



Fonctionnement des écosystèmes et invasions biologiques : importance de la biodiversité et des interactions interspécifiques

Alexandra Goudard

► To cite this version:

Alexandra Goudard. Fonctionnement des écosystèmes et invasions biologiques : importance de la biodiversité et des interactions interspécifiques. Ecologie, Environnement. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 2007. Français. NNT : . tel-00154719

HAL Id: tel-00154719

<https://theses.hal.science/tel-00154719>

Submitted on 14 Jun 2007

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.

UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE - PARIS

THÈSE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ PARIS VI

Spécialité : **ÉCOLOGIE**

Présentée par
Alexandra GOUDARD

pour obtenir le grade de DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ PARIS VI

**Fonctionnement des écosystèmes
et invasions biologiques :
importance de la biodiversité
et des interactions interspécifiques**

Soutenue le 11 juin 2007

Devant le jury composé de :

M. **Michel Loreau**, directeur de thèse
M. **Roger Arditi**, rapporteur
M. **Andreas Troumbis**, rapporteur
M. **Luc Abbadie**, examinateur
M. **Régis Ferrière**, examinateur

Remerciements

Une thèse est le résultat de nombreuses interactions au sein d'une communauté de personnes très diversifiée... ce qui implique un grand nombre de remerciements...

Merci à mon directeur de thèse, Michel Loreau, pour m'avoir permis de développer ma passion de l'interdisciplinarité, par l'interaction entre modélisation informatique, études mathématiques analytiques, biologie et applications environnementales.

Je suis très honorée que Roger Arditi, Andreas Troumbis, Luc Abbadie et Régis Ferrière aient accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Merci à Normale Sup' pour m'avoir permis tant de rencontres exceptionnellement riches, dans une ambiance très sympathique... à l'origine de mes passions pour chercher et découvrir toujours plus, apprendre à apprendre, et crapahuter dans les montagnes.

Merci à l'École Doctorale de m'avoir permis d'effectuer cette thèse et mes premières expériences d'enseignement dans de bonnes conditions.

Merci à Julien pour m'avoir initiée à la programmation, aidée à résoudre des problèmes informatiques insolubles et aiguillée vers des méthodes mathématiques inédites... en faisant toujours preuve d'une grande patience face à mon impatience à trouver des solutions math-bio.

Merci au labo, qui par son interdisciplinarité intersidérale m'a permis d'enrichir mes réflexions personnelles, à l'occasion des colloques et autres conf' au sein du labo et entre unités de recherche d'horizons variés, où mijotent ensemble chimistes, géologues, physiciens, mathématiciens, informaticiens, biologistes et tous les croisements nés de ces interactions. Merci à tous les collègues du labo, ingénieurs, techniciens, secrétaires, chercheurs et enseignants-chercheurs, post-doctorants, visiteurs, et surtout la communauté des thésards, qui par son incroyable diversité a entretenu cette effervescence propice à la confrontation d'idées et de méthodes, aux échanges fructueux et aux discussions multi-azimuts. Merci à tous les copains de thèse de ce labo et de tant d'autres, pour avoir partagé les mêmes difficultés, les mêmes motivations, et les mêmes combats durant toutes ces années de recherche, en particulier Sonia, Olivier, Pierre, Céline, Mathilde, Bertrand, Veronika, Thomas, Guillaume C., Élisabeth, Colin, Nico the eye, Grigoris, Medhi, Shawn, Diane, Mathias, Gaëlle, Julie, Sandie, Michaël, Guillaume S., Hao, Cathy, Romain, Blandine, Nirmala, Émilie, et tous les anciens... Merci à Gérard et Florence pour leur soutien moral, merci également à

Catherine, Christelle, Paola, Luc, Patricia, Éric, Xavier, Christian, Béatrice, Régis, Amaury, Isabelle, Clive, Stéphane, Danielle, David, Bruno, Philippe, impliqués dans la vie du labo. Un merci tout particulier à Sonia Kéfi pour ses commentaires très constructifs sur la synthèse et sur les articles présentés dans cette thèse.

Merci à tous mes collègues de bio et géol, à la prépa Agreg, en prépa BCPST, en lycée, dans les jurys de concours, et dans le milieu de l'édition et de l'éducation, et surtout à tous mes étudiants, pour avoir attelé mes neurones à mille et une autres réflexions complémentaires à cette thèse.

Merci à tous les copains de grimpe, aux rochers et à la neige (qui finit toujours par arriver...), à tous les bouquetins et marmottes, Julien (encore), Oliv' et Delph', Loïc, Pauline, Filou et Laura, Nico et Eva, Sam, Ilektra, Nico et Irène, Flo, Nicô, Joss, sans oublier Anaël, Mat' et Dgédgé (tiens, on est quatre!), du chaos de Bleau aux senteurs des Calanques, en passant par les aiguilles de granit, pour tous ces beaux moments de rigolade, de défoulement général, d'effort musculaire, de soleil et d'air frais, de montagne.

Un grand merci à mes parents, Julien (toujours), Laure, Johan, et toute la famille, pour leur soutien et motivation de tous les instants. Cette thèse leur est dédiée.

Table des matières

Résumé	9
Synthèse générale	13
Introduction	14
1 Définitions : structure des écosystèmes, fonctionnement des écosystèmes et invasions biologiques	17
1.1 Comment caractériser la structure d'un écosystème?	17
1.1.1 Comment définir la biodiversité?	18
1.1.2 Comment définir les interactions biotiques?	20
1.2 Qu'est-ce que le fonctionnement d'un écosystème?	29
1.3 Qu'est-ce qu'une invasion biologique?	34
1.3.1 Espèces introduites et espèces invasives	34
1.3.2 Facteurs favorisant la prolifération des espèces introduites . .	39
1.3.3 Impacts des espèces invasives : conséquences écologiques, évolutives, économiques et sociales	41
1.3.4 Méthodes de lutte contre les espèces invasives	45
1.3.5 La réponse des écosystèmes aux invasions, vue comme un aspect du fonctionnement des écosystèmes	46
2 Travaux théoriques et expérimentaux sur la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes	49
2.1 Objets d'étude : des écosystèmes en fonctionnement	49
2.2 La relation entre diversité et interactions : propriétés des réseaux . . .	53
2.3 La relation entre diversité, interactions et productivité	54
2.3.1 Diversité et productivité	55
2.3.2 Interactions et productivité	57
2.4 La relation entre diversité, interactions et stabilité	59
2.4.1 Diversité et stabilité	59
2.4.2 Interactions et stabilité	61
2.5 La relation entre diversité, interactions et invasions	63
2.6 La relation entre diversité, interactions et services écologiques	66
2.7 Bilan de l'étude des relations structure - fonctionnement	67

3	Objectifs : construire un modèle de réseau d'interactions afin d'étudier son fonctionnement, notamment sa réponse aux invasions biologiques	68
3.1	Comment construire un réseau d'interactions respectant la conservation de la matière?	69
3.2	Quelles sont les relations entre structure et fonctionnement, et invasions biologiques, dans des réseaux d'interactions complets?	74
4	Principaux résultats : interactions non trophiques, invasions biologiques et relation structure - fonctionnement des écosystèmes	77
4.1	Interactions non trophiques, biodiversité et fonctionnement des écosystèmes : un modèle de réseau d'interactions	78
4.2	Résistance aux invasions biologiques et impacts des invasions sur les écosystèmes : importance de la biodiversité et des interactions interspécifiques	80
5	Discussion	83
5.1	Vers quelle relation entre structure et fonctionnement dans les écosystèmes complets?	83
5.1.1	Relation biodiversité - fonctionnement dans les réseaux d'interactions	83
5.1.2	Les interactions non trophiques, un facteur d'organisation à fort impact sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes	84
5.1.3	Diversité-dépendance des interactions interspécifiques dans les écosystèmes	85
5.1.4	Complexité de la relation entre diversité, interactions et fonctionnement des écosystèmes	86
5.1.5	Impact relatif des composantes structurales d'un écosystème sur son fonctionnement	86
5.2	Interdépendance des écosystèmes et des espèces invasives	88
5.2.1	Les invasions modifient la structure et le fonctionnement des écosystèmes	88
5.2.2	La structure des écosystèmes conditionne le succès des invasions et module leurs impacts	89
5.3	Un modèle très général permettant de nombreuses perspectives théoriques, expérimentales, et appliquées	90

5.3.1	Hypothèses suggérées par un modèle général et tests expérimentaux	90
5.3.2	Interactions interspécifiques et propriétés écosystémiques . . .	90
5.3.3	Modifications d'interactions, modifications de paramètres biotiques ou abiotiques, et ingénieurs de l'écosystème	91
5.3.4	Régime d'introduction d'espèces et réponse des écosystèmes aux invasions	94
5.3.5	Régime de perturbations et réponse des écosystèmes aux invasions	94
5.3.6	Spatialisation du modèle et fonctionnement d'un écosystème soumis aux invasions	96
5.3.7	Dynamique d'assemblage des communautés, dynamique des invasions, et dynamique évolutive	98
5.3.8	Conséquences sur la gestion des invasions	98
5.3.9	Bilan des perspectives	100
6	Conclusion	101
Chapitre 1 : Interactions non trophiques, biodiversité et fonctionnement des écosystèmes : un modèle de réseau d'interactions		103
Chapitre 2 : Résistance aux invasions biologiques et impacts des invasions sur les écosystèmes : importance de la biodiversité et des interactions interspécifiques		155
Références bibliographiques		199

Résumé

Les invasions biologiques, problème actuel majeur, peuvent provoquer des pertes de biodiversité et ainsi de services écologiques. La structure des écosystèmes, qui inclut la biodiversité mais aussi les interactions interspécifiques et les facteurs abiotiques, influence le fonctionnement des écosystèmes, notamment la biomasse, la production, la stabilité et la résistance des écosystèmes aux invasions biologiques. L'importance de la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes a été accrue avec le développement des activités humaines et les extinctions actuelles d'espèces.

Les travaux théoriques et expérimentaux étudiant la relation diversité - fonctionnement des écosystèmes se sont focalisés sur des communautés végétales et, plus récemment, des réseaux trophiques. Les modèles théoriques, quant à eux, considèrent un seul type d'interaction interspécifique, et les modèles actuels de mutualisme ou de compétition ne respectent pas la conservation de la matière. Bien que l'importance des interactions non trophiques et des effets indirects soit de plus en plus reconnue en écologie, ces interactions sont peu étudiées en écologie théorique et leur impact sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes est peu connu.

Ma thèse porte sur l'élaboration d'un modèle de réseau d'interactions, incluant les interactions trophiques et non trophiques, et respectant la conservation de la matière. Les interactions non trophiques sont introduites via des modifications d'interactions. Ce modèle d'assemblage de réseau d'interactions complet permet d'étudier la relation entre biodiversité et processus fonctionnels des écosystèmes de manière plus réaliste, et est appliqué à l'étude des relations entre propriétés des écosystèmes et invasions biologiques.

L'analyse de ce modèle montre que les processus fonctionnels tels que la biomasse, la production ou la résistance aux invasions, ne dépendent pas seulement de la diversité spécifique mais aussi des interactions interspécifiques, en particulier de la connectance et de l'intensité des interactions non trophiques. Le modèle prédit également que la prévalence et la force des interactions interspécifiques dépendent en retour de la diversité spécifique. La diversité spécifique influence donc les processus écologiques à la fois directement et indirectement, via une diversité-dépendance des interactions interspécifiques. Les mécanismes de la relation diversité - fonctionnement sont ainsi plus complexes dans les réseaux d'interactions.

L'application de ce modèle à l'étude des invasions biologiques montre que les introductions d'espèces ont un fort impact sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes lorsqu'elles sont fréquentes, en provoquant des pertes d'espèces et en

diminuant la biomasse et la production. Le modèle de réseau d'interactions complet montre que la résistance aux invasions augmente avec la diversité spécifique, et que la robustesse vis-à-vis des extinctions d'espèces résidentes dues aux invasions augmente avec la diversité spécifique dans les écosystèmes à grande richesse spécifique. Le modèle prédit également que la résistance aux invasions et la robustesse aux extinctions provoquées par les invasions présentent un optimum pour des interactions non trophiques de force et prévalence intermédiaires.

Abstract

Biological invasions are a major threat to native biodiversity and to the ecological services that biodiversity supports. Ecosystem structure - including biodiversity, species interactions and abiotic factors - determines ecosystem functional processes, such as biomass, productivity, stability or resistance to invasions. In the last decade, the relationship between biodiversity and ecosystem functioning has emerged as a central issue in ecology, as human activities increasingly contribute to species extinctions.

Research on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning has mainly focused on the effects of species diversity on ecosystem processes in the context of plant communities, and more recently in food webs. Theoretical models usually consider only one type of species interactions, and existing models of mutualism or competition do not satisfy mass balance constraints. Despite the growing recognition of the importance of non-trophic and indirect interactions in ecology, these interactions are still poorly included in theoretical models, and their impact on biodiversity and ecosystem functioning remains largely unknown. In this study, we construct an interaction web model that includes both trophic and non-trophic interactions, and that respects the principle of mass conservation. Non-trophic interactions are incorporated in the form of interaction modifications. We use this model to study the relationship between biodiversity and ecosystem functional processes that emerges from the assembly of entire interaction webs. We focus in particular on the relationships between ecosystem properties and biological invasions.

We show that ecosystem functional processes, such as biomass, production and resistance to invasion, depend not only on species diversity but also on species interactions, especially on the connectance and the intensity of non-trophic interactions. Conversely, the model also predicts that the type, the prevalence and the strength of species interactions depend on species diversity. Thus, biodiversity can affect ecosystem functioning both directly and indirectly through a diversity-dependance of species interactions, making the mechanisms of the biodiversity - ecosystem functioning relationship more complex in interaction webs.

Our model shows that species introductions have a strong impact on ecosystem structure and functioning, by causing extinctions of resident species, and decreases in biomass and production. Our interaction web model predicts that resistance to invasion increases with species diversity, and that robustness to resident species extinctions due to invasions increases with species diversity in species rich ecosystems. Our model also predicts that resistance to invasions and robustness to extinctions

due to invasions are maximal for intermediate prevalence and strength of non-trophic interactions.

SYNTHÈSE GÉNÉRALE

Introduction

Les invasions biologiques sont actuellement la deuxième cause d'extinctions d'espèces (Elton 1958, Lodge 1993, Williamson 1996, Parker 1999, Mooney et Hobbs 2000). Elles constituent un changement global (Vitousek et al. 1996) dû à l'augmentation du taux d'introduction d'espèces liée à l'intensification des échanges (Williamson et Fitter 1996, Hochberg et Gotelli 2005). Les taux actuels d'extinctions d'espèces sont environ 100 fois plus élevés que le taux moyen d'extinction au cours des temps géologiques (Pimm et al. 1995, Millenium Ecosystem Assessment 2005). Les principales causes de ces extinctions sont la dégradation des milieux (pollution, fragmentation des habitats, déforestation...), les invasions biologiques, la surexploitation des ressources, les cascades d'extinctions, les changements climatiques. Les activités humaines contribuent à ces extinctions, de manière directe (surexploitation) ou indirecte (dégradation d'habitats).

La biodiversité (qui inclut la diversité génétique, la diversité des espèces et la diversité des écosystèmes) a un fort impact sur le fonctionnement des écosystèmes. L'étude des relations entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes est actuellement une question centrale en écologie, dont l'importance est accrue avec le développement des activités humaines et les pertes de biodiversité. La structure d'un écosystème, qui inclut la biodiversité, les interactions interspécifiques, l'ordre d'assemblage et de désassemblage de la communauté (donc la séquence d'introductions et d'extinctions d'espèces) et les facteurs abiotiques, influence en effet le fonctionnement de l'écosystème, notamment sa biomasse, sa productivité, sa stabilité et sa résistance aux invasions biologiques. Les sociétés humaines tirent de nombreux bénéfices de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes (ressources biologiques, pollinisation, fertilité des sols...). Des pertes de biodiversité peuvent ainsi provoquer des pertes de services écologiques (Pimm et al. 1995, Vitousek et al. 1997, Sala et al. 2000, Loreau et al. 2001, 2002, Kinzig et al. 2002, Hooper et al. 2005). Les invasions biologiques, en provoquant des extinctions d'espèces et des modifications importantes du fonctionnement des écosystèmes, peuvent constituer un problème coûteux (Vitousek et al. 1996, Sakai et al. 2001, Hooper et al. 2005).

Il est ainsi nécessaire de mieux comprendre les effets de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes, et en particulier, les facteurs écologiques qui conditionnent le succès des invasions biologiques et les impacts des introductions d'espèces sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes.

Les effets de la diversité sur certains aspects du fonctionnement des écosystèmes,

comme la productivité, la stabilité ou la résistance des écosystèmes aux invasions, ont principalement été étudiés dans des écosystèmes simples tels que des communautés végétales (Hector et al. 1999, Tilman et al. 2001, Spehn et al. 2005), et, plus récemment, dans des systèmes à plusieurs niveaux trophiques (Paine 2002, Downing et Leibold 2002, Duffy 2002, Duffy et al. 2003, Thébault et Loreau 2003, Duffy et al. 2005, Ives et al. 2005, Thébault et Loreau 2005, Thébault et al. 2007). Bien que l'importance des interactions non trophiques (mutualisme, compétition...) et des effets indirects soit de plus en plus reconnue (Bertness et al. 1999, Rixen et Mulder 2005), leurs effets sur le fonctionnement des écosystèmes et les mécanismes impliqués sont très peu connus, et il est nécessaire de prendre en compte ces interactions non trophiques en écologie théorique (Borer et al. 2002, Bruno et al. 2003, Berlow et al. 2004). La plupart des modèles utilisés en écologie théorique ne considèrent qu'un seul type d'interaction interspécifique : ce sont des modèles de communautés de producteurs primaires (Tilman et al. 1997, Loreau 1998), de réseaux trophiques (Thébault et Loreau 2003, Ives et al. 2005, Law et Morton 1996, Steiner et Leibold 2004), de réseaux mutualistes (Addicott et al. 1981, Wright 1989, Ringel et al. 1996, Holland et al. 2002) ou de communautés compétitives (Ginzburg et al. 1988, Case 1990, Kokkoris et al. 1999, Byers and Noonburg 2003). Les modèles de mutualisme (Ringel et al. 1996) ou de compétition (Case 1990) ne respectent pas le principe de conservation de la matière, ce qui est une contrainte cruciale pour étudier les relations entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes. Afin de comprendre la relation entre biodiversité et fonctionnement dans des écosystèmes complets, il est donc nécessaire de construire des modèles de réseaux d'interactions qui incluent tous les types d'interactions entre espèces et qui respectent les bilans de masse et d'énergie.

Le travail présenté dans cette thèse a pour but d'étudier le rôle de la diversité et des interactions non trophiques sur le fonctionnement des écosystèmes, et en particulier sur la réponse des écosystèmes aux invasions biologiques.

L'objectif premier de cette thèse est de construire un modèle de réseau d'interactions complet, en introduisant dans un modèle de réseau trophique développé par Thébault et Loreau (2003) des interactions non trophiques, tout en respectant le principe de conservation de la matière. Ce modèle de réseau d'interactions permet l'étude des relations entre structure et fonctionnement des écosystèmes, et en particulier les effets de la biodiversité et des interactions entre espèces sur les processus fonctionnels dans des écosystèmes complets. Cette étude permet notamment d'examiner la relation entre diversité et productivité dans des réseaux d'interactions

complets, et les impacts des interactions non trophiques sur certaines propriétés des écosystèmes. Enfin, l'application de ce modèle de réseau d'interactions complet à l'étude des invasions biologiques, permet de déterminer les facteurs écologiques (diversité, interactions) impliqués dans la résistance des écosystèmes aux invasions, et les facteurs influençant l'amplitude des impacts des invasions sur les écosystèmes, tels que les extinctions d'espèces.

Cette synthèse commence par définir les concepts utilisés dans cette thèse, notamment les notions de structure et de fonctionnement des écosystèmes, ainsi que le contexte des invasions biologiques. Je présente dans une deuxième partie une revue des principaux résultats expérimentaux et théoriques des études portant sur les relations entre structure et fonctionnement des écosystèmes, notamment les impacts de la diversité et des interactions interspécifiques sur la biomasse et la production, la stabilité et les extinctions d'espèces, et la résistance aux invasions. J'introduis ensuite les objectifs de la thèse et les principaux résultats des différents articles écrits durant ma thèse. Une discussion générale permet alors de développer les principaux apports de cette étude et un certain nombre de perspectives à ce travail. Les textes des articles sont insérés à la suite de cette synthèse, dans leur ordre de rédaction, qui correspond au cheminement de ma réflexion durant cette thèse.

1 Définitions : structure des écosystèmes, fonctionnement des écosystèmes et invasions biologiques

L'objectif de cette première partie est de présenter le contexte général dans lequel s'inscrit cette thèse. Si l'on considère que la structure d'un écosystème comprend notamment les facteurs physico-chimiques de l'environnement, la biodiversité et les interactions entre espèces au sein de cet écosystème, et que le fonctionnement d'un écosystème recouvre des aspects aussi variés que la biomasse, la production de matière, la stabilité ou encore la résistance de l'écosystème aux invasions biologiques, alors la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes peut se décomposer en de nombreuses relations. Ainsi, la relation entre diversité et biomasse, ou la relation entre diversité et résistance aux invasions biologiques, ont fait l'objet de nombreuses publications (voir Kinzig et al. 2002, Loreau et al. 2002, Hooper et al. 2005 notamment, pour des synthèses). Mais ce ne sont que des sous-relations de la relation structure - fonctionnement des écosystèmes. L'étude de tout aspect de cette relation nécessite une définition claire des variables que l'on souhaite explorer.

1.1 Comment caractériser la structure d'un écosystème ?

Un *système* peut être défini comme un ensemble d'entités ayant des relations entre elles et qui constitue une unité cohérente. Ce peut être par exemple une cellule, un organisme, une société, un écosystème (figure 1).

Système	Entités	Relations
cellule	molécules	relations biochimiques et physiques
tissu cellulaire	cellules	interactions cellulaires
organisme	organes	corrélations entre organes
écosystème	espèces et facteurs abiotiques	interactions écologiques
société	individus	relations sociales

Figure 1 : Composantes structurales de différents systèmes

Un *écosystème* est une unité écologique formée d'un biotope, ensemble de paramètres abiotiques (facteurs physico-chimiques), et d'une biocénose, ensemble des organismes qui y vivent, ainsi que des interactions établies entre les êtres vivants et avec leur milieu (figure 2). Les écosystèmes, comme de nombreux systèmes étudiés

dans la nature et la société, sont des systèmes ouverts, c'est-à-dire en relation avec leur environnement. Un écosystème inclut donc :

- le biotope, facteurs physico-chimiques du milieu (par exemple les paramètres abiotiques du sol et du climat : structure physique, température, intensité lumineuse, humidité, teneur en éléments chimiques...);
- la biocénose, ensemble des êtres vivants;
- les relations entre les êtres vivants (interactions biotiques);
- les relations entre les êtres vivants et leur biotope;
- les relations entre l'écosystème et son environnement.

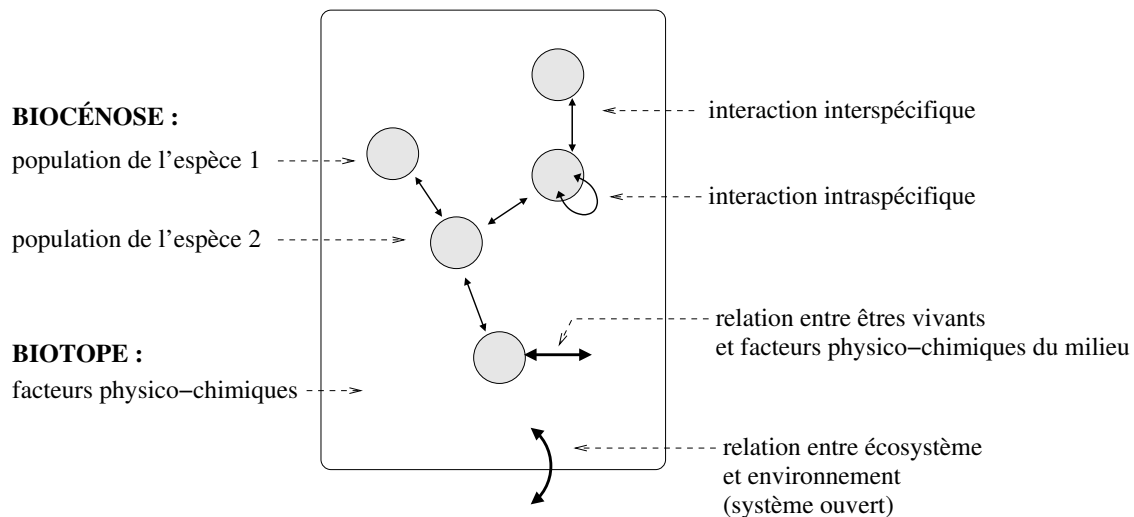


Figure 2 : Interactions au sein d'un écosystème

Dans cette thèse, on appellera structure d'un écosystème les caractéristiques biotiques et abiotiques de cet écosystème, notamment la diversité, les interactions et les facteurs abiotiques. Cette thèse s'inscrit dans le cadre de l'étude de l'effet de la biodiversité (ou diversité biologique) et des interactions biotiques sur le fonctionnement des écosystèmes. Deux des caractéristiques structurales des écosystèmes sont ainsi étudiées ici, la biodiversité et les interactions biotiques, ce qui suppose de les définir clairement.

1.1.1 Comment définir la biodiversité ?

Qu'est-ce que la biodiversité et comment l'estimer ? La *biodiversité*, ou diversité biologique est la variabilité des organismes vivants. Elle comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces, et la diversité des écosystèmes (Convention de

la diversité biologique, sommet de Rio de Janeiro, 1992). La notion de biodiversité peut ainsi se retrouver à différentes échelles :

- l'échelle moléculaire (fondée sur la diversité génétique, variabilité génétique entre individus d'une population et entre populations d'une espèce) ;
- l'échelle des espèces (diversité des espèces ou diversité spécifique) ;
- l'échelle des écosystèmes (diversité des écosystèmes).

La relation entre diversité et fonctionnement des écosystèmes s'étudie à l'échelle d'un écosystème et concerne donc principalement la diversité des espèces.

À chaque échelle, la biodiversité a des composantes à la fois quantitatives et qualitatives. Ainsi, la diversité spécifique peut être décrite de manière quantitative, par le nombre d'espèces par exemple, ou de manière qualitative, par la composition spécifique.

À chaque échelle, la diversité peut être caractérisée par le nombre d'entités (nombre de génotypes, nombre d'espèces ou richesse spécifique, nombre d'écosystèmes). Elle peut également être caractérisée par la régularité de la distribution de ces entités (abondance relative de chaque génotype, espèce ou écosystème) ou bien par le nombre de regroupements fonctionnels de ces unités.

Ainsi, la notion de diversité spécifique comprend plusieurs composantes (Hooper 2005) :

- la *richesse spécifique* (nombre d'espèces).
- la *régularité de la distribution des espèces*. L'index de Shannon ou l'index de Simpson (Shannon et Weaver 1962, Simpson 1949), index d'autant plus grands que la répartition des abondances relatives des espèces est uniforme, prennent en compte à la fois la richesse spécifique et la régularité de la distribution des espèces.
- le *nombre de groupes fonctionnels* (un groupe fonctionnel étant un groupe d'espèces qui partagent des traits similaires pour une fonction donnée de l'écosystème). Le trait fonctionnel considéré pour caractériser la diversité par groupes fonctionnels dépend des écosystèmes étudiés. Ainsi, dans un écosystème de prairie (Hooper et Vitousek 1998) les groupes fonctionnels sont souvent définis par le mode d'utilisation de la ressource (les espèces végétales en symbiose avec des microorganismes diazotrophes pouvant fixer l'azote atmosphérique forment un groupe particulier ; les plantes de métabolisme photosynthétique de type C_3 , C_4 ou CAM (Crassulacean Acid Metabolism) constituent trois groupes fonctionnels). Dans un écosystème à plusieurs niveaux trophiques (Downing 2005) les groupes fonctionnels peuvent être des groupes trophiques (groupes

d'espèces partageant les mêmes proies et les mêmes prédateurs). On peut aussi considérer la richesse et la composition spécifiques au sein des groupes fonctionnels.

Il existe d'autres définitions, plus vastes, de la biodiversité : la notion de biodiversité peut en effet inclure également les interactions entre les espèces.

Dans l'étude de la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes, et en particulier la relation diversité spécifique - fonctionnement, le choix de la composante de la diversité spécifique étudiée se fait en fonction de l'objectif de l'étude. Tester l'effet de la richesse spécifique permet de déterminer l'impact du nombre d'espèces dans la communauté, quelque soit leur abondance relative, et donc de prendre en compte les effets, non négligeables, de certaines espèces peu abondantes (Power 1996). On caractérise la diversité spécifique par la régularité de la distribution des espèces lorsqu'on considère que l'abondance relative des différentes espèces a un impact sur le processus fonctionnel étudié. La définition de groupes fonctionnels pose le problème de la délimitation de ces groupes dans la mesure où les traits fonctionnels (effet d'une espèce sur une fonction de l'écosystème ou réponse d'une espèce à un changement environnemental) se répartissent le long d'un gradient continu (Hooper 2005). La plupart des études sur la relation diversité - fonctionnement des écosystèmes testent l'effet de la richesse spécifique ou du nombre de groupes fonctionnels.

Dans cette thèse, j'étudie l'impact de la richesse spécifique, une définition de la diversité spécifique simple à mettre en oeuvre et fréquemment utilisée dans les publications sur la relation diversité - résistance aux invasions, ce qui permet une confrontation des résultats avec les études antérieures. Cependant, les effets des autres composantes de la diversité spécifique sur le fonctionnement des écosystèmes, et en particulier sur la résistance aux invasions mériteraient d'être étudiés et comparés à celui de la richesse spécifique.

1.1.2 Comment définir les interactions biotiques ?

Chaque individu ou population peut avoir un effet positif (facilitation), négatif (inhibition) ou neutre (absence d'effet) sur un autre individu ou population. La nature de l'interaction bidirectionnelle établie entre deux partenaires dépend du signe des effets unidirectionnels de chacun des deux partenaires sur l'autre partenaire.

a. Interactions intraspécifiques et interactions interspécifiques

Les organismes d'un écosystème établissent entre eux des interactions biotiques :

- des interactions interspécifiques, entre organismes d'espèces différentes ;
- des interactions intraspécifiques, entre individus appartenant à une même espèce.

Interactions intraspécifiques et dynamique des populations La croissance d'une population est limitée par la quantité de ressource (nourriture, espace, partenaires sexuels) disponible dans le milieu, il y a ainsi une compétition entre les individus de la population pour cette ressource. La *compétition intraspécifique* a des effets négatifs sur l'individu (succès reproducteur, taille) et la population (densité, biomasse). Le taux de croissance individuel n'est pas une constante mais dépend de la densité (ou biomasse) X de la population : il y a densité-dépendance négative du taux de croissance par individu $r(X)$, et la croissance de la population n'est ainsi pas exponentielle. Le taux de croissance de la population $\frac{dX}{dt}$ est souvent modélisé par une fonction linéaire de la densité, par souci de simplicité (modèle logistique de Verhulst) :

$$\begin{aligned}\frac{dX}{dt} &= r(X) \times X \\ \text{avec } r(X) &= r_{max} \left(1 - \frac{X}{K}\right) = r_{max} - \alpha X\end{aligned}$$

où r_{max} est le taux de croissance intrinsèque, K la capacité limite du milieu (à l'équilibre, $X_{eq} = K$), et α le coefficient de compétition intraspécifique.

La *coopération intraspécifique* est généralement associée à des comportements de groupe. Elle peut permettre la résistance à des facteurs abiotiques, par exemple la thermorégulation (manchots empereurs, abeilles), ou bien une interaction avec des facteurs biotiques : défense contre un prédateur par découragement (effet de fontaine d'un banc de harengs en présence d'un barracuda), surveillance des prédateurs (troupeaux), chasse en groupe (meute de loups, hyènes). Le taux de croissance par individu $r(X)$ est alors une fonction positive de la densité, et cette densité-dépendance positive est généralement valable à faible densité. L'effet Allee est une régulation densité-dépendante positive de la croissance de la population lorsque la densité est faible.

Interactions interspécifiques et dynamique des communautés Le signe et l'intensité de l'*effet direct* d'une espèce j sur l'espèce i se mesure par la sensibilité du taux de croissance de la population de l'espèce i par rapport à la variation de taille de la population de l'espèce j , au voisinage de l'équilibre.

Lorsqu'une espèce j , de densité X_j , a un effet positif sur le taux de croissance $\frac{dX_i}{dt}$ d'une espèce i , on parle de *facilitation* interspécifique de l'espèce j sur l'espèce i :

$$\frac{\partial}{\partial X_j} \left(\frac{dX_i}{dt} \right) > 0$$

Si le taux de croissance de l'espèce i décroît lorsque la biomasse de l'espèce j augmente, l'effet spécifique de l'espèce j sur l'espèce i est une *inhibition* interspécifique :

$$\frac{\partial}{\partial X_j} \left(\frac{dX_i}{dt} \right) < 0$$

Lorsque deux espèces ont chacune un effet positif sur le taux de croissance de l'autre espèce du couple, il s'agit de coopération interspécifique :

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial X_j} \left(\frac{dX_i}{dt} \right) > 0 \\ \frac{\partial}{\partial X_i} \left(\frac{dX_j}{dt} \right) > 0 \end{cases}$$

L'effet spécifique d'une espèce j sur une espèce i est ainsi caractérisé par le signe de la dérivée du taux de croissance de l'espèce i par rapport à la biomasse de l'espèce j . L'interaction interspécifique entre les espèces i et j est caractérisée par le signe de chacun des deux effets spécifiques (figure 3). Ainsi, la coopération est une interaction interspécifique à bénéfice réciproque, tandis que le commensalisme est une interaction interspécifique à bénéfice pour un partenaire et sans effet pour l'autre partenaire.

signe de l'effet spécifique	—	0	+
—	— — compétition	— 0 amensalisme	— + exploitation
0		0 0 interaction nulle	0 + commensalisme
+			+ + coopération

Figure 3 : Nature des interactions interspécifiques

La *coopération interspécifique* comprend le *mutualisme*, interaction à bénéfice réciproque facultative pour les deux partenaires, et la *symbiose*, association à bénéfice réciproque obligatoire pour les deux partenaires. Le mutualisme est une association plus ou moins spécifique, dans laquelle les partenaires échangent des services, une protection, un moyen de transport, une source de nourriture indirecte : mutualisme plante - pollinisateur, défense réciproque entre l'anémone de mer et le poisson clown, coopération au sein de groupes plurispécifiques (communauté de cercopithèques et défense contre les prédateurs, communauté de vautours et répartition des ressources). La symbiose est une association spécifique, avec lien physique entre les partenaires et dépendance métabolique : symbiose mycorhizienne, lichens, coraux, nodosités des Fabacées.

La *compétition interspécifique* peut se faire par voie comportementale (dérangement des souris femelles par les campagnols en Californie) ou chimique (sécrétion de pénicilline par le champignon *Penicillium chrysogenum* et d'antibiotique par la bactérie *Bacillus cereus*).

L'*exploitation* comprend toutes les interactions se traduisant par un bénéfice pour l'un des deux partenaires et un coût pour l'autre : les *interactions trophiques* (*prédation* au sens large), que ce soit la prédation au sens strict (consommation d'une proie par un prédateur) ou l'herbivorie (consommation d'une plante par un herbivore), et le *parasitisme* (interactions hôte - parasite et interactions hôte - parasitoïde).

