neue limnische Phanerogame der deutschen Flora. – Arch. Hydrobiol. **79:** 397–403.

Wolfer, S. R. & Straile, D., 2004: Spatio-temporal dynamics and plasticity of clonal architecture in *Potamogeton perfoliatus*. – Aquat Bot. **78:** 307–318.

Xu, F. & Sun, M., 2001: Comparative analysis of phylogenetic relationships of grain amaranths and their wild relatives (*Amaranthus*, Amaranthaceae) using internal transcribed spacer, amplified fragment length polymorphism, and double-primer fluorescent intersimple sequence repeat markers. – Mol. Phylogenet. Evol. **21:** 372–387.

Submitted: 5 November 2004; accepted: 9 January 2007.

3.2.3. Conclusion : évolution temporelle saisonière de la phénologie des élodées

Dans les Vosges du Nord, les 3 populations d'*E. nuttallii* sur lesquelles des mesures de traits ont été effectuées mensuellement, sont clonales. La variabilité morphologique des populations est donc phénotypique et s'explique par les conditions environnementales.

E. nuttallii apparaît être un excellent exemple de plasticité phénotypique, redirigeant ses allocations de ressources pour répondre au mieux aux conditions environnementales dans un soucis de maximiser sa croissance végétative. Cela malgré l'absence de variabilité génétique sur ces sites, en utilisant au mieux sa rapide croissance végétative.

4. Impact de différents modes de gestion sur les populations et le fonctionnement de l'écosystème

4.1 Essai de gestion par arrachage manuel de E. nuttallii

4.1.1. Introduction

Les proliférations de populations monospécifiques des différentes espèces d'élodées peuvent entraîner des dysfonctionnements des milieux aquatiques, telles des anoxies périodiques. Elles conduisent à une banalisation de la flore, comme sur le Lac Léman (Demière & Perfetta, 2002), et constituent également un obstacle à l'écoulement des eaux ainsi qu'une gêne importante pour la pratique des loisirs nautiques et de la pêche. Citons par exemple, le cas du Lac de la Plaine dans les Vosges (88) ou du plan d'eau de Pont-à-Mousson (54).

Par ailleurs l'extension de peuplements monospécifiques peut se faire au détriment d'autres hydrophytes indigènes, comme par exemple *Potamogeton compressus*, espèce qui a fortement régressé suite à l'introduction *d'E. nuttallii* dans un lac au Japon (Nagasaka *et al.,* 2002).

Un essai d'éradication manuelle de *E. nuttallii* sur une station d'un ruisseau de la Réserve de Biosphère des Vosges du Nord a été réalisé en 2003 et en 2005.

Les résultats de l'étude de 2003 sont présentés et discutés dans la publication ci-jointe. Les résultats de 2003 et 2005 relatifs à l'évolution de la biomasse sont discutés ensuite.

4.1.2. Publication : Response of Elodea nuttallii (Planch.) H. St. John to manual harvesting in the North-East of France (Hydrobiologia, 2005)

Hydrobiologia (2005) 551:147–157
J.N. Beisel, L. Hoffmann, L. Triest & P. Usseglio-Polatera (eds), Ecology and Disturbances of Aquatic Systems
DOI 10.1007/s10750-005-4457-y
© Springer 2005

Response of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John to manual harvesting in the North-East of France

Fiorant Di Nino*, Gabrielle Thiébaut & Serge Muller
Laboratoire de Biodiversité & Fonctionnement des Ecosystèmes, Université de Metz, Avenue Général Delestraint, 57070, Metz, France
*(*Author for correspondence: E-mail: fiorant_dinino@yahoo.fr)*

Key words: invasive aquatic plant, *Elodea nuttallii*, morphological traits, stream, management

Abstract

Elodea nuttallii (Planch). H. St John is an introduced aquatic macrophyte which was first observed in France in the early 1950s. The impact of two frequencies of harvesting on the biomass and regrowth strategy of this invasive species was evaluated by assessment of morphological traits monthly from February to October 2003. The effect of this management on the floristic biodiversity was also analysed. Harvesting caused a drastic reduction of biomass of *E. nuttallii*. Two harvests caused almost total disappearance of *E. nuttallii*. Furthermore, no significant difference was observed in the architecture of *E. nuttallii* between an unharvested site and harvested site. In one year, harvest did not allow the development of native aquatic plants.

Introduction

As a result of the increased influence of man on aquatic systems, many waterways in the world have become eutrophic and unwanted growth of aquatic invasive vegetation has become a considerable problem. Native to temperate North America, *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St John was first introduced into Europe in 1939 (Wolff, 1980; Simpson, 1984) and has received far less investigations into its biology than other invasive species. In Europe, *E. nuttallii* was first identified in 1955 (Sell, 1959). Only female plants were observed, introduced certainly via the trade in live aquarium plants (Cook & Urmi-König, 1985), legal or otherwise. Apparently, *E. nuttallii* is actively spreading in many parts of Europe and seems to be replacing *Elodea canadensis* Michaux in many localities (Mériaux & Géhu, 1979; Simpson, 1990; Thiébaut et al., 1997; Barrat-Segretain, 2001; Tremp, 2001; Demierre & Perfetta, 2002). Dispersal has mostly been by stem fragments floating downstream. Vegetative buds are more easily distributed between catchments than stem fragments by wildlife. The continued spread of *E. nuttallii* is likely encouraged by eutrophication (Grime, 1988). *E. nuttallii* grows in still or slow flowing eutrophic waters. It is often found in species poor macrophyte communities subject to boat traffic, management and in eutrophic ditches. It is tolerant of disturbance, oil pollution, metal pollution and salinity up to 14 per thousand (Sabbatini & Murphy, 1996; Barrat-Segretain, 2001; Newman, 2001). Its important biomass varied from 500 to 800 g Dry Weight/m^2 in lakes (Kunii, 1984; Ozimek et al., 1990).

Dense stands of macrophytes have several negative consequences on the balance of the hydrosystem, for example the decomposition of *E. nuttallii* at the end of the growth season inducing a secondary eutrophication. Conducing to an intense bacterial metabolism produces anoxic, reducing conditions, which results in decreased

rates of mineralization and in the accumulation of fermentation endproducts that are toxic to many plants (Santamaria, 2002). Jones et al. (1996) established that the stands of *E. nuttallii* greatly restricted water movement which, together with the plant's photosynthetic and respiratory activity, resulted in a highly structured water column with very steep dissolved gas and pH gradients through the stands. The impact of the spread of *E. nuttallii* on biodiversity was relatively unknown. Finally, invasion of *E. nuttallii* caused very important economic problems. Effectively the important biomass produced by *E. nuttallii* modifies water flow, often increases the risk of adjacent land flooding, causes disagreements for human activities (navigation, fishing, tourism) and induces important cost for the management (Demierre & Perfetta, 2002).

In many bodies of water, it has been necessary to control overabundant aquatic plants. There are several methods of managing aquatic plants: mechanical or manual harvesting, biological control, changing the aquatic environment and chemical control. The management techniques chosen must be appropriate both to the type of weed problem and to the uses and function of the body water. Chemical control (Diquat and Acrolein) are used in New South Wales or in Australia (Cook & Urmi-Köning, 1985; Bowmer et al., 1995), but it does not solved the problem of the secondary eutrophication. That is why Newman (2001) suggested that remove by mechanical means following by application of herbicide (Diquat) or a biological control option by using Grass Carp (*Ctenopharyngodon idella*), were the best options in England. However several herbicides seem to require long contact time for effective control, making management difficult in flowing waters (Bowmer et al., 1995), and grass carp consumption also lead to eutrophication because fits inefficient digestion of macrophyte material. To regulate the spreading of *E. nuttallii* in Lake Léman, harvest is used (Demierre & Perfetta, 2002). To our knowledge, no research on the impact of harvest of *E. nuttallii* in flowing shallow waters has been done.

To evaluate the impact of harvesting on the invasive *E. nuttallii* and precisely investigate the process of regrowth, an approach based on measurements of morphological traits was used. In this paper, we aim to determine:

(i) the impact of the number of harvests on *E. nuttallii* regrowth,
(ii) which regrowth strategy *E. nuttallii* adopts, through measurement of morphological traits,
(iii) the impact of harvest of *E. nuttallii* stands on the floristic biodiversity.

Materials and methods

Study area

The study was performed in the Vosges mountain, in the Northern Vosges (NE France). The landscape pattern consists of sandstone mountains of 200–580 m in altitude topped by rock conglomerate, surrounded by steep cliffs. The regional climate is sub continental. Winters are cold, with more than 100 days of frost and an annual temperature of 8.6 °C. Summer is relatively hot. The mean rainfall is 900 mm. The streams are subject to eutrophication (Muller, 1990; Thiébaut & Muller, 1998). The mean sources of pollution are fish farms and domestic sewage. A biomonitoring of flowing waters by aquatic macrophytes was realized since 1993 (Thiébaut & Muller, 1998, 1999). The invasive species *E. nuttallii* colonized the streams of this area since the end of 1970s (Muller, 1990; Thiébaut & Muller, 1999). The population of *E. nuttallii* are clonal in Northern Vosges streams (Di Nino, 2002). The sampling sites located in the Falkensteinbach stream (49° 1′ N, 7° 23′ E), were characterized by overabundance of *E. nuttallii* (mean cover percentage visually estimated between 70 and 90% in July by imaging a bird's eye view of the channel). A 100 m length of stream was chosen. Two spot-checks (Reference site, experimental site E divided in two sub-units: E1 and E2) located at 45 m intervals (buffer zone) were selected (Fig. 1).

Materials

Elodea is a genus of perennials with submerged leaves and floating flowers. The leaves are in whorls of 3 and sessile. Leaves usually folded along the midrib, somewhat recurved, with undulate margins. *E. nuttallii* over winters as prostrate shoots which start to regenerate new lateral shoots

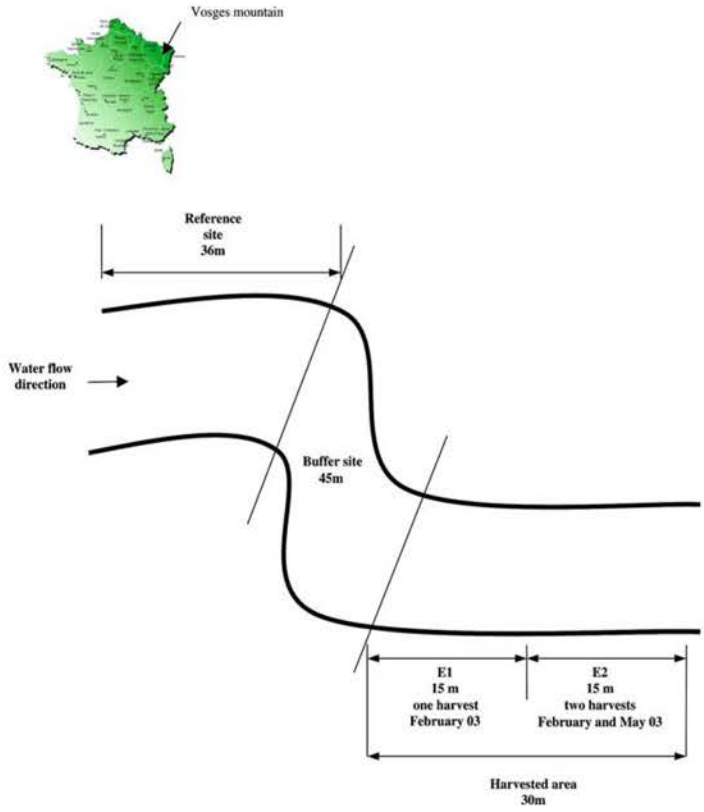


Figure 1. Description of the experimental site.

as the temperature reaches 10 °C (Kunii, 1981, 1982). The shoots grow rapidly towards the surface without branching when they form a densely branched canopy (Fig. 2).

Physical features

Physical features (width, water velocity, depth) and aquatic vegetation were recorded monthly from February to October 2003 at each site (Reference site, experimental sites E1 and E2).

Chemical survey of the water

In mid-stream, 500 ml of water were collected monthly from the end of February to the end of October 2003. Analyses were performed immediately upon returning to the laboratory (less than 24 h after sample collection). Alkalinity was determined by titration (AFNOR, 1990). Conductivity and pH were measured using a combined glass electrode and corrected for temperature (25 °C). Reactive soluble phosphorus and ammonia were analysed using spectrophotometer (single reagent ascorbic acid technique for phosphorus, and indophenol's technique for ammonia, AFNOR, 1990). Samples for nitrate, sulfate and chloride analyses were determined in the laboratory with ion chromatography.

Experimental protocol

The factor tested was the number of harvests:

– one total harvest was practised on E1 and E2 on February 26,

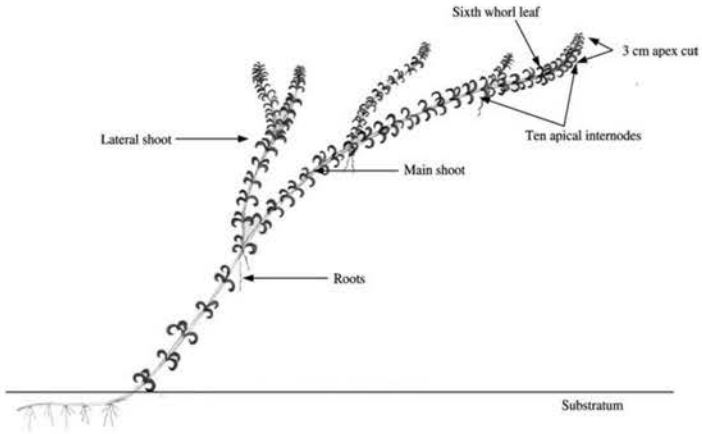


Figure 2. Diagram illustrating *E. nuttallii* and its morphological traits.

– a second total harvest was realised on E2 on May 26. In the east of France, *E. nuttallii* starts to regenerate at the end of February. Its low biomass in February favours the harvest (Kunii, 1984; Di Nino, 2002). A preliminary study showed that fragmentation of the plant begins in June in Vosges mountain (Di Nino, 2002), we choose May for the second harvest to reduce the dispersion of the species. During the harvest, to avoid the dispersal by floating stem fragments, a netting was placed a few metres downstream the experimental area.

After the harvest, regrowth and biomass production were surveyed each month until the end of experiment (October 26).

Biomass production

Ten plots (0.2 m^2 area/plot) were randomly placed each month in each site (reference, E1 and E2). The vegetation of plot was dug out manually by species. *E. nuttallii* was weighted separately. Three replicates of *E. nuttallii* were dried at 65 °C for 3 days. Results were expressed in Dry Weight/m^2.

Regrowth strategy

Thirty plants were collected each month in each site (reference, E1 and E2). Apical shoots of 3 cm length, corresponding to the optimal growth area, was cut off. Lateral shoots included the initial lateral which developed from the nodes on the apical original shoot and the others lateral which was a development either from the same nodes, or from the nodes on the lateral shoots (Kunii, 1981). Nine morphological traits were measured of each plant by a ruler (Fig. 2):

– trait 1: Main shoot length
– 2: Lateral shoot length (initial + secondary shoots)
– 3: Number of lateral shoots (initial shoot)
– 4: Length of total shoot (main + lateral)
– 5: Density. It corresponded to the ratio between dried biomass of the plant and length of total shoot.
– 6: Length of ten internodes after the cut of 3 cm apex.

A preliminary statistical study showed that leaves from the sixth whorl is the most representative leaf of the ten internodes (Di Nino, 2002).

– 7: Length of a leaf located at the sixth whorl
– 8: width of a leaf located at the sixth whorl
– 9: Surface of a leaf located at the sixth whorl.

One leaf on this sixth whorl is cut, fixed on a paper with sailor tape. Surface was calculated by using logician Scion image V. 1.63.

Statistical analysis

Data were analysed using Minitab. After the verification of the normal distribution of the

parameter and homogeneity of variance, ANOVA were used to show difference between population and evolution during the seasonal growth. The significance level for each comparison was adjusted according to them by the Bonferroni method to $p < 0.05$.

Results

Physical features

The total surface of the harvested sites was 150 m^2 (30 m length × 5 m width) against 170 m^2 (36 m length × 4.70 m width) for the reference site. At the beginning of the experiment, the main physical features of the two sampling sites (E1, E2) and reference site were homogenous (Table 1). In the end of summer, depth was higher in reference site than in the two harvested sites, whereas the mean flow velocity was lower. The flow velocity and the depth of the two harvested sites were similar after May (Table 1).

Chemical characteristics of the water

The water was neutral (pH = 6.95 ± 0.12), buffered (alkalinity = 291 ± 29 μeq/l), low mineral content (conductivity = 71 ± 6 μS/cm). Sampling sites were characterised by a high nitrogen concentration (NNH_4^+ = 109 ± 40 μg/l) and a moderate concentration of phosphate (PPO_4^{3-} = 37 ± 10 μg/l).

During the experimental period, these chemical characteristics were stable (Table 2).

Impact of harvesting on the biomass and the regrowth of E. nuttallii

Biomass production

The lowest biomass was measured in March (DW = 10 g/m^2), whereas the highest was obtained in August (DW = 822 g/m^2) in the reference site. The harvest had a significant impact on the production of biomass. There was a significant difference in the biomass produced among one harvest and two harvests. The second harvest in May reduced the biomass of *E. nuttallii* to a mean

Table 1. Mean physical features of the experimental site

Physical features	Month	Reference site			E1 (one harvest February 03)			E2 (two harvest Feb 03 and May 03		
		Mini	Maxi	Mean value	Mini	Maxi	Mean value	Mini	Maxi	Mean value
Depth (m)	26/2/03	0.10	0.70	0.35 ± 0.13	0.12	0.61	0.39 ± 0.14	0.12	0.58	0.32 ± 0.10
	26/3/03	0.10	0.70	0.35 ± 0.13	0.12	0.61	0.39 ± 0.14	0.12	0.58	0.32 ± 0.10
	26/4/03	0.01	0.65	0.31 ± 0.16	0.12	0.53	0.30 ± 0.13	0.12	0.43	0.26 ± 0.10
	26/5/03	0.08	0.65	0.38 ± 0.16	0.15	0.60	0.33 ± 0.12	0.05	0.42	0.27 ± 0.09
	26/6/03	0.10	0.87	0.42 ± 0.20	0.15	0.50	0.30 ± 0.10	0.18	0.42	0.27 ± 0.08
	26/7/03	0.10	0.90	0.49 ± 0.19	0.18	0.50	0.31 ± 0.06	0.10	0.40	0.28 ± 0.07
	26/8/03	0.15	1.02	0.53 ± 0.21	0.20	0.51	0.33 ± 0.1	0.15	0.51	0.32 ± 0.11
	26/9/03	0.10	0.90	0.45 ± 0.22	0.10	0.40	0.26 ± 0.09	0.18	0.48	0.27 ± 0.10
	26/10/03	0.12	1.06	0.45 ± 0.23	0.08	0.55	0.32 ± 0.12	0.08	0.40	0.28 ±0.10
Flow velocity (m s^{-1})	26/2/03	0.40	0.40	0.40 ± 0.00	0.40	0.40	0.40 ± 0.00	0.40	0.40	0.40 ± 0.00
	26/3/03	0.40	0.40	0.40 ± 0.00	0.40	0.40	0.40 ± 0.00	0.40	0.40	0.40 ±0.00
	26/4/03	0.32	0.43	0.39 ± 0.06	0.24	0.45	0.34 ± 0.11	0.24	0.45	0.34 ± 0.11
	26/5/03	0.22	0.62	0.43 ± 0.17	0.37	0.45	0.42 ± 0.05	0.37	0.45	0.42 ± 0.05
	26/6/03	0.26	0.30	0.27 ± 0.02	0.25	0.30	0.28 ± 0.03	0.25	0.30	0.28 ± 0.03
	26/7/03	0.27	0.34	0.30 ± 0.04	0.33	0.40	0.36 ± 0.04	0.33	0.40	0.36 ± 0.04
	26/8/03	0.25	0.33	0.28 ± 0.04	0.32	0.40	0.37 ± 0.04	0.32	0.40	0.37 ± 0.04
	26/9/03	0.26	0.32	0.30 ± 0.03	0.32	0.40	0.36 ± 0.04	0.32	0.40	0.36 ± 0.04
	26/10/03	0.37	0.48	0.42 ± 0.06	0.36	0.40	0.38 ± 0.02	0.36	0.40	0.38 ± 0.02

Table 2. Physico-chemical composition of water

	pH	Conductivity (μS/cm)	Alkalinity (μeq/l)	$P\text{-}PO_4^{3-}$ (μg/l)	NNH_4^+ (μg/l)	NNO_3^- (mg/l)	SSO_4^{2-} (mg/l)	Cl^- (mg/l)
26/2/03	6.97	74	250	15	121	0.72	9.94	5.92
26/3/03	6.98	71	254	41	193	0.57	10.45	5.94
26/4/03	7.01	61	314	31	74	0.57	9.75	5.82
26/5/03	6.99	71	320	45	115	0.48	9.25	5.39
26/6/03	6.99	69	285	33	126	0.59	9.85	5.77
26/7/03	7.13	85	308	48	97	0.36	8.22	5.36
26/8/03	6.70	69	260	41	50	0.54	8.39	5.74
26/9/03	6.93	71	308	40	105	0.48	8.88	5.73
26/10/03	6.85	68	318	37	97	0.60	9.60	5.63
Mean value	6.95	71	291	37	109	0.55	9.37	5.70
Std	0.12	6	29	10	40	0.10	0.75	0.21

level of 14 g DW/m^2 in July in E2 against 120 g DW/m^2 in E1 and 565 g DW/m^2 in the reference site. No stands of *E. nuttallii* were found after July in site E2 (Table 3). Only some individuals were present.

Regrowth strategy

Significant differences in morphological traits appeared among the dates for five traits (1, 2, 3, 4 and 6). A significant reduction of the length response (traits 1, 2, 3, 4, 6) was observed in the two experimental sites in August (ANOVA, $p < 0.05$). These morphological traits were the highest in August and September in reference site (Fig. 3).

Table 3. Biomass production

Month	Dry weight g/m^2		
	Reference site	E1 (one harvest February 03)	E2 (two harvest Feb 03 and May 03)
26/2/03	5	5	5
26/3/03	10	2	2
26/4/03	90	2	2
26/5/03	51	32	32
26/6/03	330	180	1
26/7/03	565	120	14
26/8/03	822	54	1
26/9/03	610	101	0
26/10/03	567	60	0

Mean value ($n = 10$).

Relationships between species after the regrowth

At the beginning of the study, the biodiversity was low. *Elodea nuttallii* was the dominant species. Four other species were recorded: *Elodea canadensis, Ranunculus peltatus, Callitriche platycarpa* and *Fontinalis antipyretica* in less than 1% of the stream. At the end of the experimental period, the cover percentage of native macrophytes did not increase. The exotic *E. canadensis* disappeared in the harvested sites and *F. antipyretica* was not found (Table 4). The decrease of *E. nuttallii* stands did not allow the development of native aquatic plants such as *R. peltatus*.

Discussion

Impact of harvesting on the biomass and regrowth of E. nuttallii

No significant difference was established for biological traits after one or two harvests. Our results corroborated partially the conclusions of Abernethy et al. (1996) that showed no significant change for length response after one cut and only 44% reduction after two cuts. Harvests caused no morphological change in the architecture of regrown plants in our area, except in August. In August, a significant reduction of growth of plants was established. *E. nuttallii* appeared as a

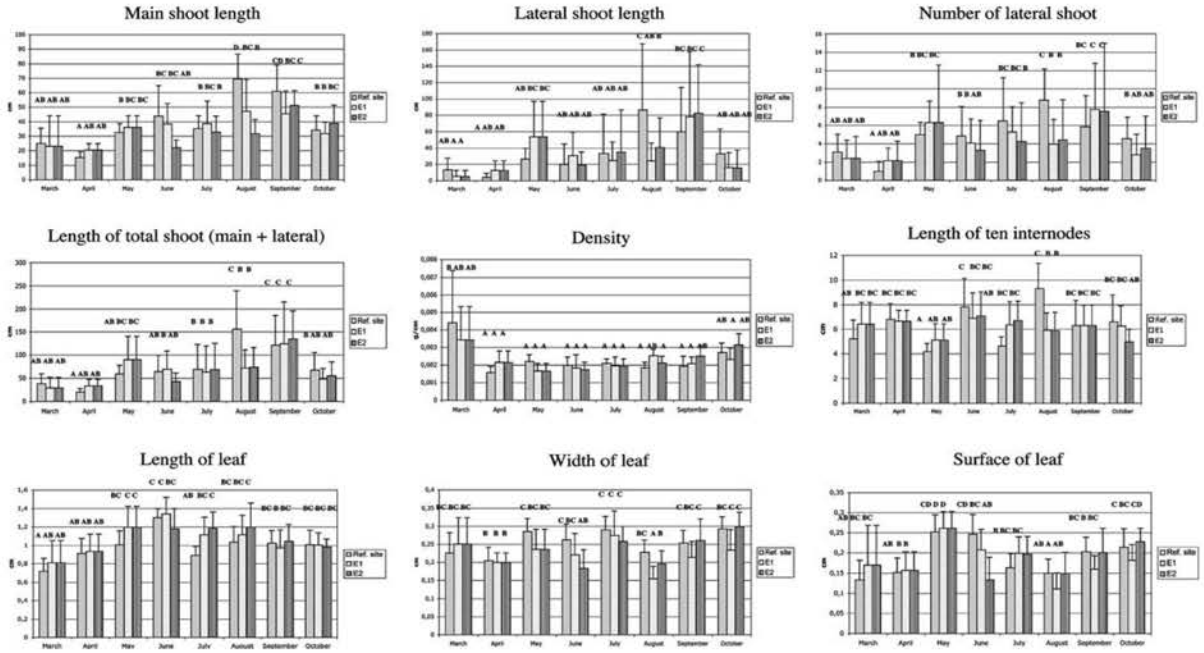


Figure 3. Morphology on the regrown plants of *E. nuttallii*. Temporal changes of nine different morphological traits: trait 1: main shoot length; 2: lateral shoot length; 3: number of lateral shoots (initial + secondary shoots); 4: length of total shoot (main + lateral); 5: density; 6: length of ten internodes; 7: length of a leaf located of the sixth whorl; 8: width of a leaf located of the sixth whorl; 9: surface of a leaf located of the sixth whorl. The significance level for each comparison was adjusted according to the Bonferroni method ($p < 0.05$) and indicated by the letters (A, B, C, D).

Table 4. Aquatic vegetation survey

Month	Vegetation cover (%)											
	Reference site				E1 (One harvest February 03)				E2 (Two harvest Feb 03 and May 03)			
Species:	*E. nuttallii*	*E. canadensis*	*Ranunculus peltatus*	*Callitriche platycarpa* & *C. hamulata*	*E. nuttallii*	*E. canadensis*	*Ranunculus peltatus*	*Callitriche platycarpa* & *C. hamulata*	*E. nuttallii*	*E. canadensis*	*Ranunculus peltatus*	*Callitriche platycarpa* & *C. hamulata*
26/02/03	20	1	0	0	20	1	0	0	20	1	0	0
26/03/03	40	1	0	0	3	0	0	0	3	0	0	0
26/04/03	20	1	4	4	3	0	0	2	3	0	0	2
26/05/03	20	1	4	4	20	0	2	5	20	0	2	5
26/06/03	60	1	0	2	35	0	0	2	5	0	0	2
26/07/03	70	1	0	1	35	0	0	2	5	0	0	2
26/08/03	90	1	0	4	15	0	0	0	3	0	0	0
26/09/03	80	1	0	4	20	0	0	0	5	0	0	0
26/10/03	70	1	0	2	15	0	2	2	3	0	2	2

Estimation of vegetation cover in percent.

disturbance-tolerant species. The plant did not adopt the prostrate form characteristic of overwintering in the end of experiment in October in Northern Vosges stream. *E. nuttallii* grows on yearly cycle in Northern Vosges streams.

The biomass response of *Elodea* was more marked in our area (reduction of 94 and 100% after one and two harvests, respectively) than in the study of Abernethy et al. (1996), which measure biomass reductions of 41 and 59% after one and two cuts, respectively. In our study, the maximum of biomass was obtained in August in accordance with literature data (Kunii, 1984; Best & Dassen, 1987; Newman, 2001). After July, biomass will be reduced by washout in the experimental sites E1 and E2 and in lesser extend in reference site. Harvesting induced modification of physical characteristics of the stream. The stream, overrun with sand in harvested sites, was characterized by a highest water velocity and lowest depth. However, dense stands of *E. nuttallii* reduced flow velocity in reference site.

Relationships between E. nuttallii and other species

Differences in biological traits of the two *Elodea* species *E. canadensis* and *E. nuttallii* are particularly important to consider in the analysis of the invasive or competitive success of the species (Williamson, 1996). Barrat-Segretain et al. (2002) showed few differences in traits (regeneration and colonisation of vegetative fragments, resistance to water current, herbivory) between the two *Elodea* species. The displacement of *E. canadensis* by *E. nuttallii* as usually observed in field could not be explained by morphological traits or by physiological differences (Jones et al., 2000). For example, no clear differences in photosynthetic behaviour were observed between the *Elodea* species (James et al., 1999). However, the species *E. nuttallii* seems to be less sensitive to ammonium and had higher phosphorus storage ability than *E. canadensis* (Rolland & Trémolières, 1995; Robach et al. 1995). It had a higher growth rate than *E. canadensis* both in field and under laboratory conditions (Simpson, 1990; Eugelink 1998).

An invading species such as *E. nuttallii* may be able to exploit the unused resource even though its ecology is not fundamentally different from that of the native species *Callitriche platycarpa*. Thiebaut & Muller (2003) showed that *Elodea nuttallii* had higher phosphorus storage ability than *C. platycarpa* in Northern Vosges streams. A competition for resources between native species (*C. platycarpa*, *R. peltatus*) and alien species such as *E. nuttallii* was suggested in our streams (Garbey et al., 2003; Thiébaut & Muller, 2003).

The spread of *E. nuttallii* seems to be the cause of the disappearance of *Myriophyllum alterniflorum*, in Northern Vosges stream (Thiebaut et al., 1997) and the regression of *Potamogeton compressus* in lake Kawaguchi (Nagasaka et al., 2002). However, the loss of biodiversity induced by *E. nuttallii*'s spread was not clearly established. These results are in concordance with the study of Tremp (2001).

Is harvest an efficient tool to manage E. nuttallii?

The kind and biomass of plants vary in different aquatic environments – canals, streams, rivers, lakes, ponds marshes and wetlands. The use to which a body of water is being put determines the management objectives, and whether there is a need for the management or control of aquatic plants. There is a choice between total control and some form of selective control.

Elodea appeared to be less susceptible to cutting-based weed control measures than *Myriophyllum spicatum*, a native species (Abernethy et al., 1996). From the practical management point of view, the results of the study of Garbey et al. (2003) imply that the disturbance-causing weed control measure will tend to favour species with stronger disturbance – tolerant strategies, such as *E. nuttallii*. Newman (2001) considered that the effectiveness of mechanical control depended on the date of the harvest. During June, the roots of *E. nuttallii* die and in September the plant attains maximum biomass. For him, cutting before the end of June will require a second cut later in the season and to limit the amount of biomass required to be harvested it is also necessary to cut before September. Sabbatini & Murphy (1996) using a multivariate approach, showed that *E. nuttallii* has a strong tolerance of management based on disturbance, such as cutting. Cutting, specially mechanical control, could induce a reduction of the biomass

of indigenous plants and allow *Elodea* to spread to new areas because harvest break up the plant. However harvesting can be quite useful in areas where the weed is already established as in Northern Vosges streams, or when the weed will disperse into areas unfavourable to its survival (Bowmer et al., 1995).

An other solution was to do nothing and to "wait and see". After a spreading period, *E. canadensis* became rare in our area. *E. nuttallii* will probably have a similar invasion pattern than *E. canadensis*. A noticeable decline in *E. nuttallii* indeed was also reported after the peak of the outburst in Japan's lake (Nagasaka et al., 2002). *E. nuttallii* populations exhibited a genetic uniformity that made them vulnerable to attack by fungi or pathogens. However, eutrophication increases *E. nuttallii*'s invasibility. Growth of *E. nuttallii* was favoured by nitrogen level (Ozimek et al., 1990, 1993; Best et al., 1996). No environmental factor could limit the spread of *E. nuttallii* in our area.

Conclusion

Harvesting caused a drastic reduction of biomass of *E. nuttallii*. After two harvests *E. nuttallii* almost disappeared. However, no effect of harvest was observed on the architecture of regrown plants except in August. In the end of the year, the impact of harvest on biodiversity was low and did not favour the development of native aquatic plants.

Further work is needed to improve our knowledge to estimate the ecological risk of harvesting on biodiversity and on ecosystem function. The risk of adverse side-effects for users of the water and for the ecosystem health must always be taken into account. Accordingly, aquatic weed management system must be developed which are socially and environmentally acceptable.

Acknowledgements

The assistance of Muriel Julita was greatly appreciated. This study was funded by the Northern Vosges Biosphere Reserve. This project is sponsored by the French Ministry of Ecology and Sustainable Development Program "Biological Invasions".

References

Abernethy, V. J., M. R. Sabbatini & K. J. Murphy, 1996. Response of Elodea canadensis Michx. and Myriophyllum spicatum L to shade, cutting and competition in experimental culture. Hydrobiologia 340: 219–224.

Association Française de NORmalisation (AFNOR), 1990. Recueil de normes françaises. Eaux. Méthodes d'essais. 4 ème ed. Paris.

Barrat-Segretain, M. -H., 2001. Invasive species in the Rhône River floodplain (France): replacement of Elodea canadensis Michaux by *E. nuttallii* St. John in two former river channels. Archiv fur Hydrobiologie 152: 237–251.

Barrat-Segretain, M. -H., A. Elger, P. Sagnes & S. Puijalon, 2002. Comparison of three life-history of invasive *Elodea canadensis* Michx and *Elodea nuttallii* (Planch) H. St. John. Aquatic Botany 74: 299–313.

Best, E. P. & J. H. A. Dassen, 1987. A seasonal study of growth characteristics, and the levels of carbohydrates and proteins in *Elodea nuttallii, Polygonum amphibium* and *Phragmites australis*. Aquatic Botany 28: 353–372.

Best, E. P. H., H. Woltman & F. H. H. Jacobs, 1996. Sediment-related growth limitation of *Elodea nuttallii* as indicated by a fertilization experiment. Freshwater Biology 36: 33–44.

Bowmer, K. H., S. W. L. Jacobs & G. R. Sainty, 1995. Identification, Biology and Management of *Elodea canadensis*, Hydrocharitaceae. Journal of Aquatic Plant Management 33: 13–19.

Cook, C. D. K. & K. Urmi-König, 1985. A revision of the genus Elodea (Hydrocharitaceae). Aquatic Botany 21: 111–156.

Demierre A., & J. Perfetta, 2002. Gestion du faucardage des macrophytes sur les rives genevoises du Léman (Suisse). Proceedings of the 11th EWRS International Symposium on aquatic Weeds, Moliets et Maâ (France), Septembre 2–6 septembre 2002, 345–347.

Di Nino, F., 2002. Caractérisation morphogénétique des élodées de Lorraine et de la Plaine d'Alsace. Univesité de Metz (France). DEA Toxicologie de l'Environnement, 41 pp.

Eugelink, A. H., 1998. Phosphorus uptake and active growth of *Elodea canadensis* Michx. and *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. Water Science and Technology 37: 59–65.

Garbey C., G. Thiébaut, S. Muller, 2003. Impact of manual spring harvesting on the regrowth of a spreading aquatic plant: Ranunculus peltatus Schrank Archiv fur Hydrobiologie 156(2): 271–286.

Grime, J. P., 1988. The CRS model of primary plant strategies: origins, implications, and tests. In L. D. Gottlieb & S. K. Jain (eds), Plant Evolutionary Biology. Chapman & Hall, London, 371–393.

James, C. S., J. W. Eaton & K. Hardwick, 1999. Competition between the three submerged macrophytes, *Elodea canadensis* Michx, *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John and *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss. Hydrobiologia 415: 35–40.

Jones, J. I. & K. J. W. Hardwick Eaton, 1996. Diurnal carbon restrictions on the photosynthesis of dense stands of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. Hydrobiologia 340: 11–16.

Jones, J. I. & J. W. K. Eaton Hardwick, 2000. The effect of changing environmental variables in the surrounding water

on the physiology of *Elodea nuttallii*. Aquatic Botany 66: 115–129.

Kunii, H., 1981. Characteristics of the winter growth of detached *Elodea nuttallii* (Planch) St. John in Japan. Aquatic Botany 11: 57–66.

Kunii, H., 1982. The critical temperature for the active growth of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. Japanese Journal of Ecology 32: 111–112.

Kunii, H., 1984. Seasonal growth and profile structure development of *Elodea nuttallii* (Planch.) St.John in pond Ojaga-Ike, Japan. Aquatic Botany 18: 239–247.

Meriaux, J. -L., & J. -M., Gehu, 1979. Réactions des groupements aquatiques et subaquatiques aux changements de l'environnement. Epharmonie 1979. Tüxen, Cramer in der A.R Gantner Verlag Kommanditgesellschaft, 121–142.

Muller, S., 1990. Une séquence de groupements végétaux bioindicateurs d'eutrophisation croissante des cours d'eau faiblement minéralisés des Basses Vosges gréseuses du Nord. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris 310: 509–514.

Nagasaka, M., K. Yoshizawa, K. Ariizumi & K. Hirabayashi, 2002. Temporal changes and vertical distribution of macrophytes in Lake Kawaguchi. Oecologia 3: 107–114.

Newman, J., 2001. Nuttall's pondweed. Centre for Aquatic Plant Management information 28.

Ozimek, T., R. Gulati & E. van Donk, 1990. Can macrophytes be useful in biomanipulation of lakes? The lake Zwemlust example. Hydrobiologia 200/201: 399–407.

Ozimek, T., E. Van Donk & R. D. Gulati, 1993. Growth and nutrient uptake by two species of *Elodea* in experimental conditions and their role in nutrient accumulation in a macrophyte-dominated lake. Hydrobiologia 251: 13–18.

Rolland, T. & M. Tremolières, 1995. The role of ammonium in the distribution of two species of *Elodea*. Acta Botanica Gallica 142: 733–739.

Robach, F., I. Hajnsek, I. Eglin & M. Tremolières, 1995. Phosphorus sources for aquatic macrophytes in running waters:-water or sediment?. Acta botanica Gallica 142: 719–731.

Sabbatini, M. R. & K. J. Murphy, 1996. Submerged plant survival strategies in relation to management and environmental pressures in drainage channel habitats. Hydrobiologia 340: 191–195.

Santamaria, L., 2002. Why are most aquatic plants widely disturbed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressfull environment. Acta Oecologica 23: 137–154.

Sell, Y., 1959. Étude comparative de quelques espèces du genre *Elodea* à propos de l'apparition à Strasbourg et ses environs d'une espèce nouvelle pour l'Europe continentale. Bulletin de l'Association Philomatique d'Alsace Lorraine 10: 121–133.

Simpson, D. A., 1984. A short history of the introduction and spread of *Elodea* Michx. in The British Isles. Watsonia 15: 1–9.

Simpson, D. A., 1990. Displacement of *Elodea canadensis* Michx. by *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in the British Isles. Watsonia 18: 173–177.

Thiébaut, G. & S. Muller, 1998. The impact of eutrophication on aquatic macrophyte diversity in weakly mineralised streams in the Northern Vosges mountains (N-E, France). Biodiversity and Conservation 7: 1051–1068.

Thiébaut, G. & S. Muller, 1999. A macrophyte communities sequence as an indicator of eutrophication and acidification levels in weakly mineralised streams in North-Eastern France. Hydrobiologia 410: 17–24.

Thiébaut, G. & S. Muller, 2003. Linking phosphorus pools of water, sediment and macrophytes in running waters. International Journal of Limnology 39: 307–316.

Thiébaut, G., T. Rolland, F. Robach, M. Trémolières & S. Muller, 1997. Quelques conséquences de l'introduction de deux espèces de macrophytes, *Elodea canadensis* Michaux et *Elodea nuttallii* St. John, dans les écosystèmes aquatiques continentaux:exemple de la Plaine d'Alsace et des Vosges du Nord (Nord-Est de la France). Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 344/345: 441–452.