L'*amensalisme* (émission d'exsudats racinaires par l'Épervière *Hiéracium pilosella*; sécrétion d'une phytotoxine, la juglone, par le noyer *Juglans regia*, limitant la croissance d'espèces à proximité) et le *commensalisme* (mouche domestique; *Escherichia coli*, enterobactérie d'*Homo sapiens*, lorsqu'elle n'est pas pathogène) sont des interactions où seul l'un des deux partenaires exerce un effet non nul sur l'autre partenaire.

b. Interactions directes et interactions indirectes

Une interaction (intraspécifique ou interspécifique) peut être établie directement entre deux individus ou deux espèces, ou indirectement, via des interactions avec un troisième individu ou espèce ou via des interactions avec un facteur du milieu. Il s'agit alors d'une *interaction indirecte*. Lorsque l'impact d'une espèce sur une autre espèce nécessite la présence d'une troisième espèce, l'effet indirect peut être transmis par variation d'abondance le long de la chaîne d'interactions ou par modification des traits des espèces en interaction (Wootton 1994, Abrams 1995).

Ainsi, la compétition, que ce soit la compétition intraspécifique ou la compétition

interspécifique, peut être :

- une *compétition directe par interférence*, comportementale ou chimique (allélopathie) ;
- une *compétition indirecte par exploitation* d’une ressource commune limitante (ressource trophique, spatiale, partenaires sexuels).

La compétition par exploitation d’une ressource commune et la compétition apparente (prédation clé de voûte) sont deux cas de compétition indirecte liée à la prédation (figure 4).

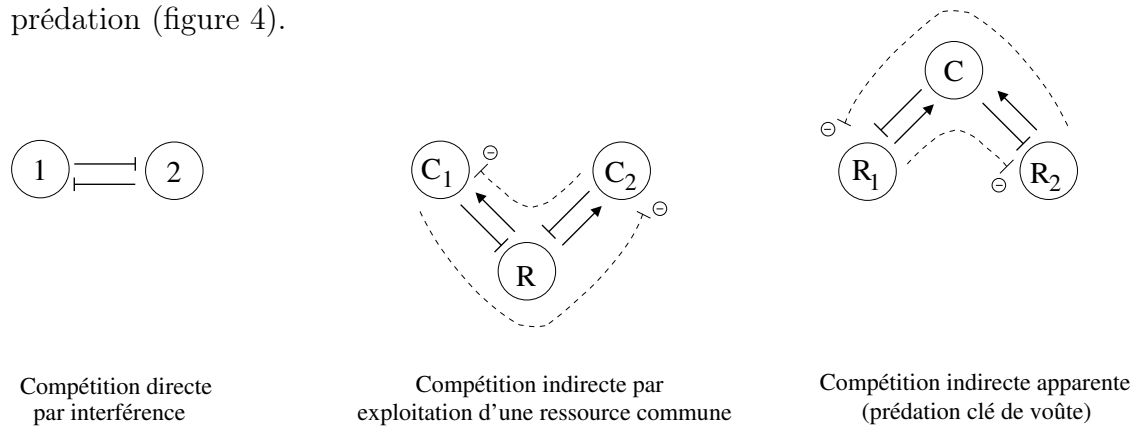


Figure 4 : Compétition directe et compétition indirecte

(C :consommateur, R :ressource, trait plein : effet direct, tireté : effet indirect)
(flèche tronquée : effet négatif, flèche pointue : effet positif)

Dans une chaîne trophique à trois niveaux trophiques (figure 5), les consommateurs secondaires sont en coopération indirecte avec les producteurs primaires (cascade trophique). Il peut également y avoir coopération indirecte (mutualisme indirect) entre deux prédateurs dont les proies sont en compétition indirecte par exploitation d’une ressource commune, coopération indirecte entre trois compétiteurs, ou bien coopération indirecte le long d’un gradient de niche.

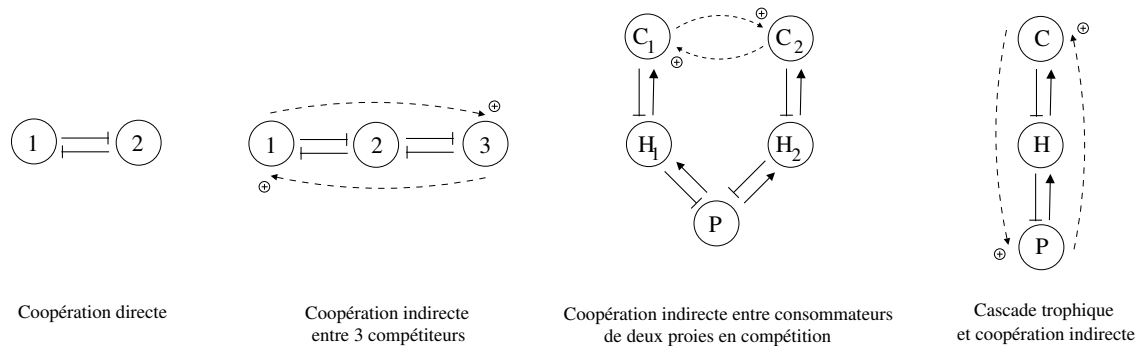


Figure 5 : Coopération directe et coopération indirecte

(C :carnivore, H :herbivore, P :plante, trait plein : effet direct, tireté : effet indirect)
(flèche tronquée : effet négatif, flèche pointue : effet positif)

On peut distinguer différents types d'effets indirects (Wootton 1994, Abrams 1995). Abrams (1995) considère d'une part des *effets indirects liés à des changements d'abondance des espèces*, par propagation d'effets indirects le long d'une chaîne d'interactions directes («density-mediated indirect interactions» ; c'est le cas des exemples ci-dessus), et d'autre part des *effets indirects liés à des changements de traits spécifiques* («trait-mediated indirect interactions»). La quantification des interactions indirectes, liées à des changements d'abondance des espèces ou à des changements de traits spécifiques, est l'objet de récentes études expérimentales (Werner et Peacor 2003, Schmitz et al. 2004, Okuyama et Bolker 2007).

Modifications d'interactions On appelle *modification d'interactions* (Wootton 1994, Arditi et al. 2005) la modification d'une interaction entre deux espèces par une troisième espèce (modification d'une interaction trophique par exemple) ou la modification d'une interaction entre une espèce et un paramètre abiotique du milieu par une autre espèce (modification de l'interaction entre une plante et sa ressource minérale par exemple). Les modifications d'interactions sont donc des interactions non linéaires (figure 6).

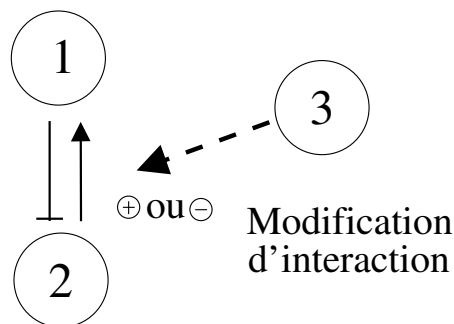


Figure 6 : Modification d'interaction
(cas de la modification d'une interaction trophique)

Wootton (1994) considérait deux classes d'effets indirects : les effets indirects liés à des changements d'abondance et les modifications d'interactions (modification de l'interaction entre deux espèces par une troisième espèce). Toutefois, si la modification d'un facteur abiotique par une espèce (modification d'habitat) est effectivement un effet indirect, la modification d'une interaction interspécifique peut être considérée comme un effet direct, une espèce ayant un impact sur deux espèces

simultanément. Ce sera le cas dans cette thèse, conformément aux définitions des effets indirects proposées par Abrams (1995).

Espèces ingénieurs de l'écosystème La notion d'*ingénieurs de l'écosystème* (ecosystem engineers) a été développée par Jones et al. (1994). Les ingénieurs de l'écosystème sont des organismes qui modulent la disponibilité des ressources (autres qu'elles-mêmes) pour les autres espèces, de manière directe ou indirecte, en provoquant un changement de l'état physique de la matière vivante ou non vivante (Jones et al. 1994). Ainsi, ils modifient, maintiennent ou créent des habitats.

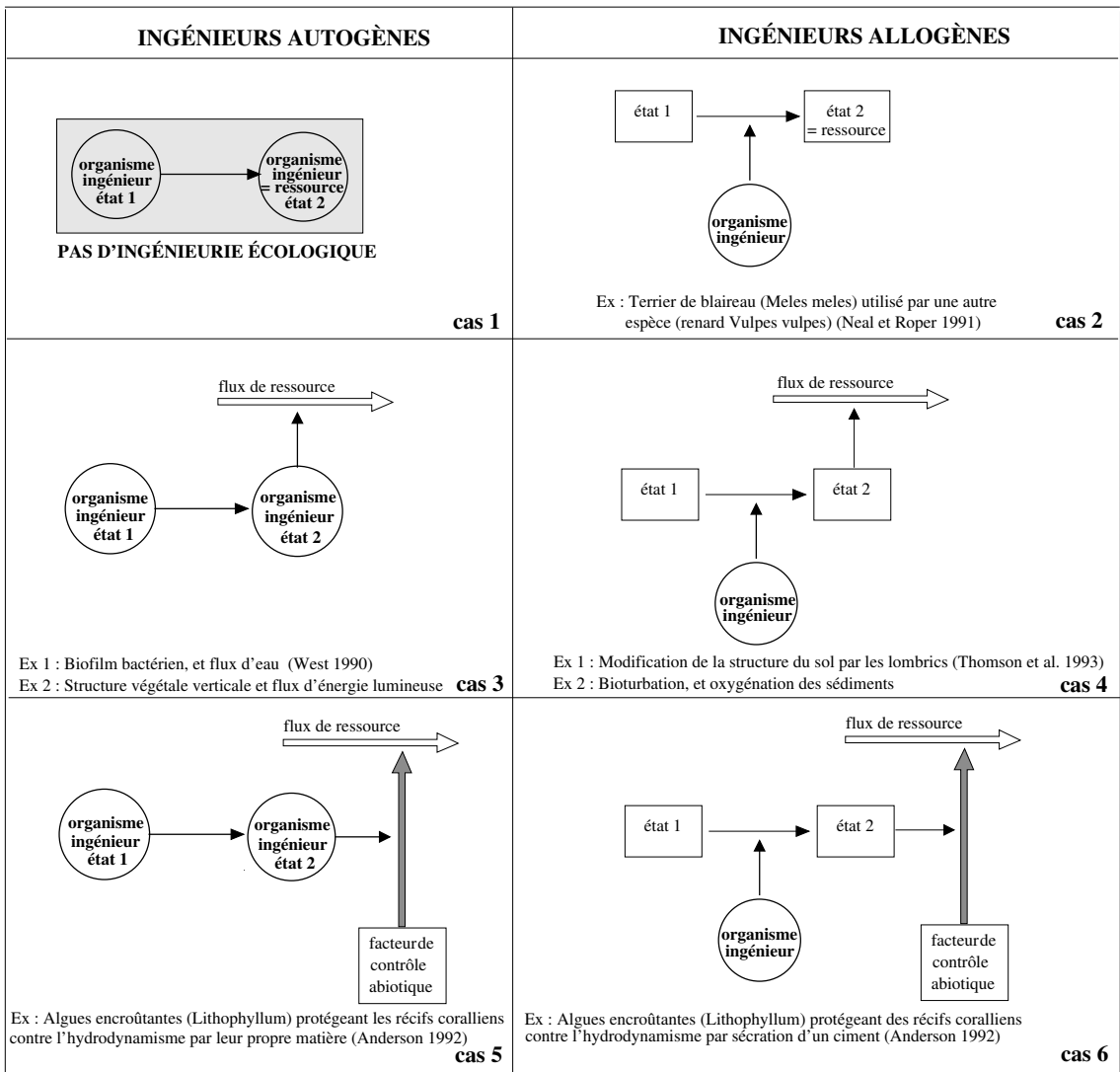


Figure 7 : Types conceptuels d'ingénieurs de l'écosystème
(d'après Jones et al. 1994, modifié)

Une espèce qui constitue directement une ressource (vivante ou morte) pour une autre espèce n'est pas un ingénieur de l'écosystème (cas des interactions trophiques, figure 7, cas 1). Les ingénieurs autogènes (autogenic engineers) modifient l'environnement via leur propre structure physique (tissus vivants ou morts). Les ingénieurs allogènes (allogenic engineers) modifient l'environnement en transformant de la matière organique (vivante ou morte) ou minérale, par un changement de son état physique (figure 7). Les produits d'un ingénieur autogène ou allogène modifient le flux d'une ressource (biotique ou abiotique) pour d'autres espèces ou modifient un facteur abiotique qui contrôle des flux de ressources (par exemple les incendies).

Les espèces qui modifient une interaction trophique peuvent être considérées comme des espèces ingénieurs dans la mesure où elles modifient un flux de ressource trophique (soit directement par leur propre matière soit indirectement en transformant de la matière : cas 3 et 4 du tableau). Ainsi, les tapis denses de Jacinthe d'eau (espèce invasive) créent des refuges pour les larves de moustiques contre leurs prédateurs, diminuant ainsi l'intensité de ces interactions trophiques. Les espèces qui modifient un paramètre abiotique (intensité lumineuse reçue, taux de lessivage de la matière minérale, flux d'eau tels que l'infiltration, l'évaporation ou le ruissellement, etc.) sont des espèces ingénieurs de l'écosystème dans la mesure où elles modifient le flux d'une ressource non biotique, flux de matière ou d'énergie (cas 3 et 4 du tableau) ou le contrôle d'une ressource par un facteur abiotique (cas 5 et 6 du tableau). Ainsi, la croissance d'espèces pionnières comme le Pin, en diminuant l'intensité lumineuse reçue au sol, permet la germination d'espèces sciaphiles tels que le Sapin à l'ombre de ces derniers. Les modifications d'interactions peuvent donc être dues à des espèces ingénieurs de l'écosystème.

c. Propriétés des réseaux d'interactions

Un réseau trophique est un ensemble d'espèces connectées par des interactions trophiques ; il comporte ainsi de nombreuses chaînes trophiques reliées entre elles. Les écosystèmes sont des réseaux d'interactions complets, puisque les espèces sont connectées par des liens trophiques et des liens non trophiques tels que la compétition ou la coopération.

De nombreuses études théoriques ont cherché à décrire les propriétés des réseaux trophiques pour en dégager des caractères communs (Martinez 1991, Havens 1992, Montoya et Solé 2003, Bascompte 2005). Un réseau trophique peut ainsi être caractérisé par de nombreux aspects, notamment la diversité spécifique, la densité de

liens, la connectance et la force des interactions trophiques. Un réseau d'interactions pourrait être caractérisé par des propriétés similaires (figure 8), à la différence que les interactions ne sont alors plus seulement de nature trophique mais peuvent être également de la compétition, de la coopération, du commensalisme, de l'amensalisme, du parasitisme, etc.

La notion de *complexité* d'un réseau trophique ou d'un réseau d'interactions prend en compte à la fois la diversité spécifique et les interactions interspécifiques. Ainsi, une mesure de complexité classiquement utilisée dans les réseaux trophiques est le produit de la richesse spécifique et de la connectance trophique ($S \times C$).

Propriété	Notation usuelle	Définition
diversité spécifique	S	nombre d'espèce (richesse spécifique) ou de groupes fonctionnels
nombre de liens	L	nombre d'effets spécifiques non nuls
densité de liens	$\frac{L}{S}$	nombre de liens moyen par espèce
connectance	$\frac{L}{S^2}$	proportion de liens réalisés (= effets spécifiques non nuls) parmi l'ensemble des liens possibles
force moyenne	E	intensité moyenne des effets spécifiques $\frac{\partial}{\partial X_j} \left(\frac{dX_i}{dt} \right)$

Figure 8 : Propriétés des réseaux trophiques et des réseaux d'interactions

d. Aspects écologiques et évolutifs des interactions

Les interactions interspécifiques sont des facteurs de dynamique et de structuration des communautés et des écosystèmes. La niche écologique (Hutchinson 1957) est un espace à n dimensions caractérisant les besoins d'une espèce (axe trophique, spatial, temporel, etc.). La théorie de la niche est fondée sur la compétition interspécifique : elle constitue une synthèse (Mac Arthur et Levins 1967) des travaux d'Elton (1927) sur les impacts des espèces sur la ressource et des travaux de Hutchinson (1957) sur les besoins des espèces. La niche écologique dépend donc à la fois des besoins des espèces et de leurs impacts sur les ressources (Mac Arthur et Levins 1967, Leibold 1995). Les interactions biotiques, notamment la prédation, modifient les niches écologiques. La compétition interspécifique est le moteur de l'exclusion

compétitive (principe de Gause) et de la ségrégation de niches écologiques (ségrégation trophique, spatiale, temporelle). La compétition interspécifique, en intervenant dans la coexistence d'espèces, a donc un impact sur la biodiversité. De même, la prédation a un impact sur la coexistence d'espèces : la suppression d'un prédateur clé de voûte par exemple peut entraîner de nombreuses extinctions d'espèces en cascade. La compétition interspécifique joue un rôle clef dans les successions écologiques (après une perturbation, établissement d'espèces colonisatrices à stratégie *r* puis d'espèces compétitives à stratégie *K*) et est l'un des facteurs de la zonation écologique (*Fucus spiralis* a une meilleure tolérance à l'émersion que *Fucus vesiculosus* mais une moins bonne compétitivité que *Fucus vesiculosus*, ce qui explique son absence au bas de l'estran). Les interactions interspécifiques sont ainsi responsables d'une modification de la niche potentielle en niche réalisée. Les interactions interspécifiques influencent donc la diversité spécifique et l'organisation spatiale et temporelle des écosystèmes.

Les interactions ont également une importance évolutive. La compétition interspécifique intervient dans les déplacements de caractère : en cas de sympatrie, il peut y avoir sélection directionnelle par pression de sélection due à la compétition interspécifique. La prédation constitue une force sélective, elle contribue à la sélection de gènes codant pour des caractères adaptatifs (adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales des proies et des prédateurs). Les interactions jouent un grand rôle dans la dynamique coévolutive de deux espèces en interaction étroite (coévolution plante - pollinisateur, coévolution proie - prédateur ou hôte - parasite, et course aux armements).

Les interactions entre individus et entre espèces ont donc des rôles à la fois écologiques et évolutifs : les interactions constituent un facteur d'organisation des écosystèmes essentiel, influencent leur dynamique et leurs processus fonctionnels, et jouent un rôle dans les processus évolutifs.

1.2 Qu'est-ce que le fonctionnement d'un écosystème ?

Le *fonctionnement d'un écosystème* est traditionnellement défini comme l'ensemble des processus liés aux flux de matière et d'énergie dans cet écosystème : apports, transferts (production, recyclage) et pertes de matière et d'énergie au sein de l'écosystème.

Une deuxième définition classiquement utilisée comprend à la fois les flux de matière et d'énergie et leur variabilité, en distinguant les propriétés fonctionnelles

des processus fonctionnels (figure 9) :

- les *processus écologiques* de l'écosystème, appelés aussi processus écosystémiques, ou processus fonctionnels (flux de matière et d'énergie) ;
- les *propriétés fonctionnelles* de l'écosystème (amplitude des variables d'état telles que la biomasse, et stabilité).

L'expression «fonctionnement des écosystèmes» est parfois prise à un sens beaucoup plus large (Giller et al. 2004), en incluant également les *biens et services écologiques*, processus et propriétés fonctionnelles dont l'espèce humaine tire un bénéfice. Certains auteurs (Giller et al. 2004) incluent aussi dans le fonctionnement des écosystèmes la structure de la communauté (par exemple la topologie des réseaux trophiques : nombre d'espèces par niveau trophique, connectance du réseau, force des interactions, etc.).

Dans cette thèse, qui porte sur les relations entre structure (diversité, interactions, facteurs abiotiques) et fonctionnement des écosystèmes, les notions de propriétés structurales et de fonctionnement des écosystèmes seront clairement distinguées (voir figure 12 en fin de partie). Par ailleurs, les biens et services écologiques ne seront pas inclus dans le fonctionnement des écosystèmes (figure 9), même s'ils y sont liés, car ils correspondent à une notion de bénéfice pour les sociétés humaines et la notion de fonctionnement des écosystèmes n'y fait pas nécessairement appel. Cette dissociation permettra de mieux cerner l'impact des activités humaines sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes et les conséquences (éventuellement utilisées à profit) de la structure et du fonctionnement des écosystèmes sur les populations humaines.

La plupart des études sur la relation entre diversité et fonctionnement des écosystèmes s'intéressent à la *biomasse* (biomasse totale de la communauté ou biomasse de chaque niveau trophique) et à la production (production primaire, production secondaire). La *production* d'un niveau trophique est le flux entrant dans le compartiment de ce niveau trophique, il dépend donc de la biomasse du niveau trophique considéré et de la masse de la ressource consommée (niveau trophique inférieur). La *productivité* est, par définition, le rapport entre production et biomasse. Ce terme est classiquement utilisé en écologie dans le sens de production par unité de temps. La variation de biomasse dans un compartiment pendant une durée donnée est égale à la différence entre les flux entrants et les flux sortants de ce compartiment. Certaines communautés peuvent être très productives tout en ayant une biomasse faible (plancton d'un lac par exemple).

La taille des compartiments et les flux de matière et d'énergie peuvent être caractérisés par leur valeur moyenne et par leur variabilité temporelle. La notion de stabilité est donc souvent considérée comme l'une des composantes du fonctionnement des écosystèmes. Les études portant sur la relation entre structure de l'écosystème (diversité, connectance des interactions) et stabilité de l'écosystème, utilisent principalement trois *mesures de stabilité* possibles (figure 9). La *résistance* d'un système est sa capacité à se maintenir face à une perturbation (incendie, inondation, glissement de terrain, déboisement, introduction d'une espèce invasive, etc.), elle est donc inversement corrélée avec les changements observés dans l'écosystème après la perturbation (changement de productivité, perte de biodiversité, etc.). La *résilience* mesure la rapidité du système à retourner à un état d'équilibre après une perturbation (Pimm 1984). La *variabilité temporelle* correspond à l'importance des variations (caractérisées par leur amplitude et leur éventuelle périodicité) d'une propriété au cours du temps : elle peut être quantifiée par la variance temporelle ou l'écart-type de cette propriété, ou bien le coefficient de variation temporelle (rapport écart-type / moyenne temporelle). Ainsi, les études portant sur la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes s'intéressent à l'*amplitude* (valeur moyenne) ou à la *stabilité* temporelle de certains processus et propriétés écosystémiques.

Les modifications possibles de structure et de fonctionnement observées dans un écosystème soumis à une perturbation sont très diverses : changement de biomasse ou de productivité, modification de la composition spécifique, perte de biodiversité, etc. De nombreuses études se sont intéressées aux conséquences de la perte d'une espèce sur la survie des autres espèces dans un réseau trophique : la perte primaire d'espèce peut entraîner des extinctions d'espèces en cascade, dues aux interactions établies entre les espèces du réseau. Les invasions biologiques peuvent être considérées comme des perturbations dans la mesure où certaines espèces introduites dans un écosystème et qui réussissent à proliférer peuvent avoir des conséquences importantes sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème. Les propriétés de résistance des écosystèmes aux invasions biologiques peuvent donc être vues comme des propriétés fonctionnelles des écosystèmes (voir partie 1.3 Qu'est-ce qu'une invasion biologique?). Dans cette thèse, les propriétés des écosystèmes liées aux invasions biologiques seront considérées comme des aspects du fonctionnement des écosystèmes.

Notion de service écologique On appelle *valeurs de l'écosystème* les coûts et bénéfices attribués par l'Homme aux processus et propriétés fonctionnels. La biodiversité a ainsi des valeurs écologiques, socio-économiques et culturelles. Certaines de ces valeurs ne sont pas connues ou exploitées (valeurs potentielles). Les valeurs de l'écosystème correspondent donc au prix attribué aux biens et services écologiques, processus et propriétés fonctionnels dont les populations humaines tirent un bénéfice (figure 9). L'homme peut tirer des bénéfices directs de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes, appelés *biens écologiques*. La biodiversité est en effet à l'origine de nombreuses *ressources* (ressources agro-alimentaires, matières premières, ressources énergétiques, pharmacologie) et joue un rôle dans la productivité et la stabilité des écosystèmes et des agrosystèmes. Les sociétés humaines tirent également des bénéfices indirects des processus fonctionnels des écosystèmes, appelés *services écologiques*. Les services écologiques sont très variés (Myers 1996) : qualité de l'eau (dépollution), cycle de l'eau et des éléments (carbone, azote), contrôle de l'érosion, formation des sols, fertilité des sols, régulation du climat, pollinisation, contrôle biologique de ravageurs, limitation de la propagation de maladies, etc.

Des pertes de biodiversité peuvent provoquer des pertes de biens et de services écologiques. Ainsi, dans des régions himalayennes de l'Hindu Kush-Himalaya, les populations d'abeilles locales (*Apis cerana*) se sont éteintes, et les villageois réalisent actuellement une pollinisation manuelle des pommiers. Ces extinctions locales sont dues à l'introduction de l'espèce européenne (*Apis mellifera*), plus productive mais moins adaptée au climat himalayen, à la disparition d'habitat et aux pesticides.

Dans cette thèse sera étudié l'un des impacts majeurs des activités humaines sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes : les introductions d'espèces et leurs effets sur les écosystèmes. Par ailleurs, les valeurs de l'écosystème seront vues comme des conséquences de la structure et du fonctionnement des écosystèmes pour les sociétés humaines. Ceci permettra d'aborder les effets possibles des activités humaines sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes qui peuvent conduire en retour à une perte de biens et de services écologiques (voir figure 12 en fin de partie).

Type de fonction de l'écosystème	Classe de processus, propriété ou valeur de l'écosystème	Processus, propriété ou valeur de l'écosystème	Exemple de variable de réponse
Processus écologiques (taux $\frac{dX}{dt} = f(X, Y, Z)$)	Flux de matière et d'énergie (cycle des éléments, métabolisme)	Production Recyclage : décomposition et minéralisation Apports et pertes de matière dans le système	Production primaire ou secondaire (variation de biomasse ou densité durant une période, fixation de N_2 ou de NO_3^- , production d' O_2 par photosynthèse) Production de CO_2 par respiration, ammonification, nitrification. . . Entrées et sorties (taux de lessivage) du système
	Structure biophysique	Sédimentation biochimique Construction biologique Biofilm bactérien Altération des roches et formation des sols	Épaisseur dans les pièges à sédiments Construction de corail Épaisseur du biofilm Acidification de la roche-mère par les organismes
Propriétés fonctionnelles de l'écosystème	Amplitude des variables d'état	Biomasse des groupes fonctionnels Masse d'élément inorganique	Biomasse des plantes ou des herbivores Concentration en NO_3^- dans le milieu
	Stabilité des processus et propriétés	Résistance Résilience Variabilité temporelle	Suite à une perturbation, changement de productivité ou de biodiversité (établissement d'espèces invasives, extinction d'espèces) Taux de retour d'un processus fonctionnel après une perturbation Coefficient de variation temporelle (d'une propriété)
Biens et services écologiques	Biens écologiques	Alimentation Matériaux Pharmacologie	Taille des stocks de pêche Bois, coton Morphine, quinine, taxol
	Services écologiques	Qualité de l'eau Pollinisation Régulation du climat Fertilité des sols Contrôle de l'érosion	Demande biologique en oxygène (DBO)

Figure 9 : Principaux aspects du fonctionnement des écosystème
(biens et services écologiques dissociés du fonctionnement)
(d'après Giller et al. 2004, traduit et modifié)

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

L'importance des invasions biologiques augmente significativement avec le développement des échanges commerciaux, qui tendent à supprimer les barrières naturelles et ainsi faciliter la migration des espèces. Les espèces introduites, lorsqu'elles réussissent à s'établir dans le milieu d'accueil, peuvent devenir invasives et éventuellement provoquer des pertes de biodiversité par extinctions d'espèces autochtones.

Les introductions d'espèces sont considérées par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (UICN) comme la deuxième cause d'extinctions actuelles d'espèces, après la dégradation des habitats et devant la surexploitation des ressources. La Caulerpe *Caulerpa taxifolia*, par exemple, est une espèce invasive qui provoque des dégâts écologiques et économiques importants en Méditerranée : cette algue très compétitive est en effet responsable de pertes de biodiversité.

Les invasions biologiques constituent donc un problème d'actualité coûteux. De nombreuses observations témoignent des effets des invasions biologiques sur les écosystèmes, mais les mécanismes impliqués dans le processus d'invasion et les facteurs déterminant les impacts des invasions sur les écosystèmes sont peu connus.

1.3.1 Espèces introduites et espèces invasives

À l'échelle des temps géologiques, la modification de l'aire de distribution des espèces est un phénomène naturel jouant un rôle important dans l'histoire du peuplement des milieux. Depuis le développement de l'agriculture et de l'élevage au Néolithique, l'Homme a accéléré et amplifié cette dynamique en introduisant de nouvelles espèces dans son milieu de vie ou en emportant avec lui des espèces domestiques (mouton, chèvre) ou sauvages (renard) lors de la colonisation de nouvelles aires géographiques (îles de la Méditerranée telles que Chypre vers 10000 ans avant Jésus-Christ ou la Corse). Depuis la fin du $XV^{\text{ème}}$ siècle, les grandes explorations, le développement du commerce maritime et le colonialisme, l'Homme a, volontairement ou non, introduit un nombre d'espèces animales et végétales dans la quasi-totalité des écosystèmes du globe : ont ainsi été importés en Europe la pomme de terre, la tomate et la citrouille d'Amérique du Sud, le tournesol d'Amérique du Nord, la dinde et le canard de Barbarie. Vers l'Amérique ont été importés le cheval d'Europe, le café d'Afrique, le bananier d'Asie, etc. Depuis la fin du $XIX^{\text{ème}}$ siècle et la révolution industrielle, on constate une accélération du phénomène d'introduction d'espèces liée à la révolution des transports et aux aménagements de l'environnement (construction du canal de Panama en 1914). Depuis les années 1960, l'intensification

des échanges commerciaux (multiplié par 17 entre 1965 et 1990) accroît encore le taux d'introduction d'espèces (Perrings et al. 2005).

Les introductions d'espèces et les invasions biologiques sont des notions pour lesquelles une multitude de définitions existent (Falk-Petersen 2006). Sont présentées ci-dessous les définitions choisies dans cette thèse, définitions classiquement utilisées dans la littérature (Williamson et Fitter 1996, Richardson et al. 2000, Falk-Petersen 2006).

★ Une **espèce introduite** (ou *alien* ou *espèce exotique* ou *espèce allochtone*) est une espèce qui a été apportée par intervention humaine dans un écosystème différent de son écosystème d'origine (figure 10), de manière volontaire ou involontaire, et que l'on retrouve dans la nature à l'état sauvage (Richardson et al. 2000). Les *espèces importées* par l'Homme mais qui restent confinées dans des espaces clos (aquariums, zoos, cultures) ne sont donc pas considérées comme des espèces introduites. L'espèce introduite a franchi une barrière géographique grâce à l'action de l'Homme (importation de l'organisme en entier ou de propagules) : l'agent de dissémination de l'espèce est l'Homme directement ou bien est lié à ses activités. Ainsi, la Moule zébrée (*Dreissena polymorpha*) a été accidentellement introduite en Amérique du Nord via des eaux de ballast (Carlton et Geller 1993). L'introduction d'espèces se distingue donc de la *migration* d'espèces liée à une colonisation de nouveaux milieux via un vecteur naturel de dispersion indépendant des activités humaines (dissémination par le vent, l'eau, les animaux). Les modifications naturelles des aires de répartition des espèces sont généralement progressives et liées à des processus géologiques ou des changements climatiques (formation de l'isthme de Panama au Pliocène et migration de Placentaires d'Amérique du Nord en Amérique du Sud). Les *espèces natives* (ou *espèces indigènes* ou *espèces autochtones*), à l'opposé des espèces exotiques, sont rencontrées dans leur aire de répartition géographique naturelle passée ou présente ou leur aire de dispersion potentielle naturelle et ont une dispersion indépendante de toute intervention humaine.

L'espèce est au stade d'espèce introduite tant qu'elle ne parvient pas à se maintenir dans le nouvel écosystème, du fait d'une reproduction insuffisante (Williamson et Fitter 1996).

L'*introduction d'espèce* est donc le déplacement d'une espèce hors de son aire de répartition géographique d'origine vers un nouvel écosystème, dû aux activités humaines (figure 10). On distingue deux types d'introductions :

- L'*introduction volontaire (introduction intentionnelle)* est une importation d'une espèce dans un milieu naturel réalisée délibérément par l'Homme pour satisfaire ou enrichir ses diverses activités (agriculture, élevage, industrie pharmaceutique, ornementation...). Ont ainsi été introduites des espèces destinées à la pisciculture, comme la Carpe (*Cyprinus carpio*) ou le Silure (*Silurus glanis*). L'apiculture a favorisé l'introduction de plantes nectarifères telles que la balsamine de l'Himalaya (*Impatiens glandulifera*) ou la berce du Caucase (*Heracleum mantegazzianum*), qui sont devenues des espèces invasives. L'élevage des vers à soie (Bombyx du mûrier *Bombyx mori* et bombyx de l'Ailante *Attacus cyathius*) a induit l'introduction des plantes nourricières : la plantation d'Ailante (*Ailanthus sp.*) fut encouragée pour la sériciculture vers 1865. Des espèces arborées valorisant les terrains peu rentables ont été introduites : Pin maritime (*Pinus pinaster*) dans les Landes, Pin à crochet (*Pinus uncinata*) en région montagneuse. Les espèces destinées à l'ornement et échappées des jardins, comme la Renouée du Japon (*Fallopia japonica*), la Jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes*) ou la Jussie (*Ludwigia sp.*) dans les jardins d'eau, sont également des espèces introduites. Originaire de l'Amazone, la Jacinthe d'eau a été introduite comme plante ornementale dans les jardins d'eau en Asie et en Afrique notamment, à la fin du XIX^{ième} siècle. Elle s'est parfaitement adaptée aux régions tropicales où elle envahit les marécages et les cours d'eau (lac Victoria, fleuve Niger). Le relâchement dans la nature de Nouveaux Animaux de Compagnie (NAC), comme la tortue à tempes rouges, dite tortue de Floride (*Trachemys scripta elegans*), constitue aussi une introduction volontaire.
- L'*introduction non volontaire (introduction accidentelle)* est une introduction due à des activités humaines non délibérément dirigées dans le but d'introduire une espèce. Le Crabe chinois (*Reiocher sinensis*) originaire de Chine et de Corée a été introduit en Europe au début du siècle. Transporté à l'état larvaire dans les eaux de ballast des navires, il a gagné l'Europe et s'est dispersé via les canaux. L'intensification des échanges, notamment commerciaux, avec le développement des activités humaines, est ainsi responsable de nombreuses introductions involontaires d'espèces.

La réintroduction d'espèces est une opération distincte de l'introduction. L'introduction vise des espèces allochtones, tandis que la réintroduction concerne des espèces qui ont existé à l'état naturel dans la région concernée jusqu'à une période plus ou moins récente.