Tremp, H., 2001. Standörtliche Differenzierung der Vorkommen von *Elodea canadensis* Michx.und *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in Gewässern der badischen Oberrheinebene Ber. Inst. Landschafts- Pflanzenökologie Univ. Hohenheim 10: 19–32.

Williamson, M., 1996. Biological Invasions. Chapman and Hall, London.

Wolff, P., 1980. Die Hydrilleae (Hydrocharitaceae) in Europa. Gött. Flor. Rundbr 14: 33–56.

4.1.3. Conclusions : Réponses morphologiques des élodées à l'arrachage manuel

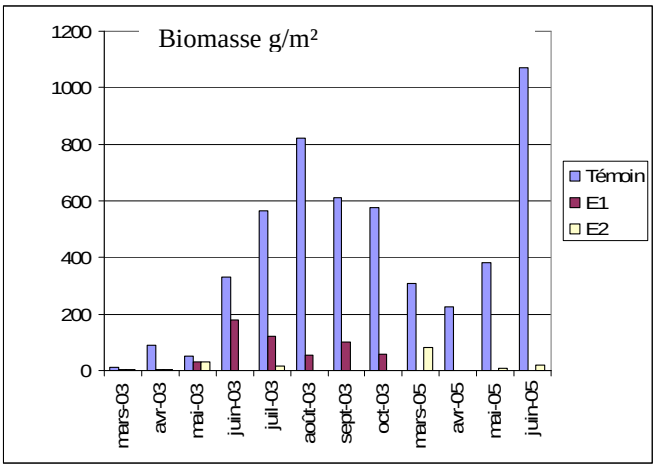
Tous les traits étudiés (exception faite du nombre de fleurs, de racines et du type de ramification) sont significativement différents entre le début et la fin de l'expérimentation en 2003 : les élodées modifient donc leur morphologie au cours de leur cycle saisonnier (Di Nino *et al.,* 2005). Il existe une inhibition de la croissance des élodées (longueur des 10 entre-nœuds, nombre de ramification, longueur du brin principal, poids) en août, sur les sites qui ont subi un ou deux arrachages.

4.2. Résultats en termes de transfert pour la gestion

Evolution de la biomasse

L'arrachage manuel effectué à la fin de l'hiver a permis de réduire très fortement le développement des élodées dans la rivière et de maintenir une faible colonisation du site par *E. nuttallii* au cours de la saison de croissance végétative (Figure 22).

Figure 22 : Evolution de la biomasse après arrachage manuel



Au cours de l'année 2004, les élodées ont colonisé à nouveau E1 et E2. De 2003 à 2005, la biomasse a fortement augmenté passant de 10g de poids sec/m² en mars 2003, à 307 g/m² en mars 2005 sur le site témoin (Torchin, 2005). Sur les 2 sites ayant subi des arrachages manuels, la biomasse a progressé, mais nettement plus faiblement que sur le témoin (E1 : 80 g/m² ; E2 : 2g/m²) au cours de la même période. La reconquête de l'espace se fait à partir de nouvelles propagules apportées par l'amont et à partir des brins anciens et des bourgeons végétatifs. Parallèlement, on a constaté, au cours de la période d'étude, une très forte augmentation des teneurs en nutriments sur la station.

En 2005, la comparaison du nombre de racines entre la zone E2 et la zone témoin met en évidence une stratégie différente des deux populations (Torchin, 2005). Les élodées de la zone témoin sont bien implantées en herbier dense qui protége les individus de la vitesse du courant. En revanche, les élodées isolées qui recolonisent la zone E2 sont soumises à la vitesse de courant plus élevée, et développent davantage de racines afin de favoriser leur ancrage et de coloniser l'espace libre. De plus, les élodées de la zone E2 ont des feuilles plus larges et plus longues en 2005 par rapport à 2003, leur nombre de ramifications et la longueur du brin principal augmentent en 2005 par comparaison avec 2003. L'arrachage manuel n'a pas épuisé le potentiel de croissance apicale et latérale des élodées. Ces résultats ne sont pas surprenants, car ce sont des populations clonales qui se reproduisent par voie végétative.

Ce mode de gestion n'a pas stimulé le développement des espèces natives dont les populations sont demeurées limitées à quelques individus. Le fort ensablement du lit, induit par des herbiers d'élodées, n'a pas permis l'installation des autres espèces de macrophytes aquatiques jusqu'en 2006. En 2007, *Ranunculus peltatus* s'était installé sur le site qui a subi trois arrachages manuels.

4.3. Conclusion générale, applications à la gestion

L'utilisation d'herbicides pour éliminer les élodées est problématique du fait de la « protection » de ces espèces par le périphyton (algues, bactéries, etc.) et des effets induits sur les écosystèmes aquatiques et la santé humaine par l'introduction d'un xénobiotique (Bowmer *et al.,* 1995).

Le faucardage des herbiers à élodées sur le Lac Léman n'a pas permis de limiter l'expansion d'*E. nuttallii*, en particulier dans les ports, du fait de son mode de propagation très efficace (Demière & Perfetta, 2002). De plus, le faucardage mécanique accentue la propagation des élodées si les plants coupés ne sont pas tous récupérés et sortis du lac.

Il est ainsi préconisé de laisser la plante arriver à maturité et de la sortir de l'eau avec précaution, par exemple à la fourche. Cette méthode a également l'avantage de limiter l'effet du faucardage sur les alevins de poissons.

Comme pour d'autres hydrophytes proliférants, un « moissonnage » des peuplements d'élodées peut également conduire, dans certains cas, à de nouvelles colonisations, encore plus fortes, comme cela a été le cas à l'étang de Bostal, en Sarre (Wolff, P., communication personnelle), et certainement sur le plan d'eau de Pont-à-

Mousson (Meurthe-et-Moselle). De plus, il peut détruire partiellement les populations indigènes si celles-ci sont en mélange avec les herbiers d'élodées. Ainsi, Abernethy *et al.* (1996) ont montré que *E. canadensis* est moins sensible au faucardage que *Myriophyllum spicatum*, une espèce native.

En revanche, il serait intéressant d'utiliser d'autres techniques de contrôle en complément, comme l'herbivorie par des gastéropodes. Bowmer *et al.* (1995) évoquent pour *E. canadensis* la possibilité d'un contrôle biologique par introduction de « carpes chinoises » (*Ctenopharyngodon idella*), mais plusieurs auteurs (Fowler & Robson, 1978 ; Knight & Hepp, 1995) soulignent des effets négatifs possibles, comme l'accroissement de la biomasse des espèces végétales les moins appétentes dans le cas de peuplements végétaux plurispécifiques.

De même, une exondation de plusieurs semaines ne permet pas de limiter l'invasion de *E. nuttallii* sur les stations que cette espèce a envahies. L'assec ne constitue donc pas un moyen de lutte contre les proliférations d'élodées. Cependant, l'assec en période de gel va être testé sur le plan d'eau du Lac de Madine (France).

Ainsi, la gestion par arrachage manuel est un mode de gestion efficace qui permet de limiter la colonisation des écosystèmes aquatiques par les élodées. Compte tenu de la durée et du coût de l'opération d'arrachage, ce type de gestion ne peut être envisagé que sur de petites surfaces, de faible profondeur où les enjeux écologiques et/ou économiques sont importants. Cependant, l'arrachage manuel est à préconiser sur les cours d'eau à forte valeur patrimoniale (espèces rares et/ou protégées) afin de maintenir ou de restaurer la diversité floristique des cours d'eau.

PARTIE V

SYNTHESE & DISCUSSION

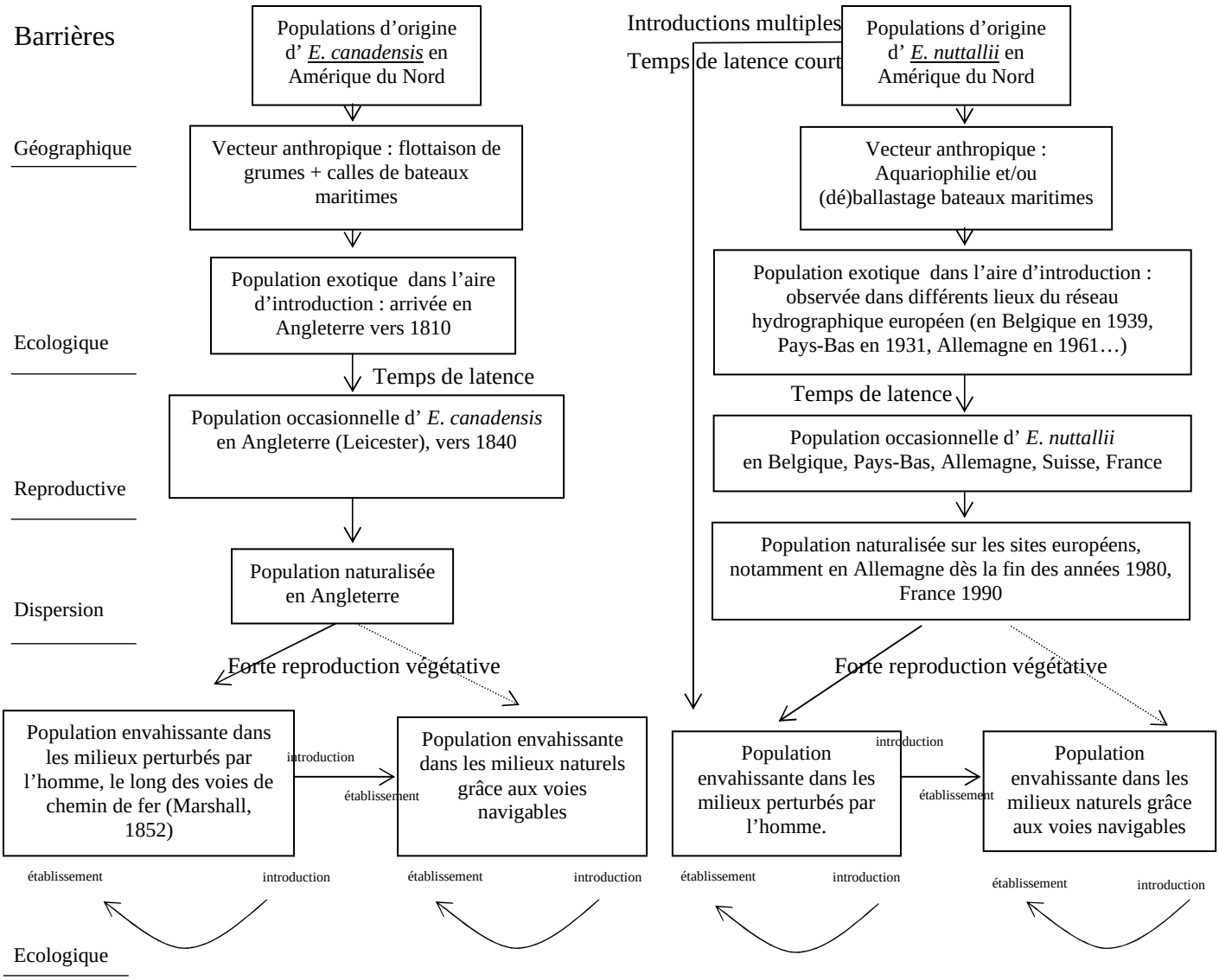
V. Synthèse et discussion

Bilan des connaissances relatives au pouvoir invasif d'E. canadensis et E. nuttallii.

Comme nous l'avons vu dans l'introduction (I.4), le succès d'une invasion biologique peut se résumer par la capacité d'une espèce à franchir différentes « barrières » (Figure 3, page 53), plusieurs mécanismes démographiques, écologiques et évolutifs intervenant alors à chacune de ces étapes.

Nous proposons donc de synthétiser l'invasion du réseau hydrographique européen par *E. canadensis* et *E. nuttallii,* en montrant comment celles-ci ont su franchir ces différentes barrières, et en quoi elles diffèrent l'une de l'autre (Figure 23).

Figure 23. Les différentes barrières franchies au cours de l'invasion d' *E. canadensis* et d' *E. nuttallii.*



1. Historique de l'introduction des deux espèces d'élodées en Europe

Comme dans la majorité des cas d'introduction de plantes aquatiques sur de nouveaux continents (Cook, 1985), l'Homme est le vecteur direct d'introduction d'*E. canadensis* et d'*E. nuttallii* en Europe.

1.1. Elodea canadensis

• Franchissement de la barrière géographique :

L'origine des populations européennes d'*E. canadensis* est très probablement le réseau hydrographique du comté de Shefford (Canada), d'où elle aurait été prélevée en s'accrochant aux grumes qui flottaient sur ces cours d'eau jusque sur le St Laurent.

Or, le fait que cette espèce ait été longtemps sur la liste des espèces rares (communication personnelle, conservateur du jardin botanique de Montréal (Canada)), peut nous faire supposer que les populations d'origine étaient peu nombreuses. La probabilité de franchir la barrière géographique et de s'introduire dans un nouvel habitat aurait donc été faible au départ, car la pression des propagules était faible dans l'aire d'origine (Cassey *et al*., 2004b).

Cependant, nous pouvons supposer que les brins d'*E. canadensis* prélevés ont ensuite eu des conditions très favorables de transport pour trois raisons :

- les bois sur lesquels les brins se sont accrochés ont d'abord flottés sur les cours d'eau canadiens, et donc ont maintenu les élodées dans leur milieu naturel,
- les bois ont ensuite été chargés dans les calles de bateaux maritimes sur le St Laurent, ce qui a évité aux élodées d'être en contact avec de l'eau salée,
- le transport dans ces calles jusqu'en Angleterre a permis aux élodées d'effectuer ce long trajet dans un environnement humide, favorable aux espèces aquatiques.

Ainsi, même si la taille des populations transportées était petite, celles-ci l'ont été dans des conditions très favorables.

Par ailleurs, nous pouvons penser que ces introductions, même d'un petit nombre d'individus, ont eu lieu par vagues successives. En effet, l'Angleterre ne pouvant s'approvisionner en bois qu'au Canada, les transports de bois, et donc d'élodées, ont du être très nombreux durant plusieurs décennies.

• Franchissement de la barrière écologique :

Les populations d' *E. canadensis* introduites en Europe (Angleterre) furent donc très probablement de petite taille au départ comme le suggèrent Simpson (1988), ainsi que nos investigations génétiques qui mettent en évidence une faible variabilité génétique des populations européennes d'*E. canadensis* de nos jours. Leur diversité génétique aurait donc subit un fort goulot d'étranglement (Nei *et al.,* 1975), appelé « effet de fondation », qui a pu conduire à des différences marquées de composition génétique, observées entre les populations introduites (anciens sites) et les populations des aires d'origine.

Cependant, malgré la petite population d'origine supposée, ces introductions multiples, même de peu d'individus, ont favorisé l'établissement de l'espèce dans un nouveau milieu en augmentant la pression des propagules (Veltman *et al.,* 1996 ; Lonsdale, 1999 ; Cassey *et al.,* 2004b) ; phénomène qui aurait donc aidé *E. canadensis* à s'adapter aux conditions biotiques et abiotiques des cours d'eau anglais.

D'autre part, la naturalisation dans l'aire d'introduction n'a pas été immédiate. En effet, si les premières importations de bois en provenance du Canada datent des années 1810, les premières apparitions d'*E. canadensis* en Angleterre datent de 1840, et ce n'est qu'en 1852 que Marshall a observé le phénomène de propagation et d'invasion de l'espèce lors de la construction d'une voie ferrée dans le Leicester.

Ainsi, il aura fallu un temps de latence de près de 40 ans pour permettre l'établissement et la naturalisation d' *E. canadensis* en Angleterre.

• Franchissement de la barrière de la reproduction :

E. canadensis a été confrontée à divers mécanismes démographiques, comme l'effet Allee et la stochasticité, qui interviennent durant cette étape très sensible d'établissement et fragilisent la population introduite.

Or, malgré le petit nombre d'individus introduits, nous pouvons penser que la forte capacité de reproduction végétative d' *E. canadensis* lui a permis de surpasser les difficultés génétiques et démographiques, et de s'établir dans son nouvel environnement.

En effet, sa grande capacité de reproduction végétative, l'absence quasi-complète de reproduction sexuée, la capacité de régénération de tout un organisme a partir d'un simple fragment végétatif, sa vitesse de croissance importante et la capacité de produire un nombre important de propagules, tels que les turions, importants pour la colonisation de nouveaux sites (Nichols & Shaw, 1986), ont permis à *E. canadensis* de franchir efficacement cette barrière, aboutissant alors à la naturalisation de l'espèce.

Toutefois, il est possible que cet unique mode de reproduction végétatif, couplé au petit nombre d'individus introduits, ait conduit à l'épuisement de l'espèce un siècle plus tard.

1.2. Elodea nuttallii

• Franchissement de la barrière géographique :

E. nuttallii a été récoltée pour la première fois en Belgique en 1939, mais n'y a été correctement identifiée qu'en 1955. Elle a ensuite été observée en 1941 aux Pays-Bas, puis en 1961 en Allemagne, où elle est rapidement devenue l'espèce aquatique la plus répandue (Wolff, 1980 ; Cook et Urmi-König, 1985). Cependant, nous ne connaissons pas avec certitude le vecteur d'introduction de cette espèce, mais nous pouvons émettre deux hypothèses :

- Selon Cook et Urmi-König (1985), comme pour de nombreuses plantes aquatiques, *E. nuttallii* aurait été importée en Europe comme plante d'ornement pour aquarium. Cela supposerait qu'elle ait été prélevée volontairement dans son milieu d'origine, soit l'Amérique du Nord, à des fins commerciales. Dans cette hypothèse, nous pouvons penser que le transport jusqu'en Europe se fit dans des conditions optimales pour assurer la survie des plants importés destinés à la vente. L'introduction dans le milieu naturel européen aurait alors eu lieu lors de vidanges d'aquariums dans le réseau hydrographique, ce qui peut donc expliquer des introductions multiples.
- Le *scenario* d'introduction d' *E. nuttallii* peut également se rapprocher de celui *d'E. canadensis* : elle aurait été importée par bateaux maritimes de commerce en provenance du Canada au cours des soixante-dix dernières années ; ce qui est fort probable compte tenu de la présence en abondance d' *E. nuttallii* au niveau des Marinas de nombreux ports sur le St Laurent, où la dégradation de la qualité de l'eau est similaire à celle rencontrée dans nos régions (observations personnelles, 2003). Ainsi, le prélèvement d' *E. nuttallii* aurait eu lieu lors du ballastage et déballastage de ces navires de commerce. Ce procédé est certainement le premier vecteur d'introduction d' *E. nuttallii,* comme de nombreuses autres espèces allogènes (Lodge 1993, Williamson 1996, Hodkinson & Thompson 1997, Vitousek *et al.* 1997, Mack & Lonsdale 2001). Dans cette hypothèse, le transport aurait eu lieu dans de très bonnes conditions.

L'introduction dans le système hydrographique européen, qui serait encore actuelle, aurait alors eu lieu lors du déballastage dans divers ports fluviaux européens. Ainsi, les populations transportées, probablement de petite taille, ont dû être introduites en vagues successives dans différents lieux en Europe, comme le montre notre étude génétique.

• Franchissement de la barrière écologique :

L'étude menée sur le polymorphisme génétique chez les élodées, par comparaison des diversités génétiques de populations européennes et nord-américaines, nous ont fourni un grand nombre d'informations grâce auxquelles nous pouvons émettre plusieurs hypothèses concernant l'établissement des différentes populations d' *E. nuttallii* en Europe.

En ce qui concerne les sites français où *E. nuttallii* a été signalée depuis déjà plus d'un demi-siècle, la diversité génétique est relativement faible et il existe des territoires entiers où les populations sont exclusivement clonales (Vosges).

Mais surtout, il y a une importante distance génétique entre les populations de ces sites et les actuelles populations des zones d'origine. Des introductions en nombre limité de peu d'individus pourraient alors expliquer cette différence génétique inter-populationnelle.

En effet, des phénomènes de fondation, combinés à des phénomènes de dérive génétique, peuvent conduire à cette distance génétique ; surtout s'ils ne sont pas compensés par de multiples introductions de population différentes. Les deux populations (indigène et introduite) n'étant plus en contact depuis fort longtemps, elles évoluent en parallèles, la première par une reproduction sexuée ponctuelle, la seconde essentiellement par dérive génétique.

Par ailleurs, nous avons pu mettre en évidence, dans les sites où les élodées sont apparues plus récemment, une forte variation génétique intra-populationnelle et inter-populationnelle, comparable à celle de l'aire d'origine.

Nous pouvons donc émettre l'hypothèse d'une arrivée continue de nouveaux brins, originaires de différentes populations sources, qui favorisent l'établissement de l'espèce dans un nouveau milieu en augmentant la pression des propagules (Veltman *et al.,* 1996 ; Lonsdale, 1999 ; Cassey *et al.,* 2004b). La diversité génétique intra-populationnelle augmente alors grâce à la diversité génétique inter-populationnelle apportée, limitant ainsi

les effets de fondation.

Ainsi, nous pouvons conclure que, contrairement à *E. canadensis* qui possède une faible variabilité génétique en Europe, *E. nuttallii* possède une forte variabilité génétique dans certains sites d'introduction, dans lesquels de nombreux brins, issus de populations génétiquement différenciées, continuent probablement d'arriver.

Cette grande variabilité génétique constitue selon nous un atout car elle permettrait, entre autre, de limiter la durée de la phase de latence précédant la naturalisation. Comme dans certains cours d'eau de l'Est de la France, où seulement dix ans se sont écoulés entre le moment des premières observations et les premières constatations d'invasion.

• Franchissement de la barrière de la reproduction :

Comme pour *E. canadensis*, nous pensons que la forte capacité de reproduction végétative notamment, a permis à *E. nuttallii* de surpasser les difficultés génétiques et démographiques de l'établissemnt dans un nouvel environnement.

Mais, il apparaît qu'en plus de cette reproduction végétative très efficace, *E. nuttallii* soit capable de reproduction sexuée sur les sites d'introduction, comme le montre la présence d'hybrides. Or, l'existence d'une reproduction sexuée, même occasionnelle, pourrait permettre à l'espèce d'évoluer et de s'adapter à l'environnement. Elle pourrait également se croiser avec d'éventuelles espèces indigènes pour en acquérir des caractères lui conférant la capacité de s'adapter plus rapidement, ou encore de former des hybrides qui pourraient avoir un avantage compétitif majeur.

Ainsi, ce mode de reproduction sexuée, couplé à la grande diversité génétique d'*E. nuttallii,* pourrait très vraisemblablement la rendre beaucoup plus compétitive qu'*E. canadensis*.

2. Pouvoir invasif des élodées

Les invasions respectives d' *E. canadensis* et *E. nuttallii* nous montrent qu'elles ont toutes deux franchi la barrière de dispersion avec succès.

Or, il s'avère en effet que ces deux espèces possèdent toutes les caractéristiques des espèces compétitives (Grime, 1974, 1977, 1979 ; Grime *et al*., 1988 ; Kautsky, 1988 ; Murphy *et al*., 1990 ; Albernethy, 1994), ainsi que des capacités de dispersion et de reproduction efficaces qui, selon Arthington & Mitchell (1986), caractérisent les espèces aquatiques invasives, et influencent fortement les vitesses d'expansion démographique et géographique de ces espèces, à savoir :

- le vecteur d'introduction et de déplacement de ces plantes est l'activité humaine : prélèvement, transports, introduction, perturbation des milieux, même si cela est involontaire,
- elles présentent une reproduction végétative prédominante,
- elles sont capables d'une multiplication par fragmentation et d'une croissance très rapide ; n'importe quel fragment pouvant reconstituer rapidement une colonie entière,
- elles ont une stratégie de colonisation du milieu efficace : deux phases successives de croissance importante, suivies chacune d'une phase de fragmentation très importante, ont lieu au cours de la saison de végétation de *E. nuttallii* (Di Nino *et al*., 2007),
- elles ont une forte plasticité morphologique : en effet, leur forte plasticité leur permet -même en cas de pool génétique faible de l'espèce - de s'adapter à de nombreuses conditions environnementales et de répondre rapidement aux processus environnementaux inducteurs de plasticité phénotypique, tels que le stress, la compétition et la perturbation,
- elles sont capables d'une croissance apicale très rapide,
- elles observent un rapide turn-over des organes photosynthétiques afin de maximiser l'efficacité de la photosynthèse,
- elles possèdent une forte capacité à prélever les ressources (Thiébaut, 2005), tout en stockant une petite partie afin d'assurer leur croissance l'année suivante. Ainsi les turions sont non seulement des organes de reproduction mais aussi des organes de résistance aux conditions défavorables (Barrat-Segretain & Cellot, 2007),
- elles allouent peu d'énergie à la reproduction sexuée,
- elles ont une capacité à croître, survivre et se reproduire malgré la présence

d'autres compétiteurs (Goldberg, 1990 ; Uriatre *et al*., 2002),

- elles ont une capacité de rester en phase dormante l'hiver ou pendant des conditions environnementales défavorables (Sastroutomo, 1981). Ainsi les turions permettent à *E. nuttallii*, de résister à la dessication et de recoloniser le milieu après assèchement temporaire du milieu (Barrat-Segretain & Cellot, 2007),
- enfin, bien qu'elles soient des espèces submergées, *E. canadensis* et *E. nuttallii* sont tout à fait capables de vivre et de croître sans attache au substrat, la majorité de l'absorption des nutriments se faisant par les feuilles. Ainsi, ces espèces possèdent aussi toutes les caractéristiques qui favorisent la prolifération des plantes aquatiques flottantes (Mitchell, 1974), cumulées aux avantages compétitifs des espèces submergées.

Mais, en plus de ces capacités communes, *E. nuttallii* possède également :

- une forte diversité génétique, réduisant vraisemblablement le temps de latence de l'espèce lors de son apparition sur de nouveaux sites,
- une forte plasticité morphologique, qui lui confère la capacité de se développer dans des écosystèmes variés. En effet, nos travaux ont mis en évidence la grande plasticité d' *E. nuttallii* le long d'un gradient de trophie croissante, au sein d'une population clonale (Di Nino *et al*., 2007).
- une possibilité de reproduction sexuée et d'hybridation.

Ces avantages confèrent à *E.nuttallii* une compétitivité encore plus importante que sa congénère, qu'elle tend d'ailleurs à remplacer par endroits (Thiébaut et al., 1997 ; Barrat-Segretain , 2001). Des études en laboratoire ont confirmé le remplacement à terme d'*E. canadensis* par *E. nuttaliii* (Barrat-Segretain, 2004, 2005). En effet, les aptitudes compétitives des deux espèces ont été comparées en fonction de différents facteurs environnementaux (Barrat-Segretain et al., 2002 ; Barrat-Segretain, 2004, 2005) et reliées à leurs patrons de colonisation observés sur le terrain. Les résultats ont montré qu'*E. nuttallii* présente une meilleure croissance qu'*E. canadensis* dans des conditions variées de luminosité et de trophie, ainsi qu'une meilleure capacité de régénération et de colonisation. En revanche la résistance au courant est similaire chez les deux espèces (Barrat-Segretain *et al*., 2002 ; Barrat-Segretain, 2004, 2005).

En conclusion, nos études ont montré les stratégies efficaces développées par les élodées, notamment *E. nuttallii,* pour s'adapter aux contraintes environnementales (Di Nino *et al.,* 2007). *E. nuttallii* est une espèce aquatique très plastique et très compétitive, dont le caractère invasif s'explique par un grand nombre de traits biologiques (croissance,

réponse efficace au stress, à la perturbation…). Ainsi, nous avons pu observer qu'*E. nuttallii* conservait des pousses vertes vigoureuses, un mois après avoir été sorties de l'eau et placées sur la berge en plein été. Cette résistance à la dessiccation pourrait expliquer la forte capacité de dispersion de l'espèce.

3. Risques invasifs

Les stratégies adaptatives efficaces des élodées précédemment abordées peuvent donc expliquer leur succès invasif et apporter des éléments d'explication à la première contradiction soulevée, selon laquelle certaines espèces allochtones, comme les élodées, soient envahissantes, et donc paradoxalement mieux adaptées aux conditions de leur nouvel environnement que les espèces compétitrices locales (Sax & Brown, 2000).

Cependant, l'expansion de ces populations s'explique non seulement par les caractéristiques intrinsèques des espèces introduites (« invasiveness »), mais également par les caractéristiques du milieu (« habitat invasibility »).

En effet, nous pensons qu'*E. canadensis* a pu profiter du bouleversement des milieux, comme à l'occasion de la construction du chemin de fer dans le Leicester (Marshall, 1852), pour devenir envahissante. De même, lorsqu' *E. nuttallii* est présente dans un milieu, si celui-ci subit une perturbation, on assiste à une importante prolifération de l'espèce (Barrat-Segretain, 2001), comme cela a aussi été observé lors des opérations de restauration et d'agrandissement des Marinas du Lac Léman (Suisse, observations personnelles, 2004).

Selon cette hypothèse, ces espèces auraient donc besoin d'un milieu ouvert à l'invasion (« habitat invasibility ») pour exprimer tout leur potentiel invasif (« invasiveness »).

En effet, les interconnections des réseaux hydrographiques en Europe ont facilité la dispersion des élodées*,* comme la dégradation généralisée de la qualité des eaux, l'eutrophisation et la destruction des habitats qui fragilisent les espèces indigènes et réduisent la biodiversité, laissant ainsi des zones potentiellement colonisables par des espèces exotiques très compétitives.

Ainsi, la barrière écologique serait ici quasiment inexistante (Lodge, 1993 ; Lozon & MacIsaac, 1997), et les espèces allochtones n'auraient donc pas besoin de développer des capacités adaptatives spécifiques, les espèces locales n'étant plus nécessairement mieux adaptées dans cet environnement perturbé.

Par ailleurs, bien que le suivi de populations installées depuis au moins une décennie dans l'Est de la France n'ait pas mis en évidence de colonisation importante de nouveaux sites, on signale actuellement de nouvelles explosions ponctuelles d'*E. canadensis* en France (Thiébaut, Communication personnelle), ainsi qu'une phase d'expansion en Europe du Nord (Larson, communication personnelle). De même, *E. nuttallii* est actuellement proliférante dans de nombreux sites européens (Tremp, 2001 ; Barrat-Segretain, 2001 ; Verniers, communication personnelle). Nous pouvons donc penser sérieusement que ces deux espèces risquent de poser des problèmes écologiques et socio-économiques importants, ce qui pourrait justifier une surveillance toute particulière de ces espèces et de l'évolution de leur invasion du réseau hydrographique européen dans les années à venir.

En effet, la variabilité génétique plus importante d' *E. nuttallii* due aux multiples sources d'introduction, combinée à sa forte plasticité va permettre à l'espèce de poursuivre sa dynamique de colonisation.

Par ailleurs, si *E. canadensis* est connue pour préférer les eaux fraîches, *E. nuttallii* se développe bien dans des eaux de 20 à 30 °C. Or, dans le cadre du réchauffement climatique, on peut prévoir que la température moyenne des eaux douces augmentera (2.5 à 4.5 degrés en Suède par exemple, Hallstan 2005). Il est donc possible que la dynamique d'invasion de *E. nuttallii* en soit accélérée et que celle de *E. canadensis* poursuive sa phase de régression.

Cette combinaison « habitat invasibility » et « invasiveness » ont permis aux deux espèces d'élodées de coloniser les écosystèmes aquatiques européens et posent des problèmes de gestion de ces proliférations végétales. Et même si nos résultats montrent que, dans les cours d'eau des Vosges du Nord, l'arrachage manuel, permet de limiter le développement des herbiers à élodées et de favoriser la recolonisation du site par des espèces indigènes telles que *Ranunculus peltatus* (Di Nino *et al.,* 2005), peu de solutions existent pour limiter ou éradiquer les espèces exotiques.

Toutefois, afin de limiter l'introduction et le risque de prolifération des espèces végétales aquatiques potentiellement invasives (58 espèces selon Thiébaut, 2007), le volet réglementaire doit être privilégié. Ainsi, l'arrêté du 2 mai 2007, "*interdit la commercialisation, l'utilisation et l'introduction dans le milieu naturel de Ludwigia grandiflora et Ludwigia peploides*" (Jussies). Cependant, cet arrêté intervient tardivement car, à l'heure actuelle, il n'est plus possible d'éradiquer ces deux espèces de jussies dans la majorité des cas. Concernant les espèces exotiques dont l'introduction est non-

réglementée, l'information du public, des gestionnaires des milieux naturels, des jardineries et des plaisanciers, s'avère indispensable pour lutter contre les invasions biologiques.

PARTIE VI

CONCLUSIONS & PERSPECTIVES

VI. Conclusions et Perspectives

Au terme de ces années de recherches portant sur *E. canadensis* et *E. nuttallii* nos connaissances sur ces deux espèces ont largement progressé.

1. Détermination taxonomique

D'une part, nous avons clairement mis en évidence la présence de trois espèces d'élodées en France.

D'autre part, l'identification de spécimens végétatifs d'élodées, dans la clé de détermination des élodées en Amérique du Nord, se fait essentiellement sur le critère de longueur et/ou largeur des feuilles (*E. canadensis* : largeur > 1,75 mm; *E. nuttallii* : longueur < 10mm, largeur < 1,75 mm), alors qu'en Europe le critère de différenciation entre les espèces est basé sur la forme des feuilles (p.e. : feuilles recourbées dans le cas de *E. nuttallii)*.

Or, aux vues des erreurs d'identifications possibles, il serait utile de revoir la systématique et les critères d'identification du genre *Elodea* en Europe et en Amérique du Nord.

Enfin, il serait intéressant de mener des études taxonomiques entre *E. nuttallii, E. canadensis* et *E. ernstiae* en Alsace, en les comparant au donnée des flores pour déterminer si cette troisième espèce d'élodées en Alsace correspond à *E. ernstiae* ou à *E. callitrichoides*.

2. Etude caryologique

Nous avons mis en évidence que les populations anciennement arrivées en Europe présentent toutes un nombre de 52 chromosomes, ce qui diffère des données publiées dans la littérature (24 ou 48). Ce résultat peut soit s'expliquer par des erreurs de comptages passées, soit par une substantielle modification du patrimoine génétique des populations les plus anciennement introduites (par dérive génétique, par flux de gène ou encore par hybridation). Dans tous les cas, un degré de ploïdie important constitue un avantage compétitif pour une espèce introduite dans un nouvel environnement.

Les élodées françaises cultivées en aquarium et celles prélevées en Amérique du Nord n'ayant pas développé suffisamment de racines actives d'un point de vue mitotique pour réaliser les études cytologiques, les comptages sur les sites nouvellement colonisés par les élodées n'ont pas pu être réalisés.

Il serait souhaitable d'effectuer de nouveaux prélèvements d'élodées des populations Lyonnaises, Bretonnes et d'autres régions françaises à différentes périodes de l'année, afin de procéder au dénombrement des chromosomes et de vérifier si ces populations récentes possèdent également 52 chromosomes. De même, il serait nécessaire de refaire des fixations et de la numération des populations dans leur aire d'indigénat.

3. Diversité génétique des populations d'élodées

D'un point de vue génétique, les populations d'élodées du Nord-Est de la France, importées dans les années 1950, se distinguent nettement des autres populations françaises plus récemment introduites. Nos études ont par ailleurs mis en évidence un polymorphisme génétique intra et interspécifique important au sein de ces populations européennes récemment introduites, qui restent très proches des populations d'origine nord-américaines. Ainsi, il existe sans doute plusieurs introductions successives en Europe pour ces sites. A l'inverse, les populations européennes introduites depuis plus de 50 ans semblent présenter une diversité génétique plus faible, suggérant un nombre limité de sources d'introduction dans ces sites, et une multiplication essentiellement végétative (Di Nino *et al*., publication en cours de préparation). De plus, ces populations « anciennes » présentent une distance génétique importante avec les populations indigènes. Cette distance a probablement été causée par un goulot d'étranglement génétique important lors de l'introduction, qui a pu être accentué par des phénomènes de dérive génétique liés au mode de reproduction végétative des élodées.

Il serait par conséquent intéressant de faire une étude génétique d' *E. canadensis* et d'*E. nuttallii*, prélevées dans le comté de Shefford (Canada), ainsi qu'en Angleterre, du coté de Liverpool (ancien premier Dock d'Europe), et dans le Leicester, où Marshall a observé en 1852 les élodées pour la première fois. La comparaison de ces résultats avec ceux obtenus aujourd'hui permettrait de retrouver les sites d'origine de l'invasion, mais surtout de suivre un éventuel gradient de dérive génétique.

4. Variabilité morphologique et phénoplasticité des élodées - Pouvoir compétitif

Nos résultats ont mis en évidence une forte variabilité morphologique des populations d'*E. nuttallii* dans leur aire d'introduction et dans leur aire d'indigénat (Thiébaut & Di Nino, soumis). Nous avons également établi que les populations nord-américaines apparaissent moins vigoureuses que les populations européennes (Thiébaut & Di Nino, soumis).

Il apparaît alors indispensable de mener des expériences de transplantations réciproques afin de tester notre hypothèse d'une allocation de ressources allouée à la croissance dans l'aire d'introduction plutôt qu'à la défense (théorie EICA, Blossey & Nodzolt, 1995). Nous n'avons pas pu tester cette hypothèse, car aucun échantillon des trente populations prélevées en Amérique du Nord ne s'est maintenu en culture en Europe, certainement à cause du transport.

Par ailleurs, sur le terrain, en Alsace plus particulièrement, nous avions récolté des brins *d'E. nuttallii* qui possédaient une coloration spécifique, due au pigment photosynthétique. Il serait aussi intéressant de faire une étude comparée des systèmes photosynthétiques par électrophorèse sur couche mince, de *E. nuttallii* vs *E. canadensis* et *Elodea* vs plantes indigènes, soumis à différentes intensités lumineuses pour déterminer s'il existe un avantage compétitif d'une espèce sur l'autre, en lien notamment avec l'auto-ombrage que développent les élodées dans le milieu naturel.

De plus, compte tenu du réchauffement climatique annoncé (Hallstan, 2005), les élodées pourraient se voir remplacées par d'autres espèces plus thermophiles en Europe. Ces espèces, déjà présentes en milieu méditerranéen (par exemple : *Ludwigia sp., Eichhornia crassipes*, *Egeria densa, Lagarosiphon major*….) pourraient remonter vers le Nord de la France. L'introduction de ces espèces thermophiles est par ailleurs facilitée par leur vente dans les jardineries, et leur développement est accentué suite à la dégradation de la qualité des milieux. Ainsi, ces hypothèses du remplacement des élodées par d'autres espèces envahissantes pourraient être testées par des expériences de compétition interspécifiques à différentes températures par exemple.

Enfin, lors d'une de nos campagnes d'été de 2003, nous avions déposé sur les berges une quantité importante d'*E. nuttallii* pour éviter la dissémination de l'espèce. Un mois plus tard, lors du suivi de notre étude, les brins d'élodée précédemment sortis du cours d'eau, bien que présentant leur partie basale desséchée, présentaient une partie apicale verte et vigoureuse. Il serait ainsi intéressant de tester la durée de survie possible

à la dessiccation d'une masse compacte d'élodées. Cette résistance pourrait expliquer la forte capacité de dispersion de l'espèce à longue distance.

5. Impacts et interactions des espèces invasives sur les autres compartiments biologiques

L'étude des mécanismes de défense des élodées pourrait nous éclairer sur les conséquences de ces introductions d'espèces. Ainsi, Gross et al. (2001) ont montré que le remplacement de *Myriophyllum spicatum* par *E. canadensis* dans un lac de l'état de New-York s'expliquait par l'abondance d'une larve de lépidoptère, *Acentria ephemerella,* qui consommait préférentiellement le myriophylle. Plus tard, Erhard & Gross (2007) ont montré que *E. nuttallii* est peu consommée par cette larve, et attribuent cette non-consommation par la synthèse par l'élodée de substances de défense. Dans le lac de la Plaine (massif vosgien), envahi depuis 2003 par les deux espèces d'élodées et notamment par *E. canadensis*, de nombreuses larves de ce lépidoptère ont été observées dans les herbiers (Boiché, communication personnelle). Une étude de l'impact de cette larve de papillon sur les herbiers d'élodées est prévue.