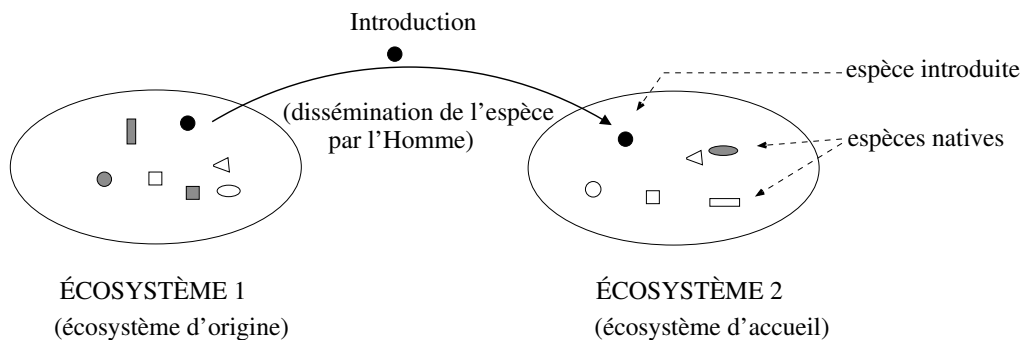


Figure 10 : Introduction d'une espèce dans un nouvel écosystème

★ L'espèce introduite devient une **espèce naturalisée** ou **espèce établie** si elle se reproduit régulièrement dans sa nouvelle aire géographique, sans l'aide de l'Homme, et se maintient à long terme (Williamson et Fitter 1996, Richardson et al. 2000). Les populations sont alors viables. Dans le cas où l'espèce se reproduit dans sa nouvelle région géographique mais ne peut se maintenir à long terme, on parle d'*espèce adventice* ou *espèce occasionnelle*. Actuellement la Tortue de Floride se reproduit dans le bassin Adour-Garonne mais pas dans celui d'Artois-Picardie où sa présence est pourtant signalée (Nepveu et Saint-Maxent 2002).

★ Une **espèce invasive** est une espèce introduite et naturalisée, dont l'aire s'étend plus ou moins rapidement (Richardson et al. 2000).

Classiquement, on définit plusieurs stades pour une invasion biologique : l'introduction de l'espèce exotique dans un nouvel écosystème, l'établissement (ou naturalisation) de l'espèce, l'extension de son aire géographique et la colonisation de nouvelles aires, les impacts écologiques sur l'écosystème d'accueil, et d'éventuels impacts économiques et sociaux (figure 11). La plupart des espèces introduites ne parviennent pas à assurer la reproduction dans le nouvel écosystème, une grande part des espèces qui réussissent à s'établir et maintenir leurs effectifs ne prolifèrent pas, et parmi les espèces qui deviennent envahissantes, toutes n'ont pas forcément d'impacts écologiques et économiques majeurs. Selon un constat statistique (Williamson et Fitter 1996), la «règle des dix», une espèce introduite sur dix réussit à s'établir, et une espèce établie sur dix devient invasive (sauf groupes particuliers).

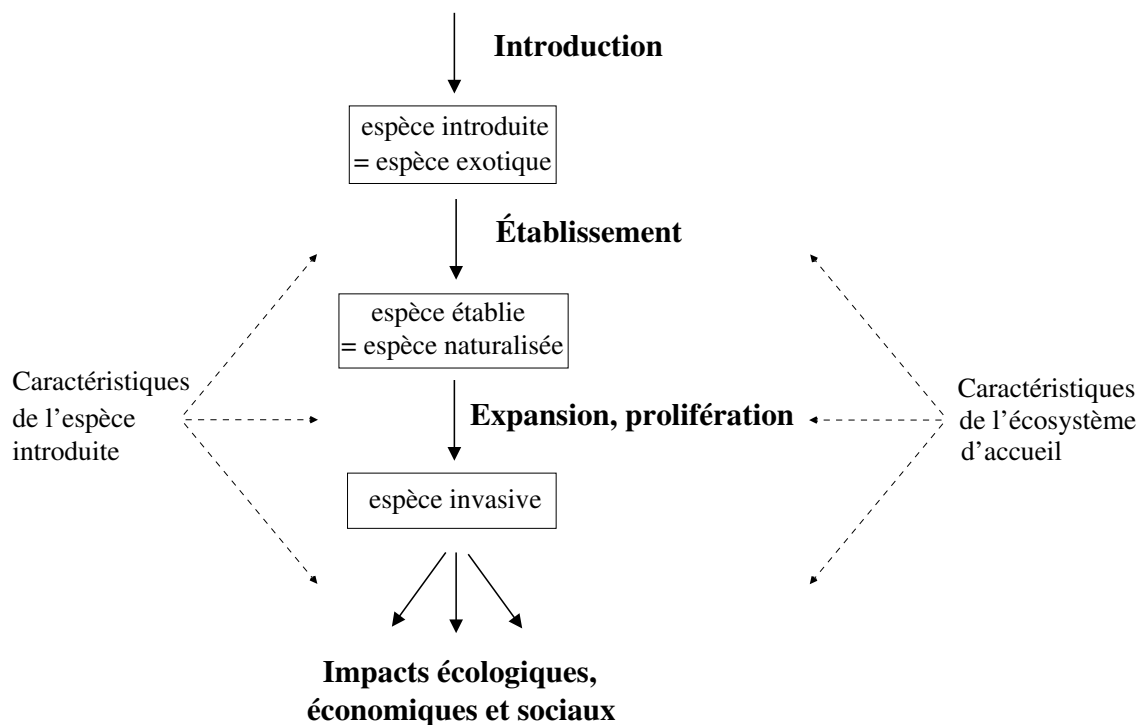


Figure 11 : De l'espèce introduite à l'espèce invasive :
stades d'une invasion biologique et facteurs d'influence

Ainsi, la majorité des espèces introduites volontairement par l'Homme ne deviennent pas invasives et ne posent pas de problèmes. La plupart sont de grand intérêt pour la société, par exemple dans l'agriculture, l'horticulture ou la sylviculture. Si la majorité des plantes cultivées introduites volontairement se sont établies avec succès, grâce à l'aide apportée par l'Homme, de nombreuses adventices de culture introduites de manière involontaire ne parviennent pas à se reproduire et celles qui réussissent n'ont généralement pas d'impacts écologiques majeurs. Cependant, les espèces introduites qui deviennent invasives peuvent avoir des conséquences majeures sur le fonctionnement des écosystèmes, en provoquant notamment des extinctions d'espèces, et peuvent être à l'origine de pertes économiques importantes ou induire des dommages sanitaires. Ceci implique une meilleure compréhension des facteurs impliqués dans la réussite des invasions et leurs impacts.

Une deuxième définition est également utilisée pour les espèces invasives : certains auteurs (ministères, UICN¹, Boudouresque 2005) considèrent en effet comme invasive toute espèce introduite à une fréquence très faible et qui a des impacts écologiques

¹Selon l'UICN, Union Internationale pour la Conservation de la Nature, une espèce invasive est un alien qui s'établit, provoque des changements et menace la diversité biologique native.

ou économiques majeurs ; ses caractéristiques sont alors souvent très différentes de celles des espèces natives (espèce très compétitive par exemple).

Selon la définition adoptée dans cette thèse, définition classique et fréquemment utilisée dans les études expérimentales et théoriques (Ginzburg 1988, Case 1990, 1993, Law et Morton 1996, Kokkoris et al. 1999, Richardson et al. 2000, Moore 2001, Byers et Noonburg 2003, Steiner et Leibold 2004), peut être considérée comme invasive toute espèce introduite qui réussit à s'établir et qui est capable d'accroître sa population, ses caractéristiques n'étant *a priori* pas particulièrement différentes de celles des espèces déjà introduites. Cette définition se justifie dans la mesure où les espèces introduites ont souvent des caractéristiques biologiques similaires aux espèces autochtones (Levine et D'Antonio 1999) et peuvent avoir des impacts sur l'écosystème d'accueil, comme des extinctions d'espèces, sans que la croissance de la population et l'extension de l'aire géographique ne soit forcément rapide et massive.

1.3.2 Facteurs favorisant la prolifération des espèces introduites

Même si la plupart des introductions d'espèces échouent et si la plupart des espèces introduites qui ont réussi à s'établir ont des conséquences mineures sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes, une petite partie des espèces allochtones arrive à s'implanter et à devenir invasive. Quels sont les facteurs écologiques qui permettent à une espèce introduite de devenir invasive ?

La probabilité pour qu'une espèce introduite devienne invasive dépend :

- des caractéristiques de l'espèce introduite (capacité à proliférer, potentiel adaptatif, capacité d'exploitation) ;
- des caractéristiques de l'écosystème d'accueil (niche écologique vacante, perturbations, facteurs abiotiques du milieu, facteurs biotiques, notamment la diversité spécifique et les interactions, histoire l'écosystème).

La Jacinthe d'eau (*Eichhornia crassipes*), plante aquatique invasive dans les régions tropicales, se reproduit principalement par multiplication végétative à partir des stolons, dispersés par les courants. Elle produit des graines en grande quantité (5000 graines par plant) et à temps de dormance long (15 à 20 ans) : dispersées par l'eau ou le vent, les graines résistent à une longue sécheresse et germent dès qu'elles sont immergées. Cette espèce a un fort taux de croissance (la surface couverte double en 6 à 18 jours à 18°C) et une forte production (200 tonnes de masse sèche par hectare et par an, dans des conditions optimales). Elle supporte une grande gamme de conditions environnementales (sauf le froid et la salinité), notamment les milieux

pollués. Ses caractéristiques biologiques et son adaptation à une grande diversité de milieux, font ainsi de cette espèce introduite une espèce invasive.

La Caulerpe (*Caulerpa taxifolia*), algue tropicale échappée du Musée océanographique de Monaco, envahit la Méditerranée en affectant les herbiers à Posidonie, provoquant un appauvrissement de la biodiversité littorale. Cette espèce est très compétitive, émet des substances toxiques, a peu de prédateurs dans l'écosystème méditerranéen, et s'adapte aux basses températures.

Les caractéristiques des espèces invasives peuvent ainsi concerner des propriétés biologiques variées :

- une reproduction efficace : taux de reproduction sexuée (âge de première reproduction, taux de fécondité, taux de survie juvénile) et asexuée, capacité de dissémination (taux de dispersion), capacité à se multiplier à partir d'une faible densité (stratégie r) ;
- une grande faculté d'adaptation aux conditions environnementales (potentiel adaptatif) : amplitude écologique, tolérance vis-vis des facteurs environnementaux (polluants), variabilité génétique ;
- une grande capacité à exploiter les ressources : faible spécialisation, taux de croissance, efficacité de consommation, compétitivité.

La vulnérabilité d'un écosystème aux invasions dépend de ses caractéristiques écologiques, associées aux caractéristiques de l'espèce introduite (Mack et al. 2000), et plusieurs hypothèses sont classiquement proposées :

- niche écologique vacante (ressources non utilisées par les espèces résidentes) ;
- perturbations climatiques, écologiques et anthropiques (incendie, déforestation), avant l'introduction (régime de perturbation favorisant l'établissement de l'espèce introduite) ou après l'introduction (meilleure tolérance aux perturbations de l'espèce introduite par rapport aux espèces natives, Seabloom et al. 2003) ;
- diversité spécifique de la communauté (hypothèse d'Elton 1958) ;
- interactions interspécifiques avec les espèces natives, directes (compétition par interférence : voir Callaway et Aschehoug 2000) ou indirectes (compétition indirecte par exploitation d'une ressource commune : voir Fargione et al. 2003) ;
- absence de contraintes biotiques pour l'espèce introduite (absence de prédateurs ou de parasites, absence d'exploitation par l'Homme).

L'invasibilité d'un écosystème dépend donc de facteurs biotiques (interactions entre espèces résidentes et espèce introduite) et abiotiques (facteurs environnementaux de

l'écosystème d'accueil).

Des études expérimentales (Kennedy et al., 2002) ont montré le rôle des interactions interspécifiques établies entre l'espèce introduite et le reste de la communauté sur le succès d'invasion de l'espèce introduite : le succès d'invasion peut être lié à l'absence d'ennemis naturels (parasites, prédateurs, compétiteurs) dans la communauté qu'elle envahit, ou à l'établissement de nouvelles interactions telles que la compétition directe (ou interférence) par allélopathie, auxquelles les espèces autochtones ne sont pas adaptées.

Les facteurs écologiques et évolutifs qui déterminent la susceptibilité des écosystèmes aux invasions biologiques restent peu connus (Williamson et Fitter 1996). Un écosystème dégradé par les activités anthropiques ou perturbé est-il favorable aux invasions ? Un écosystème complexe est-il plus résistant aux invasions ?

1.3.3 Impacts des espèces invasives : conséquences écologiques, évolutives, économiques et sociales

Les invasions biologiques peuvent avoir des conséquences écologiques et économiques, par des effets sur les propriétés des écosystèmes, mais aussi économiques, sanitaires et sociales.

Conséquences écologiques Les espèces introduites sont actuellement considérées comme la deuxième cause d'extinction d'espèces, derrière la dégradation des habitats. L'introduction de la Perche du Nil dans le lac Victoria à la fin des années 1950 pour la pêche sportive a radicalement modifié l'écosystème (Kaufman 1992) et a entraîné une profonde transformation de l'économie et des sociétés riveraines. Du fait de sa voracité, de sa croissance rapide et de sa grande taille, la Perche du Nil a proliféré et entraîné l'extinction de nombreuses espèces indigènes, notamment les espèces de Cichlidés, qui étaient les espèces de poissons les plus abondantes du lac. La tortue de Floride, espèce introduite très compétitive, provoque une diminution des effectifs de la Tortue cistude (*Emys orbicularis*), qui devient une espèce menacée. La Jacinthe d'eau provoque des pertes d'espèces et altère le fonctionnement des écosystèmes aquatiques. En empêchant la pénétration du rayonnement solaire, le tapis dense de Jacinthe d'eau diminue la photosynthèse des producteurs primaires à la base des chaînes alimentaires. La décomposition des feuilles mortes rend le milieu anoxique, privant d'oxygène les espèces du milieu ; cette eutrophisation est à l'origine d'une diminution des stocks de pêche. La Jacinthe d'eau augmente également

les pertes en eau par évapotranspiration.

Les introductions d'espèces peuvent donc être à l'origine de modifications de la structure de l'écosystème, en provoquant des extinctions d'espèces et une réorganisation des interactions entre les espèces présentes dans l'écosystème, et du fonctionnement des écosystèmes, par des effets sur les flux de matière et d'énergie, notamment la biomasse des espèces, le recyclage de la matière, les entrées et sorties d'éléments du système. . . L'impact écologique d'une espèce invasive peut être quantifié (Parker et al. 1999) par le produit de l'aire d'extension de l'espèce invasive, de sa densité (abondance surfacique) et de l'impact écologique par individu (ou par unité de biomasse) de l'espèce invasive. Cet effet individuel, difficile à estimer, est mesuré à plusieurs niveaux (Parker et al. 1999) : effets génétiques (hybridation), effets démographiques sur la dynamique des populations (taux de mortalité, taux de croissance, abondance), effet sur la communauté (richesse spécifique, structure du réseau d'interactions), effets sur le fonctionnement de l'écosystème (disponibilité en nutriments, productivité primaire). L'estimation de la contribution des espèces invasives aux taux actuels d'extinctions d'espèces passe par l'évaluation de l'effet des espèces invasives sur les extinctions locales à l'échelle des populations (Ricciardi 2004).

Conséquences évolutives Le contact entre espèces introduites et espèces natives peut avoir des conséquences évolutives directes, comme l'adaptation des espèces introduites ou natives, l'hybridation, l'introgession, et la spéciation (Mooney et Cleland 2001).

Les invasions sont des processus rapides par rapport à l'évolution, et les changements génétiques sont difficilement détectables à l'échelle humaine. Si l'espèce introduite a une grande variabilité génétique, on peut assister à des changements de fréquences génétiques (micro-évolution), mais il y a souvent faible variabilité génétique (stabilité du génome appelée génostase, Bradshaw 1991) après invasion, par effet de fondation et goulot d'étranglement. L'espèce introduite peut présenter des *adaptations rapides à son nouvel environnement* (adaptation morphologique de lézards introduits expérimentalement sur les îles Caraïbes observée en une quinzaine d'années, Losos et al. 1997) ou des changements génétiques non adaptatifs dus à la dérive génétique (cas de la souris domestique introduite à Madère). Les espèces natives peuvent également présenter une *évolution rapide en réponse à l'espèce invasive* : c'est le cas de la préférence alimentaire du papillon *Euphydryas* pour l'espèce invasive *Plantago lanceolata*, le Plantain lancéolé (Singer et al. 1993). Les systèmes

génétiques, gènes gouvernant la façon dont les autres gènes sont associés et transmis, participent à la dynamique d'adaptation des espèces à leur environnement (Gouyon 1990) ; l'intégration des systèmes génétiques aux modèles de dynamique d'invasions biologiques serait d'un grand intérêt pour la compréhension des processus d'invasion.

Les invasions biologiques peuvent être à l'origine d'*hybridations* entre l'espèce introduite et une espèce résidente (Rhymer et Simberloff 1996), et d'*introgressions* (dispersion naturelle des gènes d'une population ou d'une espèce à l'intérieur d'une autre espèce par hybridation interspécifique suivie de plusieurs rétrocroisements avec le parent local). Ces flux de gènes sont responsables d'un brassage génétique à l'échelle planétaire (via le transport des eaux de ballast). Les hybridations peuvent conduire à une *pollution génétique* des populations sauvages (population de Peuplier noir *Populus nigra* en France polluée par des gènes de cultivars) menaçant l'intégrité génétique de l'espèce endémique (hybridation du daim *Cervus elephas* en Grande-Bretagne avec le daim *Cervus nippon* du Japon). Une hybridation peut conduire à une *extinction locale* de la population autochtone (hybridations chez les Salmonidés, truites et saumons, entre espèces locales et espèces d'élevage). Une hybridation entre espèce invasive et espèce autochtone peut aussi être à l'origine d'une *spéciation*, si l'hybride est fertile ; *Spartina anglica*, espèce hybride polyploïde, combine une forte capacité de prolifération et une bonne tolérance aux conditions environnementales locales, responsables de son pouvoir invasif.

L'introduction d'espèces a aussi des conséquences évolutives indirectes, comme le *déplacement de caractère*, le déplacement de niche, l'exclusion compétitive, l'évolution des interactions interspécifiques, l'extinction d'espèces (Mooney et Cleland 2001).

L'introduction de l'écureuil gris *Sciurus carolinensi* d'Amérique du Nord en Grande-Bretagne est responsable d'un *déplacement de niche* de l'écureuil roux *Sciurus vulgaris*, par compétition pour les ressources trophiques (favorisée par le déclin des noisetiers par rapport aux chênes). Une espèce invasive peuvent éliminer complètement une espèce native par *exclusion compétitive* (cas de la fourmi d'Argentine *Linepithema humile*, meilleur compétiteur pour les ressources trophiques que les espèces natives de fourmis). Les espèces invasives peuvent aussi être à l'origine d'une *évolution des interactions interspécifiques* dans la communauté résidente, comme un changement de partenaire de mutualisme (dissémination chez le Pin européen en Afrique assurée par l'écureuil américain exotique) ou un transfert horizontal d'hôte pour un parasite : *Varroa destructor*, acarien parasite de l'abeille domestique orientale *Apis cerana*, est maintenant un parasite de l'abeille occidentale *Apis mellifera*

qui a été introduite en Orient, et menace ainsi un grand nombre de colonies d'abeilles dans le monde. Enfin, les espèces invasives peuvent provoquer des *extinctions d'espèces*, par élimination via des interactions interspécifiques (compétition, prédation) ou par transferts génétiques (hybridation).

Conséquences économiques Les invasions biologiques causent des pertes économiques importantes (estimées à 150 milliards d'euros par an aux États-Unis). La Jacinthe d'eau, par exemple, restreint de manière physique l'accès des populations à l'eau. Les tapis de Jacinthe d'eau entravent la navigation, en empêchant les transports fluviaux et l'accostage. Cette plante flottante bloque les hélices des engins de pêche et endommage les filets, obstrue les canaux et les turbines des installations hydroélectriques, des stations de pompage et de filtration de l'eau.

Les invasions biologiques peuvent ainsi avoir des impacts économiques variés, en perturbant l'agriculture (baisse de rendement), la pêche (compétition entre la méduse *Mnemiopsis leidyi* introduite en Mer noire et les poissons ; introduction de parasites de l'anguille ; gêne physique provoquée par les Jussies *Ludwigia sp.*), l'aquaculture (compétition entre la crépidule introduite des États-Unis et les moules et huîtres), les transports (tapis de Jacinthe d'eau empêchant la navigation ; terriers de ragondins détruisant les berges), le tourisme (méduse en Mer noire), l'industrie et l'énergie (obstruction des canalisations des centrales nucléaires par la Moule zébrée).

Conséquences sanitaires et sociales Les introductions d'espèces peuvent avoir des conséquences sanitaires et sociales importantes, de manière directe ou indirecte : introduction d'espèces pathogènes (parasites ou bactéries responsables de maladies infectieuses ; espèces produisant des toxines, telles que les Dinoflagellés), introduction d'espèces provoquant des allergies (pollen allergisant de l'Ambroise *Ambrosia artemisiifolia* et campagnes d'arrachage), introduction d'espèces hôtes de pathogènes (rats introduits au Moyen-Âge vecteurs de la peste), introduction d'espèces favorisant le développement des maladies (création d'un habitat favorable aux pathogènes). Ainsi, les tapis denses de Jacinthe d'eau constituent un refuge pour les larves des moustiques vecteurs de la malaria, les vers parasites responsables de la bilharziose, les serpents et les sangsues, contre leurs prédateurs. Elle crée donc un milieu favorable au développement des maladies liées à l'eau.

Exploitation des espèces invasives par l'Homme L'introduction volontaire d'espèces est souvent liée aux activités économiques humaines (introduction d'espèces dans le but de leur exploitation). La Perche du Nil, par exemple, introduite

dans le lac Victoria pour la pêche sportive, est maintenant fortement exploitée comme ressource alimentaire exportée vers l'Europe.

Certaines espèces invasives ont des utilisations potentielles. Ainsi, la Jacinthe d'eau peut être utilisée dans le traitement des eaux usées (stations d'épuration naturelle par lagunage), la fabrication de compost, ou de briquettes de matière organique séchée utilisées comme combustible. L'exploitation de certaines espèces invasives peut contribuer à limiter leur prolifération.

Les notions de nuisance ou de bénéfice sont donc fonction des intérêts de chacun, et il peut y avoir conflit d'intérêt entre approches écologique et économique (exploitation de la Perche du Nil et extinction des Cichlidés).

1.3.4 Méthodes de lutte contre les espèces invasives

Les *méthodes curatives* visent à réguler l'effectif de l'espèce invasive et à limiter ses impacts, par une lutte mécanique, chimique ou biologique. Ainsi différentes méthodes de lutte ont été expérimentées pour lutter contre la prolifération de la Jacinthe d'eau : la *lutte chimique* par utilisation d'herbicides de synthèse (2,4 D), qui a des effets secondaires conséquents (toxicité), la *lutte mécanique* par arrachage manuel ou automatisé, coûteuse et peu efficace étant donnée la forte vitesse de croissance de la Jacinthe d'eau, et la *lutte biologique* par introduction de prédateurs (charançons).

La lutte biologique consiste à réguler l'abondance de l'espèce invasive par un ennemi naturel (prédateur, parasite). Le cactus raquette du Mexique (*Opuntia*) a été introduit en Afrique, où il n'a pas d'ennemis naturels, et envahit les zones agricoles. Afin de contrôler les effectifs de cactus, le papillon *Cestoblastis cactorum*, son parasite naturel présent dans son écosystème d'origine, a été importé d'Argentine. L'espèce invasive et son agent de contrôle doivent idéalement persister à des densités très faibles. La dynamique des populations de lapin (*Oryctolagus cuniculus*) introduit en Australie, où il provoquait des ravages dans les cultures, a ainsi été régulée (Williamson 1996) par l'introduction du virus de la myxomatose (mais l'introduction ultérieure de ce virus en Europe a décimé les populations européennes de lapin). L'utilisation d'un agent de contrôle peu spécifique de l'espèce invasive ou à forte capacité de prolifération et de dissémination peut provoquer des effets secondaires importants sur la diversité locale. Ainsi, l'introduction d'un Gastéropode carnivore *Euglandina rosea* pour contrôler la prolifération de l'escargot africain géant *Achatina fulica*, Gastéropode ravageur de cultures dans une centaine d'îles du Pacifique, est responsable de l'éradication de plus de 100 espèces de Mollusques Partulidae

endémiques de ces îles, par forte prolifération et dispersion de ce prédateur.

Les *méthodes préventives* de lutte contre les espèces invasives concernent la limitation des introductions d'espèces (réglementation des introductions volontaires, traitement préventif des eaux de ballast) et le maintien de la biodiversité et de l'état d'équilibre des écosystèmes en évitant les perturbations favorables à l'installation des espèces introduites. Ainsi, des campagnes d'information visent à éviter le relâcher de tortues de Floride dans les écosystèmes naturels (bassins de récupération et d'accueil des tortues de Floride). Pour lutter contre la prolifération de la Jacinthe d'eau, une méthode préventive consiste à éviter l'apport de substances nutritives, issues des activités agricoles et industrielles, dans les écosystèmes aquatiques.

La *lutte intégrée* vise l'optimisation de l'usage de ces méthodes dans divers contextes et l'exploitation de leurs complémentarités, en tenant compte des paramètres liés au développement.

Des modèles prédictifs peuvent permettre d'estimer les impacts d'une invasion et d'évaluer les effets des différentes méthodes de lutte contre l'espèce invasive. Mais le pouvoir prédictif de ces modèles reste limité car les mécanismes qui sous-tendent les processus d'invasion sont complexes et mal connus. L'estimation des effets secondaires des méthodes de lutte envisagées nécessite une bonne compréhension des mécanismes impliqués, et notamment des interactions entre espèces, à l'échelle de l'écosystème entier (impacts sur les autres espèces de l'écosystème), voire entre écosystèmes.

1.3.5 La réponse des écosystèmes aux invasions, vue comme un aspect du fonctionnement des écosystèmes

Les introductions d'espèces et les invasions biologiques peuvent être considérées comme des perturbations dans la mesure où certaines espèces introduites dans un écosystème peuvent avoir des impacts écologiques importants, sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème. Le comportement des écosystèmes vis-à-vis des introductions d'espèces peut être vu comme l'un des aspects du fonctionnement des écosystèmes.

Dans cette thèse seront étudiées deux propriétés majeures des écosystèmes concernant leur réponse aux introductions d'espèces :

- la résistance de l'écosystème aux invasions ;
- la robustesse de l'écosystème vis-à-vis des extinctions d'espèces résidentes provoquées par les invasions.

La *résistance d'un écosystème aux invasions* est fréquemment mesurée par la

probabilité pour qu'une introduction échoue (Moore et al. 2001). L'*invasibilité*, au contraire, représente la facilité pour une espèce introduite à s'établir dans la communauté, et est quantifiée par la proportion d'espèces introduites ayant réussi à s'établir dans l'écosystème ou probabilité de succès (Case 1990, Byers et Noonmburg 2003, Melbourne et al. 2007). La résistance aux invasions peut aussi être mesurée par le nombre moyen de tentatives d'introductions avant un établissement réussi (Davis et al. 2005).

La *robustesse de l'écosystème vis-à-vis des extinctions provoquées par les invasions* est une mesure de sa susceptibilité aux extinctions d'espèces dues aux introductions : cette mesure d'impacts des introductions d'espèces est inversement proportionnelle au pourcentage d'extinctions provoquées par les introductions d'espèces (Melbourne et al. 2007).

Dans cette thèse, la résistance de l'écosystème aux invasions et la robustesse vis-à-vis des d'extinctions d'espèces provoquées par les invasions seront considérées comme deux des propriétés fonctionnelles des écosystèmes.

Les invasions biologiques ont donc des impacts directs et indirects sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes et sur les activités humaines. Des pertes de biodiversité provoquée par des espèces invasives peuvent avoir des conséquences indirectes importantes sur les sociétés humaines, via une modification de la structure et du fonctionnement des écosystèmes. La lutte contre les invasions biologiques est très coûteuse et la gestion des invasions nécessite une meilleure compréhension des facteurs de susceptibilité des écosystèmes aux invasions et des impacts des invasions biologiques sur les propriétés des écosystèmes.

Les invasions biologiques sont à la fois un objet d'étude et un outil d'investigation (Cadotte et al. 2006). Les invasions biologiques sont un objet d'étude car la connaissance des mécanismes qui sous-tendent les processus invasifs et des facteurs écologiques favorisant le succès des invasions et leurs impacts, est indispensable à la prédiction et la lutte contre les espèces «nuisibles». Les invasions biologiques sont aussi un outil d'investigation car l'étude de la structure et du fonctionnement des communautés et des écosystèmes peut être appréhendée par le biais de phénomènes invasifs (mécanismes de colonisation, relations interspécifiques, capacité adaptative).

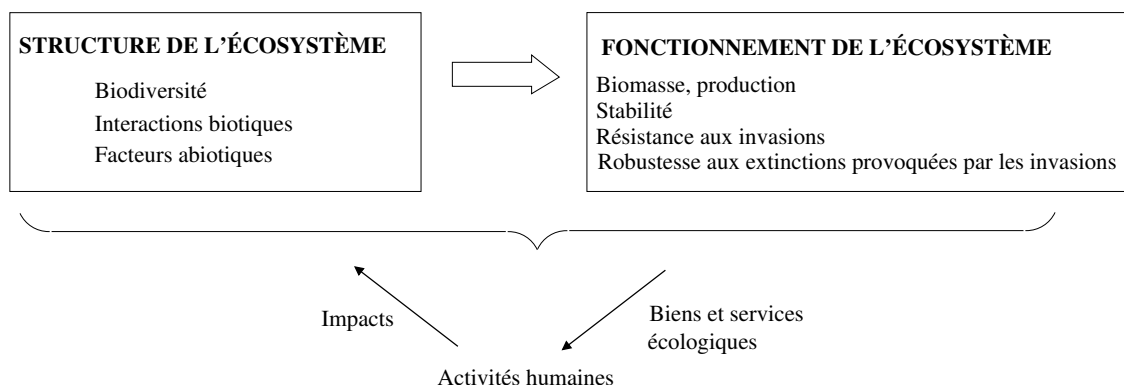


Figure 12 : Propriétés structurales et fonctionnelles des écosystèmes,
et activités humaines

La relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes est devenue l'une des problématiques majeures en écologie depuis quelques années. Les extinctions d'espèces (liées notamment aux changements du mode d'utilisation des terres, aux introductions d'espèces...) peuvent en effet conduire à des pertes de services écologiques (Pimm et al. 1995, Vitousek et al. 1997, Sala et al. 2000, Loreau et al. 2001, 2002, Kinzig et al. 2002, Hooper et al. 2005). Les activités humaines peuvent avoir des impacts sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes, en modifiant la biodiversité, les interactions entre les êtres vivants et le biotope (figure 12). La compréhension des effets de la biodiversité et des interactions entre espèces sur le fonctionnement des écosystèmes et des mécanismes sous-jacents permettra de mieux évaluer les impacts possibles de perturbations d'origine naturelle (changements climatiques) ou anthropiques.

2 Travaux théoriques et expérimentaux sur la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes

La relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes n'est qu'un des aspects de la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes. D'autres composantes de la structure des écosystèmes, notamment les interactions intra- et interspécifiques, les facteurs abiotiques du biotope (paramètres physico-chimiques du sol, du climat...), peuvent influencer les propriétés et processus fonctionnels des écosystèmes.

Les effets des interactions interspécifiques sur le fonctionnement des écosystèmes ont été beaucoup moins étudiés que ceux de la biodiversité. Je présente dans cette deuxième partie une revue des principaux aspects de la relation structure - fonctionnement des écosystèmes qui ont été étudiés, de manière empirique, expérimentale ou théorique, et qui constituent le contexte scientifique de cette thèse.

2.1 Objets d'étude : des écosystèmes en fonctionnement

Les études portant sur la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes peuvent s'appuyer sur différents objets d'étude, notamment :

- des communautés végétales, ensemble d'espèces de producteurs primaires (un seul niveau trophique est considéré) ;
- des réseaux trophiques, communautés comportant plusieurs niveaux trophiques (généralement deux ou trois niveaux trophiques : producteurs primaires, herbivores, carnivores, avec ou sans omnivorie) ;
- des réseaux mutualistes, communautés d'espèces où la seule interaction directe étudiée est la coopération (communautés de plantes et de pollinisateurs par exemple) ;
- des communautés compétitives, ensemble d'espèces n'interagissant que par des interactions de compétition directe ;
- des réseaux d'interactions comportant différents types d'interactions interspécifiques.

Les études empiriques et expérimentales réalisées dans le cadre de la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes peuvent se faire en milieu naturel (études empiriques) ou par des expérimentations en milieu contrôlé (écotrons) : macrocosmes, mésocosmes ou microcosmes. Les milieux d'étude sont variés, aqua-

tiques (bassins, aquariums) ou terrestres (champs et parcelles, serres).

Les études expérimentales sur la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes portent principalement sur des communautés végétales (Hector et al. 1999, Knops et al. 1999, Tilman et al. 2001, Kennedy et al. 2002, Spehn et al. 2005), et plus récemment sur des réseaux trophiques simples (Downing et Leibold 2002, France et Duffy 2006) ou sur des réseaux plantes - pollinisateurs (Fontaine et al. 2006).

La majorité des études théoriques de la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes utilisent des modèles de communautés végétales (Tilman et al. 1997, Loreau 1998), des modèles de réseaux trophiques (Thébault et Loreau 2003, Ives et al. 2005, Law et Morton 1996, Steiner et Leibold 2004) ou des modèles de communautés compétitives (Ginzburg et al. 1988, Case 1990, Kokkoris et al. 1999, Byers and Noonburg 2003). Très peu d'études en écologie théorique utilisent des modèles de mutualisme (Addicott et al. 1981, Wright 1989, Ringel et al. 1996, Holland et al. 2002).

La majorité des modèles de réseaux trophiques, de communautés compétitives ou de réseaux mutualistes utilisés dans l'étude de la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes reposent sur des *équations du type Lotka-Volterra* : dans les modèles de Lotka-Volterra, le taux de croissance par individu $\frac{1}{X_i} \frac{dX_i}{dt}$ d'une espèce i est une fonction linéaire des biomasses (ou densité) X_i des espèces. Ainsi, le modèle de Lotka-Volterra pour un couple proie (espèces 1) - prédateur (espèce 2), exprime le taux de croissance $\frac{dX_i}{dt}$ de chaque espèce en interaction :

$$\begin{cases} \frac{dX_1}{dt} = rX_1 - aX_1X_2 \\ \frac{dX_2}{dt} = -mX_2 + qaX_1X_2 \end{cases}$$

où a est le coefficient d'interaction trophique, r le taux de croissance par individu de la proie, m le taux de mortalité du prédateur et q l'efficacité de consommation du prédateur.

Deux grands types de modèles de réseaux trophiques, basés sur les équations de Lotka et Volterra, sont classiquement utilisés. Le modèle de réseaux trophiques le plus simple est le modèle de Lotka-Volterra généralisé (Law et Blackford 1992, Borrvall et al. 2000, Eklöf et al. 2006, Thébault et al. 2007). L'effet d'un consommateur sur sa proie dépend de la densité du consommateur. Le taux de croissance de chaque espèce i du réseau trophique comportant n espèces s'écrit sous la forme :

$$\left\{ \begin{array}{l} \forall i \in [1 \dots n], \frac{dX_i}{dt} = r_i X_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_i X_j \\ \text{où } a_{ij} > 0 \text{ et } a_{ji} = -a_{ij} \text{ si } j \text{ est la proie et } i \text{ le prédateur} \end{array} \right.$$

Dans les modèles de réseaux trophiques, a_{ij} (coefficient trophique) est l'effet trophique de l'espèce j sur l'espèce i ($a_{ij} = 0$ s'il n'y a pas d'interaction trophique entre les espèces i et j , et $a_{ii} = 0$).