Par ailleurs, au cours d'un cycle annuel, la résistance des macrophytes est amoindrie au printemps, période de croissance rapide. Ce qui plaide également en faveur d'un compromis entre les processus de croissance et de défense contre les herbivores au niveau intraspécifique (Elger & Willby, 2003 ; Elger & Barrat-Segretain, 2004 ; Elger *et al*., 2006). Il apparaît alors important de tester la variabilité saisonnière de la palatabilité ainsi que des substances de défense des macrophytes introduits, et notamment des élodées (thèse de Boiché A, en cours). De même, le taux de consommation des élodées par des herbivores (Lymnées et Gammares) n'a été que peu testé en France (Barrat-Segretain & Elger, 2004 ; Gierlinski, 2006). Les résultats français mettent en évidence qu' *E. nuttallii* présente une palatabilité supérieure à *E. canadensis* (Barrat-Segretain *et al*., 2002), et donc que cette espèce est moins résistante à l'herbivorie. Cependant, lors de nos campagnes de récoltes, les élodées prélevées en Amérique du Nord avaient des feuilles très endommagées, ce qui peut très probablement être mis en lien avec la présence de Lymnées qui les infestaient, à la différence des individus prélevés en Europe. Dans les prochaines décennies, il est fort possible qu'il se produise des mécanismes de co-évolution entre les macrophytes exotiques et les macro-invertébrés indigènes et que les élodées naturalisées soient consommées par les herbivores indigènes. Les travaux de Pieczynska (2003) montrent par exemple qu' en Pologne, *E. canadensis* est consommée

par *Lymnea stagnalis,* mollusque qui favorise la fragmentation et donc la propagation de l'espèce. Ainsi, des études complémentaires s'avèrent indispensables pour tester la pression d'herbivorie subie par les élodées en Europe.

Enfin, les travaux d' Erhard & Gross (2005) ont mis en évidence qu' *E*. *nuttallii* et *E. canadensis* produisent des métabolites secondaires (flavonoïdes, composés phénoliques) impliqués dans les mécanismes de défense des végétaux. Ces composés ont ainsi un impact sur le phytoplancton (Erhard & Gross, 2006). A notre connaissance, aucune étude sur les élodées n'a recherché les effets allélopathiques de ces espèces en France sur les autres compartiments biologiques. Seuls les travaux d' Elger & Lemoine (2005) ont recherché, après exposition à un herbivore, la synthèse ou non de polyphénols chez onze espèces de macrophytes. Or, la présence dans l'Est de la France de grands herbiers monospécifiques d'élodées pourrait résulter de phénomènes allélopathiques. Ainsi, il serait particulièrement intéressant d'étudier l'existence ou non de telles substances secrétées par les élodée. Dans l'affirmative, l'étude des effets potentiels sur la croissance de plantes autochtones, tels les renoncules, ou sur des espèces rares, telles *Myriophyllum alterniflorum,* pourra être recherché.

PARTIE VII

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

VII. Bibliographie citée

A

Abbott, R. J., J. K. James, R. I. Milne, A. C. M. Gillies (2003). Plant introductions, hybridization and gene flow. Philisophical Transactions of the Royal Society of London B (358) : 1123-1132.

Adams, M. J., C. A. Pearl, R. B. Bury (2003). Indirect facilitation of an anuran invasion by non-native fishes. Ecology Letters (6) : 343-351.

Agrawal, A. A., P. M. Kotanen (2003). Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment. Ecology Letters (6) : 712-715.

Abernethy, V.J. (1994) Functional ecology of euhydrophyte communities of European riverine wetland ecosystems. PhD dissertation, University of Glasgow, Glasgow.

Abernethy V. J., Sabbatini M.R. et Murphy K. J., 1996. Response of *Elodea canadensis* Michx. And *Myriophyllum spicatum* L. to shade, cutting and competition in experimental culture. Hydrobiologia (340) : 219-224.

Aboucaya A., Guyot, I., Piazza C. & Virevaire, M. (1999). Plans de gestion conservatoires mis en place pour 5 espèces endémiques et prioritaires de la Directive Habitats. In Actes du Colloque sur les plantes menacées de France (D.O.M.-T.O.M. inclus) Brest, Octobre 1997. Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, 18.

Allee, W. C., A. E. Emerson, O. Park, T. Park, K. P. Schmidt (1949). Principles of Animal Ecology. Philadelphia, PA.

Allendorf, F. W., L. L. Lundquist (2003). Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species. Conservation Biology (17) : 24-30.

Amsellem, L., J. L. Noyer, T. Le Bourgeois, M. Hossaert-McKey (2000). Comparison of genetic diversity of the invasive weed Rubus alceifolius Poir. (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction, using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. Molecular Ecology (9) : 443- 455.

Arigoni, S., P. Francour, M. Harmelin-Vivien, L. Zaninetti (2002). Adaptive colouration of Mediterranean labrid fishes to the new habitat provided by the introduced tropical alga *Caulerpa taxifolia*. Journal of Fish Biology (60) : 1486-1497.

Arthington, A. H., and D. S. Mitchell. (1986). Aquatic invading species. Pages 34-53 in R. H. Groves, and J. J. Burdon, editors. Ecology of biological invasions. Cambridge University Press, Cambridge.

Ashton, P.J., Appleton, C.C., and Jackson, P.N.B (1986). Ecological impacts and economic consequences of alien invasive organisms in southern African aquatic ecosystems. In Macdonald, I.A.W., Kruger, F.J., and Ferrar, A.A. (Eds), the ecology and management of biological Invasion in Southern Africa, PP. 247-57. Oxford University Press, Cape Town.

Ashton, P.S. and D.S. Mitchell. (1989). Aquatic plants: patterns and modes of invasion, attributes of invading species and assessment of control programmes. pp. 111-147. In J.A. Drake, H.A., Mooney, F., di Castri, R.H., Groves, F.J., Kruger, M., Rejmánek and M. Williamson (eds.). Biological Invasions: A Global Perspective. Scope 37. John Wiley and Sons, New York.

Auffray, J. C., F. Vanlerberghe, J. Britton-Davidian (1990). The house mouse progression in Eurasia: a paleontological and archaeozoological approach. Biological Journal of the Linnean Society (41) : 13-25.

Ayres, D. R., D. Garcia-Rossi, H. G. Davis, D. R. Strong (1999). Extent and degree of hybridization between exotic (*Spartina alterniflora*) and native (*S. foliosa*) cordgrass (*Poaceae*) in California, USA determined by random amplified polymorphic DNA (RAPDs). Molecular Ecology (1999) : 1179-1186.

B

Bailey, J.P. (2003). Japanese Knotweed s.l. at home and abroad. In Plant Invasions – ecological threats and management solutions , 183-196 eds Child, L., Brock, J.H., Prach, K., Pysek, P., Wade, P.M. & Williamson, M. Backhuys Publishers, Leiden.

Bais, H. P., R. Vepachedu, S. Gilroy, R. M. Callaway, J. M. Vivanco (2003). Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. Science (301) : 1377-1380.

Baker, H. G. (1974). The evolution of weeds. Annual Review of Ecology and Systematics (5) : 1-24.

Balirwa, J.S., Chapman, C.A., Chapman, L.J., Cowx, I.G., Geheb, K., Kaufman, L., Lowe, M.C, Connell, R.H., Seehausen, O., Wanink, J.H., Welcomme, R.L. and Witte, F. (2003). Biodiversity and fishery sustainability in the lake Victoria Basin: an unexpected marriage? BioScience (53) : 703-715.

Barko J.W. and Smart R.M. (1981). Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. Ecological Monographs (51) : 219-235.

Barko, J.W. (1982). Influence of potassium source (sediment vs. open water) and sediment composition on the growth and nutrition of a submersed freshwater macrophyte (*Hydrilla verticillata*) (L.f.) Royle). Aquatic Botany (12) : 157-172.

Barrat-Segretain, M.H. (1996). Strategies of reproduction, dispersion and competition in river plants: a review. Vegetatio.(123) : 13-37.

Barrat-Segretain M.-H. (2001). Invasive species in the Rhône River floodplain (France) : replacement of *Elodea canadensis* Michaux by *E. nuttallii* St. John in two former river channels. Arch. Hydrobiol., (152) : 237-251.

BARRAT-SEGRETAIN M.H., ELGER A., SAGNES P., PUIJALON S. (2002). Comparative life-history traits of two invasive macrophyte species, *Elodea canadensis* Michaux and *Elodea nuttallii* (Planchon) H. St John. Aquatic Botany (74) : 299-313.

Barrat-Segretain M.H. (2004). Growth of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* in monocultures and mixture under different light and nutrient conditions. Archiv fur Hydrobiologie 161, 133-144.

Barrat-Segretain, M.-H. & Elger, A. (2004). Experiments on growth interactions between two invasive macrophyte species. J. Veg. Sci. (15) : 109-114.

Barrat-Segretain, M.H. (2005). Competition between invasive and indigenous species : impact of spatial pattern and development stage. Plant Ecology (180) : 153-160.

Barrat-Segretain, M.H. & Lemoine, D.G. (2007). Can snail herbivory influence the outcome of competition between *Elodea* species? Aquatic Botany (86) : 157-162.

BARRAT-SEGRETAIN, M.H. & CELLOT, B. (2007). Response of invasive macrophyte species to drawdown :the case of Elodea sp**.** Aquatic Botany (87) : 255-261.

Barrett, S. C. H., B. C. Husband (1990). The genetics of plant migration and colonisation. In : Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources.

Bastrop, R., K. Jürss, C. Sturmbauer (1998). Cryptic species in a marine polychaete and their independent introduction from North America to Europe. Molecular Biology and Evolution (15) : 97-103.

Bazzaz, F.A. & Harper, J.L. (1977). Demographic analysis of the growth of Linum usitatissimum. New Phytol., 78, 193-208.

Baumel, A., M. L. Ainouche, J. E. Levasseur (2001). Molecular investigations in populations of *Spartina anglica* C.E. Hubbard (*Poaceae*) invading coastal Brittany (France). Molecular Ecology (10) : 1689-1701.

Beckstead, J., I. M. Parker (2003). Invasiveness of *Ammophila arenaria*: release from soil-borne pathogens? Ecology (84) : 2824-2831.

Bell, A.D. (1984). Dynamic morphology : A contribution to plant biology. In Dirzo, R. & Sarukhan, J. (Eds) Perspectives on Plant Population Bilogy. Sinauer Associates Inc., sunderland. pp. 48-65.

Blackburn, T. M., R. P. Duncan (2001). Establishment patterns of exotic birds are constrained by non-random patterns in introduction. Journal of Biogeography (28) : 927-939.

Blair, A. C., L. M. Wolfe (2004). The evolution of an invasive plant: an experimental study with *Silene latifolia*. Ecology (85) : 3035-3042.

Blandin, P. & Lamotte, M. (1985). Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire. Ed. Masson, Paris.

Blaney, C. S., P. M. Kotanen (2001a). Effects of fungal pathogens on seeds of native and exotic plants: a test using congeneric pairs. Journal of Applied Ecology (38) : 1104-1113.

Blaney, C. S., P. M. Kotanen (2001b). Post-dispersal losses to seed predators: an experimental comparison of native and exotic old field plants. Canadian Journal of Botany (79) : 284-292.

Bleeker, W. (2003). Hybridization and *Rorippa austriaca* (*Brassicaceae*) invasion in Germany. Molecular Ecology (12) : 1831-1841.

Blossey, B., R. Nötzold (1995). Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. Journal of Ecology (83) : 887-889.

Bossdorf, O., D. Prati, H. Auge, B. Schmid (2004). Reduced competitive ability in an invasive plant. Ecology Letters (7) : 346-353.

Bowmer, K.H., Mitchell, D.S., Short, D.L., 1984, Biology of *Elodea canadensis* Mich. and its management in australian irrigation systems. Aquat. Bot. (18) : 231-238.

Bowmer K.H., Jacobs S.W.L. et Sainty G.R., 1995. Identification, biology and management of *Elodea canadensis*, *Hydrocharitaceae*. J. Aquat. Plant Manage. (33) : 13-19.

Bradshaw, A.D., Chadwick, M.J., Jowett, D. & Snaydon, R.W. (1964). Experimental investigations into the mineral nutrition of several grass species. J. Ecol., 13, 665-676.

Bradshow, A.D. (1965). Evolutionnary significance of phenotypic plasticity in plants. Adv. Genet., 13, 115-155.

Breen, C. M., Rogers, K.H., and Asthon, P.J. (1987). The role of vegetation processes in swamps and flooded plains. In: Symoens, J.J. (Ed), Vegetation of Inland Waters, pp. 223-47, Dr W. Junk, Dordrecht.

Brisse, H., Kerguelen, M., 1994, Complément et correction à l'index synonymique de la flore de France. Code informatisé de la Flore de France. Bulletin de l'association d'informatique appliquée à la botanique (A.I.A.B.), tome I .

Brown A. H. D.,. Bastrop M. T,. Jürss R., K, Sturmbauer C. (1998). Cryptic species in a marine *polychaete* and their independent introduction from North America to Europe. Molecular Biology and Evolution (15) : 97-103.

Brown, B. J., R. J. Mitchell, S. A. Graham (2002). Competition for pollination between an invasive species (*purple loosestrife*) and a native congener. Ecology (83) : 2328-2336.

Bruno, J. F., J. J. Stachowicz, M. D. Bertness (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. Trends in Ecology and Evolution (18) : 119-125.

Buckley, Y. M. et al. (2003). Are invasives bigger? A global study of seed size variation in two invasive shrubs. Ecology (84) : 1434-1440.

C

Cadotte, M. W., McMahon, S. M. & Fukami T. (2005). Conceptual ecology & invasions biology. Reciprocal approaches to nature. Springer, Dordrecht , The Netherlands, 505p.

Callaway, R. M., E. T. Aschehoug (2000). Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. Science (290) : 521-523.

Callaway, R. M., B. Newingham, C. A. Zabinski, B. E. Mahall (2001). Compensatory growth and competitive ability of an invasive weed are enhanced by soil fungi and native neighbours. Ecology Letters (4) : 429-433.

Callaway, R. M., B. E. Mahall, C. Wicks, J. Pankey, C. Zabinsky (2003). Soil fungi and the effects of an invasive forb on grasses: neighbor identity matters. Ecology (84) : 129-135.

Callaway, R. M., W. M. Ridenour (2004). Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. Frontiers in Ecology and Environment (2) : 436-443.

Callaway, R. M., G. C. Thelen, S. Barth, P. W. Ramsey, J. E. Gannon (2004a). Soil fungi alter interactions between the invader *Centaurea maculosa* and North American natives. Ecology (85) : 1062-1071.

Callaway, R. M., G. C. Thelen, A. Rodriguez, W. E. Holben (2004b). Soil biota and exotic plant invasion. Nature (427) : 731-733.

Cappuccino, N. (2004). Allee effect in an invasive alien plant, pale swallow-wort *Vincetoxicum rossicum (Asclepiadaceae*). Oikos (106) : 3-8.

Case, C., M. Crawley (2000). Effect of interspecific competition and herbivory on the recruitment of an invasive alien plant: Conyza sumatrensis. Biological Invasions (2) : 103-110.

Cassey, P. (2003). A comparative analysis of the relative success of introduced land birds on islands. Evolutionary Ecology Research (5) : 1-11.

Cassey, P., T. M. Blackburn, G. J. Russell, K. E. Jones, J. L. Lockwood (2004a). Influences on the transport and establishment of exotic bird species: an analysis of the parrots (Psittaciformes) of the world. Global Change Biology (10) : 417-426.

Cassey, P., T. M. Blackburn, D. Sol, R. P. Duncan, J. L. Lockwood (2004b). Global patterns of introduction effort and establishment success in birds. Biological Letters (274) : S405-S408.

Chapin III, 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., Diaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. Nature (405) : 234-242.

Chittka, L., S. Schurkens (2001). Successful invasion of a floral market. Nature (411) : 653.

Clausen, J., Keck, D.D. & Hiesey, W.M. (1940). Experimental studies on the nature of species. Effects of varied environments on western North American plants. Carnegie Inst. Washington Publ. (520) : 1-452.

Clegg, S. M., S. M. Degnan, J. Kikkawa, C. Moritz, A. Estoup, I. P. F. Owens (2002). Genetic consequences of sequential founder events by an island-colonizing bird. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA (99) : 8127-8132.

Cohen, A. N., J. T. Carlton (1998). Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. Science (279) : 555-558.

Colautti, R. I., H. J. MacIsaac (2004). A neutral terminology to define 'invasive' species. Diversity and Distributions (10) : 135-141.

Colautti, R. I., A. Ricciardi, I. A. Grigorovich, H. J. MacIsaac (2004). Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? Ecology Letters (7) : 721-733.

Combroux, I. (2002). Influence de la nature et de la fréquence des perturbations sur les banques de diaspore dans les communautés végétales aquatiques. Thèse de doctorat, Université de Lyon, Lyon.

Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Am. Nat. (111) : 1119-1144.

Cook, C.D.K. (1985). Range extensions of aquatic vascular species. J. Aquat. Plant Manage. (23) : 1-6.

Cook C.D.K., Urmi-Koenig K., 1985. A revision of the genus *Elodea (Hydrocharitaceae*). Aquat. Bot. (21) : 111-156.

Courchamp, F., J.-L. Chapuis, M. Pascal (2003). Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. Biological Reviews (78) : 347-383.

Cox, G. W. (2004). Alien Species and Evolution. The evolutionary ecology of exotic plants, animals, microbes and interacting native species. Island Press, 378p.

Crawley, M.J. (1986). Life History and Environment. Chapter 8 in M.J. Crawley (ed). Plant Ecology. Blackwell Scientific Publication, Oxford.

Crawley, M. J. (1987). What makes a community invisible? In : Colonization, succession, and stability. A. J. Gray, M. J.

Crick, J.C. & Grime, J.P. (1987). Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. New Phytol. (107) : 403-414.

Cronin, G.K., Wissing, D. & Lodge, D.M. (1988). Comparative feeding selectivity of herbivorous insects on water lilies : Aquatic vs. semi-terrestrial insects and submerged vs. floating leaves. Freshwat. Biol. (39), 243-257.

D

Davis M.A., Grime J. P. et Thompson K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. Journal of Ecology (88) : 528-534.

Davis, M. A., K. Thompson (2001). Invasion terminology: should ecologists define their terms differently than others? No, not if we want to be of any help! ESA Bulletin (82) : 206.

Davis, M. A., K. Thompson, J. P. Grime (2001). Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. Diversity and Distributions (7) : 97-102.
de Candolle, A. L. P. P. (1855). Géographie botanique raisonnée. Masson, Paris.

Davis, H. G., C. M. Taylor, J. C. Civille, D. R. Strong (2004a). An Allee effect at the front of a plant invasion: *Spartina* in a Pacific estuary. Journal of Ecology (92) : 321-327.

Davis, H. G., C. M. Taylor, J. G. Lambrinos, D. R. Strong (2004b). Pollen limitation causes an Allee effect in a windpollinated invasive grass (*Spartina alterniflora*). Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A. (101) : 13804-13807.

Demierre A. et Perfetta J., 2002. Gestion du faucardage des macrophytes sur les rives genevoises du Léman (Suisse). Proceedings of the 11 th EWRS International Symposium on aquatic Weeds, Moliets et Maâ (France), Septembre 2-6, 345-347.

Dendene M.A., Rolland T., Tremolieres M., Carbiner R. (1993). Effect of ammonium ions on the net photosynthesis of three species of *Elodea*. Aquat. Bot. (46) : 301-315

Dérédec, A., F. Courchamp (2003). Extinction thresholds in hostparasite dynamics. Annales oologici Fennici (40) : 115-130. DeWalt, S. J., J. S. Denslow, K. Ickes (2004). Natural-enemy release facilitates habitat expansion of the invasive tropical shrub Clidemia hirta. Ecology (85) : 471-483.

DeWalt, S. J., J. S. Denslow, K. Ickes (2004). Natural-enemy release facilitates habitat expansion of the invasive tropical shrub Clidemia hirta. Ecology (85) : 471-483.

di Castri, F. 1989. History of Biological Invasions with Special Emphasis on the Old World. Biological invasions : a global perspective. Chap 1 : pp1-29. Ed Scope 1989.

di Castri, F. (1990). On invading species and invaded ecosystems: the interplay of historical chance and biological necessity. In : Biological invasions in europe and the Mediterranean Basin. F. di Castri, A. J. Hansen, M. Debussche (eds). Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands.