Le deuxième type de modèles de réseaux trophiques fait intervenir la *conservation de la matière*, en considérant le cycle d'un élément chimique, par exemple le cycle de l'azote. Ces modèles incluent, en plus des compartiments des espèces de chaque niveau trophique, un compartiment de matière minérale dans lequel les producteurs primaires puisent le nutriment considéré et qui reçoit la matière minérale issue du recyclage de la matière organique morte. Les modèles inspirés des travaux de Grover (1994) comportent un seul compartiment de nutriment (pool régional). L'aptitude compétitive d'une plante est alors caractérisée par son rapport mortalité/consommation : une plante est d'autant plus compétitive que ce rapport est faible. Les modèles inspirés des travaux de Loreau (1996, 1998) et de Thébault et Loreau (2003) considèrent deux types de compartiments de nutriment : le pool régional, compartiment global, et les zones locales de déplétion de chaque espèce de plante, compartiments locaux. Chaque zone locale est contrôlée par l'espèce de plante qui y puise le nutriment par absorption racinaire.

Dans certains modèles de réseaux trophiques, une autre réponse fonctionnelle du prédateur a été choisie, par exemple une réponse fonctionnelle ratio-dépendante (Arditi et Ginzburg 1989).

Les modèles de réseaux trophique (Thébault et al. 2007) peuvent prendre en compte la compétition intraspécifique ou *régulation densité-dépendante* négative, lorsque la dérivée du taux de croissance d'une espèce par rapport à sa biomasse est négative (taux de croissance par individu de l'espèce i : $r_i = f(X_i) = r_{i_{max}} \times (1 - \frac{X_i}{K_i})$, par exemple, avec $r_{i_{max}}$ le taux de croissance intrinsèque et K_i la capacité maximale de l'espèce i) ou non ($r_i = \text{Constante}$).

Le modèle de Lotka-Volterra a été généralisé à d'autres types d'interactions que les interactions proie - prédateur, en changeant les signes des coefficients de l'interaction entre deux espèces. Ainsi, le modèle de Lotka-Volterra pour la compétition interspécifique (qui inclut généralement une compétition intraspécifique) est fréquemment utilisé dans l'étude de la résistance de communautés compétitives aux

invasions (Ginzburg et al. 1988, Case 1990, Akçakaya et Ginzburg 1991, Kokkoris et al. 1999, Moore et al. 2001, Byers et Noonburg 2003) :

$$\left\{ \begin{array}{l} \forall i \in [1 \dots n], \frac{dX_i}{dt} = r_{i_{max}}(1 - \frac{K_i}{X_i})X_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}X_iX_j \\ \text{où } \forall i \in [1 \dots n], \forall j \neq i \in [1 \dots n], a_{ij} < 0 \end{array} \right.$$

a_{ij} et a_{ji} représentent l'intensité de la compétition. La résolution graphique d'un système de deux espèces en compétition par les isoclines zéro montre qu'on a co-existence stable des deux espèces si et seulement si $a_{12} < \frac{K_1}{K_2}$ et $a_{21} < \frac{K_2}{K_1}$. La pression exercée par la compétition interspécifique est inférieure à la pression exercée par la compétition intraspécifique : $a_{12} \times a_{21} < 1 \times 1$.

De même, de nombreux modèles de coopération reposent sur des équations de Lotka-Volterra (Goh 1979, Ringel 1996) ou avec un autre type de réponse fonctionnelle (Addicott 1981, Wright 1989, Holland et al. 2002).

$$\left\{ \begin{array}{l} \forall i \in [1 \dots n], \frac{dX_i}{dt} = r_iX_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}X_iX_j \\ \text{où } \forall i \in [1 \dots n], \forall j \neq i \in [1 \dots n], a_{ij} > 0 \end{array} \right.$$

a_{ij} et a_{ji} représentent l'intensité de la coopération.

Le modèle de Lotka-Volterra peut être généralisé à tous les types d'interactions, la nature de l'interaction entre deux espèces i et j étant définie par les signes des coefficients a_{ij} et a_{ji} (voir Heithaus 1980, pour un système à trois espèces avec prédation et mutualisme). On appelle *modèle de Lotka-Volterra généralisé* un modèle basé sur des équations de Lotka-Volterra où les signes des coefficients a_{ij} et a_{ji} déterminent la nature des interactions entre espèces (exploitation, compétition, coopération, etc.).

Alors que le modèle de Lotka-Volterra appliqué aux interactions trophiques et incluant un compartiment de matière minérale (nutriment) et le recyclage de la matière organique, respecte la conservation de la matière (Thébault et Loreau 2003), de nombreux modèles de réseaux trophiques (Law et Blackford 1992, Law et Morton 1996, Morton et al. 1996, Steiner et Leibold 2004, Christianou et Ebenman 2005, Ives et al. 2005, Eklöf et Ebenman 2006, Thébault et al. 2007), les modèles de compétition (Ginzburg et al. 1988, Case 1990, Kokkoris et al. 1999, Moore et al. 2001, Byers et Noonburg 2003) ou de mutualisme (Goh 1979, Heithaus et al. 1980, Addicott 1981, Ringel et al. 1996, Holland et al. 2002) basés sur les équations de

Lotka-Volterra, et les modèles de Lotka-Volterra généralisés, ne respectent pas le principe de conservation de la matière. Des modèles simples de mutualisme basés sur les équations de Lotka-Volterra peuvent conduire à des dynamiques d'écosystème explosives (Ringel et al. 1996). Arditi et al. (2005) ont récemment proposé l'ajout de modifications d'interactions à un réseau trophique afin de modéliser un réseau d'interactions complet qui respecte la conservation de la matière.

La relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes peut être étudiée à l'équilibre (Thébault et Loreau 2003, Thébault et Loreau 2005) ou au cours du processus d'assemblage dynamique de la communauté (Ginzburg et al. 1988, Drake 1990, Kokkoris et al. 1999, Thébault et Loreau 2005).

2.2 La relation entre diversité et interactions : propriétés des réseaux

Les propriétés des réseaux ont été étudiées essentiellement dans des réseaux trophiques (Martinez 1992, Havens 1992, Montoya et Solé 2003, Mélian et Bascompte 2005) et dans des communautés compétitives (Kokkoris et al. 1999, 2002).

Plusieurs études montrent que la richesse spécifique est plus faible dans les niveaux trophiques les plus élevés (Elton 1927, Petchey et al. 2004). Les propriétés des réseaux sont susceptibles de varier avec la diversité spécifique, comme le montrent des études réalisées sur des réseaux trophiques. Ainsi, la *relation entre diversité spécifique et connectance dans les réseaux trophiques* fait l'objet d'un long débat. Une première hypothèse suggère que le nombre de liens par espèce est constant, et donc que la connectance diminue de manière hyperbolique quand la richesse spécifique augmente, comme le montrent certaines études (Cohen et al. 1990, Martinez 1992). Selon une deuxième hypothèse, la connectance est constante lorsque la richesse spécifique varie, et le nombre de liens par espèce augmente donc linéairement avec la richesse spécifique (Martinez 1992). Enfin, d'autres études prédisent une variation du nombre de liens par espèce intermédiaire entre les deux hypothèses (Havens 1992, Martinez 1994). Il est vraisemblable que la relation entre richesse spécifique et connectance dans un réseau trophique dépende du niveau de richesse spécifique. La forme de la relation peut également dépendre du degré de généralisme des prédateurs : en présence de prédateurs plutôt spécialistes, le nombre de liens par espèce a tendance à rester invariant, tandis qu'en présence de prédateurs plus généralistes (organismes filtreurs dans un lac par exemple, dont les proies sont sélectionnées selon leur taille) le nombre de liens par espèces a tendance à augmenter avec le nombre

d'espèces (Havens 1992).

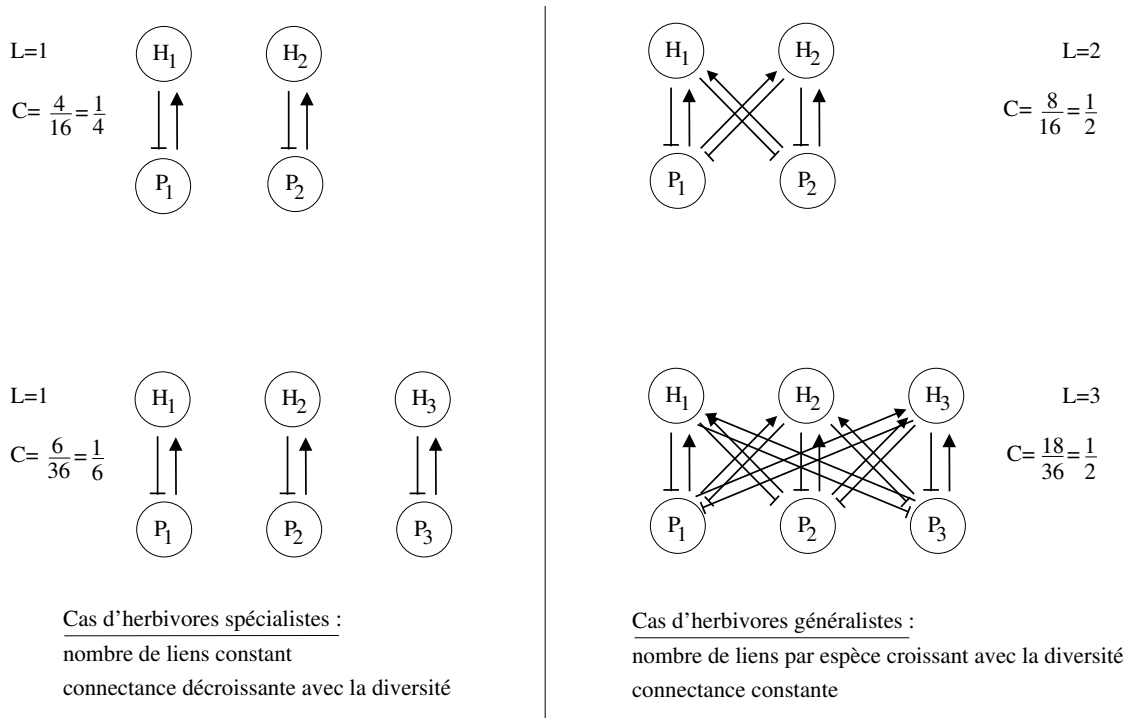


Figure 13 : Relation diversité - connectance dans deux cas de réseaux trophiques
(L : nombre de liens par espèce, C : connectance trophique)

Les propriétés d'organisation des réseaux d'interactions complets et les relations entre la diversité spécifique et ces propriétés, méritent d'être étudiées. Dans cette thèse seront examinées les relations entre diversité et interactions interspécifiques dans des réseaux d'interactions incluant tous les types d'interactions.

2.3 La relation entre diversité, interactions et productivité

Les extinctions d'espèces dans un écosystème peuvent avoir des conséquences très diverses sur le fonctionnement de l'écosystème (Naeem 2002), à la fois sur l'*amplitude* des propriétés fonctionnelles (production) et sur leur *variabilité* (stabilité de la biomasse). L'impact d'une perte de biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes dépend des propriétés fonctionnelles considérées (Schläpfer et Schmid 1999) ; l'étude de la relation entre diversité et fonctionnement des écosystèmes nécessite de séparer l'impact de la diversité sur les différentes propriétés fonctionnelles. En particulier, la productivité (ou la production) des différents niveaux trophiques et le recyclage

de la matière semblent plus révélateurs du fonctionnement de l'écosystème que la biomasse des différents niveaux trophiques, qui reflète plus l'organisation de l'écosystème.

L'effet d'une perte de biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes dépend aussi de l'impact relatif d'autres facteurs biotiques comme les interactions entre espèces, et de facteurs abiotiques comme le sol ou le climat, sur ces processus fonctionnels (Hooper 2005).

2.3.1 Diversité et productivité

La relation entre biodiversité et productivité a principalement été étudiée *dans des communautés végétales*. Les études théoriques basées sur des modèles de communautés végétales (Tilman et al. 1997, Loreau 1998, 2000) prédisent que la productivité primaire augmente avec la richesse spécifique des plantes, et sature à haute diversité. Les expérimentations sur des communautés végétales avec contrôle des paramètres, réalisées sur différents sites (Hector et al. 1999 pour l'expérience Biodepth sur neuf sites de prairies en Europe, Knops et al. 1999, Spehn et al. 2005) ou sur plusieurs années (Tilman et al. 2001), montrent souvent la même relation.

Plus récemment, des études théoriques (Thébault et Loreau 2003, Ives et al. 2005) et expérimentales (Downing et Leibold 2002, Paine 2002, Duffy et al. 2003) sur *des réseaux trophiques* montrent que la relation diversité - productivité dans les réseaux trophiques n'est pas toujours positive et qu'elle est complexifiée par les interactions trophiques. Le rôle de la diversité dans la productivité a également été montré expérimentalement *dans des réseaux mutualistes* (mycorhizes, mutualisme plantes - pollinisateurs). Ainsi, Van der Heijden et al. (1998) ont montré que la diversité des champignons mycorhiziens augmente la diversité des plantes et la productivité. Les expériences de Fontaine et al. (2006) sur des communautés plantes - pollinisateurs montrent que la diversité des pollinisateurs augmente la diversité et la productivité des plantes.

Principales hypothèses et mécanismes Plusieurs hypothèses sont avancées pour expliquer la relation diversité - fonctionnement de l'écosystème. Lorsque l'impact relatif de la biodiversité sur les processus fonctionnels est faible, les processus fonctionnels sont régulés principalement par des facteurs environnementaux comme le sol ou le climat. En effet, certains écosystèmes à grande diversité spécifique sont peu productifs et certains écosystèmes très productifs ont une faible diversité spécifique (Huston et McBride 2002). L'effet positif de la diversité spécifique sur le

fonctionnement de l'écosystème, quant à lui, est expliqué par deux mécanismes principaux : l'effet de sélection et l'effet de complémentarité (Tilman 1999, Loreau et Hector 2001).

L'*effet de sélection* (ou effet d'échantillonnage) repose sur l'hypothèse selon laquelle quelques espèces (appelées espèces dominantes), ayant des traits particuliers, ont un effet majeur sur une propriété fonctionnelle de l'écosystème. L'effet de sélection explique l'impact positif d'une grande diversité sur la propriété fonctionnelle considérée par une plus grande probabilité pour que des espèces dominantes soient présentes dans l'écosystème. Cet effet de sélection a été montré expérimentalement sur des communautés végétales (Aarssen 1997, Loreau et Hector 2001) et par des modèles de producteurs primaires (Tilman et al. 1997, Loreau 1998). Pour que l'effet de sélection soit positif sur la relation entre diversité et production dans des systèmes de compétition indirecte pour les ressources (communautés végétales), il est néanmoins nécessaire que les espèces les plus productives soient aussi les plus compétitives (Troumbis et al. 2000) : les espèces de productivité maximale en monoculture ne sont pas nécessairement celles qui dominent en polyculture.

L'*effet de complémentarité* inclut la différenciation de niche et la facilitation. La niche écologique d'une espèce, définie selon l'utilisation de la ressource par l'espèce (Mac Arthur et Levins 1967) repose sur la compétition interspécifique. Si le recouvrement des niches des espèces est important, les espèces sont redondantes (Walker 1992). Si les espèces utilisent des ressources différentes (ou une même ressource trophique mais dans des lieux ou à des moments différents), les espèces sont complémentaires (*différenciation de niches écologiques*). Lorsque les espèces sont redondantes, la perte d'une espèce peut être compensée par les autres espèces de la communauté, et la productivité ne dépend alors pas de la diversité. Lorsque les espèces sont complémentaires, une plus grande diversité peut être à l'origine d'une plus grande productivité (Tilman et al. 1997, Loreau 1998). La *facilitation* (effet positif d'une espèce sur une autre espèce) est un effet biotique courant dans les écosystèmes (Bertness et Callaway 1994, Bruno et al. 2003) et peut influencer fortement les processus fonctionnels comme la productivité (Mulder et al. 2001), en modifiant les paramètres abiotiques du biotope (température, pH) ou en apportant une ressource utile aux autres espèces (rétention de l'eau). La facilitation peut être un mécanisme expliquant l'effet positif de la diversité spécifique sur les processus fonctionnels ; il repose sur l'hypothèse selon laquelle les interactions positives sont majoritaires dans l'écosystème.

Il existe aussi, dans la littérature, une hypothèse idiosynchratique, selon laquelle

l'impact de la perte d'une espèce dépend de la composition de la communauté et de l'environnement (perturbation, fertilité); la nature de la relation entre diversité et fonctionnement est alors difficilement prévisible. Cette hypothèse est avancée quand la diversité spécifique est faible, chaque espèce ayant alors un effet important sur les processus fonctionnels (Hooper et al. 2005). Mais cette hypothèse ne prédit pas de tendance moyenne et les observations peuvent toujours être expliquées par des certains facteurs, spécifiques ou environnementaux.

Les différentes hypothèses expliquant la relation biodiversité - fonctionnement des écosystèmes ont fait l'objet d'un débat animé, en particulier sur l'impact relatif de la diversité par rapport à la contribution des facteurs abiotiques (Huston 1997, Wardle 2001). Les différents mécanismes présentés ci-dessus ne sont pas exclusifs et il est nécessaire de déterminer leur contribution relative dans la relation entre diversité et fonctionnement des écosystèmes (Loreau et Hector 2001). Les différents mécanismes expliquant la relation diversité - productivité dans les communautés végétales existent aussi dans les réseaux trophiques, mais dans les systèmes à plusieurs niveaux trophiques, les effets de la biodiversité sont modifiés par les interactions trophiques et les effets indirects, et l'effet de la diversité est alors plus complexe (Downing et Leibold 2002, Duffy et al. 2003, Thébault et Loreau 2003).

2.3.2 Interactions et productivité

Interactions trophiques et productivité Les études théoriques (Thébault et Loreau 2003, Ives et al. 2005) et expérimentales (Downing et Leibold 2002, Paine 2002, Duffy et al. 2003) sur des réseaux trophiques montrent que la relation diversité - productivité dans les réseaux trophiques peut être plus complexe que dans les communautés de producteurs primaires (un seul niveau trophique).

La productivité primaire dépend en effet de la quantité de ressources disponibles dans le milieu mais aussi des interactions trophiques, notamment du nombre de niveaux trophiques. Le modèle HSS (Hairston, Smith et Slobodkin 1960) prédit qu'une augmentation de la ressource a un impact différent selon le niveau trophique considéré et selon le nombre de niveaux trophiques. Dans un réseau à trois niveaux trophiques (voir le schéma de cascade trophique, figure 5), le contrôle exercé par un carnivore sur les herbivores favorise la croissance des producteurs primaires et ainsi une forte productivité primaire. Dans ce cas, les herbivores sont soumis à un contrôle par leur prédateur (contrôle top-down) tandis que les producteurs primaires et les carnivores (contrôle bottom-up) sont contrôlés par la ressource.

Dans les modèles de réseaux trophiques, le fort contrôle des proies par les pré-

dateurs est lié au choix d'interactions trophiques du type Lotka-Volterra. Dans des modèles de réseaux trophiques avec une autre réponse fonctionnelle, comme le modèle ratio-dépendant proposé par Arditi et Ginzburg (1989), l'augmentation de la ressource peut avoir un effet positif sur chaque niveau trophique, et dépendre peu du nombre de niveaux trophiques.

Diverses études sur des écosystèmes aquatiques et terrestres naturels ont montré la présence de cascades trophiques (Pace et al. 1999), et l'impact de l'apport en éléments nutritifs et de la pêche sur la productivité primaire (Micheli 1999). La force des cascades trophiques est influencée par l'existence d'omnivorie et de taux de consommation différents selon la comestibilité des proies (Hulot et al. 2000). Les interactions trophiques modifient donc fortement les effets de la diversité et de la disponibilité en nutriments sur la productivité.

L'effet de la connectance trophique sur la biomasse a été récemment étudié dans quelques modèles de réseaux trophiques : l'étude théorique de Thébault (2006), avec un modèle d'assemblage de réseau trophique incluant le recyclage de la matière, montre que la connectance trophique du pool d'espèces influence fortement la diversité et la biomasse dans la communauté locale.

Interactions non trophiques et productivité De nombreuses études expérimentales montrent que *les interactions non trophiques*, comme la *facilitation* (Mulder et al. 2001, Cardinale et al. 2002, Rixen et Mulder 2005), peuvent jouer un grand rôle dans le fonctionnement des écosystèmes. Ainsi, les expériences de Rixen et Mulder (2005) sur des communautés arctiques de mousses montrent que la diversité augmente la rétention d'eau via une augmentation de la facilitation, ce qui augmente la productivité. D'autres expériences montrent que *les effets indirects*, comme la *modification d'habitat* (Bertness et al. 1999, Bruno 2000, Mulder et al. 2001, Cardinale et al. 2002, Rixen et Mulder 2005), ont un fort impact sur le fonctionnement des écosystèmes. Ainsi, les études expérimentales de Bertness et al. (1999) sur des communautés intertidales rocheuses montrent que le couvert végétal formé par les algues diminue le stress physique (comme la température ou l'évaporation), et a ainsi des effets positifs sur le recrutement d'individus, la croissance et la survie, mais aussi des effets négatifs en augmentant la pression exercée par les consommateurs.

Les différents types d'interactions n'agissent pas isolément et sont présents simultanément dans les écosystèmes naturels, comme le montrent les expériences de Callaway et Walker (1997).

Très peu d'études théoriques s'intéressent au rôle des interactions non trophiques

dans la biomasse et la productivité des écosystèmes. La plupart des modèles utilisés sont focalisés sur un seul type d'interactions non trophiques et ne respectent pas la conservation de la matière; ce sont essentiellement des modèles de mutualisme (Ringel et al. 1996, Holland et al. 2002). Les travaux récents de Arditi et al. (2005) constituent une première avancée dans cette direction, en ajoutant des modifications d'interactions à un modèle de réseau trophique. Leur modèle prédit que la proportion de systèmes «super efficaces» augmente avec l'intensité des modifications d'interactions.

2.4 La relation entre diversité, interactions et stabilité

2.4.1 Diversité et stabilité

Le débat sur la relation entre diversité et stabilité est très ancien. C'est souvent l'effet de la complexité de la communauté (produit de la diversité et de la connectance) qui est étudié. Les observations d'Odum (1953) et Elton (1958) montrent que les communautés simples sont moins stables (oscillations de populations et susceptibilité aux invasions).

Les études théoriques de systèmes dynamiques, fondées notamment sur des équations de Lotka-Volterra (Gardner et Ashby 1970, May 1972, 1973) ont montré un effet négatif de la diversité sur la *stabilité locale de la communauté*. Mais l'effet de la diversité sur la stabilité dépend de la définition de la stabilité (Pimm 1984), des critères de stabilité choisis, et des modèles utilisés, modèles de compétition ou de réseaux trophiques (De Angelis 1975).

La relation entre diversité et *stabilité des propriétés de l'écosystème* a été étudiée à partir des années 1990 : on s'intéresse désormais à la stabilité des propriétés de l'écosystème (en mesurant la variabilité temporelle de la biomasse) plutôt qu'à la stabilité des communautés et de leurs populations (en mesurant la résilience ou la résistance après une perturbation). La majorité des études théoriques *sur des communautés végétales* montre un effet stabilisateur de la diversité sur les propriétés écosystémiques, s'expliquant par une *asynchronie de réponse* des espèces aux fluctuations de l'environnement (Hugues et Roughgarden 1998, Yachi et Loreau 1999, Ives et al. 1999, Lehman et Tilman 2000). L'*hypothèse d'assurance* (Yachi et Loreau 1999) associe à l'asynchronie de réponse le rôle de la compensation fonctionnelle entre les différentes espèces (diminution et augmentation des performances des différentes espèces selon leur tolérance à l'environnement). L'étude expérimentale de l'effet de la diversité sur la variabilité, la résistance et la résilience des propriétés

fonctionnelles est plus difficile du fait de la durée des expériences et de la corrélation entre plusieurs facteurs. Les travaux expérimentaux montrent des effets variés de la diversité sur la stabilité, souvent positifs (Dodd et al. 1994, Naem et Li 1997, Caldeira et al. 2005) mais parfois nuls (Petchey et al. 2002, Gonzales et Descamps-Julien 2004).

Quelques études montrent que la diversité peut avoir le même effet positif sur la stabilité *dans les réseaux trophiques* que dans les communautés végétales (Ives et al. 2000) lorsque l'effet déstabilisant des interactions interspécifiques est mineur devant l'effet stabilisant de la diversité dû à l'asynchronie de réponse des espèces aux fluctuations de l'environnement (Hughes et al 2002). Des modèles de réseaux trophiques développés par Thébault et Loreau (2005) montrent que la compétition indirecte entre plantes et la prédation peuvent modifier la relation diversité - stabilité, mesurée par le coefficient de variation de la biomasse de chaque niveau trophique (plantes et herbivores).

L'effet de la diversité sur la stabilité a aussi été étudié *dans des réseaux mutualistes*. Les expériences réalisées par Fontaine et al. (2006) ont montré que la diversité des pollinisateurs augmente la persistance des communautés de plantes, et que l'effet positif de la diversité des pollinisateurs sur la stabilité des communautés végétales peut s'expliquer par une *complémentarité* des groupes fonctionnels (morphologie des pièces buccales des pollinisateurs).

Un effet stabilisateur de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes n'est pas forcément contradictoire avec une effet déstabilisant de la diversité sur les populations : des modèles (Ives et al 1999, Lehman et Tilman 2000) montrent en effet que la variabilité de la biomasse totale de la communauté peut diminuer tandis que la variabilité de la biomasse de chaque population augmente.

Diversité et extinctions secondaires Quelques études théoriques s'intéressent à l'impact d'une perte primaire d'espèce sur les extinctions secondaires qu'elle provoque (cascade d'extinctions), dans des modèles de réseaux trophiques (Pimm 1980, Borrvall et al. 2000, Thébault et al. 2007). Ces modèles montrent que la diversité diminue le risque d'extinction en cascade dans des réseaux trophiques incluant la compétition intraspécifique (Borrvall et al. 2000, Thébault et al. 2007), tandis qu'elle l'augmente en l'absence de compétition intraspécifique (Pimm 1980, Thébault et al. 2007).

2.4.2 Interactions et stabilité

Le choix d'interactions trophiques du type Lotka-Volterra dans des modèles proie - prédateur conduit à des dynamiques cycliques et ainsi une déstabilisation des populations (Inchausti et Ginzburg 2002). Le choix d'autres réponses fonctionnelles ou l'ajout d'autres interactions comme la compétition interspécifique peut modifier ces effets.

La relation entre *connectance du réseau* et stabilité fait l'objet du même débat que la relation entre diversité et stabilité. Selon la proposition de Mac Arthur (1955), la connectance stabiliserait le réseau trophique, les consommateurs généralistes étant moins affectés par une perturbation que les consommateurs spécialistes. Mais des modèles théoriques, du type Lotka-Volterra généralisé, prédisent un effet négatif de la connectance sur la stabilité locale (May 1972, 1973) ou la stabilité après suppression d'une espèce dans un réseau trophique (Pimm 1980b). L'impact de la longueur de la chaîne trophique (Pimm et Lawton 1977) et de l'omnivorie (Pimm et Lawton 1978) est également encore débattu. Des études théoriques récentes montrent que la complexité peut augmenter la stabilité, dans des modèles de compétition purs (Rozdilsky et Stone 2001) ou de réseau trophique (Fussmann et Heber 2002).

La relation entre *distribution des forces d'interactions* et stabilité a été étudiée dans des réseaux trophiques. Des analyses de réseaux trophiques réels montrent que les réseaux trophiques naturels sont caractérisés par une majorité d'interactions de faible intensité et un petit nombre d'interactions de forte intensité (Neutel et al. 2002). Des études empiriques (Neutel et al. 2002) et théoriques (McCann 1998) ont montré qu'une grande proportion d'interactions faibles peut stabiliser la communauté, en tamponnant les oscillations des populations de consommateurs et de ressources, diminuant ainsi la probabilité d'extinctions. Ces études hors équilibre montrent la nécessité d'une compensation des interactions fortes déstabilisatrices par les interactions faibles. Les études à l'équilibre (May 1972, 1973, Jansen et Kokkoris 2003) prédisent un effet stabilisateur des forces d'interactions faibles en moyenne. Jansen et Kokkoris (2003) ont montré que l'effet des interactions faibles dépend de leur effet sur la moyenne et la variance de la matrice d'interactions. Leur étude montre que la stabilité locale dépend de la *moyenne et de la variance des coefficients d'interactions* interspécifiques, et que cet effet des forces d'interactions pourrait expliquer pourquoi la stabilité peut augmenter ou diminuer avec la complexité.

L'effet des interactions sur la stabilité dépend donc non seulement de la connec-

tance du réseau mais aussi de l'intensité (moyenne, variance, distribution de fréquences) des interactions.

Interactions et extinctions secondaires La diversité des proies peut augmenter la diversité des consommateurs, notamment par diminution de la variabilité temporelle de la biomasse des proies (hypothèse montrée expérimentalement dans des microcosmes aquatiques : Petchey 2000). Inversement, la présence de consommateurs peut affecter la diversité des proies. Les consommateurs peuvent diminuer la diversité des proies en augmentant leur mortalité ou diminuant leur reproduction, en particulier lorsque la productivité de l'écosystème est faible. Les consommateurs peuvent augmenter la diversité des proies, en favorisant la coexistence de plusieurs espèces de proies par prédation clé de voûte (Paine 1966, Leibold 1996), en particulier lorsque la productivité est forte : les consommateurs peuvent empêcher l'exclusion compétitive des proies si leur taux de consommation est plus fort sur les proies les plus compétitives (figure 14). L'extinction du prédateur peut alors conduire à l'extinction secondaire de la proie la moins compétitive. Dans une cascade à trois niveaux trophiques (figure 14), l'extinction du consommateur secondaire peut conduire au déclin du producteur primaire, du fait de la coopération indirecte entre ces deux niveaux trophiques (Paine 1966). Ainsi, le déclin des populations de loutre de mer sur la côte californienne a entraîné un déclin des populations d'algues (laminaires) par augmentation de la pression d'herbivorie des oursins (Erstes et Palmisano 1974).

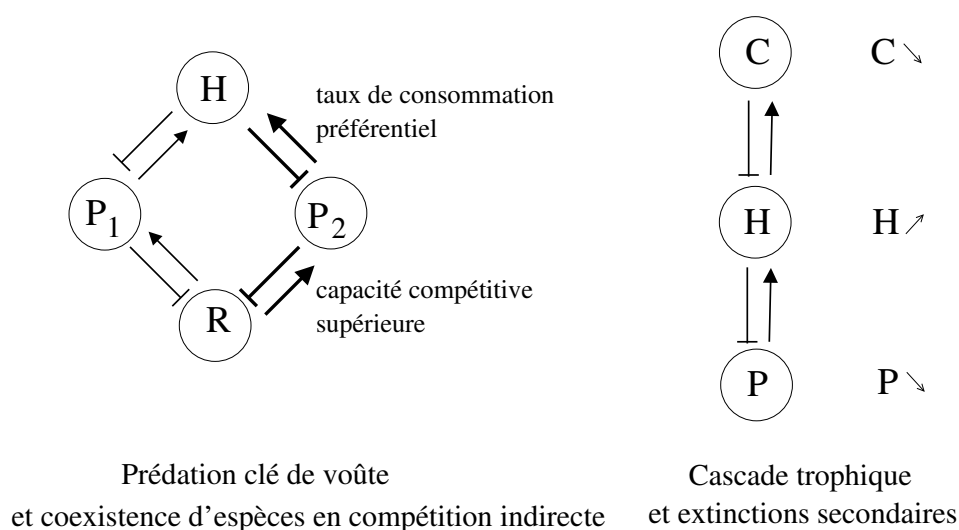


Figure 14 : Interactions et extinctions secondaires
(C :carnivore, H :herbivore, P :plante, R :ressource)

Les interactions interspécifiques, en particulier les interactions trophiques, interviennent donc dans la coexistence des espèces, et donc la diversité spécifique de la communauté. Les interactions directes entre espèces et les effets indirects peuvent ainsi être responsables d'*extinctions secondaires*, extinctions d'espèces provoquées par la perte primaire d'une espèce. L'extinction d'une espèce dans un réseau d'interactions peut conduire à une *cascade d'extinctions* secondaires, et modifier alors la structure de l'écosystème.

L'effet de la connectance trophique sur les extinctions secondaires suite à une perte primaire d'espèce a été étudié dans des réseaux trophiques. Des modèles de réseaux trophiques montrent que la connectance peut diminuer le nombre d'extinctions en cascade à la suite d'une perte primaire lorsque la compétition intraspécifique est incluse dans le modèle (Eklöf and Ebenman 2006, Thébault et al. 2007), ou l'augmenter en l'absence de compétition intraspécifique (Pimm 1980, Thébault et al. 2007). Une étude sur des réseaux trophiques expérimentaux (Dunne et al. 2002) a montré un effet négatif de la connectance sur le nombre d'extinctions secondaires.

2.5 La relation entre diversité, interactions et invasions

Diversité et invasions La relation entre diversité et *résistance des écosystèmes aux invasions* a été principalement étudiée dans des communautés végétales. Un très grand nombre d'études expérimentales montrent une relation positive entre diversité et résistance aux invasions (relation négative entre diversité et invasibilité, mesurée par le nombre d'espèces invasives) ; ces expériences sont menées à une échelle locale et contrôlent tous les facteurs extrinsèques (Knops et al. 1999, Naeem et al. 2000, Hector et al. 2001, Kennedy et al. 2002, Fargione et al. 2003, Seabloom et al. 2003). Inversement, les études expérimentales ou empiriques menées à une échelle régionale peuvent montrer une relation positive ou négative entre diversité et résistance aux invasions (Robinson et al. 1995, Wiser et al. 1998, Stohlgren et al. 1999), à cause de la covariation de facteurs extrinsèques tels que la capacité compétitive des espèces du pool (Wardle 2001), la disponibilité en ressource (Byers et Noonburg 2003) ou les perturbations (Levine et D'Antonio 1999). Très peu d'études expérimentales se sont intéressées aux mécanismes de résistance aux invasions dans des réseaux trophiques (France et Duffy 2006) ; l'étude de France et Duffy (2006) montre un effet positif de la diversité des consommateurs sur la résistance aux invasions dans des réseaux trophiques.

La plupart des études théoriques sur les invasions reposent sur des modèles considérant un seul type d'interactions interspécifiques, des modèles de communautés

compétitives (Ginzburg et al. 1988, Case 1990, Akçakaya et Ginzburg 1991, Kokkoris et al. 1999, Moore et al. 2001, Byers et Noonburg 2003) ou des modèles de réseaux trophiques (Law and Morton 1996, Morton and Law 1997, Steiner and Leibold 2004, Virgo et al. 2006), ainsi que des modèles de communautés compétitives (Moore et al. 2001). Les modèles de compétition peuvent montrer une relation diversité - résistance aux invasions positive (Case 1990, Byers et Noonburg 2003) ou négative (Byers et Noonburg 2003), et les modèles de réseaux trophiques montrent généralement une relation positive (Law et Morton 1996).

Si l'effet de la diversité sur la résistance aux invasions a été très étudié, son effet sur la *robustesse vis-à-vis des extinctions provoquées par les invasions* a été peu étudié, que ce soit par une approche empirique (Pfisterer et al. 2004), expérimentale ou théorique (Case 1990 : modèle de communauté compétitive avec un petit nombre d'espèces).

Interactions et invasions Malgré la reconnaissance croissante de l'importance des interactions non trophiques et des effets indirects indirects dans le fonctionnement des écosystème, *l'effet des interactions sur la résistance aux invasions* a été peu étudié. Bruno et al. (2003) soulignent la nécessité de comprendre le rôle des interactions non trophiques et des effets indirects dans la résistance aux invasions, ainsi que les mécanismes impliqués. Les expériences de Naeem et al. (2000) réalisées sur des communautés végétales mettent en évidence le rôle de la compétition indirecte par exploitation des ressources dans la résistance aux invasions.

Quelques études théoriques se sont intéressées à l'effet de l'intensité de la compétition, dans des modèles de communautés compétitives, sur la résistance aux invasions. Case (1990) a montré un effet positif de l'intensité de la compétition interspécifique sur la résistance aux invasions dans un modèle à 4 espèces, tandis que Kokkoris et al. (1999) ont montré que les communautés résistantes aux invasions ont des coefficients de compétition faibles. Wilson et al. (2003) ont montré avec un modèle de type Lotka-Volterra généralisé que la diversité spécifique empêche les invasions lorsque les interactions sont faibles mais les facilite les invasions lorsque les interactions sont fortes.

Le rôle des interactions dans les impacts écologiques des invasions (nombre d'extinctions provoquées par les invasions) a peu été étudié. L'étude expérimentale de Petren et Case (1996) par exemple, montre que le déclin du gecko natif *Lepidodactylus lugubris* dû au gecko *Hemifactylus frenatus* qui envahit les régions urbaines du Pacifique, s'explique par une meilleure capacité de l'espèce exotique à exploiter les ressources trophiques (compétition par exploitation).

Principales hypothèses et mécanismes Plusieurs hypothèses sont proposées pour expliquer la relation entre diversité et résistance aux invasions (Wardle et al. 2001).

Une première hypothèse est *l'effet de sélection ou effet d'échantillonnage*. La diversité du pool augmente la probabilité d'inclure des espèces très compétitives dans la communauté ou des espèces ayant des traits similaires à ceux de l'espèce invasive, et ainsi la probabilité d'élimination des espèces invasives par exclusion compétitive (Wardle 2001). La diversité peut également augmenter la probabilité d'inclure des ennemis naturels de l'espèce invasive (Tilman 1999). Cette hypothèse a été validée par des expériences sur des communautés végétales (Crawley et al. 1999).

Une deuxième hypothèse est *l'effet de complémentarité dans l'utilisation de la ressource*, ou hypothèse de la niche écologique (Elton 1958, Tilman 1999). Lorsque le nombre d'espèces augmente, la proportion de ressources utilisées augmente si les espèces sont complémentaires (occupation de toutes les niches), et ainsi la disponibilité en ressources pour l'espèce introduite diminue (absence de niche vacante), ce qui diminue sa probabilité d'établissement. Cette hypothèse a été validée expérimentalement sur des communautés de plantes (Fargione et al. 2003). Une espèce aux caractéristiques biologiques très différentes des espèces autochtones pourrait ainsi avoir plus de chances de succès, en occupant une niche vacante, mais les espèces introduites ont souvent des caractéristiques similaires à celles des espèces locales (Levine et D'Antonio 1999).

On retrouve ici les deux principales hypothèses expliquant la relation positive entre diversité et productivité. Ces deux hypothèses ne sont pas exclusives, et d'autres mécanismes peuvent intervenir, de manière parallèle ou opposée aux deux mécanismes présentés ci-dessus. Par exemple, la diversité peut diminuer la résistance aux invasions en augmentant la disponibilité en ressources (Prieur-Richard et al. 2002).

L'observation paradoxale d'une relation diversité - invasibilité positive à l'échelle régionale (et négative à l'échelle locale) peut s'expliquer par une hétérogénéité spatiale des ressources. Byers et Noonburg (2003) montrent en effet à l'aide d'un modèle de communauté compétitive que la relation diversité - invasibilité est négative à l'échelle locale, et devient positive à l'échelle globale du fait d'une augmentation des ressources disponibles (échelle-dépendance de la relation diversité - invasibilité). Une étude fondée sur la théorie stochastique de la niche (Tilman 2004), selon laquelle une espèce invasive s'établit seulement si les propagules survivent à la mortalité stochas-

tique, montre que la faible invasibilité des communautés à forte diversité spécifique s'explique par les faibles niveaux de ressources rencontrés dans ces communautés, et que dans des régions diversifiées (échelle régionale), un grand pool d'espèces pourrait être insuffisant pour exploiter l'hétérogénéité des régions si l'hétérogénéité spatiale est forte.

La détection d'un effet de complémentarité d'utilisation de la ressource dominant par rapport à l'effet de sélection nécessite un schéma expérimental incluant des parcelles de monocultures de chacune des espèces présentes dans le pool d'espèces (Wardle et al. 2001). Des communautés d'espèces mélangées résistent mieux aux invasions que n'importe quelle espèce seule (phénomène appelé «transgressing overyielding»), ce qui est un argument en faveur d'une résistance liée à des interactions parmi les espèces résidentes (effet de complémentarité) plutôt qu'un effet de sélection. Mais le «transgressing overyielding» est une mesure très restrictive de la complémentarité entre espèces. Dans la mesure où les communautés résistantes diminuent la biomasse et la productivité des espèces introduites, la compétition par exploitation des ressources (effet de sélection) contribue également à l'effet positif de la diversité sur la résistance aux invasions.

2.6 La relation entre diversité, interactions et services écolologiques

Des études expérimentales montrent que la diversité est à l'origine de nombreux bénéfices pour les sociétés humaines. La diversité des espèces d'insectes pollinisateurs, par exemple, a un impact positif sur la pollinisation des fleurs et ainsi sur la fructification. Des études empiriques ont montré en effet que la fructification des plants de café en Indonésie est plus importante lorsque la diversité des communautés de pollinisateurs à proximité des fermes est plus grande (Klein et al. 2003).

La diversité peut également avoir un impact positif sur la lutte contre des ravageurs (insectes nuisibles par exemple) ou limiter la propagation de maladies. Des expériences menées en champ dans le Wisconsin ont par exemple montré que la diversité des prédateurs et des parasitoïdes du puceron vert du pois entraîne une diminution de la densité du puceron et ainsi une augmentation des rendements de luzerne (Cardinale et al. 2003). Une étude théorique basée sur un modèle probabiliste (Ostfeld et LoGiudice 2003) montre que le risque d'infection humaine de la maladie de Lyme (transmise par les tiques) diminue avec la diversité des hôtes secondaires (rongeurs, daim).

La diversité spécifique et les interactions entre espèces sont ainsi à l'origine de biens (productivité) et de services (pollinisation, lutte biologique) écologiques nombreux et variés.

2.7 Bilan de l'étude des relations structure - fonctionnement

La relation entre diversité et biomasse ou productivité a été étudiée principalement dans des communautés végétales et des réseaux trophiques, de manière expérimentale ou théorique. Malgré une reconnaissance croissante de l'importance des interactions non trophiques, en particulier les interactions positives (Rixen et Mulder 2005), et des effets indirects (Bertness et al. 1999) dans les écosystèmes naturels, leurs effets sur le fonctionnement des écosystèmes sont très peu étudiés.

Le rôle de la diversité sur la résistance aux invasions a principalement été étudié à l'aide de modèles de réseaux trophiques ou de communautés compétitives et par des expériences sur des communautés végétales et des réseaux trophiques. Mais le rôle des interactions sur la résistance aux invasions (Case 1990, Kokkoris 1999) et l'effet de la diversité (Case 1990, Pfisterer 2004) et des interactions sur le nombre d'extinctions provoquées par les invasions est très peu connu.

Il est ainsi nécessaire de prendre en considération les interactions non trophiques en écologie théorique (Borer et al. 2002, Bruno et al. 2003, Berlow et al. 2004). La prise en compte des effets non trophiques doit permettre d'étudier le fonctionnement d'écosystèmes incluant les différents types d'interactions entre espèces, et l'impact des effets non trophiques sur les processus fonctionnels, tels que la production ou la résistance aux invasions.

3 Objectifs : construire un modèle de réseau d'interactions afin d'étudier son fonctionnement, notamment sa réponse aux invasions biologiques

Le travail présenté dans cette thèse s'inscrit dans le cadre de l'étude de la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes. La biodiversité a un fort impact sur le fonctionnement des écosystèmes ; elle assure des services écologiques tels que la résistance aux invasions biologiques. Les invasions biologiques, problème actuel majeur, peuvent provoquer des pertes de biodiversité et ainsi de services écologiques. Le développement d'un cadre théorique sur le comportement des écosystèmes vis-à-vis des invasions est nécessaire pour tester l'hypothèse de la biodiversité et des interactions interspécifiques comme barrière aux invasions, expliquer et prédire l'impact des invasions sur le fonctionnement des écosystèmes.

Comme nous l'avons vu, les études théoriques portant sur la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes ont été réalisées à l'aide de systèmes simples et spécifiques (communautés végétales, réseaux trophiques, communautés compétitives), et dont la plupart ne respectent pas les contraintes de bilans de masse et d'énergie. Bien que l'importance des interactions non trophiques soit de plus en plus reconnue, leurs impacts sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes et les mécanismes impliqués sont peu connus. Comment les interactions non trophiques affectent-elles la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes ? Comment les écosystèmes complets incluant tous les types d'interactions répondent-ils aux invasions biologiques ?

L'objectif de cette étude est de construire un modèle complexe général d'écosystème afin d'étudier la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes, et en particulier le comportement des écosystèmes vis-à-vis des invasions biologiques.

Cette étude suit la démarche suivante :

1. Construire un modèle d'assemblage de réseau d'interactions complet qui inclut tous les types d'interactions interspécifiques et qui respecte le principe de conservation de la matière, en introduisant dans un modèle de réseau trophique des interactions non trophiques.
2. À partir de ce modèle de réseau d'interactions, examiner les propriétés qui émergent de l'assemblage de la communauté, afin d'étudier la relation entre structure (diversité spécifique, interactions) et fonctionnement (biomasse, productivité) dans des écosystèmes complets. Cette étude permettra notamment

de généraliser les théories existantes sur la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, en étudiant cette relation dans des réseaux d'interactions complets.

3. Appliquer ce modèle de réseau d'interactions à l'étude des invasions biologiques, afin de déterminer les facteurs écologiques qui influencent la susceptibilité des écosystèmes aux invasions (résistance) et les impacts des invasions sur l'organisation (extinction d'espèces) et le fonctionnement des écosystèmes.

3.1 Comment construire un réseau d'interactions respectant la conservation de la matière ?

L'objectif premier est de construire un modèle qui inclut tous les types d'interactions et qui respecte les bilans de matière. En effet, la plupart des modèles utilisés dans les études des relations entre structure et fonctionnement des écosystèmes ne considèrent qu'un type d'interaction interspécifique : réseaux trophiques (Thébault et Loreau 2003, Ives et al. 2005, Law et Morton 1996, Steiner et Leibold 2004, Thébault et al. 2007), réseaux mutualistes (Ringel et al. 1996, Holland et al. 2002), communautés compétitives (Case 1990). De plus, excepté certains modèles de réseaux trophiques qui incluent le recyclage de la matière (Thébault et Loreau 2003), la plupart de ces modèles ne respectent pas la conservation de la matière (Ringel et al. 1996).

Respecter le principe de conservation de la matière. L'idée est d'introduire des interactions non trophiques dans un modèle de réseau trophique développé par Thébault et Loreau (2003). Ce modèle à trois niveaux trophiques est un modèle dynamique d'équations différentielles couplées à compartiments, avec compétition des plantes pour un nutriment limitant, et recyclage de la matière.

Le choix d'un modèle d'assemblage, dans cette thèse, permet d'étudier la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes par une approche dynamique plus réaliste qu'une étude analytique de cas particuliers à l'équilibre (cas de l'étude de Thébault et Loreau, 2003), comme le recommandent Loreau et al. (2001). Les espèces sont tirées au hasard dans un pool d'espèces définies par leurs caractéristiques biologiques (taux de mortalité, taux de prédation...) et introduites dans la communauté locale. Le modèle doit respecter la conservation de la matière lors des introductions d'espèces et des extinctions d'espèces ; lorsque la biomasse d'une espèce passe en dessous du seuil correspondant à l'extinction, cette masse est ajoutée

à celle du pool régional du sol. Inversement, lorsqu'une espèce est introduite, la biomasse introduite est déduite de la masse du pool régional du sol.

Le modèle doit également respecter la conservation du volume du sol, lors des extinctions et des introductions d'espèces de plantes. Les nutriments diffusent selon la loi de Fick dans le sol, qui est compartimenté (zones locales d'absorption et pool régional de sol). Le volume V_i de la zone locale d'une espèce i de plante éteinte est transféré au volume V_R du pool régional du sol, et le volume attribué à la zone locale d'une espèce de plante introduite est déduit du volume du pool régional du sol. On a alors $V_{\text{sol}} = V_R + \sum_{i=1}^S V_i = \text{Constante}$. Dans ce cas, $\sum_{i=1}^S V_i$ augmente avec le nombre d'espèces de plantes, ce qui signifie que les espèces de plantes sont complémentaires (dans le cas d'espèces redondantes, $\sum_{i=1}^S V_i = \text{Constante}$). Le choix d'une complémentarité des espèces est justifié par des études à la fois théoriques (Loreau 1998) et empiriques (Loreau and Hector 2001).

Ce modèle d'assemblage de réseau trophique respecte ainsi le principe de conservation de la matière ; il s'agit maintenant d'ajouter des interactions non trophiques respectant également les bilans de masse et d'énergie.

Les modifications d'interactions, un outil pour introduire les interactions non trophiques au sein d'un réseau trophique. La complexification du modèle de réseau trophique, en introduisant d'autres types d'interactions interspécifiques telles que le mutualisme et la compétition, doit respecter la conservation de la matière. En introduisant des *modifications d'interactions* dans un réseau trophique, on permet à toute espèce z du réseau de modifier une interaction trophique entre deux espèces x et y (ressource et consommateur). La modification de l'interaction trophique entre les espèces x et y entraîne une augmentation ou une diminution du taux de croissance de l'espèce x et de celui de l'espèce y . La modification, par l'espèce z , d'une interaction trophique entre l'espèce x et une autre espèce est donc à l'origine d'un *effet spécifique* de l'espèce z sur l'espèce x (effet positif, négatif ou nul). Les modifications d'interactions, en augmentant ou diminuant les flux de matière entre ressources et consommateurs, permettent donc d'introduire des interactions non trophiques tout en respectant la *conservation de la matière*.

Toute espèce z peut potentiellement modifier une interaction trophique donnée, avec une probabilité appelée *connectance non trophique* (connectance des modifications d'interactions). L'interaction trophique entre deux espèces x et y peut être modifiée par n'importe quelle espèce z du système, selon une intensité de modifica-

tion d'interaction m_{xyz} et la biomasse X_z de l'espèce z .

La fonction qui décrit les effets non trophiques doit respecter plusieurs conditions :

- une fonction croissante des intensités de modification m_{xyz}
- une fonction croissante des biomasses X_z ;
- pas de modification d'interaction si $m_{xyz} = 0$ ou $X_z = 0$;
- une fonction strictement positive, afin que le flux de matière entre ressource et consommateur ne soit pas inversé.

Le coefficient trophique a_{xy} (taux de prédation) de l'interaction trophique entre deux espèces x et y est multiplié par un *coefficient non trophique* μ_{xy} dépendant de toutes les espèces du réseau. $a_{xy} \mu_{xy}$ est alors le taux de consommation réalisé, a_{xy} correspondant au taux de consommation potentiel en l'absence de modifications d'interactions.

Dans une première étude, j'utilisais une fonction non trophique μ_{xy} du type :

$$a_{xy} \times \mu_{xy} = a_{xy} \times \sum_{z=1}^n 1 + m_{xyz} X_z$$

Mais cette fonction impliquait de choisir des modifications d'interactions d'intensité positive ($m_{xyz} \geq 0$). La possibilité pour m_{xyz} d'être positif ou négatif (ou nul), et donc la possibilité pour chaque espèce d'augmenter ou de diminuer le flux trophique entre deux espèces (ou de ne pas avoir d'effet), ajoute une contrainte supplémentaire pour le choix de la fonction qui décrit les effets non trophiques. Une fonction exponentielle de l'intensité de modification satisfait cette condition supplémentaire tout en satisfaisant les autres conditions. Des études préliminaires durant cette thèse ont montré qu'une fonction exponentielle de la biomasse des espèces est trop forte et peut déstabiliser le système, ce qui implique un choix de dépendance linéaire de la biomasse des espèces. J'ai ainsi déterminé la fonction μ_{xy} qui respecte l'ensemble des conditions imposées :

$$\begin{aligned} a_{xy} \times \mu_{xy} &= a_{xy} \times e^{\sum_{z=1}^n m_{xyz} \log(1 + X_z)} \\ &= a_{xy} \times \prod_{z=1}^n (1 + X_z)^{m_{xyz}} \end{aligned}$$

Si $m_{xyz} = 0$ ou $X_z = 0$, $e^{m_{xyz} \log(1 + X_z)} = 1$ et l'espèce z n'a pas d'effet sur le flux trophique entre les espèces x et y (le taux de consommation réalisé $a_{xy} \mu_{xy}$ est égal au taux de consommation potentiel a_{xy}). Si $m_{xyz} > 0$ et $X_z > 0$, le coefficient

trophique a_{xy} est multiplié par un coefficient non trophique plus grand que 1. Si $m_{xyz} < 0$ et $X_z > 0$, le coefficient trophique a_{xy} est divisé par un coefficient non trophique plus grand que 1. Il s'agit ainsi d'une fonction symétrique pour μ_{xy} par rapport à 1, liée à la possibilité pour m_{xyz} d'être positif ou négatif (symétrie des m_{xyz} par rapport à 0).

Le modèle permet de faire varier la proportion des modifications d'interactions réalisées parmi toutes les modifications d'interactions possibles, en manipulant la connectance non trophique. L'intensité des modifications d'interactions m_{xyz} est comprise entre une borne supérieure appelée *intensité non trophique maximale* et une borne inférieure correspondant à son opposé. En manipulant l'intensité non trophique maximale, il est ainsi possible de faire varier l'étendue de la gamme de valeurs des m_{xyz} . On peut ainsi tester l'impact de la force et de la prévalence des effets non trophiques sur des processus fonctionnels de l'écosystème.

Modéliser tous les types d'interactions. En permettant à chaque espèce de modifier l'interaction trophique entre deux espèces du système, on autorise chaque espèce à modifier le taux de croissance de n'importe quelle autre espèce de l'écosystème, ce qui permet la présence de tous les types d'interactions au sein de l'écosystème (figure 15).

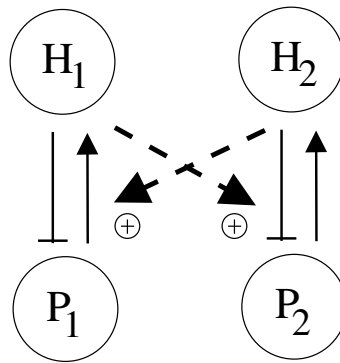


Figure 15 : Modélisation du mutualisme via des modifications d'interactions
(cas de deux espèces d'herbivores augmentant chacune le flux de ressource de l'autre espèce d'herbivore)

Le signe et l'intensité de l'effet d'une espèce j sur l'espèce i sont déterminés par le calcul de la dérivée partielle du taux de croissance de l'espèce i par rapport à la biomasse de l'espèce j . Les interactions interspécifiques sont caractérisées par le

signe et l'intensité de chacun des deux effets spécifiques établis entre les deux espèces (figure 16) :

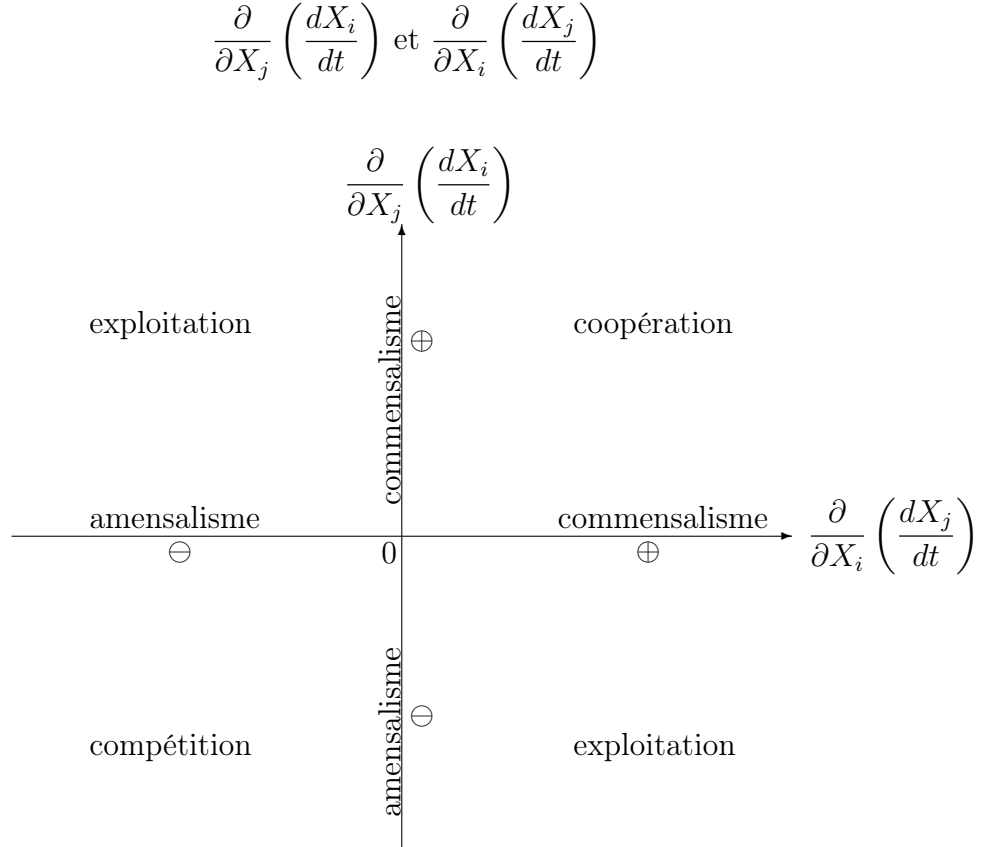


Figure 16 : Intensité des effets spécifiques et interactions interspécifiques

Chaque espèce pouvant également modifier les interactions entre elle-même et ses ressources, ou ses consommateurs, chaque espèce peut modifier son propre taux de croissance, ce qui permet d'inclure des interactions intraspécifiques (compétition intraspécifique si $m_{xxx} < 0$ et coopération intraspécifique si $m_{xxx} > 0$), et ainsi une régulation densité-dépendante des populations.

Ce modèle de réseau d'interactions inclut donc tous les types d'interactions interspécifiques et les interactions intraspécifiques.

Modéliser des introductions d'espèces. Le processus d'assemblage implique une succession d'introductions et d'extinctions d'espèces. Dans certains modèles d'assemblage de communautés (Ginzburg et al. 1988, Case 1990, Law and Morton 1996, Kokkoris 1999), une espèce n'est introduite que lorsque la communauté a atteint un nouvel état d'équilibre. Dans le modèle de réseau d'interactions construit

ici, les espèces tirées au hasard dans le pool d'espèces sont introduites régulièrement dans la communauté, ce qui est une méthode plus réaliste dans la mesure où les invasions biologiques se produisent souvent lors de perturbations. Est considérée comme invasive toute espèce introduite qui réussit à s'établir dans la communauté, quelles que soient ses caractéristiques biologiques (selon la définition classiquement utilisée dans les études théoriques), les espèces introduites ont en effet souvent des caractéristiques biologiques similaires aux espèces autochtones.

3.2 Quelles sont les relations entre structure et fonctionnement, et invasions biologiques, dans des réseaux d'interactions complets ?

La construction d'un modèle de réseau d'interactions complet permet de généraliser les théories existantes sur la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, notamment les relations diversité - productivité et diversité - invasi-bilité. Cette approche théorique permet de déterminer le rôle des interactions non trophiques dans les processus fonctionnels de l'écosystème. Le modèle d'assemblage de réseau d'interactions est également appliqué à l'étude des invasions biologiques, de leurs impacts écologiques, et des facteurs de susceptibilité des écosystèmes aux invasions biologiques.

Y a-t-il des relations entre diversité et interactions dans des réseaux d'interactions ? Les études réalisées sur des réseaux trophiques ont montré l'existence de relations entre la diversité spécifique et les propriétés des réseaux trophiques.

Dans cette thèse sont examinées les relations entre diversité et interactions dans des réseaux d'interactions :

- l'impact de la richesse spécifique du pool d'espèces sur la connectance du réseau d'interaction et sur la force moyenne des interactions ;
- l'impact de la connectance non trophique et de l'intensité non trophique sur le nombre d'espèces dans la communauté.

Cette étude permet d'établir une relation entre deux facteurs d'organisation des écosystèmes : la diversité spécifique et les interactions interspécifiques, caractérisées par leur force et leur prévalence.

Quelle est la relation entre diversité et productivité dans des réseaux d'interactions complets ? Nous avons vu que la relation entre diversité et produc-

tivité a été principalement étudiée dans des communautés végétales ou des réseaux trophiques, que ce soit par des études expérimentales ou théoriques. Les interactions trophiques sont le seul type d'interaction interspécifique directe considérée dans ces études ; la compétition par exploitation d'une ressource commune est une interaction indirecte liée à l'interaction trophique entre ressource et consommateur. Le modèle de réseau complet permet de comparer la relation diversité - productivité dans un réseau trophique (en l'absence de modifications d'interactions) et un réseau d'interactions.

Quels sont les effets des interactions non trophiques sur la biomasse et la productivité ? L'effet des interactions non trophiques est ici étudié en manipulant la connectance et l'intensité des modifications d'interactions, appelées connectance non trophique et intensité non trophique. Cette étude s'intéresse à l'impact de ces effets non trophiques sur la biomasse de la communauté et la biomasse et la production de chaque niveau trophique (figure 17).

Quels sont les impacts des introductions d'espèces sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes ? Dans cette étude, les introductions d'espèces sont caractérisées par la période d'introduction. Les impacts écologiques des introductions d'espèces sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes (figure 17) sont mesurés au travers des effets de la fréquence d'introduction d'espèces sur :

- la richesse spécifique ainsi que le nombre d'extinctions d'espèces résidentes provoquées par les introductions, dans la communauté et à chaque niveau trophique ;
- la biomasse et la productivité.

Quels facteurs écologiques favorisent la résistance des écosystèmes aux invasions ? La résistance aux invasions est ici mesurée par la probabilité d'échec des introductions d'espèces (l'invasibilité étant la probabilité de succès). La relation diversité - invasibilité a été étudiée dans des systèmes à un seul type d'interactions interspécifiques. Quelle est la forme de la relation entre diversité et invasibilité dans un réseau d'interactions ? Cette étude vise à déterminer les effets de la richesse spécifique et des interactions non trophiques (caractérisées par la connectance et l'intensité non trophiques) sur la résistance aux invasions dans des réseaux d'interactions complets (figure 17).

Quels facteurs écologiques limitent les impacts des invasions sur les extinctions d'espèces ? Peu d'études théoriques s'intéressent aux impacts écologiques des introductions d'espèces et aux facteurs modulant ces impacts (Case 1990), alors qu'un certain nombre d'études sur des modèles de réseaux trophiques évaluent l'effet de la diversité ou de la connectance trophique sur le nombre d'extinctions secondaires suite à une perte primaire d'espèce. Quels sont les effets de la richesse spécifique et des interactions non trophiques sur le nombre d'extinctions provoquées par des introductions d'espèces ?

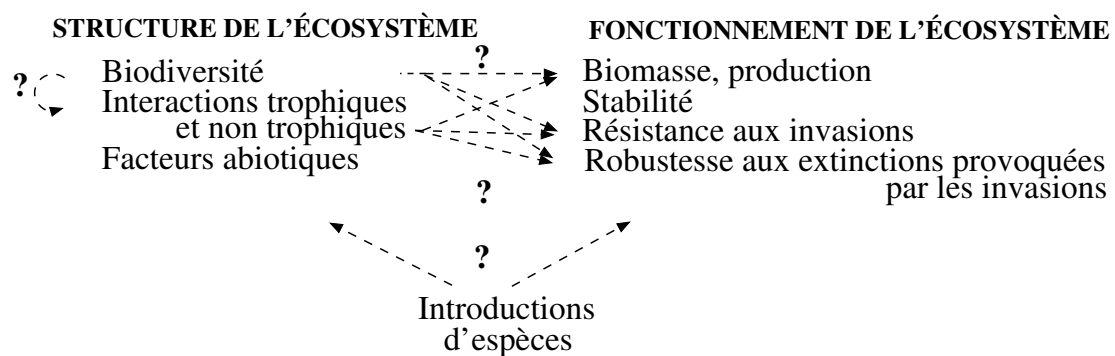


Figure 17 : Relations entre structure et fonctionnement des écosystèmes, étudiées dans cette thèse avec un modèle de réseau d'interactions complet

Les programmes informatiques que j'ai écrits dans cette thèse utilisent le langage C++ (avec utilisation de la librairie GSL : GNU Scientific Library).

4 Principaux résultats : interactions non trophiques, invasions biologiques et relation structure - fonctionnement des écosystèmes

La construction d'un modèle de réseau d'interactions, incluant tous les types d'interactions entre espèces et respectant les bilans de masse et d'énergie, permet d'étudier les relations entre structure et fonctionnement dans des écosystèmes complets. Ce modèle d'assemblage de réseau d'interactions, présenté dans le chapitre 1, permet d'étudier la relation entre biodiversité, interactions interspécifiques et fonctionnement des écosystèmes en manipulant la richesse spécifique, la connectance et l'intensité non trophiques. Ce premier travail a permis de mettre en évidence le rôle clé des interactions non trophiques dans le fonctionnement des écosystèmes, en particulier leur effet sur la relation entre diversité et productivité, et leur impact à la fois sur les facteurs d'organisation (diversité, structure du réseau d'interactions) et les processus fonctionnels (biomasse, productivité). Ce chapitre met également en évidence une relation de dépendance entre deux caractéristiques structurales des écosystèmes, la diversité spécifique et les interactions interspécifiques, montrant qu'il existe une diversité-dépendance des interactions interspécifiques. Cette étude souligne ainsi la nécessité de prendre en compte les interactions non trophiques dans les approches théoriques et expérimentales de la relation biodiversité - fonctionnement des écosystèmes.

Le modèle de réseau d'interactions complet a ensuite été appliqué à l'étude des invasions biologiques, des facteurs conditionnant leur succès et de leurs impacts sur les écosystèmes (chapitre 2). Dans ce modèle, la fréquence des introductions d'espèces peut être manipulée, indépendamment des facteurs d'organisation de l'écosystème (diversité, interactions non trophiques), et le devenir de chaque introduction d'espèce (succès ou échec) ainsi que les extinctions d'espèces provoquées par chaque introduction sont également pris en compte. Cette étude permet de dégager les facteurs écologiques favorisant la résistance des écosystèmes aux invasions et les facteurs limitant les extinctions d'espèces provoquées par les introductions, ainsi que l'impact des introductions d'espèces sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes.

La thèse s'appuie ainsi sur deux chapitres, dont je présente ici les principaux résultats.

4.1 Interactions non trophiques, biodiversité et fonctionnement des écosystèmes : un modèle de réseau d'interactions

(À partir de l'article : Goudard and Loreau, *Non-trophic interactions, biodiversity and ecosystem functioning : an interaction web model*, *American Naturalist*, accepté avec révisions, lecture de la version révisée)

Ce chapitre présente un modèle d'assemblage de réseau d'interactions complet, construit par l'ajout d'interactions non trophiques, sous la forme de modifications d'interactions, à un modèle de réseau trophique à trois niveaux trophiques développé par Thébault et Loreau (2003), et respectant la conservation de la matière.

Ce modèle, qui inclut tous les types d'interactions, est utilisé pour étudier les relations entre structure et processus fonctionnels qui émergent de l'assemblage de réseaux d'interactions complets, et comparer ces relations entre réseaux trophiques et réseaux d'interactions. J'ai étudié l'effet de la richesse spécifique, de la connectance et de l'intensité des interactions non trophiques sur les processus fonctionnels qui émergent de l'assemblage de réseaux d'interactions, notamment la biomasse (dans la communauté totale et à chaque niveau trophique) et la production des différents niveaux trophiques.

Diversité-dépendance des interactions Le modèle de réseau d'interactions met en évidence une relation de dépendance entre diversité spécifique et interactions interspécifiques :

- la connectance du réseau d'interactions augmente avec la richesse spécifique ;
- la force des effets interspécifiques (facilitation, inhibition) diminue avec la richesse spécifique.

La prévalence et la force des interactions interspécifiques dépendent donc de la diversité spécifique.

Impact des effets non trophiques sur la diversité Le modèle de réseau d'interactions prédit un fort impact de la connectance et de l'intensité non trophiques sur la richesse spécifique locale, avec notamment un impact négatif pour de fortes valeurs de connectance ou d'intensité non trophiques, très marqué dans le niveau trophique des plantes. Les effets non trophiques peuvent ainsi exercer de fortes contraintes sur la coexistence des espèces.

Relation diversité - production dans des réseaux d'interactions La relation entre la biodiversité et la biomasse ou la production obtenue avec notre modèle de réseau d'interactions complet n'est pas sensiblement différente de celle obtenue avec des modèles de communautés végétales, mais, comme pour les modèles de réseaux trophiques, les mécanismes sont beaucoup plus complexes. Toutefois, la forme de la relation diversité - biomasse (ou diversité - production) obtenue avec le modèle de réseau trophique (en l'absence de modifications d'interactions) ou le modèle de réseau d'interactions présentés dans cette thèse est plus simple (fonction croissante) que celle obtenue dans le modèle de réseau trophique de Thébaud et Loreau (2003). Le modèle de réseau d'interactions prédit une relation positive entre diversité et biomasse ou production ; cette étude permet donc une extension des résultats précédents obtenus sur des communautés de producteurs primaires et des réseaux trophiques, en incluant les interactions non trophiques.

Impact des effets non trophiques sur les processus fonctionnels Les processus fonctionnels tels que la biomasse et la production ne dépendent pas seulement de la diversité spécifique (Tilman et al. 1997, Loreau et al. 1998, Hector et al. 1999, Spehn et al. 2005) et de la structure trophique (Leibold et al. 1997, Thébaud et Loreau 2003, Ives et al. 2005) mais aussi des interactions interspécifiques non trophiques, en particulier de la connectance et de l'intensité des interactions non trophiques. Le modèle prédit un effet négatif de la connectance et de l'intensité non trophiques sur la biomasse et la production, en particulier chez les producteurs primaires. Cet effet s'explique mathématiquement par l'hypothèse de multiplicativité des modifications d'interactions et d'additivité des taux de consommation réalisés, liée à la fonction non trophique utilisée dans le modèle de réseau d'interactions.

Complexité de la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes liée à une relation de dépendance entre diversité et interactions Les effets de la diversité spécifique sur les processus fonctionnels peuvent être en partie expliqués par la diversité-dépendance des interactions interspécifiques et l'impact des effets non trophiques sur la coexistence des espèces. La diversité peut avoir un effet direct sur les processus fonctionnels, ou un effet indirect via un effet sur les interactions interspécifiques. Les interactions peuvent également avoir un effet direct sur les processus fonctionnels et un effet indirect via un effet sur la diversité de la communauté.

Cette étude montre ainsi que la relation entre biodiversité et processus fonction-

nels est modifiée par les interactions non trophiques et complexifiée par la diversité-dépendance des interactions, et que les interactions peuvent profondément influencer les processus écologiques. Ce travail souligne l'importance des interactions non trophiques dans le fonctionnement des écosystèmes et la nécessité de les prendre en compte dans les études théoriques et expérimentales sur la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes.