Di Nino, F. (2002). Caractérisation morphogénétique des élodées de Lorraine et de la Plaine d'Alsace. DEA Toxicologie de l'Environnement : 41p.

Di Nino F., Thiébaut G. et Muller S. (2005). Response of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John to manual harvesting in the north-eastern-France. Hydrobiologia (551) : 147-157.

Diggel, P.K. (1994). The expression of andromonoecy in *Solanum hirtum* (*Solanacea*) : Phenotipic plasticity and ontogenetic contingency. Am. J. Bot. (81) : 1354-1365.

Donohue, K., Messiqua, D., Pyle, E.H., Heschel, M.S., Scmitt, J. (2000) Evidence of adaptative plasticity: density and site-dependent selection on shade-avoidance responses in impatiens capensis. Evolution, 54 (6), 1956-1968.

Drake, J. M. (2004). Allee effects and the risk of biological invasion. Risk Analysis (24) : 795.

Dubé, M. & Morisset, P. (1996). La plasticité phénotypique des caractères anatomiques foliaires chez le *Festuca rubra* L. (*Poaceae*). Can. J. Bot. (74) : 1708-1718.

Duddley, S.A. & Schmitt, J. (1996). Testing the adaptative plasticity hypothesis: density-dependent selection on manipulated stem length in Impatiens capensis. Am. Nat. (147) : 445-465.

Durand, C., M. Manuel, C. F. Boudouresque, A. Meinesz, M. Verlaque, Y. Le Parco (2002). Molecular data suggest a hybrid origin for the invasive *Caulerpa racemosa* (*Caulerpales, Chlorophyta*) in the Mediterranean Sea. Journal of Evolutionary Biology (15) : 122-133.

Dutartre A., Tremea L. (1990). Contrôle mécanique des plantes aquatiques. 14ème conférence du columa. Journées internationales d'études sur la lutte contre les mauvaises herbes. Versailles 1990. 275-282.

Dutartre, A., Haury, J. & Planty-Tabacchi, A.M. (1997). Introductions de macrophytes aquatiques et riverains dans les hydrosystèmes français métropolitains : essai de bilan. Bull. Fr. Pêche Piscic. (344/345) : 407-426.

E

Eckert, C. G., D. Manicacci, S. C. H. Barrett (1996). Genetic drift and founder effect in native versus introduced population of an invading plant, *Lythrum salicaria* (Lythraceae). Evolution (50) : 1512-1519.

Ellstrand, N. C., K. A. Schierenbeck (2000). Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA (97) : 7043-7050.

Elger, A., Barrat-Segretain, M.-H., Amoros. C. (2002). Plant palatability and disturbance level in aquatic habitats: an experimental approach using the snail Lymnaea stagnalis (L.). Freshwater Biology (18):931-940.

Elger, A., and N. J. Willby (2003). Leaf dry matter content as an integrative expression of plant palatability: the case of freshwater macrophytes. Functional Ecology (17) : 58-65.

Elger, A. et Barrat-Segretain, M.H. (2004). Plant palatability can be inferred from a single-date feeding trial. Functional Ecology (18) : 483-488.

Elger, A., Bornette, G., Barrat-Segretain, M-H., Amoros, C. (2004). Disturbances as a structuring factor of plant palatability in aquatic communities. Ecology : 304-311.

Elger, A., and D. Lemoine (2005). Determinants of macrophyte palatability to the pond snail Lymnaea stagnalis. Freshwater Biology (50) :86-95.

Elger, A., Lemoine, D. (2005). Determinants of macrophyte palatability to the pond snail *Lymnaea stagnalis*. Freshwater Biology (50) : 86-95.

Elger, A., M. Barrat-Segretain, et al. (2006). "Seasonal variability in the palatability of freshwater macrophytes: a case study." Hydrobiologia 570(1): 89-93.

Elger, A., De Boer, T., Hanley, M.E. (2007). Invertebrate herbivory during the regeneration phase: experiments with a freshwater angiosperm. Journal of Ecology (95) : 106-114.

Elton, C. S. (1958). The ecology of invasions by animals and plants. The University of Chicago Press, Chicago and London.

Erhard, D., Gross, E.M. (2005). Do environmental factors influence composition of potential allelochemichals in the submersed freshwater macrophyte Elodea nuttallii (Hydrocharitaceae)?. Verh. Internat. Verein. Limnol. (29) : 287-291.

Erhard, D., Gross, E.M. (2006). Allelopathic activity of Elodea canadensis and Elodea nuttallii against epiphytes and phytoplankton. Aquatic Botany (85), 203-211.

Erhard, D., Pohnert, G., Gross, E. (2007). Chemical Defense in Elodea nuttallii Reduces Feeding and Growth of Aquatic Herbivorous Lepidoptera. Journal of Chemical Ecology (33), 1646-1661.

Erneberg, M. (1999). Effects of herbivory and competition on an introduced plant in decline. Oecologia (118) : 203-209.

Estoup, A., I. J. Wilson, C. Sullivan, J.-M. Cornuet, C. Moritz (2001). Inferring population history from microsatellite and enzyme data in serially introduced cane toads, Bufo marinus. Genetics (159) : 1671-1687.

Estoup, A., S. M. Clegg (2003). Bayesian inferences on the recent island colonization history by the bird Zosterops lateralis lateralis. Molecular Ecology (12) : 657-674.

Estoup, A., M. Beaumont, F. Sennedot, C. Moritz, J.-M. Cornuet (2004). Genetic analysis of complex demographic scenarios: spatially expanding populations of the cane toad, Bufo marinus. Evolution (58) : 2021-2036.

Etude Universite d'Oxford (Avril 2007). Proceedings of the Royal society.

Eugelink A.H. (1998). Phosphorus uptake and active growth of *Elodea canadensis* Michx. and *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. Water Science and Technology (37) : 59-65.

F

Facon, B., J.-P. Pointier, M. Glaubrecht, C. Poux, P. Jarne, P. David (2003). A molecular phylogeography approach to biological invasions of the New World by parthenogenetic Thiarid snails. Molecular Ecology (12) : 3027-3039.

Facon, B., P. Jarne, J. P. Pointier, P. David (2005). Hybridization and invasiveness in the freshwater snail *Melanoides tuberculata*: hybrid vigour is more important than increase in genetic variance. Journal of Evolutionary Biology (18) : 524-535.

Fenner, F., B. Fantini (1999). Biological control of vertebrate pests: the history of Myxomatosis. An experiment in Evolution. CABI Publishing, Oxford.

Fenner, M., W. G. Lee (2001). Lack of pre-dispersal seed predators in introduced Asteraceae in New Zealand. New Zealand Journal of Ecology (25) : 95-99.

Fox, M.D. and Fox,B.J. (1986). The suseptibility of natural communities to invasion. In : Wilson, C.L., and Graham, C.L. (Eds), Exotic Plant Pests and North American Agriculture, pp 65-92. Academic Press, New York.

Fowler M.C. et Robson T.O., 1978. The effects of the food preferences and stocking rates of grass carp (C. idella) on mixed plant communities. Aquat. Bot., 5, 261-276.

Frankham, R. (2005). Resolving the genetic paradox in invasive species. Heredity (94) : 385.

G

Gabriel, W., R. Bürger (1992). Survival of small populations under demographic stochasticity. Theoretical Population Biology (41) : 44-71.

Gadgil, M. & Bossert, W.H. (1970). Life historical consequences of natural selection. Am. Nat. (104) : 1-24.

García-Ramos, G., D. Rodríguez (2002). Evolutionary speed of species invasions. Evolution (56) : 661-668.

G.I.S. Macrophytes, 1997. Biologie et écologie des espèces végétales aquatiques proliférant en France. Synthèse bibliographique. Rapport d'étude réalisé à la demande de l'Inter-Agences de l'Eau, n°68, 199p

Garrett, K. A., R. L. Bowden (2002). An Allee effect reduces the invasive potential of *Tilletia indica*. Phytopathology (92) : 1152-1159.

Gierlinski P. (2005). Etude de la palatabilité de macrophytes dulçaquicoles indigènes ou exotiques par *Gammarus sp*. Rapport de DESU, 27p.

Giraud, T., J. S. Pedersen, L. Keller (2002). Evolution of supercolonies: The Argentine ants of southern Europe. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA (99) : 6075-6079.

Glover, D. E., S. C. H. Barrett (1987). Genetic variation in continental and island populations of *Eichhornia paniculata (Pontederiaceae)*. Heredity (59) : 7-17.

Goldberg, D.E. (1990). Components of resource competition in plant communites. In Grace, J.B. & Tilman, D. (Eds). Perspectives on plant competition. Academic Press, San Diego, pp.26-49.

Goodwin, B. J., A. J. McAllister, L. Fahrig (1998). Predicting invasiveness of plant species based on biological information. Conservation Biology (13) : 422-426.

Grace, J.B. (1988). The effects of plant age on the ability to predict mixture performance from monoculture growth. J. Ecol. (76): 152-156.

Gray, M.J., Crawley, M.J., and Edwards, P.J. (Eds) (1987). Colonization, Succession and stability. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 330 PP.

Grevstad, F. S. (1999). Factors influencing the chance of population establishment: implications for release strategies in biocontrol. Ecological Applications (9) : 1439-1447.

Grime J.P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. Nature (250) : 26-231.

Grime, J. P.(1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Amer. Nat. (111) : 1169-1195.

Grime, J.P. (1979). Plant Strategies and Vegetation Processes. John Wiley & Sons, New York.

Grime, J. P. (1985). Factors limiting the contribution of pteridophytes to a local flora. Proc. R. Soc. Edinb. (86B): 403-421.

Grime, J.P., Crick, J.C. & Rincon, J.E. (1986). The ecological significance of plasticity. pp. 5–29 In: Jennings DH & Trewars AJ (eds) Plasticity in Plants. Symposio of the Society of Experimental Biology, Cambridge

Grime J.P., 1988. The CRS model of primary plant strategies : origins, implications, and tests. Plant Evolutionary Biology (eds. L.D. Gottlieb & S.K. Jain), Chapman, & Hall, London, 371-393

Grime, J. P., Hodgson, J. & Hunt, R. (1988). Comparative Plant Ecology. A Functional Approach to Common British Species. Unwin Hyman, London.

Grosholz, E. D., G. M. Ruiz (2003). Biological invasions drive size increases in marine and estuarine invertebrates. Ecology Letters (6) : 700-705.

Grosholz, E. D. (2005). Recent biological invasion may hasten invasional meltdown by accelarating historical introductions. Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A. (102) : 1088-1091.

Gross, E.M., Johnson, R.L. & Hairston,N.G. Jr (2001) Experimental evidence for changes in submersed macrophyte species composition caused by the herbivore *Acentria ephemerella* (Lepidoptera). Oecologia (127) : 105– 114.

Groves, R.H. (1986). In: Groves, R.H. and Burdon, J.J. (Eds.) Ecology of Biological Invasions: An Australian Perspective, Australian Academy of Science, Canberra, pp. 137-49.

Grubb, P.J. (1985). Plant populations and vegetation in relation to habitat, disturbance and competition :problems of generalization. In: White, J. (ED), The Population Structure of Vegetation, pp. 595-620. Dr W. Junk, Dordrecht.

Guillerm, J. L., E. Le Floc'h, J. Maillet, C. Boulet (1989). The invading weeds within the Western Mediterranean Basin. In : Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin. F.

H

Hallegraeff, G. M. (1998). Transport of toxic dinoflagelles via ships' ballast water: bioeconomic risk assessment and efficacy of possible ballast water management strategies. Marine Ecology Progress Series (168) : 297-309.

Haller, W.T., Sutton, D.L., and Barlowe, W.C. (1974). Effects of salinity on growth of several aquatic macrophytes. Ecology (55) : 891-4.

Hallstan S. (2005). Global warming opens the door for invasive macrophytes in Swedish lakes and streams; Master's thesis (27) : 50p.

Hamilton, J. G., C. Holzapfel, B. E. Mahall (1999). Coexistence and interference between a native perennial grass and nonnative annual grasses in California. Oecologia (121) : 518-526.

Harper, J.L. (1977). Population Biology of Plants. Academic Press. London. 892 pp.

Harper, J.L. (1981). The concept of population in modular organisms. In May, R.M. (Eds) Theoretical ecology: principles and applications. 2nd edition. Blackwell Scientific, Oxford, U.K. pp.53-77.

Hastings, A., Cuddington, K., Davies, K.F., Dugaw, C.J., Elmendorf, S., Freestone, A., Harrison, S., Holland, M., Lambrinos, J., Malvadkar, U., Melbourne, B.A., Moore, K., Taylor, C., & Thomson, D. (2005). The spatial spread of invasions: new developments in theory and evidence. Ecology Letters (8) : 91-101.

Hendrickson, O. (2002). Alien invasive species in Canadian forests. In : Alien invasive species: threat to Canadian biodiversity. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Ottawa, ON.

Hendry, A. P., J. K. Wenburg, P. Bentzen, E. C. Volk, T. P. Quinn (2000). Rapid evolution of reproductive isolation in the wild: evidence from introduced salmon. Science (290) : 516-518.

Hewitt, C. L. (2002). Distribution and biodiversity of Australian tropical marine bioinvasions. Pacific Science (56) : 213-222. Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the quaternary ice ages. Nature (405) : 907-912.

Heywood, V.H. (1989). Patterns, Extents and Modes of Invasions by Terrestrial Plants. In: J.A. Drake, H.A. Mooney, F. di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmánek and M. Williamson (Eds), Biological Invasions: A global Perspective. Wiley, Chichester, UK, pp. 31-60.

Hierro, J. L., R. M. Callaway (2003). Allelopathy and exotic plant invasion. Plant and Soil (256) : 29-39.

Hoddle, M. S., K. M. Jetter, J. G. Morse (2003). The economic impact of *Scirtothrips perseae Nakahara (Thysanoptera: Thripidae*) on California avocado production. Crop Protection (22) : 485-493.

Hodkinson, D. J., K. Thompson (1997). Plant dispersal: the role of man. Journal of Applied Ecology (34) : 1484-1496.

Holt, R. D. (1977). Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. Theoretical Population Biology (12) : 197-229.

Hootsmans, M.J.M. (1994). A growth analysis model for *potamogeton pectinatus* L. In Van vierssen, W., Hootsmans, M. & Vermaat, J.E. (Eds). Lake Veluwe. A macrophyte-dominated system under eutrophication stress. Kluwer Academix Publishers, The Netherlands. Dordrecht, pp. 250-286.

Humphrey, L.D. & Pyke, D.A. (1998). Demographic and growth responses of a guerrilla and a phalanx perennial grass in competitive mixtures. J. Ecol. (86) : 854-865.

Husband, B. C., S. C. H. Barrett (1991). Colonization history and population genetic structure of Eichhornia paniculata in Jamaica. Heredity (66) : 287-296.

Hutchings, M.J., & Bradbury, I.K. (1986). Ecological perspectives on clonal perennial herbs. When does it pay for individual clone modules to be functionally integrated or independent? BioScience (36) : 178-182.

Hutchings, M.J. & Slade, A.J. (1988). Morphological plasticity, foraging and integration in clonal perennial herbs. In Davy, A., Hutchings, M.J. & Watkinson, A.R. (Eds), Plant Population Biology. Blackwell Science, Oxford. pp 83-109.

Hutchings, M.J. & De Kroon, H. (1994). Foraging in plants: the role of morphological plasticity in ressource aquisition. Adv. Ecol. Res. (25) : 159-238.

Hutchinson, G.E. (1975). A treatise on limnology. Vol. III- Limnological Botany. John Wiley and sons, New york. 660 pp.

I

INRA, (2003). Évolution holocène de la faune de Vertébrés de France, invasions et disparitions. (INRA, CNRS, Muséum National d'Histoire Naturelle. Rapport au Ministère de l'Écologie et du Développement Durable (Direction de la Nature et des Paysages), Paris, France. Version définitive du 10 juillet 2003 : 381 pages.

J

Jakobs, G., E. Weber, P. J. Edwards (2004). Introduced plants of the invasive *Solidago gigantean* (*Asteraceae*) are larger and grow denser than conspecifics in the native range. Diversity and Distribution (10) : 11-19.

Jones J.I., Eaton J.W. et Hardwick K. (1993). Physiological plasticity in *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. J. Aquat. Plant Manage. (31) : 88-94.

Jones J.I., Eaton J.W., Hardwick K. (2000). The effect of changing environmental variables in the surrounding water on the physiology of *Elodea nuttallii*. Aquat. Bot. (66) : 115-129.

Johnstone, I.M. (1986). Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. Biological Review (61) : 369-394.

Joyce, J.C. (1991). Aquatic pest control applicator training manual. Ed. LENGELAND, K.A., University of Florida, chap 2.

K

Kadono, Y., Nakamura, T. & Suzuki, T. (1997). Genetic uniformity of two aquatic plants, *Egeria densa* Planch. and *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John, introduced in Japan. The Japanese Journal of Limnology (58) : 197-203.

Kaufman, L. (1992). Catastrophic change in species-rich freshwater ecosystems: the lessons of Lake victoria. BioScience (42) : 846-858.

Kautsky, L. (1987) Life-cycle of three populations of Potamogeton pectinatus L. at different degrees of wave exposure in the Askö area, northern Baltic proper. Aquat. Bot. 27: 177-186.

Kautsky, L. (1988). Life-strategies of aquatic soft bottom macrophytes. Oikos (53): 126-135.

Keane, R. M., M. J. Crawley (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. Trends in Ecology and Evolution (17) : 164-170.

Keitt, T. H., M. A. Lewis, R. D. Holt (2001). Allee effects, invasion pinning, and species borders. American Naturalist (157) : 203-216.

Kinnison, M. T., M. J. Unwin, A. P. Hendry, T. P. Quinn (2001). Migratory costs and the evolution of egg size and number in introduced and indigenous salmon populations. Evolution (55) : 1656-1667.

Kirk, J.T.O. (1994). Light and photosynthesis in Aquatic Ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, U.K..

Kirkpatrick, M., N. H. Barton (1997). Evolution of a species range. The American Naturalist (150) : 1-23.

Knight S.K. et Hepp G.R. (1995). Potential effect of grass carp herbivory on waterfowl foods. J. Wildl. Manage. (59) : 720-727.

Kolar, C. S., D. M. Lodge (2001). Progress in invasion biology: predicting invaders. Trends in Ecology and Evolution (16) : 199-204.

Kolbe, J. J., R. E. Glor, L. Rodriguez-Schettino, A. Chamizo-Lara, A. Larson, J. B. Losos (2004). Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. Nature (431) : 177-181.

Kornas, J. (1983). Man's impact upon the flora and vegetation in central Europe. In : Holzner, W., Wenger, M.J.A., and Ikusima, I. (Eds), Man's Impact on Vegetation, pp. 227-86. Dr W. Junk Publ., The Hague

Kosinova, J. (1974). Studies on the weed flora of cultivated land s in Egypt. 4. Mediterranean and Tropical elements. Candollea (29) : 281-295.

Kowarik, I. (1995). Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In : Plant invasions - general aspects and special problems. P. Pysek, K. Prach, M. Rejmànek, P. M. Wade (eds). SPB Academic, Amsterdam, The Netherlands. pp. 15-38.

Kunii, H. (1981). Characteristics of the winter growth of detached *Elodea nuttallii* (Planch) St. John in Japan. Aquatic Botany (11) : 57-66.

Kunii, H. (1984). Seasonal growth and profile structure development of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in pond Ojaga-Ike, Japan. Aquat. Bot. (18) : 239-247.

Küpfer, P.H. & Yuan, Y.M. (1996). Karyological studies on *Gentiana sect. Chondrophyllae* (Gentianaceae) from China. Pl. Syst. Evol. (200) : 161-176.

L

Lambinon J, De Langhe J. E, Delvosalle L., Duvigneaud J.,Vanden Bergheim C., 1993, Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions Voisines (Ptéridophytes et Spermaphytes). Editions du Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise, 4ème édition, 1-1092.

Lambrinos, J. G. (2002). The variable invasive success of Cortaderia species in a complex landscape. Ecology (83) : 518-529.

Lambrinos, J. G. (2004). How interactions between ecology and evolution influence contemporary invasion dynamics. Ecology (85) : 2061-2070.

Lande, R., S. Engen, B. E. Saether (2003). Stochastic population dynamics in ecology and conservation. Oxford University Press, Oxford, UK.

Lawrence D. K. (1976). Morphological variation of *Elodea* in western Massachussetts : field and laboratory studies. Rhodora (78) : 739-749.

LeClerc, J. E., B. Li, W. L. Payne, T. A. Cebula (1996). High mutation frequencies among *Escherichia coli* and *Salmonella pathogens*. Science (274) : 1208-1211.

Lee, C. E. (2002). Evolutionary genetics of invasive species. Trends in Ecology and Evolution (17) : 386-391.

Leger, E. A., K. J. Rice (2003). Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition. Ecology Letters (6) : 257-264.

Lenormand, T., S. P. Otto (2000). The evolution of recombination in a heterogeneous environment. Genetics (156) : 423-438.

Lenormand, T. (2002). Gene flow and the limits to natural selection. Trends in Ecology and Evolution (17) : 183-189.

Lévi, F. (2004). Etude de l'impact de l'algue envahissante *Caulerpa taxifolia* sur les peuplements de poisons. Etude approfondie sur une espèce modèle Symphodus ocellatus (Labridae). Thèse, Université de Nice.

Lévi, F., P. Francour (2004). Behavioural response of *Mullus surmuletus* to habitat modification by the invasive macroalga *Caulerpa taxifolia*. Journal of Fish Biology (64) : 55-64.

Levine, J. M. (2001). Local interactions, dispersal, and natice and exotics plant diversity along a California stream. Oikos (95) : 397-408.

Levine, J. M., M. Vilà, C. M. D'Antonio, J. S. Dukes, K. Grigulis, S. Lavorel (2003). Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. Proceedings of the Royal Society of London B (270) : 775-781.

Levine, J. M., P. B. Adler, S. G. Yelenik (2004). A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. Ecology Letters (7) : 975-989.

Liberman, U., M. W. Feldman (1986). Modifiers of mutation rate: a general reduction principle. Theoretical Population Biology (30) : 143-160.

Lockwood, J. L. (1999). Using taxonomy to predict success among introduced avifauna: relative importance of transport and establishment. Conservation Biology (13) : 560-597.

Lodge, D. M. (1993). Biological invasions: lessons for ecology. Trends in Ecology and Evolution (8) : 133-137.

Lonsdale W.M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. Ecology (80) : 1522-1536.

Love A., Love D., 1961, Chromosomes numbers of central and northwest European plant species. Opera Bot. 5, 581p

Lovett-Doust L. (1981). Population dynamics and local specialization in a clonal perennial, *Ranunculus repens* L. I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. J. Ecol. (69) :743-755.

Lozon, J. D., H. J. MacIsaac (1997). Biological invasions: are they dependent on disturbance? Environmental Reviews (5) : 131-144.

Lynch, M., J. Conery, R. Bürger (1995). Mutation accumulation and the extinction of small populations. American Naturalist (146) : 489-518.

M

Maberly, S.C. (1993). Morphological and Photosynthetic Characteristics of *Potamogeton obtusifolius* From Different Depths. J. Aquat. Plant Manage. (31) : 34-39.

Macdonald, I.A.W., Kruger, F.J. and Ferrar, A.A. (1986). The Ecology and Management of Biological Invasions in Southern Africa, Oxford University Press, Cape Town, 324 pp.

Mack, R. N. (1996). Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. Biological Conservation (78) : 107-121.

Mack, R. N., M. Lonsdale (2001). Humans as global plant dispersers: getting more than we bargained for. BioScience (51) : 95-102.

Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout, F. Bazzaz (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. Issues in Ecology (5) : 1-20.

Madsen, J.D., Sutherland, J.W., Bloomfield, J.A., Eicher, L.W. & Boylen, C.W. (1991). The decline of native vegetation under dense Eurasian watermilfoil canopies. J. Aquat. Plant Manage.(29) : 94-99.

Mallik, A. U., F. Pellissier (2000). Effects of *Vaccinium myrtillus* on spruce regeneration: testing the notion of coevolutionary significance of allelopathy. Journal of Chemical Ecology (26) : 2197-2209.

Marshall W. (1852). Excessive and noxious increase of *Udora canadensis (Anacharis Alsinastrum*). Phytologist (4) : 705-715.

Maron, J. L., M. Vilà (2001). When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. Oikos (95) : 361-373.

Maron, J. L., M. Vilà, J. Arnason (2004a). Loss of enemy resistance among introduced populations of St. John's wort (*Hypericum perforatum*). Ecology (85) : 3243-3253.

Maron, J. L., M. Vilà, R. Bommarco, S. Elmendorf, P. Beardsley (2004b). Rapid evolution of an invasive plant. Ecological Monographs (74) : 261-280.

Mazer, S.J. & Gorchov, D.L. (1996). Parental effect on progeny phenotype in plants: distinguishing genetic and environmental causes. Evolution (50) : 44-53.

Mazia, C. N., E. J. Chaneton, C. M. Ghersa, R. J. C. Leon (2001). Limits to tree species invasion in pampean grassland and forest plant communities. Oecologia (128) : 594-602.

McCann, K. S. (2000). The diversity-stability debate. Nature (405) : 228-233.

McCarthy, S. A., F. M. Khambaty (1994). International dissemination of epidemic Vibrio cholerae by cargo ship ballast and other nonpotable waters. Applied and Environmental Microbiology (60) : 2597-2601.

McIvor, L., C. A. Maggs, J. Provan, M. J. Stanhope (2001). rbcL sequences reveal multiple cryptic introductions of the Japanese red alga *Polysiphonia harveyi*. Molecular Ecology (10) : 911-919.

Mc Kee, D., Hatton, K., Eaton, J.W., Atkinson, D., Atherton, A., Harvey, I., Moss, B. (2002). Effects of simulated climate warming on macrophytes in freshwater microcosm communities. Aquatic Botany (74) : 71-83.

McKinney, M. L., J. L. Lockwood (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. Trends in Ecology and Evolution (14) : 450-453.

Memmott, J., S. V. Fowler, Q. Paynter, A. W. Sheppard, P. Syrett (2000). The invertebrate fauna on broom, *Cytisus scoparius*, in two native and two exotic habitats. Acta Oecologica (21) : 213-222.

Meriaux J.L, Gehu J.M. (1979). Réactions des groupements aquatiques et subaquatiques aux changements de l'environnement. Epharmonie 1979, Tüxen, Cramer in der A.R Gantner Verlag Kommanditgesellschaft, 121-142.

Miller, J. H. (1996). Spontaneous mutators in bacteria: Insights into pathways of mutagenesis and repair. Annual Review in Microbiology (50) : 625-643.

Milne, R. I., R. J. Abbott (2000). Origin and evolution of invasive naturalized material of *Rhododendron ponticum* L. in the British Isles. Molecular Ecology (9) : 541-556.

Mitchell, D.S. (1973). Aquatic weeds in man-made lakes. In: Ackermann, W.C., White, G.F., and Worthington, E.B. (Eds), Manmade lakes: Their Problems and Environmental Effects, pp. 606-11. American Geophysical Union, Washington DC.

Mitchell, D.S., (Ed.) (1974). Aquatic Vegetation and its Use and Control. UNESCO, Paris. 135 PP.

Mitchell, C. E., A. G. Power (2003). Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. Nature (421) : 625-627.

Moczek, A. P., J. Hunt, D. J. Emlen, L. W. Simmons (2002). Threshold evolution in exotic populations of a polyphenic beetle. Evolutionary Ecology Research (4) : 587-601.

Mooney, H. A., E. E. Cleland (2001). The evolutionary impact of invasive species. Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A. (98) : 5446-5451.

Mooney, H. A., Mack, R. N., McNelly, J. A., Neville, L. E., Schei, P. J. & J. K. Waage (2005). Invasive Alien Species. A new Synthesis. Island Press, 368p.

Mooney, H.A. & Drake, J.A. (Eds.) (1986). Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii, Ecological Studies 58, Springer Verlag, New York.

Moore, A.W. (1969). *Azolla*: biology and agronomic significance. Botanical Review (35) : 17-35.

Muller, S. (Coordinateur) (2004). Plantes invasives en France. MNHN, Paris, 168p.

Murphy, K.J., Rorslett, B. & Springel, I. (1990). Strategy analysis of submerged lake macrophyte communities: an international example. Aquat. Bot. (36) : 303-323.

N

Nagasaka M., Yoshizawa K., Ariizumi K. et Hirabayashi K. (2002). Temporal changes and vertical distribution of macrophytes in Lake Kawaguchi. Oecologia (3) : 107-114

Nei, M., T. Maruyama, R. Chakraborty (1975). Bottleneck effect and genetic-variability in populations. Evolution (29) : 1-10.

Neuffer, B., H. Hurka (1999). Colonization and introduction dynamics of *Capsella bursa-pastoris (Brassicaceae)* in North-America: isozymes and quantitative traits. Molecular Ecology (8) : 1667-1681.

Newman, D., D. Pilson (1997). Increased probability of extinction due to decreased genetic effective population size: experimental populations of *Clarkia pulchella*. Evolution (51) : 354-362.

Nichols, S.A. & Shaw, B.H. (1986). Ecological life histories of the three aquatic nuisance plants, Myriophyllum spicatum, *Potamogeton crispus* and *Elodea canadensis*. Hydrobiologia (131) : 3-21.

Nieminen, M., M. C. Singer, W. Fortelius, K. Schops, I. Hanski (2001). Experimental confirmation that inbreeding depression increases extinction risk in butterfly populations. American Naturalist (157) : 237-244.

Noble, I.R., and Slatyer, R.O. (1980). The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances.Vegetatio (43) : 5-21.

Novak, S. J., R. N. Mack (1995). Allozyme diversity in the apomictic vine *Bryona alba (Cucurbitaceae)*: potential consequences of multiple introductions. American Journal of Botany (92) : 1153-1162.

Novak, S. J., R. N. Mack (2001). Tracing plant introduction and spread: genetic evidence from *Bromus tectorum* (Cheatgrass). BioScience (51) : 114-122.

Novoplansky, A., Cohen, D. & Sachs, T. (1994). Responses of an annual plant to temporal changes in light environment : an interplay between plasticity and determiation. Oikos (69) : 437-446.

O

O'Dowd, D. J., P. T. Green, P. S. Lake (2003). Invasional 'meltdown' on an oceanic island. Ecology Letters (6) : 812-817.

O'Grada, C. (1992). Ireland's great famine. ReFRESH – Recent Findings of Research in Economic & Social History (15) : 5-8.

O'Hanlon, P. C., R. Peakall, D. T. Briese (1999). Amplified fragment length polymorphism (AFLP) reveals introgression in weedy Onopordumthistles: hybridization and invasion. Molecular Ecology (8) : 1239-1246.

Olesen, J. M., L. I. Eskildsen, S. Venkatasamy (2002). Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic super generalists. Diversity and Distributions (8) : 181-192.

Ostrofsky, M.L., and Zettler, E.R. (1986). Chemical defences in plants. J. Ecol. (74), 279-87.

Otto, S. P., N. H. Barton (1997). The evolution of recombination: removing the limits to natural selection. Genetics (147) : 879-906.

Otto, S. P., N. H. Barton (2001). Selection for recombination in small populations. Evolution (55) : 1921-1931.

Otto, S. P., Y. Michalakis (1998). The evolution of recombination in changing environments. Trends in Ecology and Evolution (13) : 145-151.

Ozimek T., Gulati R.D., Van Donk E. (1990). Can macrophytes be useful in biomanipulation of lakes ? The lake Zwemlust example. Hydrobiol. (200/201) : 399-407.

Ozimek T., Van Donk E., Gulati R.D. (1993). Growth and nutrient uptake by two species of *Elodea* in experimental conditions and their role in nutrient accumulation in a macrophyte-dominated lake. Hydrobiol. (251) : 13-18.

P

Pascal, M., Lorvelec O. & Vigne, J.D. (2006). Invasions biologiques et extinctions. 11 000 ans d'histoire des vertébrés en France. Editions Belin et Quae, Paris, 350p.

Parker, I. M., J. Rodriguez, M. E. Loik (2003). An evolutionary approach to understanding the biology of invasions: local adaptation and general-purpose genotypes in the weed *Verbascum thapsus*. Conservation Biology (17) : 59-72.

Petrovskii, S. V., A. Y. Morozov, E. Venturino (2002). Allee effect makes possible patchy invasion in a predator-prey system. Ecology Letters (5) : 345-352.

Pfenninger, M., F. Reinhardt, B. Streit (2002). Evidence for cryptic hybridization between different evolutionary lineages of the invasive clam genus *Corbicula (Veneroida, Bivalvia*). Journal of Evolutionary Biology (15) : 818-829.

Phillips, J. A., I. R. Price (2002). How different is Mediterranean *Caulerpa taxifolia* (*Caulerpales: Chlorophyta*) to other populations of the species? Marine Ecology Progress Series (238) : 61-71.

Pickett, S.T.A., White, P.S. (1985). Patch-Dynamics - A synthesis. In Pickett, S.T.A., White, P.S. (Eds) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Inc., San diego, pp 371-384.

Pieczynska, E. (2003). Effect of damage by the snail *Lymnaea* (*Lymnaea*) *stagnalis* (L.) on the growth of *Elodea canadensis* Michx. Aquatic Botany (75) : 137-145.

Pigliucci, M. (1996). How organisms respond to environmental changes : from phenotypes to molecules (and vice versa). TREE, 11 (4), 168-173.

Pigliucci, M. (2001). Phenotypic plasticity: beyond nature and nuture. John Hopkins University Press, Baltimore, MD.

Pimentel, D., L. Lach, R. Zuniga, D. Morrison (2000). Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. BioScience (50) : 53-65.

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.

Pimentel, D., R. Zuniga, D. Morrison (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alieninvasive species in the United States. Ecological Economics, 52 (3) : 273-288.

Pokorny J., Kvet J., Ondok J-P., Toul Z., Ostry I. (1984). Production-ecological analysis of a plant community dominated by *Elodea canadensis* Michx. Aquat. Bot. (19) : 263-292.

Prati, D., O. Bossdorf (2004). Allelopathic inhibition of germination by *Alliaria petiolata (Brassicaceae*). American Journal of Botany (91) : 285-288.

Prieur-Richard, A.-H., S. Lavorel (2000). Invasions: the perspective of diverse plant communities. Austral Ecology (25) : 1-7.

Prieur-Richard, A.-H., S. Lavorel, Y. B. Linhart, A. Dos Santos (2002). Plant diversity, herbivory and resistance of a plant community to invasion in Mediterranean annual communities. Oecologia (130) : 96-104.

Pysek, P., Prach, K. (1993). Plant Invasions and the Role of Riparian Habitats: A Comparison of Four Species Alien to Central Europe. Journal of Biogeography (20) :413-420.

Q

Quinn, T. P., M. J. Unwin, M. T. Kinnison (2000). Evolution of temporal isolation in the wild: genetic divergence in timing of migration and breeding by introduced Chinook salmon populations. Evolution (54) : 1372-1385.

R

Rejmanek, M., Richardson, D., Barbour, M., Hrusa, C., Moyle, P., Randall, J., Williamson, M., Simberloff, D. (2002). Biological invasions: politics and the discontinuity of ecological terminology. Bulletin of the Ecological Society of America (83) : 131-133.

Resh, V.H., Brown, A.V., Covich, A.P., Gurtz, M.E., Li, H.W., Minshall, G.W., Reice, S. R., Sheldon, A. L., Wallace, J. B., Wissmar, R. (1988) The role of Disturbance in Stream Ecology. J. North Am. Benth. Soc.(7) : 433-455.

Reznick, D. N., C. K. Ghalambor (2001). The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. Genetica (112-113) : 183-198.

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., H. J. MacIsaac (2000). Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. Trends in Ecology and Evolution (15) : 62-65.

Richardson, D. M., N. Allsopp, C. M. D'Antonio, S. J. Milton, M. Rejmanek (2000a). Plant invasions – the role of mutualisms. Biological Reviews (75) : 65-93.

Richardson, D. M., P. Pysek, M. Rejmanek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, C. J. West (2000b). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Diversity and Distributions (6) : 93-107.

Richardson, D. M., P. A. Williams, R. J. Hobbs (1994). Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. Journal of Biogeography (21) : 511-527.

Roy, J. (1990). In search of the characteristics of plant invaders. In : Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin, Monographiae Biologicae. F. di Castri, A. J. Hansen, M. Debussche (eds). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 335-352.

Robach F., Merlin S., Rolland T. et Tremolieres M. (1995). Approche écophysiologique de la bioindication de la qualité de l'eau par les plantes aquatiques : rôle du phosphore. in "Marqueurs biologiques de Pollution", 21-22 septembre 1995, Chinon, 171-187.

Robach F., Merlin S., Tremolieres M. (1996a), Relations entre la végétation aquatique et la qualité de l'eau en plaine d'Alsace. Rôle particulier du phosphore. Rapport Agence de l'eau Rhin-Meuse, 122 p.

Robach F., Thiebaut G., Tremolieres M., et Muller S., (1996b), A reference system for continental running waters : plant communities as bioindicators of increasing eutrophication in alkaline and acidic waters in North-Est France. Hydrobiologica (340) : 67-76.

Roff, D.A. (1992). The evolution of life histories, theory and analysis. Chapman and Hall, New York.

Rogers, K. H. and C. M. Breen. 1980. Growth and reproduction of *Potamogeton crispus* in a South African lake. J. Ecol. (68) : 561-571.

Rolland T., Tremolieres M. (1995). The role of ammonium nitrogen in the distribution of two species of Elodea. Acta Bot. Gallica (142) : 733-739.

Rolland T., Robach F., Tremolieres M., Dester S. (1995). L'Activité Nitrate Réductase chez les plantes aquatiques: un outil biologique du suivi de la contamination ammoniacale. in "Marqueurs biologiques de Pollution", 21-22 septembre 1995, Chinon : 189-199.

Rorslett B., Berge D., Johansen S.W. (1986). Lake enrichment by submersed macrophytes : a Norwegian whole-lake experience with *Elodea canadensis*. Aquat. Bot. (26) : 325-240.

Ruiz, G.M., Rawlings, T.K., Dobbs, F.C., Drake, L.A., Mullady, T., Schoenfeld, S., Huq, A., Colwell, R. (2000). Global spread of microorganisms by ships. Nature (408) : 49-50.

S

Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J.,With, K. A., Baughman, S., Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O'Neil, P., Parker, I. M. , Thompson, J. N. and Weller S. G.. (2001). The population biology of invasive species. Annual Review of Ecology and Systematics (32) : 305-332.

Santamaria L. (2002). Why are most aquatic plants widely distributed ? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressfull environment. Acta Oecologica, 23, 137-154.

Sastroutomo, S. S. (1981). Turion formation, dormancy, and germination of curly pondweed, *Potamogeton crispus* L. Aquat. Bot. (10) :161-173.

Sax, D. F., J. H. Brown (2000). The paradox of invasion. Global Ecology and Biogeography (9) : 363-371.

Sax, D. F., S. D. Gaines (2003). Species diversity: from global decreases to local increases. Trends in Ecology and Evolution (18) : 561-566.

Sax, D. F., Stachowicz, J. J. & Gaines, S. D. (2005). Species Invasions? Insights into ecology, evolution and biogeography. Sinauer Associates Inc. 496p.

Schierenbeck, K. A., R. N. Mack, R. R. Sharitz (1994). Effects of herbivory on growth and biomass allocation in native and introduced species of Lonicera. Ecology (75) : 1661-1672.

Schlichting, C.D. (1986). The evolution of phenology plasticity in plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. (17) : 667-693.

Schlichting, C.D. & Pigliucci, M. (1993). Evolution of phenotypic plasticity via regulatory genes. Am. Nat. (142) : 366-370.

Schlichting, C.D. & Pigliucci, M. (1995). Gene regulation quantitative genetics and the evolution of reaction norms, Evol. Ecol. (9) : 154-168.

Schmid, B. (1990). Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants. Evol. Trend. Plant. (4) : 25-34.

Schmitt, J., Ehrhardt, D.W. & Choe, M. (1986). Light-dependent dominance and suppression in experimental radish populations. Ecology (67) : 1502-1507.