4.2 Résistance aux invasions biologiques et impacts des invasions sur les écosystèmes : importance de la biodiversité et des interactions interspécifiques

(À partir de l'article : Goudard and Loreau, *Resistance to biological invasions and robustness to species extinctions : importance of species interactions and biodiversity*, soumis à *Oikos*)

Dans ce chapitre, la résistance d'un écosystème aux invasions biologiques et la robustesse d'un écosystème vis-à-vis des extinctions d'espèces causées par les espèces invasives, sont vues comme des aspects du fonctionnement des écosystèmes. Quels sont les impacts des invasions sur les écosystèmes et en quoi la biodiversité et les interactions interspécifiques au sein d'un écosystème influencent-ils sa résistance aux invasions et sa robustesse vis-à-vis des pertes d'espèces ?

De nombreuses études théoriques et expérimentales montrent que la résistance aux invasions augmente avec la richesse spécifique, mais les systèmes étudiés ne considèrent qu'un seul type d'interactions interspécifiques. Très peu d'études s'intéressent aux effets des interactions interspécifiques sur la résistance aux invasions, ou aux effets de la biodiversité et des interactions interspécifiques sur la robustesse des écosystèmes vis-à-vis des extinctions d'espèces provoquées par les invasions.

Le modèle utilisé dans ce chapitre est similaire au modèle construit dans le chapitre précédent, et permet l'étude des invasions biologiques. C'est un modèle d'assemblage de réseau d'interactions complet, incluant les interactions trophiques et non trophiques, et respectant le principe de conservation de la matière. Ce modèle permet d'étudier l'effet de la fréquence des introductions d'espèces, de la diversité spécifique, de la connectance et de l'intensité des interactions non trophiques, sur la résistance aux invasions et les impacts des introductions d'espèces sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes.

Impacts des introductions d'espèces sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes Cette approche théorique montre que les introductions d'espèces provoquent des pertes d'espèces dans l'écosystème, que le nombre moyen d'extinctions provoquées par les introductions augmente avec la fréquence d'introduction, et que la biomasse et la production de l'écosystème diminuent lorsque la fréquence des introductions d'espèces augmente. Cette étude souligne donc l'importance des impacts écologiques des introductions d'espèces, considérées comme la deuxième cause de perte de biodiversité, et ainsi de services écologiques.

Assemblage de la communauté et résistance aux invasions Le modèle d'assemblage de réseau d'interactions montre que la résistance de l'écosystème aux invasions augmente au cours de l'assemblage de la communauté.

Relation diversité - résistance aux invasions Le modèle prédit que la résistance aux invasions augmente avec la richesse spécifique dans les réseaux d'interactions complet (et dans les réseaux trophiques). Ce résultat permet une extension des études de la relation diversité - résistance réalisées sur des communautés compétitives (Byers et Noonburg 2003) et des réseaux trophiques (Law et Morton 1996).

Relation diversité - robustesse vis-à-vis des extinctions d'espèces provoquées par les invasions Le nombre moyen d'extinctions provoquées par les introductions d'espèces augmente avec la diversité spécifique dans les écosystèmes à grande richesse spécifique et diminue dans les écosystèmes à très faible richesse spécifique. La diversité spécifique augmente donc la robustesse vis-à-vis des extinctions d'espèces provoquées par les invasions dans les écosystèmes diversifiés, et son effet est différent selon le niveau de richesse spécifique.

Relations interactions non trophiques - résistance aux invasions et extinctions provoquées par les invasions Le modèle de réseau d'interactions révèle que la résistance de l'écosystème aux invasions et la robustesse de l'écosystème vis-à-vis des extinctions d'espèces dues aux invasions ne dépendent pas seulement de la diversité spécifique mais aussi des interactions interspécifiques, et qu'il y a un maximum de résistance aux invasions et un maximum de robustesse vis-à-vis des extinctions d'espèces autochtones pour des interactions non trophiques de force et prévalence intermédiaires.

Cette approche théorique montre que les invasions modifient fortement les caractéristiques structurales et les processus fonctionnels des écosystèmes, en provoquant notamment des pertes d'espèces et de production, et que, en retour, les propriétés structurales de l'écosystème, en particulier la diversité spécifique et les interactions entre espèces, influencent fortement la résistance de l'écosystème aux invasions et les impacts des invasions. Cette étude met ainsi en évidence une relation d'interdépendance entre les invasions biologiques et les propriétés des écosystèmes, et montre qu'il existe probablement une relation réciproque entre structure et fonctionnement des écosystèmes.

5 Discussion

Les études théoriques présentées dans les chapitres de cette thèse montrent que la richesse spécifique et les interactions non trophiques influencent fortement la relation entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes, en influençant des processus fonctionnels tels que la biomasse, la production, la résistance aux invasions et la robustesse vis-à-vis des extinctions provoquées par les introductions d'espèces. L'effet des interactions non trophiques dépendent du niveau trophique considéré et de la propriété fonctionnelle étudiée.

Dans la première partie de la discussion, nous discuterons de la complexité de la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes liée à la présence d'interactions interspécifiques, notamment d'interactions non trophiques, et d'une diversité-dépendance de ces interactions. La deuxième partie montrera l'existence d'une relation réciproque entre propriétés des écosystèmes et invasions biologiques. Dans une troisième partie, nous envisagerons un certain nombre de perspectives offertes par cette étude, par des approches théoriques, expérimentales ou appliquées.

5.1 Vers quelle relation entre structure et fonctionnement dans les écosystèmes complets ?

5.1.1 Relation biodiversité - fonctionnement dans les réseaux d'interactions

Les résultats concernant les réseaux trophiques présentés dans cette thèse sont en accord avec les études théoriques précédentes de réseaux trophiques classiques (Thébault et Loreau 2003, Ives et al. 2005). Le chapitre 1 montre une relation positive entre diversité spécifique et biomasse totale, dans les réseaux d'interactions et dans les réseaux trophiques, avec un contrôle top-down des herbivores par les carnivores et un contrôle bottom-up des carnivores par les producteurs primaires. Ces mécanismes sont les mêmes que ceux présents dans les réseaux trophiques classiques (Thébault et Loreau 2003).

Toutefois, dans le modèle de réseau trophique à deux niveaux trophiques avec herbivores généralistes présenté par Thébault et Loreau (2003), la biomasse des plantes ou des herbivores augmente de manière non linéaire avec la richesse spécifique et peut même décroître à un haut niveau de richesse spécifique, tandis que dans notre modèle la biomasse ne décroît pas à forte diversité spécifique. Cette différence peut s'expliquer par la présence d'un troisième niveau trophique dans notre

modèle et par l'utilisation d'une approche dynamique d'assemblage de communautés, contrairement aux études théoriques (Thébault et Loreau 2003, Ives et al. 2005) et expérimentales (Downing et Leibold 2002, Duffy et al. 2003) récentes de réseaux trophiques à l'équilibre. En effet, dans les études d'assemblage, le système se constitue au cours d'un processus dynamique, et toutes les combinaisons de paramètres ne sont alors pas forcément réalisées. Inversement, dans les études à l'équilibre, le système est contraint et toutes les possibilités sont systématiquement explorées.

Le modèle présenté dans cette thèse prédit une biomasse et une production plus faible dans les réseaux d'interactions que dans les réseaux trophiques. Ceci s'explique par une plus forte consommation des ressources par les espèces en présence d'interactions non trophiques, ce qui les rend plus efficaces et plus compétitives, et peut conduire à une surexploitation des ressources. Cela peut aussi s'expliquer par un fort impact des interactions non trophiques sur la coexistence des espèces dans la communauté, en particulier des espèces de producteurs primaires.

5.1.2 Les interactions non trophiques, un facteur d'organisation à fort impact sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes

Les interactions non trophiques jouent un grand rôle dans l'organisation des écosystèmes. Elles peuvent notamment constituer des contraintes exercées sur la coexistence des espèces dans la communauté. Les travaux présentés dans le chapitre 1 de cette thèse montrent en effet que la connectance non trophique du pool d'espèce peut diminuer la richesse spécifique locale, en particulier dans le niveau trophique des producteurs primaires et pour de fortes valeurs de connectance. L'effet de la connectance trophique sur la diversité et la biomasse a été récemment étudié par Thébault (2006), à l'aide d'un modèle d'assemblage de réseau trophique incluant le recyclage de la matière. L'étude montre que la connectance trophique du pool d'espèces influence fortement la diversité et la biomasse dans la communauté locale : plus la connectance trophique du pool est grande, plus la diversité de la communauté locale est faible. L'effet de la connectance trophique dans ce modèle de réseau trophique est donc similaire à celui de la connectance non trophique dans le modèle de réseau d'interactions présenté dans cette thèse.

L'effet négatif de la connectance non trophique sur la diversité des producteurs primaires observé dans le chapitre 1 peut expliquer l'effet négatif parallèle de la connectance non trophique sur la biomasse des producteurs primaires, et, par effet bottom-up, des consommateurs secondaires. Les interactions non trophiques peuvent également avoir un effet direct sur la biomasse et la production, en augmentant

la consommation des ressources, la compétitivité des espèces, et provoquant ainsi une surexploitation des ressources lorsque les interactions non trophiques sont très nombreuses ou très fortes.

Le fonctionnement des écosystèmes dépend donc non seulement de la diversité mais aussi des interactions, trophiques et non trophiques. Les interactions non trophiques ont un effet sur la structure, notamment la diversité des espèces coexistant dans la communauté, et le fonctionnement des écosystèmes. Elles peuvent influencer les processus fonctionnels, soit directement, soit indirectement via un effet sur la diversité spécifique.

5.1.3 Diversité-dépendance des interactions interspécifiques dans les écosystèmes

Le modèle de réseau d'interactions présenté dans cette thèse met en évidence une diversité-dépendance des interactions (chapitre 1) : la connectance du réseau d'interactions augmente avec la richesse spécifique, tandis que la force des effets spécifiques (facilitation, inhibition) diminue lorsque la diversité augmente. Cette approche prédit ainsi que dans les écosystèmes diversifiés, les espèces sont très connectées et établissent des interactions faibles.

La relation entre richesse spécifique et connectance dans les réseaux trophiques fait l'objet de plusieurs théories. L'une suggère que la connectance diminue lorsque la richesse spécifique augmente (Cohen et al. 1990, Martinez 1992), le nombre de liens par espèces étant constant. L'autre propose que la connectance est constante (Martinez 1992), le nombre de liens par espèce augmentant linéairement avec la richesse spécifique. La forme de la relation dans les réseaux trophiques dépendrait aussi du degré de généralisme des consommateurs. Mais les données manquent en ce qui concerne les réseaux d'interactions, chaque espèce pouvant potentiellement établir tout type d'interaction interspécifique avec chaque autre espèce du réseau, quelles que soient leurs positions trophiques respectives. Des études expérimentales récentes révèlent que la prévalence de certaines interactions interspécifiques peut dépendre de la diversité. Cardinale et al. (2002) ont par exemple montré que la probabilité de facilitation augmente avec la diversité.

D'autres expériences (Naeem et al. 2000, Byrnes et al. 2006) montrent que *la force des interactions peut également dépendre de la diversité*. Les expériences de Naeem et al. (2000) par exemple montrent que l'intensité de la compétition peut augmenter avec la diversité. Par ailleurs, des analyses de réseaux trophiques réels (Neutel et al. 2002) suggèrent que les écosystèmes sont caractérisés par une majorité

d'interactions de faible intensité et un petit nombre d'interactions de forte intensité, ce qui va dans le même sens que la prédiction du modèle de réseau d'interactions.

5.1.4 Complexité de la relation entre diversité, interactions et fonctionnement des écosystèmes

La diversité-dépendance des interactions interspécifiques et l'impact des interactions sur la coexistence des espèces sont des relations de dépendance entre deux caractéristiques structurales des écosystèmes (figure 18). Cette étude suggère ainsi l'existence de relations structure - structure (diversité, interactions, facteurs physico-chimiques du biotope) au sein des écosystèmes.

Du fait de la diversité-dépendance des interactions interspécifiques et du fort impact des interactions sur les processus fonctionnels, la diversité peut avoir un effet indirect sur le fonctionnement des écosystèmes via un effet sur les interactions. La diversité a donc un effet à la fois direct et indirect sur les propriétés fonctionnelles des écosystèmes. De même, les interactions entre espèces ont un effet direct sur le fonctionnement, et un effet indirect via un impact sur la coexistence des espèces.

La relation biodiversité - fonctionnement dans les réseaux d'interactions est donc complexifiée non seulement par la présence d'interactions, trophiques et non trophiques, et leurs impacts sur les processus fonctionnels, mais aussi par la diversité-dépendance de ces interactions interspécifiques. La relation structure - fonctionnement des écosystèmes est complexifiée par une relation d'interdépendance des facteurs d'organisation (diversité et interactions notamment).

5.1.5 Impact relatif des composantes structurales d'un écosystème sur son fonctionnement

La richesse spécifique et les interactions interspécifiques ne sont pas les seules composantes de la structure d'un écosystème et d'autres caractéristiques structurales, biotiques ou abiotiques, peuvent influencer les propriétés fonctionnelles. Dans cette thèse nous avons étudié l'effet de la richesse spécifique, de la connectance et de l'intensité des interactions non trophiques sur des propriétés fonctionnelles (biomasse et productivité, résistance aux invasions et robustesse vis-à-vis des extinctions d'espèces provoquées par les invasions).

Des études montrent également l'importance de la *composition spécifique* : une grande variabilité des propriétés fonctionnelles observée expérimentalement pour une richesse spécifique donnée peut s'expliquer par des différences de composition spécifique (Tilman et al. 1997, Hooper et Vitousek 1997, Hector et al. 1999). L'effet de

la composition en espèces est probablement plus important dans les systèmes à plusieurs niveaux trophiques (Downing 2005). La présence d'espèces non comestibles et dominant la communauté peut modifier fortement la relation diversité - fonctionnement (Thébault et Loreau 2003). Le *nombre de groupes fonctionnels*, autre composante de la diversité spécifique, joue également un grand rôle sur la productivité et la stabilité, comme l'ont montré Fontaine et al. (2006) par des manipulations de diversité fonctionnelle de pollinisateurs dans des communautés plantes - pollinisateurs.

Des études expérimentales et théoriques montrent que les *facteurs abiotiques* peuvent jouer un grand rôle dans les processus fonctionnels dans des communautés végétales, et il est fort probable que leur impact est aussi important dans des réseaux trophiques et des réseaux d'interactions. Ainsi, l'effet des facteurs environnementaux (fertilité et facteurs abiotiques contrôlant les flux de nutriments) sur la productivité primaire peut être dominant devant l'effet de la diversité, comme le montrent des modèles (Loreau 1998) ou des manipulations expérimentales de la lumière et de la fertilité (Fridley 2001) sur des communautés végétales. De même, l'effet des fluctuations environnementales sur la variabilité temporelle de la production primaire peut masquer celui de la diversité (Bai et al. 2004). Les facteurs abiotiques jouent un rôle majeur dans le fonctionnement des écosystèmes, et l'étude des effets de pertes de biodiversité peut paraître plus pertinente à une échelle locale (Loreau et al. 2001).

La complexité de la relation structure - fonctionnement des écosystèmes est donc liée à une interdépendance des facteurs d'organisation des écosystèmes. En particulier, la relation biodiversité - fonctionnement dans les écosystèmes complets est complexifiée par l'impact des interactions interspécifiques sur les processus fonctionnels, mais aussi par la diversité-dépendance des interactions et l'impact des interactions sur la coexistence des espèces (figure 18). La relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes fait donc intervenir des effets directs et indirects entre les différentes composantes des écosystèmes.

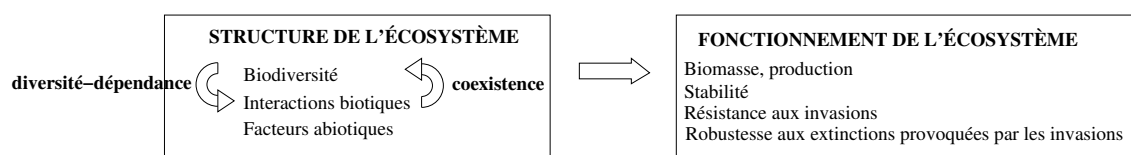


Figure 18 : Relations entre propriétés structurales et fonctionnelles et interdépendance des facteurs d'organisation

5.2 Interdépendance des écosystèmes et des espèces invasives

Les travaux présentés dans cette thèse mettent en évidence des relations entre les propriétés structurales et fonctionnelles des écosystèmes et les invasions biologiques.

5.2.1 Les invasions modifient la structure et le fonctionnement des écosystèmes

Les travaux présentés dans le chapitre 2 de cette thèse montrent l'effet de la fréquence des introductions d'espèces sur les impacts écologiques des invasions : les invasions altèrent la structure et le fonctionnement des écosystèmes, en provoquant des pertes d'espèces et des pertes de biomasse et production, d'autant plus fortes que la fréquence d'introductions est élevée.

L'impact d'espèces invasives sur la structure des communautés résidentes, notamment la composition spécifique, a été mis en évidence par des études empiriques. Ainsi, différents travaux se sont intéressés à la récente explosion démographique des populations de Goélands leucophaea (*Larus michahellis*) et à ses conséquences sur la flore et la faune (déclin de la Mouette rieuse *Larus ridibundus* par compétition pour les sites de nidification) des communautés des îles de la côte provençale où l'espèce a établi ses colonies. L'observation de *turnovers de flores* (processus d'extinctions - colonisation d'espèces), en comparaison des cortèges floristiques des différentes îles avant et après l'expansion des colonies, s'est avérée fortement liée aux perturbations exercées par les colonies d'oiseaux marins (Vidal et al. 1998, 2000). Ces perturbations tendent à favoriser les taxons thérophytes et hémicryptophytes, à affinité rudérales et à large aire de répartition, au détriment des espèces caractéristiques de ces îles.

L'impact d'espèces invasives sur le fonctionnement des écosystèmes a aussi été montré par quelques études empiriques. L'étude de Zhu et al. (2006) révèle que l'invasion de la Moule zébrée *Dreissena polymorpha* dans les lacs d'Amérique du Nord et d'Europe entraîne une augmentation de la pénétration de la lumière, ce qui augmente la colonisation des macrophytes en profondeur, et modifie la diversité spécifique (augmentation de la richesse spécifique, modification de la fréquence des espèces et de la composition spécifique). Ces changements structuraux conduisent à une modification du fonctionnement de l'écosystème, en augmentant la production benthique par rapport à la production pélagique.

Les invasions peuvent donc modifier la structure des écosystèmes, et, directement ou indirectement, leur fonctionnement.

5.2.2 La structure des écosystèmes conditionne le succès des invasions et module leurs impacts

La structure des écosystèmes, en particulier la diversité et les interactions entre espèces, conditionne le succès des invasions et ainsi la résistance des écosystèmes aux invasions, ainsi que l'amplitude des impacts écologiques des introductions d'espèces, en particulier le nombre d'extinctions provoquées par les introductions d'espèces.

Le modèle de réseau d'interactions montre que la résistance aux invasions augmente au cours de l'assemblage de la communauté (chapitre 2), ce qui confirme des études faites sur des modèles d'assemblage de réseaux trophiques (Virgo et al. 2006). Les prédictions du modèle de réseau d'interactions concernant la relation entre diversité et invasibilité confirment les résultats obtenus avec des modèles de réseaux trophiques (Law et Morton 1996) ou de communautés compétitives à l'échelle locale (Byers et Noonburg 2003), ainsi que les études expérimentales réalisées sur des communautés végétales en l'absence de covariation de facteurs extrinsèques (Knops et al. 1999, Naeem et al. 2000, Hector et al. 2001, Kennedy et al. 2002, Fargione et al. 2003, Pfisterer et al. 2004) ou des réseaux trophiques (France et Duffy 2006). Le modèle d'interactions complet permet ainsi une extension des études réalisées à l'échelle locale sur des systèmes spécifiques.

L'effet des interactions interspécifiques sur la résistance aux invasions et l'effet de la diversité et des interactions sur le nombre d'extinctions provoquées par les invasions mériteraient d'être testés par des manipulations expérimentales : la diversité diminue-t-elle le nombre d'extinctions causées par les invasions dans les communautés expérimentales diversifiées ? Y a-t-il un maximum de résistance aux invasions et un maximum de robustesse vis-à-vis des extinctions dues aux invasions pour des interactions de force et prévalence intermédiaires, dans les systèmes expérimentaux ?

Il existe donc une relation réciproque entre les propriétés des écosystèmes et les invasions biologiques (voir figure 19 en fin de synthèse) : les introductions d'espèces peuvent modifier les propriétés des écosystèmes, en provoquant notamment des pertes d'espèces, et les propriétés des écosystèmes influencent en retour le succès des invasions, par exemple par un effet de la diversité spécifique sur la résistance aux invasions. Mitchell et al. (2006) présentent différents cas d'espèces de plantes introduites modifiant des interactions entre espèces natives (interactions d'exploitation, de compétition ou de coopération), ces modifications ayant en retour un impact sur le succès de l'espèce introduite.

5.3 Un modèle très général permettant de nombreuses perspectives théoriques, expérimentales, et appliquées

5.3.1 Hypothèses suggérées par un modèle général et tests expérimentaux

L'étude théorique présentée dans les chapitres 1 et 2 de cette thèse suggère un certain nombre d'hypothèses qui mériteraient d'être testées expérimentalement. Il serait utile d'étudier l'effet de la richesse spécifique sur la prévalence et la force des interactions interspécifiques à l'aide de dispositifs expérimentaux : comment évoluent la connectance et la force des interactions entre espèces avec la richesse spécifique dans des écosystèmes expérimentaux ? Il serait également utile d'étudier l'impact des interactions non trophiques sur les processus fonctionnels : quelle est l'effet de l'intensité et de la connectance non trophiques sur la biomasse et la productivité, dans les différents niveaux trophiques, et quels sont les mécanismes ? Comment évoluent la résistance aux invasions et la robustesse vis-à-vis des extinctions provoquées par les invasions lorsque la force ou la prévalence des interactions entre espèces varie, dans des systèmes expérimentaux ? Il serait nécessaire d'étudier l'effet des interactions interspécifiques dans des écosystèmes expérimentaux présentant plusieurs types d'interactions simultanément (par exemple prédation et mutualisme).

Le type d'approche théorique, très générale, présenté dans cette thèse doit être développé afin de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans la réponse des écosystèmes aux invasions, et les hypothèses soulevées par cette approche méritent d'être testées par des schémas expérimentaux.

5.3.2 Interactions interspécifiques et propriétés écosystémiques

La structure du réseau d'interactions pourrait être modifiée : il serait par exemple utile de permettre l'omnivorie (consommation de proies à différents niveaux trophiques par un consommateur) dans le réseau d'interactions présenté dans cette thèse, afin de le rendre plus réaliste (Borrvall et al. 2000). Il serait intéressant de faire varier la connectance trophique du réseau et de comparer ses effets à ceux de la connectance non trophique sur les propriétés structurales et les processus fonctionnels.

Il serait également intéressant d'étudier *les relations de dépendance qui peuvent s'établir entre interactions interspécifiques et facteurs abiotiques* (concentration en nutriment par exemple), telles que la présence de mutualisme en milieu défavorable ou de compétition en milieu favorable. La végétation de montagne est ainsi carac-

térisée par une dominance des interactions de compétition entre espèces à basse altitude (étage subalpin) et en milieu humide, et une dominance des interactions de coopération et facilitation à plus haute altitude (étage alpin) et en milieu sec. La distribution et la force des interactions peuvent ainsi dépendre de gradients de facteurs abiotiques (gradient d'altitude, gradient de xéricité : concavité/convexité, bas de pente/crête, ubac/adret, roche mère siliceuse/calcaire).

Les interactions non trophiques peuvent avoir des effets importants sur d'autres aspects du fonctionnement des écosystèmes, notamment sur la stabilité des écosystèmes (durée du régime transitoire, variabilité des propriétés écosystémiques). Comment évolue la variabilité (amplitude des oscillations à l'état quasi-stationnaire) des propriétés de l'écosystème telles que la productivité, avec la connectance et l'intensité des interactions non trophiques ?

Les interactions interspécifiques peuvent évoluer au cours de la dynamique du processus d'invasions. Comment varie la connectance du réseau d'interactions lorsqu'il y a des pertes d'espèces provoquées par les invasions ? Le modèle de réseau d'interactions développé dans cette thèse montre en effet que la connectance du réseau d'interactions augmente avec la richesse spécifique du pool et donc avec la richesse spécifique de la communauté : des pertes d'espèces peuvent se traduire par une perte de liens entre les espèces responsable d'une diminution de la connectance du réseau d'interactions. Dans quelle mesure les espèces ayant perdu des partenaires d'interactions (prédateur soumis à une extinction de sa proie préférée) établissent-elles des interactions avec d'autres espèces de la communauté ou avec des espèces nouvellement établies (transfert horizontal d'hôte pour un parasite) ? Les espèces introduites peuvent en effet modifier des interactions (Mitchell et al. 2006) établies entre espèces natives (modification d'une interaction trophique ou non trophique).

5.3.3 Modifications d'interactions, modifications de paramètres biotiques ou abiotiques, et ingénieurs de l'écosystème

Le modèle présenté dans cette thèse inclut les interactions non trophiques en introduisant des modifications d'interactions au sein d'un modèle de réseau trophique prenant en compte les bilans de matière. Dans ce modèle, il s'agit de *modifications non trophiques d'interactions trophiques*, mais il serait également possible de modéliser des *modifications de paramètres biotiques non trophiques* (taux de mortalité) *ou abiotiques* (taux de lessivage, taux de recyclage, taux d'apport en nutriments, taux de diffusion dans le sol). En particulier, la modification de paramètres abiotiques peut constituer une modification d'habitat.

La modélisation de modifications d'interactions trophiques, de modifications de paramètres biotiques non trophiques ou de paramètres abiotiques, peut permettre de *modéliser des espèces ingénieurs de l'écosystème*. Les ingénieurs de l'écosystème (Jones et al. 1994) modifient leur environnement en changeant des flux de ressources ou des paramètres abiotiques contrôlant ces flux ; ils créent ainsi de nombreuses interactions non trophiques et sont générateurs de modifications d'interactions. De nombreuses études expérimentales montrent en quoi les ingénieurs de l'écosystème peuvent modifier des caractéristiques structurales de la communauté comme la richesse spécifique (Zhu et al. 2006), la composition spécifique (Badano et al. 2006) ou les interactions interspécifiques (Collen et Gibson 2001), ou des propriétés fonctionnelles comme la production primaire (Zhu et al. 2006).

Les modifications d'interactions trophiques et les modifications de paramètres biotiques non trophiques ou abiotiques gouvernant les flux de ressources, comme le flux d'apport, de recyclage et de perte d'élément, peuvent permettre d'*appliquer le modèle présenté dans cette thèse à l'étude du rôle des ingénieurs de l'écosystème dans les processus fonctionnels* (biomasse, production, stabilité, invasibilité. . .). Dans ce modèle, il serait par exemple possible d'introduire une modification des taux de recyclage ($1 - \lambda_x$) ou de lessivage (λ_x) de la matière organique provenant des espèces x , du taux de diffusion dans le sol (γ), du taux d'entrée de nutriment dans l'écosystème (I) ou du taux de perte de nutriment (λ_R), des taux d'efficacité des espèces (q) ou des taux de mortalité (u_x). Par exemple, en favorisant l'aération et le brassage du sol, les vers de terre (lombrics) contribuent à l'infiltration de l'eau et l'enfouissement de la matière organique dans le sol, favorisant ainsi sa dégradation et son recyclage.

Une modélisation des ingénieurs de l'écosystème possible consisterait à utiliser la fonction décrivant les effets non trophiques dus aux modifications d'interactions que j'ai présentée dans cette thèse, en la généralisant à la modification des autres flux de ressource et la modification de paramètres abiotiques contrôlant ces flux. De même que le coefficient trophique a_{xy} est multiplié par un coefficient non trophique μ_{xy} , tout paramètre biotique ou abiotique du modèle pourrait être multiplié par un «*coefficient d'ingénierie*», chaque espèce ingénieur pouvant modifier le paramètre avec une certaine intensité. Soient ϵ la «*fonction d'ingénieurs de l'écosystème*» appliquée au paramètre considéré et η_z l'*intensité de modification du paramètre biotique ou abiotique par l'espèce ingénieur z* ($\eta_z > 0$, $\eta_z < 0$, ou $\eta_z = 0$). Comme la fonction décrivant les effets non trophiques, la fonction d'ingénieurs de l'écosystème doit répondre à un certain nombre de contraintes :

- la fonction d'ingénieurs de l'écosystème ϵ est une fonction croissante des intensités de modification η_z par les espèces ingénieurs z et de la biomasse X_z de ces espèces ;
- il n'y a pas d'effet ingénieur si $\eta_z = 0$ ou $X_z = 0$;
- la fonction d'ingénieurs de l'écosystème ϵ est strictement positive, afin que le signe du paramètre modifié ne change pas (ce qui est satisfait par une fonction exponentielle de l'intensité de modification) ;
- comme pour la fonction décrivant les effets non trophiques, une fonction exponentielle de la biomasse des espèces ingénieurs risque d'être trop forte et de déstabiliser le système, ce qui implique un choix de dépendance linéaire de la biomasse des espèces ingénieurs.

Ainsi, la modification du taux de lessivage λ_x d'une espèce x par des espèces ingénieurs z pourrait être modélisée par une multiplication de ce paramètre par une fonction d'ingénieurs de l'écosystème ϵ_{λ_x} du type :

$$\begin{aligned}\lambda_x \times \epsilon_{\lambda_x} &= \lambda_x \times e^{\sum_{z=1}^n \eta_z \log(1 + X_z)} \\ &= \lambda_x \times \prod_{z=1}^n (1 + X_z)^{\eta_z}\end{aligned}$$

où $\eta_z = 0$ si l'espèce z n'est pas une espèce ingénieur de l'écosystème modifiant le paramètre λ_x .

L'introduction d'ingénieurs de l'écosystème au sein d'un modèle de réseau d'interactions prenant en compte le recyclage de la matière permettrait de déterminer leur impact sur les processus fonctionnels, notamment la biomasse et la productivité, le recyclage de la matière, les entrées et sorties de matière de l'écosystème, la stabilité de l'écosystème face à une perturbation environnementale, d'origine naturelle ou anthropique (perturbation climatique, pollution chimique, invasion biologique). Les ingénieurs de l'écosystème peuvent aussi être impliqués dans la réponse des écosystèmes aux invasions et une espèce invasive peut avoir un fort impact sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème s'il s'agit d'une espèce ingénieur de l'écosystème (voir Zhu et al. 2006, pour l'exemple de la Moule zébrée).

5.3.4 Régime d'introduction d'espèces et réponse des écosystèmes aux invasions

Le chapitre 2 de cette thèse montre l'effet positif de la fréquence des introductions d'espèces sur l'intensité des impacts écologiques des introductions : le nombre d'extinctions d'espèces dues aux invasions biologiques et les pertes de biomasse et production sont plus élevés lorsque les introductions sont fréquentes. Le modèle prédit également une absence d'effet de la fréquence d'introduction sur la résistance aux invasions et donc l'invasibilité.

Il serait pertinent de tester *l'effet de la distribution temporelle des introductions* (fréquence non régulière, série d'introductions rapprochées, co-introduction d'espèces, arrêt temporaire des introductions d'espèces) sur l'invasibilité et sur l'intensité des impacts écologiques des invasions. Les introductions d'espèces ne sont en effet pas forcément permanentes et régulières. Hewitt et Huxel (2002) montrent à l'aide d'un modèle de Lotka-Volterra généralisé, qu'une séquence d'assemblage basée sur des co-introductions de deux espèces simultanément n'aboutit jamais à un état résistant de la communauté. Il serait intéressant d'interrompre le régime d'introductions et de laisser évoluer le système, afin de déterminer les facteurs favorisant un retour rapide de l'écosystème à un nouvel état d'équilibre après une perturbation telle que les invasions biologiques.

Enfin, dans le modèle d'assemblage de réseau d'interactions du chapitre 2 de cette thèse, *la densité à laquelle les espèces sont introduites* est très faible. Il serait intéressant de déterminer dans quelle mesure l'augmentation du nombre d'individus introduits peut accroître la probabilité d'établissement d'une espèce introduite (reproduction, interactions avec les espèces locales). Hewitt et Huxel (2002), par exemple, n'obtiennent jamais d'état résistant de la communauté au terme d'une séquence d'assemblage basée sur des introductions d'espèces à forte densité, ce qui pourrait justifier l'appel au concept de biogéographie insulaire (systèmes d'îles) pour étudier la résistance aux invasions.

5.3.5 Régime de perturbations et réponse des écosystèmes aux invasions

En quoi un régime de perturbations (caractérisées par leur fréquence, la variabilité de leur distribution temporelle, et leur amplitude) peut-il favoriser le succès des espèces introduites ? Existe-t-il différents profils d'envahisseurs selon le régime de perturbation de la communauté d'accueil ?

La capacité à exploiter une perturbation est l'un des facteurs pouvant favoriser le succès d'une espèce invasive. L'effet positif des perturbations sur le succès d'espèces invasives a en effet été montré dans des communautés expérimentales de plantes (Burke et Grime 1996). Seabloom et al. (2003) ont montré que les plantes annuelles introduites dans les prairies de Californie n'ont pas une meilleure capacité compétitive mais une meilleure capacité à exploiter les perturbations. L'étude expérimentale de Bando (2006) montre que le succès de l'algue *Zostera japonica*, espèce invasive dans le nord-est du Pacifique, peut être expliqué par sa meilleure capacité compétitive et sa meilleure capacité à exploiter les perturbations par rapport à l'espèce native *Zostera marina*. Il serait intéressant de déterminer *en quoi le régime de perturbation peut modifier la résistance des écosystèmes aux invasions*, afin d'évaluer les impacts possibles de perturbations naturelles ou anthropiques (variabilité climatique, modification de l'habitat) sur les invasions biologiques.

Il serait intéressant d'étudier *l'impact d'une perte d'espèces sur la réponse de l'écosystème aux invasions*, cette perte d'espèces constituant en soi une perturbation écologique susceptible de favoriser les invasions. Le travail présenté dans cette thèse porte en effet sur l'effet de la richesse spécifique (du pool ou de la communauté) sur le nombre d'extinctions provoquées par les invasions. Il serait judicieux d'étudier l'effet de la suppression d'espèces dans une communauté assemblée sur la résistance aux invasions et sur les impacts écologiques des invasions (pertes d'espèces et de biomasse). En effet, les invasions, ainsi que d'autres facteurs tels que la dégradation des habitats, étant à l'origine d'extinctions d'espèces (au moins à l'échelle locale de la communauté), et la diversité ayant un fort impact sur la réponse des écosystèmes aux invasions, ces pertes d'espèces peuvent avoir en retour un fort impact sur la réponse de la communauté aux invasions.

Par ailleurs, différentes causes actuelles d'extinctions pouvant être associées, il serait pertinent d'étudier *l'impact combiné des invasions biologiques et d'autres facteurs d'extinctions sur le risque d'extinctions des espèces résidentes*. Benning et al. (2005) montrent en effet, par une modélisation géographique, que des espèces endémiques d'oiseaux sur les îles de l'archipel d'Hawaï sont menacées simultanément par l'introduction de parasites (parasite de la malaria aviaire et moustique vecteur de ce parasite), la déforestation (qui détruit l'habitat de ces espèces endémiques) et le réchauffement climatique, responsable d'une modification supplémentaire du couvert végétal. Il paraît ainsi nécessaire de *prendre en compte l'interaction possible entre les introductions d'espèces et d'autres types de perturbations* dans l'estimation des risques d'extinctions d'espèces.

La variabilité temporelle de l'environnement peut avoir un fort impact sur la réponse des écosystèmes aux invasions. L'étude théorique de Melbourne et al. (2007) prédit que l'hétérogénéité temporelle de l'environnement augmente l'invasibilité et diminue le pourcentage d'extinctions d'espèces résidentes. Le modèle d'assemblage de Lehmann-Ziebarth et Ives (2006) prédit que, dans le cas de réseaux trophiques, l'invasibilité de communautés en présence d'une variabilité environnementale augmente avec la variabilité environnementale présente lors de l'assemblage de la communauté.

5.3.6 Spatialisation du modèle et fonctionnement d'un écosystème soumis aux invasions

La dynamique du processus d'invasion ayant une forte composante spatiale, il serait intéressant d'étudier la relation entre propriétés des écosystèmes et réponse aux invasions avec un modèle spatialisé (Facon et al. 2006).

Différents types de modèles spatialisés ont été développés pour étudier les processus d'invasions. Les modèles décrivant la dynamique d'invasion d'une espèce donnée (Williamson 1989) s'intéressent à la vitesse d'expansion de la surface occupée par l'espèce (vitesse de progression du front de migration). Les *modèles de diffusion-réaction* reposent sur la dispersion des individus et la croissance des populations (Petrovskii et al. 2005) et peuvent décrire la dynamique d'invasion d'une population dans un espace continu, homogène et infini, avec dispersion isotrope des individus (Skellam 1951). Les *modèles en automates cellulaires* (environnement représenté par un damier de cellules liées par des flux migratoires, Tilman 1997a, Korniss et al. 2005) tiennent compte de la discontinuité de l'habitat et du nombre fini de migrants (stochasticité). Enfin, les *modèles spatialement implicites* (Facon et David 2006), basés sur le modèle de métapopulations de Levins (1969), considèrent différentes populations locales d'une espèce, occupant des sites dans un environnement discontinu, reliées par des phénomènes de migration d'individus et soumises à des processus de colonisation et d'extinction (locale). La persistance de l'espèce dans une région dépend de l'équilibre entre les taux de colonisation et d'extinction. Sax et Brown (2000) proposent en effet que le paradoxe des invasions (le fait que des espèces exotiques s'établissent dans des écosystèmes en remplaçant des espèces bien adaptées à leur environnement local) peut s'expliquer par la dynamique des métapopulations, l'écosystème d'accueil étant considéré comme une île (modèle de biogéographie insulaire de Mc Arthur). Tandis que les modèles mathématiques sont utiles pour prédire l'extension de l'aire de répartition d'une espèce et ne sont appropriés pour caracté-

riser la distribution spatiale d'une espèce invasive que si la probabilité de détection est homogène, les approches statistiques incluent une incertitude de détection pour caractériser la dynamique spatiale d'une espèce invasive (Eraud et al. 2007). Les modèles de type métapopulation semblent les plus intéressants et appropriés pour spatialiser une approche théorique du fonctionnement des écosystèmes et de leur réponse aux invasions.

Le modèle de réseau d'interactions développé dans cette thèse pourrait ainsi être appliqué aux métacommunautés (Leibold et al. 2004, Cadotte 2006), communautés reliées par des corridors permettant des flux migratoires d'espèces et des flux géniques entre les populations locales d'une espèce, ces flux étant à l'origine d'interactions entre les communautés. Il serait intéressant de comparer l'impact des introductions d'espèces à l'échelle locale des communautés et à l'échelle globale de la métacommunauté, ainsi que les impacts d'une espèce invasive dans des communautés voisines reliées à la communauté d'accueil : une espèce invasive peut en effet étendre son aire géographique vers des écosystèmes voisins et y avoir des impacts différents de ceux provoqués sur l'écosystème dans lequel elle a été introduite. Par ailleurs, l'invasibilité d'une communauté locale peut avoir un feed-back sur la diversité totale de la communauté et la diversité des autres communautés locales : une communauté locale résistante aux invasions contraindra les espèces introduites à s'établir dans des communautés locales à plus forte invasibilité (Leibold et al. 2004, Davis 2005). Il serait intéressant d'évaluer l'impact de l'existence de corridors au sein de la métacommunauté sur la résistance aux invasions à l'échelle des différentes communautés locales et de la métacommunauté, et sur les extinctions provoquées par les invasions (lors d'une introduction d'espèce, certaines espèces d'une communauté peuvent migrer dans une communauté voisine). Il serait aussi possible d'estimer l'impact de l'introduction simultanée d'une espèce dans deux communautés d'une même métacommunauté.

Un modèle spatialisé de réseau d'interactions permettrait également de *tester l'effet d'une hétérogénéité spatiale sur la résistance aux invasions* (Moore et al. 2001, Melbourne et al. 2007) et les impacts des invasions. Melbourne et al. (2007) ont montré, avec un modèle d'invasion de métacommunauté hiérarchisé (dispersion entre les métacommunautés locales formant une métacommunauté régionale), que l'hétérogénéité spatiale de l'environnement augmente l'invasibilité et diminue les impacts des invasions mesurés par le pourcentage d'extinctions résidentes.

Une autre manière de voir les invasions consiste à les considérer comme faisant partie du système plutôt qu'en dehors du système. *Une spatialisation du modèle de réseau d'interactions à l'échelle des métaécosystèmes*, ensemble d'écosystèmes en interactions (Loreau et al. 2003), permettrait de comprendre les facteurs favorisant les invasions et leurs impacts sur le fonctionnement des écosystèmes à une échelle plus globale. Il serait alors intéressant d'étudier l'effet de la diversité des écosystèmes (composante de la biodiversité) et des interactions entre les écosystèmes (migrations d'espèces, flux de matière et d'énergie) sur leurs comportements vis-à-vis des invasions biologiques.

5.3.7 Dynamique d'assemblage des communautés, dynamique des invasions, et dynamique évolutive

Les espèces sont susceptibles de s'adapter à une modification du milieu, telle qu'un changement de diversité, une invasion biologique, un changement climatique. . . Récemment, de plus en plus d'études (Ginzburg 1988, Caldarelli 1998, Loeuille et al. 2002, Loeuille et Loreau 2004, Loeuille et Loreau 2005) prennent en compte l'*histoire évolutive de l'écosystème* et la *possibilité pour les espèces de co-évoluer*. L'étude de Ferrière et al. (2007) sur l'influence de l'exploitation sur l'évolution du mutualisme, fait appel à la théorie de la dynamique adaptative.

Par ailleurs, les invasions biologiques peuvent provoquer des extinctions d'espèces mais aussi avoir d'autres effets évolutifs sur la structure de la communauté d'accueil : adaptations de l'espèce invasive, adaptations des espèces résidentes, hybridation et introgression, spéciation, déplacement de niche et exclusion compétitive, évolution des interactions interspécifiques (Mooney et Cleland 2001).

La construction d'un modèle qui tient compte du *potentiel adaptatif des espèces* (variabilité génétique et pression de sélection) permettrait d'évaluer l'effet d'une perte de diversité sur le fonctionnement des écosystèmes lorsque les espèces s'adaptent à un changement de biodiversité, ainsi que les mécanismes et les effets à long terme d'une invasion biologique sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème (Facon et al. 2006).

5.3.8 Conséquences sur la gestion des invasions

La connaissance des facteurs écologiques (biotiques, tels que la diversité spécifique et les interactions, et abiotiques) favorisant le succès des espèces invasives, des facteurs influençant l'ampleur des impacts écologiques des invasions, et des mécanismes expliquant les relations observées entre propriétés des écosystèmes et inva-

sions, doit permettre de *mettre en place des stratégies visant à limiter les risques d'invasion et les impacts des espèces invasives* jugés négatifs.

La disponibilité en ressources, par exemple, est l'un des facteurs écologiques pouvant favoriser le succès d'espèces invasives. Ainsi, l'expansion récente (Vidal et al. 1998) des colonies de Goélands leucopnée est liée à la mise à disposition de ressources alimentaires abondantes et renouvelées (décharges à ciel ouvert). Des études visent à déterminer le degré de dépendance alimentaire des colonies de goélands vis-à-vis des ressources anthropiques, les stratégies alimentaires de cette espèce, et les liens entre disponibilité des ressources et paramètres reproducteurs, afin d'élaborer des stratégies de gestion de cette espèce invasive.

L'approche théorique développée dans le chapitre 2 de cette thèse permet de formuler plusieurs hypothèses qui, si elles sont validées par des tests expérimentaux, peuvent conduire à l'élaboration de stratégies de gestion des invasions biologiques. Le modèle d'assemblage de réseau d'interactions prédit en effet :

- une augmentation des impacts écologiques des invasions (perte d'espèces et pertes de biomasse et production) avec la fréquence des introductions, ce qui montre la nécessité de limiter les introductions d'espèces ;
- un effet positif de la diversité spécifique sur la résistance aux invasions et sur la limitation des impacts écologiques des invasions dans les écosystèmes diversifiés (extinctions provoquées par les invasions), ce qui met en valeur l'importance de la gestion de la biodiversité dans les écosystèmes ;
- une résistance aux invasions maximale et un nombre d'extinctions provoquées par les invasions minimal pour des effets non trophiques de force et de prévalence intermédiaires.

Les approches théoriques sont ainsi utiles comme outil de prospective, pour déterminer les facteurs mis en jeu grâce à un balayage systématique, comprendre les mécanismes impliqués dans la réponse des écosystèmes aux invasions, formuler des hypothèses et dégager des concepts généraux servant de cadre de réflexion et d'appui pour les tests expérimentaux.

Ce type d'approche théorique générale peut également conduire à la *construction de modèles prédictifs* appliqués à l'étude d'une invasion biologique donnée. Tandis que la construction de modèles généraux permet d'explorer facilement un grand nombre de facteurs, prédire des tendances générales et proposer des hypothèses et mécanismes, la construction de modèles spécifiques est nécessaire pour *prédire les impacts écologiques et économiques* possibles d'une espèce invasive donnée. Le *risque* présenté par les invasions biologiques pour un écosystème donné résulte de la combi-

raison de l'*aléa* (probabilité d'occurrence) et des *dommages* causés sur l'écosystème exposé (dommages croissants avec la vulnérabilité de l'écosystème). L'estimation du risque lié aux invasions biologiques (Simberloff 2005) passe donc par la caractérisation de l'exposition au risque et des effets écologiques. Les modèles prédictifs doivent aussi permettre d'*évaluer l'efficacité des différents moyens de lutte* (chimique, mécanique, biologique), et *déterminer les effets secondaires* écologiques, économiques et sociaux de ces stratégies, liés notamment à la complexité des interactions entre les espèces de l'écosystème. Ces modèles à valeur prédictive doivent ainsi prendre en compte les paramètres démographiques de l'espèce invasive, les facteurs abiotiques, mais aussi les interactions établies, directement ou indirectement, avec toutes les autres espèces de l'écosystème.

5.3.9 Bilan des perspectives

L'approche théorique développée dans cette thèse a donc des perspectives nombreuses et diversifiées, à la fois théoriques, expérimentales et appliquées. Le modèle permet de formuler un certain nombre d'hypothèses qui mériteraient d'être testées par des études expérimentales, afin de pouvoir les appliquer à la prédiction et la gestion des invasions biologiques. Le modèle de réseau d'interactions peut être rendu plus réaliste par une structure trophique moins rigide et enrichi par l'introduction d'une relation de dépendance entre facteurs biotiques et abiotiques de l'écosystème. La formalisation des modifications d'interactions et modifications de paramètres biotiques ou abiotiques peut être utilisée pour modéliser des espèces ingénieurs de l'écosystème. Le processus d'assemblage de réseau d'interactions peut être modulé pour étudier l'impact du régime d'introductions sur la réponse des écosystèmes aux invasions. Le processus d'invasion constitue un exemple de perturbation possible des écosystèmes et il serait intéressant d'étudier l'effet d'autres types de perturbations sur le fonctionnement des réseaux d'interactions, en particulier sur la réponse des écosystèmes aux invasions. Un changement d'échelle spatiale, par application du modèle de réseau d'interactions aux métacommunautés et aux métaécosystèmes, et un changement d'échelle temporelle, par prise en compte des facteurs évolutifs de l'écosystème, permettraient d'avoir une vision plus intégrée du fonctionnement des écosystèmes et des invasions biologiques.

6 Conclusion

Les travaux présentés dans cette thèse mettent en évidence la forte *complexité de la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes*. La relation entre biodiversité et fonctionnement doit prendre en compte l'existence d'interactions entre les espèces, et des effets directs et indirects des caractéristiques structurales sur les propriétés fonctionnelles. La diversité spécifique a des effets directs sur les processus fonctionnels, et indirects, via une diversité-dépendance des interactions (diversité-dépendance de la prévalence et de la force des interactions interspécifiques). Les interactions interspécifiques, en particulier les interactions non trophiques, influencent fortement les processus fonctionnels, de manière directe ou indirecte via leurs impacts sur d'autres facteurs d'organisation de l'écosystème tels que la diversité spécifique. Cette *relation d'interdépendance entre les caractéristiques structurales des écosystèmes* est à l'origine de la complexité de la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes (figure 19). Il est donc nécessaire de *prendre en compte les interactions entre espèces, et notamment les interactions non trophiques*, afin de comprendre les conséquences d'une perte de biodiversité sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes.

L'application du modèle à l'étude des invasions biologiques souligne une *relation réciproque entre les propriétés des écosystèmes et les invasions biologiques*. Les introductions d'espèces modifient la structure et le fonctionnement des écosystèmes, en provoquant des extinctions d'espèces et des pertes de biomasse et production d'autant plus importantes que les introductions sont fréquentes. La structure des écosystèmes, en retour, conditionne fortement le succès des invasions et leurs impacts écologiques : le modèle d'assemblage de réseau d'interactions suggère que la diversité augmente la résistance des écosystèmes aux invasions et la robustesse vis-à-vis des extinctions provoquées par les invasions dans les écosystèmes diversifiés, et que ces deux propriétés sont maximales pour des interactions non trophiques de force et de prévalence intermédiaires. La résistance aux invasions et la robustesse vis-à-vis des extinctions provoquées par les introductions d'espèces sont deux des aspects du fonctionnement des écosystèmes fortement influencés par la diversité et les interactions interspécifiques. Il existe donc probablement une *relation réciproque entre structure et fonctionnement des écosystèmes* (figure 19).

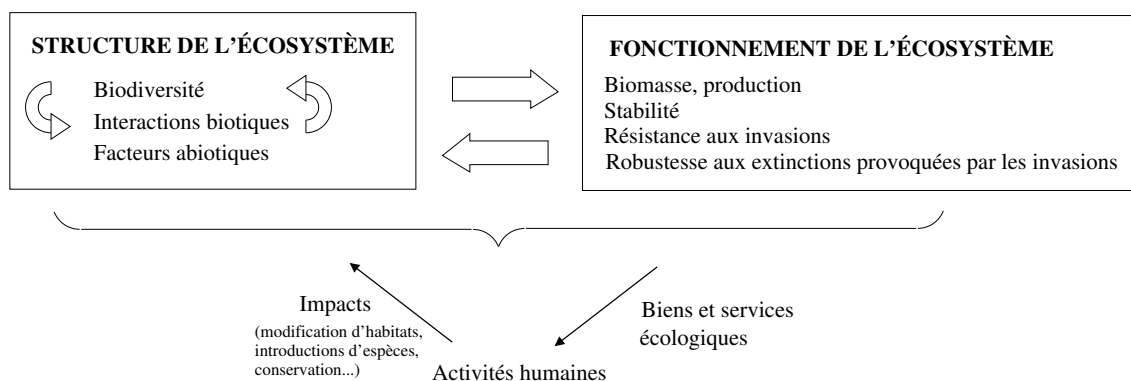


Figure 19 : La relation structure - fonctionnement des écosystèmes,
une relation complexe et réciproque

L'étude de la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes offre ainsi un cadre de réflexion utile à la compréhension des conséquences de pertes de biodiversité sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes et des mécanismes sous-jacents. L'étude de la relation entre invasions biologiques et fonctionnement des écosystèmes est nécessaire à la compréhension des impacts écologiques des invasions et des facteurs qui les favorisent, et ainsi utile à la gestion des espèces invasives. L'étude théorique développée dans cette thèse peut être généralisée à d'autres types de modifications de paramètres (biotiques ou abiotiques) par des espèces, à d'autres types de perturbations (changements climatiques, modifications d'habitats) et ouverte sur d'autres échelles spatiales (métaécosystèmes) et temporelles (dynamique évolutive). Malgré la complexité de la relation entre structure et fonctionnement des écosystèmes, cette approche théorique d'écosystème complet, associée à des tests expérimentaux, permet de comprendre les effets combinés de la biodiversité et des interactions interspécifiques et les impacts possibles des activités humaines sur les écosystèmes et leur fonctionnement, notamment les invasions biologiques.

CHAPITRE 1

Interactions non-trophiques, biodiversité
et fonctionnement des écosystèmes :
un modèle de réseau d'interactions

Non-trophic Interactions, Biodiversity and Ecosystem Functioning: An Interaction Web Model

Alexandra Goudard^{1,2,*} and Michel Loreau³

¹ Biogéochimie et Ecologie des Milieux Continentaux, Unité Mixte de Recherche 7618, Ecole Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, F-75230 Paris cedex 05, France. E-mail: alexandra.goudard@ac-paris.fr

² Université Pierre et Marie Curie, Paris 6, 4 place Jussieu, 75252 Paris cedex 05, France.

³ Department of Biology, McGill University, 1205 avenue Docteur Penfield, Montréal, QC H3A 1B1, Canada. E-mail: michel.loreau@mcgill.ca

* Corresponding author.

Keywords: interaction web, biodiversity – ecosystem functioning relationship, species interactions, non-trophic interactions, interaction modifications, mass-constrained model.

This manuscript is an article.

ABSTRACT

Research into the relationship between biodiversity and ecosystem functioning has focused mainly on the effects of species diversity on ecosystem properties in plant communities and, more recently, in food webs. Although there is growing recognition of the significance of non-trophic interactions in ecology, these interactions are still poorly studied theoretically, and their impact on biodiversity and ecosystem functioning is largely unknown. Existing models of mutualism usually consider only one type of species interactions and do not satisfy mass balance constraints. Here we present a model of an interaction web that includes both trophic and non-trophic interactions, and that respects the principle of mass conservation. Non-trophic interactions are represented in the form of interaction modifications. We use this model to study the relationship between biodiversity and ecosystem properties that emerges from the assembly of entire interaction webs. We show that ecosystem properties such as biomass and production depend not only on species diversity but also on species interactions, in particular on the connectance and magnitude of non-trophic interactions, and that the nature, prevalence and strength of species interactions in turn depend on species diversity. Non-trophic interactions alter the shape of the relationship between biodiversity and biomass, and can profoundly influence ecosystem processes.

Introduction

The relationship between biodiversity and ecosystem functioning has emerged as a central issue in ecology in the last decade. Human activities contribute to species extinction, and biodiversity loss can cause loss of ecological services (Pimm et al. 1995; Vitousek et al. 1997; Sala et al. 2000; Loreau et al. 2001, 2002; Kinzig et al. 2002; Hooper et al. 2005). Therefore, a better understanding of the effects of biodiversity on ecosystem properties is critically needed. The relationship between biodiversity and ecosystem processes has mostly been studied experimentally and theoretically in plant communities. Theoretical models usually predict that primary productivity increases with plant species richness but saturates at high diversity (Tilman et al. 1997; Loreau 1998, 2000). Controlled experiments conducted in different localities (Hector et al. 1999; Spehn et al. 2005) or over several years (Tilman et al. 2001) often exhibit the predicted pattern. The positive effects of species diversity on ecosystem functioning have been explained by two main mechanisms (Tilman 1999; Loreau and Hector 2001), a complementarity effect, which emerges from facilitation or niche differentiation, and a selection effect arising from the dominance of species with particular traits. These models, which focus on a single trophic level, are based on niche theory and plant competition for a limiting nutrient. Food web models with several trophic levels, however, predict that plant biomass does not always increase with plant diversity and that changes in diversity can lead to complex changes in ecosystem functioning (Thébault and Loreau 2003; Ives et al. 2005). Recent experiments (Jonsson and Malmqvist 2000; Downing and Leibold 2002; Duffy 2002; Paine 2002; Duffy et al. 2003, 2005) have showed that trophic interactions can indeed profoundly affect the relationship between biodiversity and ecosystem functioning.

Thus, the relationship between biodiversity and biomass or productivity has been mostly studied in plant communities or in food webs. The only form of direct species interaction considered in these studies is the trophic interaction (exploitation competition for a shared resource is an indirect effect of the consumer-resource trophic interaction). Some experiments, however, suggest that non-trophic interactions, such as facilitation, may play an important role in ecosystem functioning (Mulder et al. 2001; Cardinale et al. 2002, Rixen and Mulder 2005). For instance, Rixen and Mulder (2005) showed that water retention increases with species diversity through increasing facilitation, and leads to increased productivity in arctic tundra moss communities. Experiments suggest that different kinds of species interactions do not act in isolation from each other in nature but co-occur within the same community (Callaway and Walker 1997). Evidence for the importance of indirect interactions is also accumulating. Habitat modification is one type of indirect interaction that has been studied experimentally (Bertness et al. 1999; Mulder et al. 2001; Cardinale et al. 2002; Rixen and Mulder 2005). For instance, Bertness et al. (1999) have shown that algal canopy reduces physical stress such as temperature or water evaporation and thus have positive effects on organism recruitment, growth and survival in rocky intertidal communities, but habitat modification by algal canopy can also have negative effects by increasing consumer pressure.

Although there is growing recognition of the significance of non-trophic interactions in communities and ecosystems, these interactions are still poorly studied theoretically, and we still know little about general patterns and mechanisms. Therefore, an important current challenge is to understand how non-trophic interactions affect the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. More generally, there is an urgent need to include non-trophic interactions in ecological theory (Borer et al. 2002; Bruno et al. 2003). There are some models of mutualism (Goh 1979; Heithaus et al. 1980; Addicott 1981; Ringel et al. 1996; Holland et al. 2002), but these models are specific as they consider only one kind of

species interactions. We lack general models of interaction webs that include all types of direct species interactions (interference competition, mutualism, exploitation, commensalism, amensalism) as well as their indirect effects. Simple models of mutualism based on Lotka-Volterra equations also have the unrealistic property of leading to explosive systems because they do not respect the physical principle of mass conservation (Ringel et al. 1996). Mass balance is crucial for understanding the functional processes of natural ecosystems. Thus, it is necessary to construct interaction web models that satisfy mass balance constraints. Arditi et al. (2005) recently made a first step in that direction by adding interaction modifications to a food web model; they showed an increasing proportion of super-efficient systems as the magnitude of interaction modifications is increased. Here we expand this approach to study the structural and functional properties of interaction webs, and hence the relationships between biodiversity and ecosystem properties that emerge in complex ecosystems.

We need theories and models to provide generalizations on the role of non-trophic interactions in ecosystem functioning. It is therefore necessary to construct the most general possible model of an ecosystem — a model of an interaction web that includes both trophic and non-trophic interactions, and that respects the principle of mass conservation. Here we present a theoretical model that meets this need. Despite its generality, our model is too complex to be analytically tractable. Therefore, we study it using numerical simulations that mimic a community assembly process. This allows us to investigate the relationship between biodiversity and ecosystem functioning under more realistic constraints than would an analytical equilibrium study of special cases, in agreement with Loreau et al.'s (2001) recommendation to study the relationship between biodiversity and ecosystem functioning with a dynamical approach. Using this assembly model, we study the relationship between biodiversity and ecosystem properties, such as the biomass and productivity of the various trophic levels, in an interaction web, in comparison with a food web. This comparison allows

us to examine the effects of non-trophic interactions on the biodiversity – ecosystem functioning relationship. Thus, our interaction web model provides a useful basis for reaching greater generality regarding the impact of species diversity and species interactions on the functional properties of complex ecosystems.

Model and methods

The interaction web model

The model is an extension of a model developed by Thébault and Loreau (2003) for a nutrient-limited ecosystem with three trophic levels, containing an arbitrary number of plants, herbivores and carnivores. Plants take up a limiting nutrient in their rhizosphere, thus creating species-specific resource depletion zones and allowing plant coexistence under some conditions (Loreau 1996, 1998). These species-specific resource depletion zones may be viewed as physical soil volumes, but they may also be viewed in a more abstract way as different niche spaces available to different species.

Here we add non-trophic interactions to this food web to construct an interaction web model that satisfies mass balance constraints. Non-trophic interactions are included in the form of interaction modifications: each species can modify the trophic interaction between any two species. The model is described by the following dynamical equations and figure 1:

$$\frac{dC_i}{dt} = \sum_{j=1}^S q_C a_{CiHj} \mu_{CiHj} H_j C_i - u_{Ci} C_i$$

$$\frac{dH_i}{dt} = \sum_{j=1}^S q_H a_{HiPj} \mu_{HiPj} P_j H_i - \sum_{j=1}^S a_{CjHi} \mu_{CjHi} C_j H_i - u_{Hi} H_i$$

$$\frac{dP_i}{dt} = a_{PiLi} \mu_{PiLi} L_i P_i - \sum_{j=1}^S a_{HjPi} \mu_{HjPi} H_j P_i - u_{Pi} P_i$$

$$\frac{dL_i}{dt} = \gamma \left(R \frac{V_i}{V_R} - L_i \right) - a_{PiLi} \mu_{PiLi} P_i L_i$$

$$\begin{aligned}
\frac{dR}{dt} = & I - \lambda_R R - \sum_{i=1}^S \gamma \left(R \frac{V_i}{V_R} - L_i \right) \\
& + \sum_{i=1}^S (1 - \lambda_{P_i}) u_{P_i} P_i + \sum_{i=1}^S (1 - \lambda_{H_i}) u_{H_i} H_i + \sum_{i=1}^S (1 - \lambda_{C_i}) u_{C_i} C_i \\
& + \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S (1 - q_C) a_{C_i H_j} \mu_{C_i H_j} H_j C_i + \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S (1 - q_H) a_{H_i P_j} \mu_{H_i P_j} P_j H_i \quad (1)
\end{aligned}$$

$$\text{where } \mu_{xy} = e^{\sum_{z=1}^n m_{xyz} \log(1 + X_z)} = \prod_{z=1}^n (1 + X_z)^{m_{xyz}} \quad (2)$$

S is the number of species per trophic level and $n=3S$ the total number of species. P_i , H_i and C_i are the nutrient stocks of plant, herbivore and carnivore species i , respectively. We assume the stoichiometric composition of each species to be constant, hence its nutrient stock is proportional to its biomass. a_{xy} is a *per capita* potential consumption rate, i.e., the intensity of the trophic interaction between predator species x and prey species y ($a_{xy} \geq 0$). $a_{P_i L_i}$ is the nutrient uptake rate of plant species i . Each herbivore or carnivore species x may be more or less specialist (if one of its potential consumption rates a_{xy} is much higher than the others) or generalist (if all its potential consumption rates a_{xy} are of similar magnitude), with a preference for certain prey species. q_H and q_C are the production efficiencies of herbivores and carnivores, respectively (see Appendix A for parameters values).

Non-trophic interactions are introduced into the model by adding non-trophic modifications of trophic interactions: each species z is allowed to modify the trophic

interaction between species x and y with an effect that depends on both its biomass X_z and a magnitude of interaction modification m_{xyz} (fig. 1). μ_{xy} is the non-trophic coefficient: it is the total non-trophic effect of all species of the community on the trophic interaction between species x and y . Thus, species x consumes species y with a realized consumption rate $a_{xy}\mu_{xy}$. The function that describes non-trophic effects (equation 2) was chosen such that it satisfies several conditions. First, it is a strictly increasing function of both the magnitude of interaction modification m_{xyz} and biomass X_z . Second, if either $m_{xyz}=0$ or $X_z=0$, then $(1+X_z)^{m_{xyz}}=1$, and species z does not affect the trophic interaction between species x and y . Thus, in the absence of interaction modifications, $\mu_{xy}=1$ and the realized consumption rate $a_{xy}\mu_{xy}$ is equal to its potential value a_{xy} : if $\forall (x,y,z) \in \{1, \dots, n\}^3$, $m_{xyz}=0$, then $\mu_{xy}=1$ and $a_{xy}\mu_{xy}=a_{xy}$. Third, the function for non-trophic effects is strictly positive, so that the sign of the realized consumption rate $a_{xy}\mu_{xy}$ does not change. The magnitude of interaction modification m_{xyz} can be positive or negative without changing the sign of $a_{xy}\mu_{xy}$: $\forall X \in \mathbb{R}^+, \forall m_{xyz} \in \mathbb{R}, \prod_{z=1}^n (1+X_z)^{m_{xyz}} > 0$. Whatever the non-trophic effects of other species, the nutrient flow between species x and y is never reversed. Fourth, while the magnitude of interaction modification m_{xyz} comes as the exponent of a power function to keep the function positive, we chose a linear dependence on biomass X_z : preliminary results showed indeed that a power dependence on biomass is too strong because of the high values reached by biomass and destabilizes the system.

In the presence of interaction modifications, the realized consumption rate $a_{xy}\mu_{xy}$ can be smaller than, equal to, or larger than the potential consumption rate a_{xy} ; each species z can affect another species by increasing ($\mu_{xy}>1$) or decreasing ($\mu_{xy}<1$) its realized

consumption rates $a_{xy}\mu_{xy}$. $If \prod_{z=1}^n (1+X_z)^{m_{xyz}} \geq 1$, then $a_{xy}\mu_{xy} \geq a_{xy}$.

$If \prod_{z=1}^n (1+X_z)^{m_{xyz}} \leq 1$, then $a_{xy}\mu_{xy} \leq a_{xy}$. Thus, each species z can affect any other species x by modifying one or several trophic interactions that involves species x , and hence increasing or decreasing the population growth rate $\frac{dX_x}{dt}$ of species x . In the absence of interaction modifications, the only direct species interaction is predation, and our model web reduces to a food web. When interaction modifications are added, each species can have a positive (facilitation), negative (inhibition) or null effect on the population growth rate of any other species, and thus all types of direct species interactions are present (competition, mutualism, exploitation, commensalism, amensalism), including intraspecific (negative or positive) effects ($m_{xzz} \neq 0$ for species z). Our model web is then a full interaction web that includes both trophic and non-trophic interactions.

Our interaction web model respects the principle of mass conservation: a non-trophic interaction, such as mutualism or competition, does not affect the total quantity of matter in the ecosystem as a whole. Interaction modifications change the material flow between a resource and a consumer by multiplying it by some factor, but there is mass conservation overall.

The model also includes nutrient cycling. μ_x is the loss or death rate of species x , and λ_x is the non-recycled (lost) proportion of nutrient coming from species x . R is the nutrient mass in the soil nutrient pool with volume V_R , L_i the nutrient mass in the set of species-specific resource depletion zones, with total volume V_i , of plants from species i . Nutrient is transported between species-specific resource depletion zones and the soil nutrient pool at a diffusion rate γ per unit time. In our simulations, γ was quite high ($\gamma=10$) to allow rapid soil homogenization and strong indirect plant competition for the limiting nutrient. I is the nutrient

input in the soil nutrient pool per unit time, and λ_R the rate of nutrient loss from the soil nutrient pool.

Community assembly

We constrained our interaction web model as little as possible to explore its general properties. Accordingly, we randomly assigned the various biological parameters (potential consumption rates, intensities of interaction modifications, death rates, non-recycled proportions of nutrient) to a regional pool of species from a uniform distribution within appropriate intervals, and let the local ecosystem assemble spontaneously. The establishment of a species depends on both its intrinsic traits (parameter values) and its interactions with the other species already present in the ecosystem.

The model was simulated numerically using C++ programming, and numerical integration of the dynamical equations was performed with a Runge-Kutta method of order 4 and a time step of 0.01 during 1,000 iterations, i.e., 100,000 time steps (100,000 numerical integrations). The local ecosystem results from an assembly process that involves species successive introductions and eliminations. Species were introduced with a biomass equal to 0.01 that was subtracted from the soil nutrient pool, and considered extinct if their biomass was smaller than 0.005, in which case this biomass was returned to the soil nutrient pool. Species were picked at random from a regional species pool with species richness $n=3S$ (S species at each trophic level), and introduced regularly to the community. Each successive introduction occurred after a constant period, which was not dependent on the establishment of a new equilibrium (thus, if the introduction period was 100, there were 1,000 introduction events during a simulation).

Local species richness is the total number of species in the local ecosystem., The total volume of the soil was kept constant irrespective of local species richness: $V_{soil} = V_R + \sum_{i=1}^S V_i$, where $V_i=0$ if species i was not present in the community. Thus, when a plant species became extinct, the volume of its species-specific resource depletion zones was set to zero and added to the volume of the soil nutrient pool. When a plant species was introduced, the volume of its species-specific resource depletion zones was created and subtracted from the volume of the soil nutrient pool. This volume allocation rule respects the conservation of total soil volume while at the same time allowing different plant species to occupy complementary resource depletion zones in the soil. Complementarity between plant species has both theoretical and empirical justifications (Loreau 1998; Loreau and Hector 2001).

Community and ecosystem properties

We examined the relationship between the structure and functioning of interaction webs and the impact of non-trophic interactions by analyzing the effects of regional species richness, non-trophic connectance and maximal non-trophic magnitude on various community and ecosystem properties, i.e., local species richness and species richness at each trophic level, proportions of the various types of species effects and species interactions, interaction web connectance, total biomass (total biomass of all species in the local ecosystem) and biomass of each trophic level, and production of each trophic level.

When we varied regional species richness, we kept equal numbers of species (S) at all trophic levels in the regional species pool.

We call non-trophic connectance of the regional species pool, the probability that a species modifies the trophic interaction between any two species:

$$\text{Non-trophic connectance} = \frac{\text{Number of realized interaction modifications}}{\text{Number of possible interaction modifications}} \quad (3)$$

The number of possible interaction modifications in the regional species pool is equal to the number of species multiplied by the number of trophic interactions in the pool, i.e., $3S(S^2 + S^2 + S)$.

Food web connectance of the regional species pool was kept constant in all simulations:

$$\text{Food-web connectance} = \frac{\text{Number of realized trophic interactions}}{\text{Number of possible trophic interactions}} \quad (4)$$

Food web connectance was high since consumers are more or less generalist with potential consumption rates randomly drawn from a uniform distribution between 0 and 0.01.

We also varied the range of values of the magnitude of interaction modification. Parameter m_{xyz} was randomly taken between a maximum value called *maximal non-trophic magnitude* and a symmetrical minimum (*- maximal non-trophic magnitude*), and this maximal non-trophic magnitude was allowed to take on different values:

$$\forall (x,y,z) \in [1 \dots S]^3, -\text{maximal non-trophic magnitude} \leq m_{xyz} \leq +\text{maximal non-trophic magnitude} \quad (5)$$

Thus, we were able to explore the impacts of non-trophic interactions by manipulating the non-trophic connectance and the maximal non-trophic magnitude of the regional species pool.