Schofield, P. J., L. J. Chapman (1999). Interactions between Nile perch, Lates niloticus, and other fishes in lake Nabugabo, Uganda. Environmental Biology of Fishes (55) : 343-358.

Sculthorpe C.D. (1967). The biology of aquatic vascular plants. ARNOLD Publ., London, 610 p.

Seabloom, E. W., W. S. Harpole, O. J. Reichman, D. Tilman (2003). Invasion, competitive dominance, and resource use by exotic and native California grassland species. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA (100) : 13384-13389.

Sell Y. (1959). Etude comparative de quelques espèces du genre *Elodea* à propos de l'apparition à Strasbourg et ses environs d'une espèce nouvelle pour l'Europe continentale. Bull. Ass. Phil. Als. Lorr, 10 (6), 121-133.

Sell , Y. (1967). A propos de l'apparition d'*Elodea ernstea* St. John dans le réseau aquatique Européen. Bull. Ass. Phil. Als. Lorr,T XIII n°2,267 -271.

Sell Y. (1968). Les élodées. Aquarama, 2, 18-23.

Sessions, L., D. Kelly (2002). Predator-mediated apparent competition between an introduced grass, *Agrostis capillaris*, and a native fern, *Botrychium australe (Ophioglossaceae*), in New Zealand. Oikos (96) : 102-109.

Sexton, J. P., J. K. McKay, A. Sala (2002). Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. Ecological Applications (12) : 1652-1660.

Shea, K., P. Chesson (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. Trends in Ecology and Evolution (17) : 170-176.

Shigesada, N., K. Kawasaki (1997). Biological invasions: Theory and Practice. Oxford University Press, New York.

Shigesada, N., K. Kawasaki (2002). Invasion and the range expansion of species: effects of long-distance dispersal. In : Dispersal Ecology: The 42nd Symposium of the British Ecological Society. J. Bullock, R. Kenward, R. Hails (eds). Blackwell, Malden, Massachusetts.

Siemann, E., W. E. Rogers (2001). Genetic differences in growth of an invasive tree species. Ecology Letters (4) : 514-518.

Siemann, E., W. E. Rogers (2003a). Herbivory, disease, recruitment limitation, and success of alien and native tree species. Ecology (84) : 1489-1505.

Siemann, E., W. E. Rogers (2003b). Reduced resistance of invasive varieties of the alien tree *Sapium sebiferum* to a generalist herbivore. Oecologia (135) : 451-457.

Simberloff, D. (2000). Foreword. In : The ecology of invasions by animals and plants. C. S. Elton. University of Chicago Press, Chicago. pp. vii-xiv.

Simberloff, D., B. Von Holle (1999). Positive interactions of nonindigineaous species: invasional meltdown? Biological Invasions (1) : 21-32.

Simpson D.A. (1984). A short history of the introduction and spread of Elodea Michx. in The British Isles. Watsonia (15) : 1-9.

Simpson D.A. (1988). Phenotypic plasticity of *Elodea nuttallii* (Planch.)H. St. John and *Elodea canadensis* Michx in the British Isles. Watsonia (17) : 121-132

Simpson D.A. (1990). Displacement of *Elodea canadensis* Michx. by *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in the British Isles. Watsonia (18) : 173-177.

Sniegowski, P. D., P. J. Gerrish, R. E. Lenski (1997). Evolution of high mutation rates in experimental populations of E. coli. Nature (387) : 703-705.

Soszka, G.J. (1975). Ecological relations between invertebrates and submerged macrophytes in the lake littoral. Ekol. Polska (23) : 393-415.

Sousa, W.P. (1984). The role of disturbance in natural communites. Ann. Rev. Ecol. Syst. (15) : 353-91.

Southwood, R., J. R. Clarke (1999). Charles Sutherland Elton (orbituary). Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society (London) (45) : 129-146.

Spence, D.H.N. (1967). Factors controlling the distribution of freshwater macrophytes with particular reference to the lochs of Scotland. J. Ecol. (55) : 147-170.

Spence, D.H.N., (1982). The zonation of Plants in freshwater lakes. Adv. Ecol. Res. (12), 37-125.

Squirrel, J., Hollingsworth, P. M., Bateman, R. M., Dickson, J. H., Light, H. S., MacConaill, M., Tebbitt, M. C. (2001). Partitioning and diversity of nuclear and organelle markers in native and introduced populations of *Epipactis helleborine (Orchidaceae*). American Journal of Botany (88) : 1409-1418.

Stachowicz, J. J., H. Fried, R. W. Osman, R. B. Whitlatch (2002). Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. Ecology (83) : 2575-2590.

Stastny, M., U. Schaffner, E. Elle (2005). Do vigour of introduced populations and escape from specialist herbivores contribute to invasiveness? Journal of Ecology (93) : 27-37.

Stepien, C. A., C. D. Taylor, K. A. Dabrowska (2002). Genetic variability and phylogeographical patterns of a nonindigenous species invasion: a comparison of exotic vs. native zebra and quagga mussel populations. Journal of Evolutionary Biology (15) : 314-328.

Stockwell, C. A., A. P. Hendry, M. T. Kinnison (2003). Contemporary evolution meets conservation biology. Trends in Ecology and Evolution (18) : 94-101.

Stockwell, C. A., S. C. Weeks (1999). Translocations and rapid evolutionary responses in recently established populations of western mosquitofish (*Gambusia affinis*). Animal Conservation (2) : 103-110.

Sultan, S.E. (1987). Evolutionnary implications of phenotypic plasticity in plants. Evol. Biol. (21) : 127-176.

Sultan, S.E. (1996). Phenotipic plasticity for offspring traits in *polygonum persicaria*. Ecology (77) : 1791-1807.

Sultan, S.E., Wilczek, A.M., Hann, S.D. & Brosi, B.J. (1998). Contrasting ecological breadth of co-occuring annual polygonum species. J. Ecol. (86) : 363-383.

Sultan, S.E. (2001). Phenotipic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. Ecology, 82 (2), 328-343.

Suzuki, D.T., Griffiths, J.F., Miller, J.H. & Lewontin, R.C. (1989). An introduction to genetic analysis, 4th ed. W.H. Freeman and company, New York.

T

Taylor, C. M., H. G. Davis, J. C. Civille, F. S. Grevstad, A. Hastings (2004). Consequences of an Allee effect in the invasion of a Pacific estuary by Spartina alterniflora. Ecology (85) : 3254-3266.

Tenaillon, O., F. Taddei, M. Radman, I. Matic (2001). Secondorder selection in bacterial evolution: selection acting on mutation and recombination rates in the course of adaptation. Research in Microbiology (152) : 11-16.

Thébaud, C., A. C. Finzi, L. Affre, M. Debussche, J. Escarre (1996). Assessing why two introduced Conyza differ in their ability to invade Mediterranean old fields. Ecology (77) : 791-804.

Thébaud, C., D. Simberloff (2001). Are plants really larger in their introduced ranges? American Naturalist (157) : 231-236.

Thibaut, T. (2001). Etude fonctionnelle, contrôle et modélisation de l'invasion d'une algue introduite en Méditerranée : Caulerpa taxifolia. Thèse, Université Pierre et Marie Curie, Paris.

Thiébaut G., Rolland T., Robach F., Tremolieres M., Muller S. (1997). Quelques conséquences de l'introduction de deux espèces de macrophytes, *Elodea canadensis* Michaux et *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John dans les écosystèmes aquatiques continentaux : exemples de la plaine d'Alsace et des Vosges du Nord (Nord-Est de la France). Bull. Fr. Pêche Piscic. (344/345) : 441-452.

Thiébaut, G., Muller, S. (2003). Linking phosphorus pools of water, sediment and macrophytes in running waters. International Journal of Limnology (39) : 307-316.

Thiébaut G. (2005). Does competition for phosphate supply explain the invasion pattern of Elodea species? Water research (39) : 3385-3393.

Thiébaut, G. (2007). Invasion success of non-indigenous aquatic and semi-aquatic plants in their native and introduced ranges. A comparison between their invasiveness in North America and in France. Biological Invasions (9) : 1-12.

Thiede, D.A. (1998). Maternal inheritance and its effect on adaptive evolution: a quantitative genetic analysis of maternal effects in a natural plant population. Evolution (52) : 998-1015.

Thomas, S.C. & Bazzaz, F.A. (1993). The genetic component in plant size hierarchies : norms of reaction to density in a *Polygonum* species. Ecol. Monogr. (63) : 231-249.

Tilman, D. (1987). Further thoughts on competition for essential resources. Theoretical Popul. Biol., 32 (3), 442-446.

Tilman, D. (1988). Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton.

Tilman, D., J. A. Downing (1994). Biodiversity and stability in grasslands. Nature (367) : 363-365.

Titus, J. E. and M. S. Adams. 1979. Comparative carbohydrate storage and utilization patterns in the submersed macrophytes, *Myriophyllum spicatum* and *Vallisneria americana*. Am. Midl. Nat. (102) : 263-272.

Tomlinson, I. P. M., M. R. Novelli, W. F. Bodmer (1996). The mutation rate and cancer. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA (93) : 14800-14803.

Torchin, M. E., K. D. Lafferty, A. M. Kuris (2001). Release from parasites as natural enemies: increased performance of a globally introduced marine crab. Biological Invasions (3) : 333-345.

Torchin, M. E., C. E. Mitchell (2004). Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. Frontiers in Ecology and the Environment (2) : 183-190.

Tremp H. (2001). Standörtliche Differenzierung der Vorkommen von *Elodea canadensis* Michx. und *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in Gewässern der badischen Oberrheinebene. Ber. Inst. Landschafts- Pflanzenökologie Univ. Hohenheim (10) : 19-32.

Tsutsui, N. D., A. V. Suarez, D. A. Holway, T. J. Case (2000). Reduced genetic variation and the success of an invasive species. The Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA (97) : 5948-5953.

Tsutsui, N. D., A. V. Suarez, D. A. Holway, T. J. Case (2001). Relationships among native and introduced populations of the Argentine ant (*Linepithema humile*) and the source of introduced populations. Molecular Ecology (10) : 2151-2161.

U

Uriatre, M., Canham, C. & Root, R.B. (2002). A simulation model of the simultaneous evolution of competitivite ability and herbivore resistance in a perennial plant population. Ecology (83) : 2649-2663.

V

Van, T.K., Wheeler, G.S., & Center, T.D. (1999). Competition between *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria Americana* as influenced by soil fertility. Aquat. Bot. (62) : 225-233.

Van der Maarel, E. (1993). Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability. J. Veg. Sci. (4) : 733-736.

van Kleunen, M., B. Schmid (2003). No evidence for an evolutionary increased competitive ability in an invasive plant. Ecology (84) : 2816-2823.

van Raamsdonk L.W.D., den Nijs J.C.M. (1998). Plant evolution in man-made habitats. International Organization of Plant Biosystematists. International symposium N^{o}7, Amsterdam , PAYS-BAS. Eds Hugo de Vries Laboratory, Amsterdam, PAYS-BAS. 382 p.

Van Via, S. (1994). The evolution of phenotypic plasticity: what do we realy know ? In Real, L.A. (Eds) Ecological genetics. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. pp. 355-357.

Vanderporten A., Lambinon J., Tiger M. (2000). Morphological and molecular evidence of the confusion *Elodea callitrichoides* and *Elodea nuttallii* in Belgium and Northern France. Belg. J. Bot. (133) : 41-52.

Veit, R. R., M. A. Lewis (1996). Dispersal, Population Growth, and the Allee Effect: Dynamics of the House Finch Invasion of Eastern North America. American Naturalist (148) : 255-274.

Veltman, C. J., S. Nee, M. J. Crawley (1996). Correlates of introductions success in exotic New Zealand birds. American Naturalist (147) : 542-557.

Verlaque, M., P. Fritayre (1994). Mediterranean algal communities are changing in face of the invasive alga *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh. Oceanologica Acta (17) : 659-672.

Vermaat, J.E. & de Bruyne, R.J. (1993). Factors limiting the distribution of submerged waterplants in the lowland river Vecht (The Netherlands). Freshwat. Biol. (30) : 147-157.

Vermeij, G. J. (1991). When biotas meet - understanding biotic interchange. Science (253) : 1099-1104.

Vilà, M., C. M. D'Antonio (1998). Fruit choice and seed dispersal of invasive vs. noninvasive *Carpobrotus (Aizoaceae*) in coastal California. Ecology (79) : 1053-1060.

Vilà, M., E. Weber, C. M. D'Antonio (1998). Flowering and mating system in hybridizing *Carpobrotus (Aizoaceae*) in coastal California. Canadian Journal of Botany (76) :1165-1169

Vilà, M., A. Gomez, J. L. Maron (2003). Are alien plants more competitive than their native conspecifics? A test using Hypericum perforatum L. Oecologia (137) : 211-215.

Vilà, M., J. L. Maron, L. Marco (2005). Evidence for the enemy release hypothesis in *Hypericum perforatum*. Oecologia (142) : 474-479.

Villablanca, F. X., G. K. Roderick, S. R. Palumbi (1998). Invasion genetics of the Mediterranean fruit fly: variation in multiple nuclear introns. Molecular Ecology (7) : 547-560.

Vitousek, P. M., C. M. D'Antonio, L. L. Loope, M. Rejmanek, R. Westbrooks (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. New Zealand Journal of Ecology (21) : 1-16.

W

Walker, N. F., P. E. Hulme, A. R. Hoelzel (2003). Population genetics of an invasive species, *Heracleum mantegazzianum*: implications for the role of life history, demographics and independent introductions. Molecular Ecology (12) : 1747-1756.

Wayne, P. & Bazzaz, F.A. (1993). Birch seedling responses to daily time courses of light in experimental forest gaps and shadehouses. Ecology (74) : 1500-1515.

Weber-Oldecop D.W. (1977). *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John (*Hydrocharitaceae*), eine neue limnische Phanerogame der deutschen Flora. Arch. Hydrobiol. (79) : 397-403.

Weber, E., C. M. D'Antonio (1999). Hybridizing *Carpobrotus* species (*Aizoaceae*) from costal Califoria to soil salinity. American Journal of Botany (86) : 1257-1263.

Weber, E., B. Schmid (1998). Latitudinal population differentiation in two species of *Solidago* (*Asteraceae*) introduced into Europe. American Journal of Botany (85) : 1110-1121.

Weiner, J. & Thomas, S.C. (1992). Competition and allometry in three species of annual plants. Ecology (73) : 648-656.

Weinig, C. (2000). Plasticity versus canalization: population differences in the timing of shade-avoidance responses. Evolution (54) : 441-451.

Westlake, D.F. (1973). Aquatic macrophytes in rivers. A rewiew. Pol. Arch. Hydrobiol. (20) : 31-40.

Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. Plant and Soil, (199) : 213-227.

White, J. (1979). The Plant as a Metapopulation. Ann. Rev. Ecol. Syst. (10) : 109-145.

Wilson E.O. (1993). La diversité de la Vie. Odile Jacob, Paris, 496 p.

Williamson, M. (1996). Biological Invasions. Chapman & Hall, London.

Williamson, M., A. Fitter (1996). The varying success of invaders. Ecology (77) : 1661-1666.

Willis, A. J., M. B. Thomas, J. H. Lawton (1999). Is the increased vigour of invasive weeds explained by a trade-off between growth and herbivore resistance? Oecologia (120) : 632-640.

Willis, A. J., J. Memmott, R. I. Forrester (2000). Is there evidence for the post-invasion evolution of increased size among invasive plant species? Ecology Letters (3) : 275-283.

Winn, A.A. Evans, A.S. (1991) Variation among populations of *Prunella vulgaris* L. in plastic responses to light. Func. Ecol. (5) : 562-571.

Winn, A.A. (1996). The contributions of programmed developmental change and phenotypic plasticity to within-individual variation in leaf traits in *Dicerandrai linearifolia*. J. Evol. Biol. (9) : 737-752.

Wolff P., 1980. Die *Hydrilleae* (*Hydrocharitaceae*) in Europa. Gött. Flor. Rundbr., 14 (2), 33-56.

Wolfe, L. M. (2002). Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. American Naturalist (160) : 705-711.

Wolfe, L. M., J. A. Elzinga, A. Biere (2004). Increased susceptibility to enemies following introduction in the invasive plant *Silene latifolia*. Ecology Letters (7) : 813-820.

Worley, A.C., Houle, D. & Barrett, S.C.H. (2003). Consequences of hierarchical allocation for the evolution of life-history traits, Am. Nat. (161) : 153-167.

Wulff, R.D. & Bazzaz, F.A. (1992). Effect of the parental nutrient regime on growth of the progeny in *Abutilon theophrasti* (*Malvaceae*). Am. J. Bot. (79) : 1102-1107.

Z

Zeisset, I., T. J. C. Beebee (2003). Population genetics of a successful invader: the marsh frog *Rana ridibunda* in Britain. Molecular Ecology (12) : 639-646.

Zenger, K. R., B. J. Richardson, A.-M. Vachot-Griffin (2003). A rapid population expansion retains genetic diversity within European rabbits in Australia. Molecular Ecology (12) : 789-794.

RESUME

Le Nord-Est de la France comporte deux espèces d'élodées invasives : *Elodea nuttallii* et *Elodea canadensis*, apparues respectivement aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles en Europe. Une troisième espèce, *Elodea ernstiae,* dont la détermination est soumise à controverses, reste pour le moment cantonnée à l'Alsace.

Actuellement, *Elodea nuttallii* est en phase de forte expansion et cause des nuisances à la faune et à la flore de nos cours d'eaux.

La présente recherche a pour but de contribuer à l'amélioration des connaissances sur ces espèces, ainsi que d'appréhender l'historique de leurs invasions et de déterminer quels sont les mécanismes qui y entrent en jeu.

Pour cela, quatre approches ont été privilégiées :

Tout d'abord, une approche cytologique a permis le dénombrement de 52 chromosomes pour *Elodea nuttallii* et *Elodea canadensis*, au sein des populations des premiers sites d'apparition en France. Cela conduirait à soumettre une nouvelle hypothèse concernant le nombre chromosomique de base du genre *Elodea ;* ce degré de ploïdie important pouvant constituer un avantage compétitif pour ces espèces introduites dans un nouvel environnement.

Ensuite, une étude génétique par AFLP par électrophorèse capillaire a eu lieu sur des populations anciennement signalées en Europe. Cette étude, d'une part, a mis en évidence qu'il existe une forte reproduction clonale au sein de ces populations. D'autre part, ces dernières présentent une distance génétique importante avec les populations indigènes, probablement en lien avec un fort goulot d'étranglement mis en jeu lors de l'introduction de ces espèces, et accentué par des phénomènes de dérive génétique.

Contre toute attente, nous avons également mis en évidence une forte variabilité génétique au sein des populations d'*Elodea nuttallii* nouvellement signalées, reflet d'une introduction récente et multiple de l'espèce.

De plus, nous avons mis en évidence que sur les sites explorés, *Elodea nuttallii* présente une variabilité génétique supérieure à celle d'*Elodea canadensis*, qui pourrait lui conférer un avantage compétitif sur sa congénère.

Enfin, cette technique a confirmé l'existence d'une troisième espèce d'élodées en Alsace.

Par ailleurs, une approche morphométrique a mis en évidence une forte variabilité au sein des populations d'*Elodea nuttallii,* entre les aires d'introduction et les aires d'indigénat, laissant apparaître que les populations nord-américaines sont moins vigoureuses que les populations européennes.

Ensuite, la mesure de la plasticité morphologique le long d'un gradient de trophie d'*Elodea nuttallii,* au sein d'une population clonale, a mis en évidence une grande plasticité de l'espèce. Cela pourrait expliquer ses aptitudes à envahir différents types de milieux, même avec un patrimoine génétique peu varié.

Enfin, le suivi de la phénologie d'*Elodea nuttallii* dans l'Est de la France a permis de mettre en évidence une stratégie de colonisation du milieu efficace : deux phases successives de croissance importante, suivies chacune d'une phase de fragmentation très importante, ont lieu au cours de chaque saison végétative.

Enfin, nous avons évalué les impacts de différents modes de contrôle sur la maîtrise de la colonisation, dont le mode de gestion par arrachage manuel. Cela nous a également permis d'appréhender les capacités de (re)colonisation du site par *E. nuttallii* et les autres espèces.

Mots clés : *Elodea*, Caryologie, AFLP, biométrie, clone, introductions multiples, phénoplasticité, phénologie, gestion, invasion.