We analyzed community and ecosystem properties in the local ecosystems that resulted from the assembly process. We measured the proportions of species effects (facilitation, inhibition or no effect) and species interactions (mutualism, competition,

exploitation, commensalism, amensalism or neutral interaction) based on the sign of the net species effects. The net effect E_{ig} (sum of trophic and non-trophic effects) of species g on species i was measured by the partial derivative of the growth rate $\frac{dX_i}{dt}$ of species i with respect to the biomass X_g of species g :

$$E_{ig} = \left(\frac{\partial \left(\frac{dX_i}{dt} \right)}{\partial X_g} \right)_{(X_h, 1 \leq h \leq n, h \neq g)} \quad (6)$$

If $E_{ig} > 0$, the effect of species g on species i is a facilitation. If $E_{ig} < 0$, it is an inhibition. If $E_{ig} > 0$ and $E_{gi} > 0$, the interaction between species i and g is a mutualism. If $E_{ig} < 0$ and $E_{gi} < 0$, species i and g are in competition. If $E_{ig} > 0$ and $E_{gi} < 0$, the species interaction is an exploitation (predation, herbivory, parasitism, including for example parasitism between two plant species). If $E_{ig} = 0$ and $E_{gi} > 0$, it is a commensalism. If $E_{ig} = 0$ and $E_{gi} < 0$, it is an amensalism. Indirect interactions, such as exploitative nutrient competition, do not enter in the calculation of E_{ig} . The species interactions thus defined are phenomenological net interactions, just as they are defined traditionally in ecology. A phenomenological, rather than a mechanistic, definition was necessary to account for the wide variety of trophic and non-trophic effects in a simple unified framework. This allows us to investigate the effects of regional species richness, non-trophic connectance and maximal non-trophic magnitude on the prevalence and strength of species effects and species interactions.

Interaction web connectance of the local community was measured by the proportion of non-neutral species interactions among all possible species interactions, i.e., by the proportion of species interactions in which at least one of the two effects (E_{ig} or E_{gi}) is non zero:

$$\begin{aligned}\text{Interaction web connectance} &= \frac{\text{Number of non - neutral species interactions}}{(\text{Species richness}^2 - \text{Species richness})/2} \\ &= 1 - \text{Proportion of neutral species interactions}\end{aligned}\quad (7)$$

We called mean value of facilitation the mean value of all positive net species effects, and mean value of inhibition the mean value of all negative net species effects.

We calculated the proportions, mean values and standard deviations of species effects and the proportions of species interactions both in the community as a whole and within each trophic level. We then considered only interspecific species effects and interactions, without taking account for the effect of a species on itself (E_{ii}).

The production of each trophic level was measured by its nutrient inflow (nutrient mass per unit time) :

$$\begin{aligned}\text{Carnivore production} &= \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S q_{caciHj} \mu_{ciHj} H_j C_i \\ \text{Herbivore production} &= \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S q_{H aHiPj} \mu_{HiPj} P_j H_i \\ \text{Primary production} &= \sum_{i=1}^S a_{PiLi} \mu_{PiLi} L_i P\end{aligned}\quad (8)$$

We measured all these community and ecosystem properties during the course of community assembly. After a transition phase, however, the ecosystem systematically

reached a quasi-stationary regime (fig. 2), i.e. a phase where aggregated variables such as local species richness and biomass showed small variations around a constant temporal mean value. Therefore, we compared the community and ecosystem properties in the quasi-stationary regime by calculating the temporal mean during the last 10% of the simulation iterations. For each value of regional species richness, non-trophic connectance or maximal non-trophic magnitude, we performed eight simulations with different random compositions of the regional species pool, as is often done in experiments (Hooper and Vitousek 1997; Hector et al. 1999; Knops et al. 1999; Tilman et al. 2001), and we calculated the mean and standard deviation of the measured properties for these eight replicates. We present below figures for a relatively high regional species richness (45 species, i.e., 15 species per trophic level), but the results are qualitatively similar whatever the number of species. In the figures below that describe the effects of regional species richness, both non-trophic connectance and maximal non-trophic magnitude were set to 0.2.

Results

Local species richness and species richness at each trophic level in the quasi-stationary regime increased with regional species richness in both food webs and interaction webs (fig. 3A, 3B). Therefore, the results obtained as functions of regional species richness or local species richness were very similar.

1. Impact of non-trophic interactions and species richness on the prevalence and strength of species interactions

a. Diversity of species interactions in interaction webs

Non-trophic connectance has an important effect not only on ecosystem properties but also on the nature of species interactions. When non-trophic connectance increased, the proportion of zero species effects decreased while the proportions of facilitation and inhibition increased up to a plateau (fig. 4A). In a food web, the only direct species interaction is exploitation between trophic levels (fig. 4B, when non-trophic connectance = 0, and fig. 4F). In an interaction web, the proportion of neutral interactions decreased until reaching zero as non-trophic connectance increased, and hence interaction web connectance increased until reaching 100%. The proportions of commensalism and amensalism first increased and then decreased to zero as non-trophic connectance increased, while the proportions of mutualism, competition and exploitation increased as non-trophic connectance increased. (fig. 4B). Thus, interaction modifications create non-trophic interactions between species (such as mutualism or competition).

b. Impact of interaction modifications on the prevalence and strength of species effects

As either non-trophic connectance (fig. 4A) or maximal non-trophic magnitude (fig. 4E) increased, the mean value of facilitation increased and the mean value of inhibition decreased, i.e. the mean absolute values of species effects increased, and the standard deviation of species effects also increased. As maximal non-trophic magnitude increased, the proportion of zero species effects first fluctuated and eventually increased (fig. 4E). Thus, both non-trophic connectance and maximal non-trophic magnitude had an impact on the prevalence, strength and variability of species effects.

The increase in the mean value of species effects with non-trophic connectance is a consequence of the assumption that nontrophic effects are multiplicative. Since the magnitude of interaction modification m_{xyz} is randomly taken from a uniform distribution, it has the same probability of being positive or negative; thus, the potential consumption flow that it modifies has the same probability of being multiplied by a factor or divided by the same factor (equation 2). The net effect E_{ig} of any species g on any other species i is proportional to the magnitude of the realized consumption rates, $a_{ij}\mu_{ij}$, that are affected by species g . The difference between the multiplicative effect of interaction modifications on the magnitude of realized consumption rates and the additive effect of realized consumption rates on the net effect E_{ig} explains why on average non-trophic interactions tend to increase net species effects.

To see this, consider the special case when the biomass of all species is equal to X . Each realized consumption rate can then be written as: $a \prod_{z=1}^n (1+X_z)^{m_{xyz}} = a (1+X)^m$, with $m = \sum_{z=1}^n m_{xyz}$. Consider a sum of two realized consumption rates, with equal potential consumption rates a and interaction modifications that have the same magnitude but opposite signs, m and $-m$. The effect of the positive coefficient, m , is always greater than that of the negative coefficient, $-m$:

$$\forall X \geq 0, \forall a \geq 0, \forall m \in \mathbb{R}, a(1+X)^m + a \frac{1}{(1+X)^m} \geq 2a \quad (9)$$

On average, 50 % of the μ_{xy} will be in the range 0 to 1 and 50 % will be in the range 1 to infinity. Therefore, with increasing non-trophic connectance, the arithmetic mean of the realized consumption rates $a_{xy}\mu_{xy}$ will increasingly exceed a_{xy} , leading to an increasing average strength of both inhibition and facilitation.

This property might be viewed as a limitation of the mathematical formulation of our model, which involves both multiplicative and additive effects while there is no distribution of numbers in which both their product and their sum are equal to 1. But it might be realistic since biological rates do have a lower bound of zero and no upper bound, so that non-trophic interactions may be expected to have the effects predicted by our model. Ultimately, this issue will have to be resolved using empirical data on non-trophic effects in natural ecosystems, but these data are currently sorely lacking.

c. Interaction web connectance increases with species richness

As regional species richness, and hence also local species richness, increased, the proportion of zero species effects decreased while the proportions of facilitation and inhibition increased (fig. 4C). Accordingly, the proportion of neutral species interactions decreased until reaching very low values (fig. 4D), whereas the proportions of commensalism and amensalism first increased and then decreased, the proportions of mutualism and competition increased, and the proportion of exploitation was unchanged. Thus, interaction web connectance increased with species richness, until reaching nearly 100%: the more numerous species are, the more they interact with other species.

In food webs, the proportion of neutral species interactions increased with regional species richness (fig. 4F), whereas the proportion of exploitation decreased. Thus, the increase in interaction web connectance with species richness in interaction webs (fig. 4D) is due to the presence of non-trophic links between species.

The increase in interaction web connectance with species richness is a general property of modification interactions as proved in Appendix C. This pattern can be explained intuitively as follows: as regional species richness increases, the number of trophic links of a given species increases (as long as consumers are not strict specialists), which increases the probability for this species to have a trophic link modified by another species, and hence the probability to be affected by another species. The fact that interaction web connectance tends to 100%, however, is due to the assumption that consumers are generalist in our model. Other food web configurations may lead to smaller upper limits (Appendix C).

d. The strength of species effects decreases with species richness

As regional species richness increased (fig. 4C), the mean value of facilitation decreased and the mean value of inhibition increased, i.e., the mean absolute values of species effects decreased. Thus, species effects tended to be denser, i.e. proportionally more numerous, and weaker as regional species richness increased (fig. 4C). Weak interaction strengths probably buffer the possible destabilizing effect of interaction web connectance and species richness.

e. Species effects and species interactions within the various trophic levels

Patterns within the various trophic levels were very similar to those reported in figure 4 for the community as a whole. The only difference concerned the prevalence of facilitation and inhibition, and hence of interspecific competition and cooperation, among plants as non-trophic connectance increased (fig. 5). In plants, the proportion of inhibition increased more

rapidly than that of facilitation (fig. 5A), whereas in the community as a whole (fig. 4A) or in other trophic levels (results not shown), the proportions of inhibition and facilitation varied in the same way. In the same manner, the proportion of interspecific competition increased more rapidly than that of mutualism in plants (fig. 5B), whereas these proportions varied in the same way in other trophic levels or in the whole community (fig. 4B).

2. Impacts of non-trophic interactions on biodiversity and ecosystem properties

a. Non-trophic interactions and ecosystem properties

Non-trophic connectance and maximal non-trophic magnitude had an important effect on ecosystem properties. Local species richness decreased as either non-trophic connectance (fig. 6A) or maximal non-trophic magnitude (fig. 6B) increased, except at a low level of non-trophic parameters. Plant species richness decreased as either non-trophic connectance (fig. 6A) or maximal non-trophic magnitude (fig. 6B) increased. In contrast, consumer species richness was less affected by variations in non-trophic connectance; it decreased as maximal non-trophic magnitude increased, except at a low level of maximal non-trophic magnitude.

The biomass and production of each trophic level decreased sharply as either non-trophic connectance (fig. 6C, 6E) or maximal non-trophic magnitude (fig. 6D, 6F) increased. Interaction webs with high levels of either non-trophic connectance or maximal non-trophic magnitude were systems in which the biological processes of production and recycling were very low and inorganic flows prevailed. Such high levels of non-trophic connectance and magnitude are presumably absent in natural ecosystems.

b. The impacts of non-trophic interactions on ecosystem processes are mediated by changes in realized consumption rates and species interactions

The decrease in biomass and production at all trophic levels as non-trophic connectance or maximal non-trophic magnitude increases can be explained by the impacts of non-trophic interactions on the realized consumption rates and on species interactions (fig. 4, 5).

First, the mean realized consumption rates increase with non-trophic connectance, as mentioned earlier, which contributes to decrease the biomass and production at the next lower trophic level. These declines in the biomass and production of lower trophic levels cascade up the food web and lead indirectly to decreased carnivore biomass and production. Increasing non-trophic connectance also leads to more intense competition between consumers for their resource and a smaller resource-use complementarity, which contributes to decrease herbivore and carnivore biomass and production.

Second, the proportions of inhibition and competition increase more than those of facilitation and mutualism in plants when non-trophic connectance increases. Thus, non-trophic interactions tend to make competition between plant species stronger, which may also partly explain the decrease in primary production and plant biomass, and hence indirectly in consumer production and biomass.

3. The biodiversity – ecosystem functioning relationships in food webs and interaction webs

a. Effects of species richness on ecosystem processes in food webs and interaction webs

In both food webs and interaction webs, total biomass increased with regional species richness, and hence with local species richness (fig. 7A, 7B). Plant and carnivore biomasses increased in parallel, which suggests a bottom-up control of plants on carnivores. In contrast,

herbivore biomass was less affected by species richness, which suggests a top-down control of carnivores on herbivores. The soil nutrient concentration decreased as species richness increased, which shows a better exploitation of the limiting nutrient by plants.

Production at all trophic levels increased with regional species richness (fig. 7C, 7D). Primary production increased with species richness because of the better exploitation of the limiting nutrient by plants; as a result, the increase in plant biomass was much higher than the decrease in the soil nutrient stock, and primary production increased (equation 8; fig. 7A, 7B). Herbivore production depends on plant biomass and herbivore biomass (equation 8), and herbivore biomass was top-down controlled; therefore herbivore production showed the same pattern as plant biomass (fig. 7A, 7C; fig. 7B, 7D). In the same manner, carnivore production depends on herbivore and carnivore biomasses (equation 8), but herbivore biomass was top-down controlled; therefore carnivore production followed carnivore biomass. In our model food webs and interaction webs, the high values for production (especially plant and herbivore productions) compared to the soil nutrient input, can be related to a high recycling. Differences between food webs and interaction webs highlight the role of non-trophic interactions in ecosystems. The increase in biomass and production with regional (fig. 7) and local (fig. 8) species richness was less rapid in interaction webs than in food webs. Differences between food webs and interaction webs were greater at higher levels of regional species richness (fig. 7A, 7B). The positive effect of non-trophic interactions on the mean realized consumption rates as species richness increases explains why non-trophic effects are more important in species-rich ecosystems than in species-poor ecosystems in our model. Higher realized consumption rates make species more efficient but also more competitive.

b. Biodiversity – ecosystem functioning relationships

We studied the relationship between total biomass and local species richness at the quasi-stationary regime that emerged from variations in one of the parameters of the regional species pool, i.e., regional species richness, non-trophic connectance or maximal non-trophic magnitude (fig. 8). Whatever the parameter driving variations in local species richness, there was a positive relationship between total biomass and local species richness. However, the shape of this relationship differed. The relationship was roughly linear in both food webs and interaction webs when regional species richness varied, but it was nonlinear, concave-up when non-trophic connectance or maximal non-trophic magnitude varied in interaction webs. This concave-up relationship between local species richness and total biomass is explained by the higher effect of non-trophic interactions on biomass than on species richness (fig. 6). Thus, our model predicts a positive relationship between species richness and biomass in naturally assembled ecosystems, but with a strong impact of non-trophic interactions on the shape of the diversity-biomass relationship. Specifically, non-trophic interactions are expected to decrease the magnitude of biomass and production, but changes in their frequency or strength are expected to increase the dependency of biomass and production on local species richness.

Discussion

Our model shows that the nature and strength of species interactions depend on species diversity. Interaction web connectance is expected to increase with species richness, while the magnitude of species effects is expected to decrease with species richness. Thus, our model predicts that species-rich interaction webs are more connected but have weaker species interactions.

Our model also shows that non-trophic interactions can strongly affect community and ecosystem properties. Biomass, production and local species richness are expected to decrease when non-trophic interactions are numerous and strong, due to an increased mean consumption per species. Non-trophic interactions also have a strong impact on the nature, prevalence and strength of species interactions. A positive diversity – biomass relationship emerges from the assembly of both food webs and interactions webs, but non-trophic interactions are expected to affect the shape of this relationship.

Our results emphasize the need to take into account non-trophic interactions in theoretical ecology. Our simple, general model allows all types of species interactions to be incorporated by adding interaction modifications to a food web. This mass-balance constrained model of an interaction web provides a useful tool for studying with more realism the impact of diversity on the functional properties of complex ecosystems.

1. The biodiversity – ecosystem functioning relationship in interaction webs

We have shown that total biomass increases with regional species richness, and hence also with local species richness, in both food webs and interaction webs. In both types of webs, carnivore biomass is bottom-up controlled by plants, herbivore biomass is top-down controlled by carnivores, and total biomass depends mostly on plant biomass. These control mechanisms are the same as in classical food webs (Thébault and Loreau 2003). Our results

concerning food webs are in qualitative agreement with previous theoretical studies (Thébault and Loreau 2003, Ives et al. 2005). Thébault and Loreau (2003), however, showed that in a two-level food web with generalist herbivores, plant biomass and herbivore biomass increase nonlinearly with regional species richness and can even decrease at a high level of species richness, whereas in our food web model biomass does not decrease at a high level of species richness. This difference is likely explained by the presence of a third trophic level in our work and by the fact that, contrary to recent theoretical (Thébault and Loreau 2003; Ives et al. 2005) and experimental (Downing and Leibold 2002; Duffy et al. 2003) studies in which species richness is controlled, our work provides a dynamical approach to biodiversity and ecosystem functioning in which both factors result from an assembly process. Our model predicts that biomass and production will generally be lower in interaction webs than in food webs. Non-trophic interactions are likely to generate strong constraints on species coexistence. The species present in the community have higher realized consumption rates on average, which makes them more efficient but also more competitive. Therefore, the probability of observing overexploitation and negative effects on ecosystem properties is higher.

2. Species diversity, species interactions and ecosystem processes

Our work shows that species interactions depend on species richness: both the strength and the prevalence of these interactions are diversity-dependent. In particular, the mean absolute values of interspecific facilitation and inhibition effects are expected to decrease with increasing species richness. Some recent studies have shown a diversity dependence of species interaction strength experimentally. For example, increased diversity may increase competition (Naeem et al. 2000), and decreasing predator diversity may increase herbivore

grazing, leading to a decrease in kelp biomass in mesocosms (Byrnes et al. 2006). The analysis of natural food webs (Neutel et al. 2002) suggest that natural ecosystems are characterized by a majority of low interactions and a minority of strong interactions.

Our model also predicts that interaction web connectance increases with species richness, and that the proportions of the various types of species effects and species interactions depend on species richness. A higher species diversity increases the probability for each species to interact with another species. Although the relationship between trophic connectance and species richness has been well studied in food webs (Martinez 1992; Montoya and Solé 2003), we lack knowledge concerning non-trophic connectance and interaction web connectance in ecosystems. Some experimental studies suggest that the probability of some species interactions depends on species diversity. For example, increasing species diversity can increase the probability of facilitation (Cardinale et al. 2002).

Species diversity and species interactions are two important properties of ecosystems that govern their functioning. Our model shows direct impacts of species richness and non-trophic effects on biomass, production and mean consumption per species. But species diversity may also affect ecosystem functioning indirectly, through changes in species interactions, by affecting their connectance, prevalence and strength. For instance, it may enhance ecosystem functioning by increasing facilitation (Cardinale et al. 2002). Recent experiments have shown that a form of facilitation, whereby a species enhances the access of other species to the resource through biophysical modifications, affects productivity and the diversity–productivity relationship in bryophyte communities (Mulder et al. 2001; Rixen and Mulder 2005). Thus, biodiversity can affect ecosystem functioning directly, by mechanisms such as functional complementarity between species that use different resources, and indirectly, by changing the nature and strength of species interactions. Consequently, species

interactions, in particular non-trophic interactions, should be given more attention in studying the relationship between biodiversity and ecosystem properties.

3. Incorporating non-trophic interactions in theoretical ecology

Our work provides a general ecosystem model that incorporates non-trophic interactions in the form of interaction modifications: each trophic interaction between two species can be modified by a third species. Interaction modifications were regarded by Wootton (1994) as one of the two classes of indirect effects, the second one being indirect effects mediated through chains of direct interactions (changes in species densities). The definitions given by Abrams et al. (1995) and Abrams (1995) classify indirect effects in two types: density-mediated indirect interactions and trait-mediated indirect interactions. Indirect effects between species have been shown to be much more frequent in natural ecosystems than previously thought (Wootton 1994; Werner and Peacor 2003; Schmitz et al. 2004). An interaction modification can be viewed as a direct interaction involving three species, one species having a direct effect on two species simultaneously. In that case, the net species effect calculated in our model can be considered as a direct total effect of species g on species i , and all species effects (facilitation, inhibition, zero species effect) and all species interactions (competition, mutualism, exploitation, amensalism, commensalism) characterized by the sign and the strength of net species effects E_{ig} as direct species effects and direct species interactions, respectively. But these interactions also can be considered as indirect interactions if interaction modifications are viewed as trait-mediated indirect interactions.

Ecosystem engineers (Jones et al. 1994) are strong drivers of interaction modifications: by modifying their physical environment, they create many non-trophic species interactions. Autogenic or allogenic engineers can modulate resource flows or abiotic parameters that influences resource flows. Therefore our modeling framework could be

applied to the study of ecosystem engineers through specific non-trophic modifications of trophic interactions or through modifications of abiotic parameters such as those that govern the input, recycling and loss of nutrients. Experimental studies show that ecosystem engineering can induce changes in community structural properties, such as species richness (Zhu et al. 2006), species composition (Badano et al. 2006) and species interactions (Collen and Gibson 2001), and ecosystem functional processes such as primary production (Zhu et al. 2006). Our model shows that interaction modifications of all kinds may profoundly affect ecosystem properties such as biomass and production at all trophic levels.

We view our interaction web model as a promising tool to merge the community and ecosystem perspectives in theoretical ecology. By incorporating non-trophic interactions in the form of modifications of trophic interactions, our model describes material flows in a consistent way, and hence allows analysis of ecosystem properties. At the same time, it is a flexible and dynamical model that allows all kinds of species interactions to occur, and hence allows analysis of community properties such as species diversity and the connectance, prevalence and strength of species interactions.

Despite its strengths and generality, our model also has limitations. We represented non-trophic interactions in the form of modifications of trophic interactions, but it would be also possible to introduce them in the form of modifications of non-trophic parameters such as intrinsic death rates and recycling rates. We assumed that the various modifications of a given trophic interaction by different species are additive, but interaction modifications might interfere with each other and generate non-additive effects. For instance, there could be a hierarchy of effects (one effect dominates over the others) or a synergy of effects (the effect of one species can only be expressed in, or is modified by, the presence of another species). Our linear approximation, however, is in line with the simplicity required for a general ecosystem model. We assumed that there is a single limiting nutrient and that the

stoichiometric composition of each species is constant, although the stoichiometric composition of plants is known to depend on factors such as environmental conditions and the presence of consumers. This simplification was made to avoid unnecessary complications in a model designed to explore the role of non-trophic interactions. In our model, the soil is compartmentalized, each plant taking up nutrient in its species-specific resource depletion zone. But the diffusion rate was high enough to allow rapid homogenization of the soil and hence plant competition for the limiting nutrient. Thus, in our model, plant coexistence is not critically dependent on soil compartmentalization. A decomposer compartment could be added, but it is unlikely to change the results because we have already included nutrient cycling in our model without detailing its mechanisms. Lastly, our current model considers an interaction web with three trophic levels. It would definitely be interesting to model an interaction web with a more realistic and flexible trophic structure, by allowing consumers to feed on several trophic levels and blurring the separation between distinct trophic levels.

Our theoretical study suggests several hypotheses that would deserve to be tested experimentally. It would be useful to study experimentally the influence of species richness on species interactions: does the strength of species effects (facilitation, inhibition) depend on species richness in experimental ecosystems? Does their connectance increase with species richness? It would also be useful to test experimentally the impacts of non-trophic interactions on ecosystem processes and their mechanisms: what is the influence of the connectance or magnitude of non-trophic interactions on biomass and production at various trophic levels? Do non-trophic interactions generally increase resource consumption, possibly leading to resource overexploitation?

Conclusions

We have constructed a model of a full interaction web that includes both trophic and non-trophic species interactions and that respects the principle of mass conservation. Our model has allowed us to show the important role of species interactions, especially non-trophic interactions, in community and ecosystem properties and in the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. The diversity–biomass patterns obtained with our interaction web model are not strikingly different from those shown in recent theoretical studies of food webs, but the mechanisms are far more complex. Ecosystem processes depend not only on species diversity (Tilman et al. 1997; Loreau 1998; Hector et al. 1999; Spehn et al. 2005) and trophic structure (Leibold et al. 1997; Thébault and Loreau 2003; Ives et al. 2005), but also on the structure of the interaction web, in particular the connectance and magnitude of non-trophic interactions. Our model predicts that the nature, the prevalence and the strength of species interactions change with regional and local species richness. This diversity-dependence of species interactions makes the mechanisms of the biodiversity – ecosystem functioning relationship more complex in an interaction web. For a better understanding of the effects of biodiversity and species interactions on ecosystem functioning, it would be useful to study experimentally the role of multiple species interactions simultaneously (such as predation and mutualism) instead of one type of species interaction separately. Species interactions, and especially non-trophic interactions, must be taken in consideration in order to understand the consequences of biodiversity loss.

Acknowledgments

We thank C. Fontaine, S. Kéfi, N. Loeuille, E. Thébault, the Associate Editor and four anonymous reviewers for constructive comments on the manuscript.

APPENDIX A

Parameters Values

Parameters of numerical integration:

- time step (Runge-Kutta of order 4): 0.01
- simulation duration: 1,000 iterations, i.e., 100,000 numerical integrations
- p : introduction period: $p=100$
- introduction biomass: 0.01
- extinction biomass threshold: 0.005

Parameters of the regional species pool (randomly taken from a uniform distribution):

- u_x : death rate: $\forall x \in [1 \dots n], 0.1 \leq u_x \leq 0.5$ per unit time
- λ_x : non-recycled proportion of dead organic matter: $\forall x \in [1 \dots n], 0.1 \leq \lambda_x \leq 0.3$
- a_{xy} : potential consumption rate, of species y by species x
- carnivore potential consumption rate: $\forall (x,y) \in [1 \dots S]^2, 0 \leq a_{xy} \leq 0.01$ per time and mass unit
- herbivore potential consumption rate: $\forall (x,y) \in [1 \dots S]^2, 0 \leq a_{xy} \leq 0.01$ per time and mass unit
- nutrient uptake rate by plants: $\forall i \in [1 \dots S], 0 \leq a_{LiR} \leq 0.5$ per time and mass unit
- q_C : carnivore production efficiency: $q_C=0.15$ (15%)
- q_H : herbivore production efficiency: $q_H=0.15$ (15%)
- m_{xyz} : magnitude of the non-trophic modification of the trophic interaction between species x and y , by species z :

$\forall (x,y,z) \in [1 \dots S]^3, -\text{maximal non-trophic magnitude} \leq m_{xyz} \leq +\text{maximal non-trophic magnitude}$

- μ_{xy} : non-trophic coefficient, of species y on species x
- $a_{xy}\mu_{xy}$: realized consumption rate, of species y by species x

Soil parameters:

- V_{soil} : total volume of soil: $V_{soil}=100$
- V_i : total volume of species-specific resource depletion zones of plant species i : $V_i=1$ if plant species i is present in the local ecosystem, else $V_i=0$
- V_R : volume of soil nutrient pool: $V_R = V_{soil} - \sum_{i=1}^S V_i$
- γ : diffusion rate: $\gamma=10$ per unit time
- I : soil nutrient input: $I=100$ per unit time
- λ_R : soil nutrient loss rate: $\lambda_R=0.05$ per time and soil nutrient mass unit
- R_0 : initial nutrient mass in soil nutrient pool (randomly taken): $1 \leq R_0 \leq 10$

APPENDIX B

Program Algorithm

1. Choice of complexity parameters of the regional species pool: regional species richness, non-trophic connectance and maximal non-trophic magnitude.
2. Creation of the regional species pool. The regional species pool consists of equal species numbers of plants, herbivores and carnivores, without omnivory. The parameters of the pool species are randomly taken from a uniform distribution within appropriate intervals (Appendix A): death rate u_x , non-recycled proportion λ_x of nutrient coming from species x , potential consumption rate a_{xy} , magnitude of interaction modification m_{xyz} . The initial nutrient mass in the soil nutrient pool is also randomly taken from a uniform distribution.

At each introduction event (3-5):

3. Community and ecosystem properties are calculated and recorded (proportions, strength and variability of species effects, proportions of species interactions, local species richness, species richness per trophic level, total biomass, biomass per trophic level, production at each trophic level, mean consumption per species).
4. A species is randomly taken from the pool among those that are not already present in the community. A species can thus be introduced, go extinct and be re-introduced.
5. The species is introduced in the community. The initial biomass of the introduced species is subtracted from the soil nutrient pool to respect the principle of mass conservation. When a plant species is introduced, the volume of its species-specific resource depletion zones is created, with a concentration equal to the soil nutrient pool concentration, and subtracted from the volume of the soil nutrient pool, and the nutrient mass of this species-specific resource depletion zone is subtracted from the soil nutrient pool.

At each integration time step (6-7):

6. Numerical integration of the dynamical equations (1) and (2) is performed with a Runge-Kutta method of order 4.
7. Species whose biomass is smaller than the extinction biomass threshold are removed. Their biomass is added to the soil nutrient pool to respect the principle of mass conservation. When a plant species becomes extinct, the volume and the nutrient mass of its species-specific resource depletion zone are set to zero and added to the volume of the soil nutrient pool.
8. Repeat steps 6-7 for 100 numerical integrations.
9. Repeat steps 3-8 for $100,000/100=1000$ introduction events.
10. Repeat steps 2-9 for 8 replicates.
11. Repeat steps 1-10 for each value of the studied parameter (regional species richness, non-trophic connectance or maximal non-trophic magnitude).

APPENDIX C

Why interaction web connectance increases with regional species richness

In the food web configuration considered in this study, the probability π for a species y to have a net effect on a species x can be calculated by considering the nine cases of interactions among the three trophic levels. There are four cases in which species x and y form a prey–predator pair (herbivore-carnivore, plant-herbivore, carnivore-herbivore, or herbivore-plant interaction). In each of these cases, y always has an effect on x through a trophic link, and hence probability π is equal to 1 (y can also have an additional effect on x through an interaction modification). In the other five cases, y can have an effect on x only through a modification of a trophic interaction involving x and another species. The probability for y to modify a trophic interaction involving x is equal to 1 minus the probability that y does not modify any of these trophic interactions, i.e. $1 - (1 - c)^\alpha$, where c is non-trophic connectance (probability for a species to modify a given trophic interaction) and α is the number of trophic interactions involving species x ($\alpha = S$ if x is a carnivore species, $\alpha = 2S$ if x is a herbivore species, and $\alpha = S + 1$ if x is a plant species). Thus, the probability π for any species y to have a net effect on any other species x is:

$$\begin{aligned}\pi &= 4/9 + 2/9 (1 - (1 - c)^S) + 2/9 (1 - (1 - c)^{2S}) + 2/9 (1 - (1 - c)^{S+1}) \\ &= 1 - 2/9 (1 - c)^S - 2/9 (1 - c)^{2S} - 2/9 (1 - c)^{S+1} \\ &= 1 - 2/9 (1 - c)^S (2 - c + (1 - c)^S).\end{aligned}$$

Probability π is an increasing function of S , which tends to 1 as S tends to infinity (fig. 4D).

Interaction web connectance is the probability that an interaction between any two species is non-zero, which is equal to $1 - (1 - \pi)^2$. Thus, interaction web connectance tends to 1 as regional species richness increases to infinity. The above equation for probability π also

explains why interaction web connectance tends to 1 as non-trophic connectance increases (fig. 4B).

In other food web configurations with specialist consumers, π would still be an increasing function of S and c and include a factor $(1 - c)^S$, but its upper limit may be different from 1.

Legends of figures

Figure 1. The interaction web model. Solid arrows represent nutrient flows. For clarity of the figure, flows of non-assimilated nutrient returned to the soil nutrient pool during consumption by carnivores and herbivores are represented only on the left trophic chain, while flows of nutrient either recycled or lost from the ecosystem following death are represented only on the right trophic chain. Dotted lines represent interaction modifications. Only five examples of interaction modifications are represented here for the sake of clarity. For instance, herbivore species H_z modifies the trophic interaction between herbivore species H_y and carnivore species C_x , with a magnitude of interaction modification m_{xyz} . The modification of the nutrient flow between plant species P_j and its species-specific resource depletion zone L_j corresponds to intraspecific competition or facilitation.

Figure 2. Temporal changes in local species richness (A) and biomass (B) during the ecosystem assembly process. Biomass and local species richness are shown for the community as a whole (black dotted lines), all plants (black solid lines), all herbivores (black dashed lines), and all carnivores (gray solid lines). The gray dashed line represents the nutrient mass in the soil nutrient pool. Regional species richness $3S = 45$, non-trophic connectance = 0.2, maximal non-trophic magnitude = 0.2.

Figure 3. Local species richness in the quasi-stationary regime as a function of regional species richness in food webs (A, non-trophic connectance = 0, maximal non-trophic

magnitude = 0) and in interaction webs (B, non-trophic connectance = 0.2, maximal non-trophic magnitude = 0.2). We present the mean and standard deviation for local species richness (●), plant species richness (○), herbivore species richness (△), and carnivore species richness ().

Figure 4. Proportions and strength of direct species effects (A, C, E) and proportions of direct species interactions (B, D, F) in the community as a whole in the quasi-stationary regime as functions of non-trophic connectance (A and B, regional species richness = 45, maximal non-trophic magnitude = 0.2), and regional species richness in interaction webs (C and D, non-trophic connectance = 0.2, maximal non-trophic magnitude = 0.2). Panel E shows the proportions and strength of species effects as functions of maximal non-trophic magnitude (regional species richness = 45, non-trophic connectance = 0.2). Panel F shows the proportions of species interactions as functions of regional species richness in food webs (non-trophic connectance = 0, maximal non-trophic magnitude = 0). Panels A, C and E show the mean and standard deviation for the proportions of neutral effects (◆, grey lines, ×100), facilitation (●, ×100) and inhibition (▲, ×100), the mean and standard deviation for the mean value of facilitation (○, ×100), the mean value of inhibition (△, ×100), and the standard deviation of species effects (□, ×10). Panels B, D and F show the mean and standard deviation for the proportions of mutualism (●, ×100), competition (▲, ×100), exploitation (, ×100), commensalism (○, ×100), amensalism (△, ×100) and neutral interactions (◆, grey lines, ×100). Dashed lines (◇, ×100) represent interaction web connectance.

Figure 5. Proportions and strength of direct species effects (A) and proportions of direct species interactions (B) within the plant trophic level in the quasi-stationary regime as functions of non-trophic connectance (regional species richness = 45, maximal non-trophic

magnitude = 0.2). Panel A shows the mean and standard deviation for the proportions of neutral effects (◆, grey lines, $\times 100$), facilitation (●, $\times 100$) and inhibition (▲, $\times 100$), the mean and standard deviation for the mean value of facilitation (○, $\times 100$), the mean value of inhibition (△, $\times 100$), and the standard deviation of species effects (□, $\times 10$). Panel B shows the mean and standard deviation for the proportions of mutualism (●, $\times 100$), competition (▲, $\times 100$), exploitation (◻, $\times 100$), commensalism (○, $\times 100$), amensalism (△, $\times 100$) and neutral interactions (◆, grey lines, $\times 100$). Dashed line (◇, $\times 100$) represents interaction web connectance.

Figure 6. Local species richness, biomass and production (per time unit) in the quasi-stationary regime as functions of non-trophic connectance (A, C and E, regional species richness = 45, maximal non-trophic magnitude = 0.2) and maximal non-trophic magnitude (B, D and F, regional species richness = 45, non-trophic connectance = 0.2). We present the mean and standard deviation for total (●) local species richness and biomass, plant (○), herbivore (△), and carnivore (◻) local species richness, biomass and production. Dotted lines represent the nutrient mass in the soil nutrient pool (◇).

Figure 7. Biomass and production in the quasi-stationary regime as functions of regional species richness in food webs (A and C, non-trophic connectance = 0, maximal non-trophic magnitude = 0) and in interaction webs (B and D, non-trophic connectance = 0.2, maximal non-trophic magnitude = 0.2). We present the mean and standard deviation for total biomass (●), total plant (○), total herbivore (△), and total carnivore (□) biomass and production. Dotted lines represent the nutrient mass in the soil nutrient pool (◇).

Figure 8. Relationships between local species richness and total biomass driven by variations of different properties of the regional species pool: regional species richness in food webs (●) (non-trophic connectance = 0, maximal non-trophic magnitude = 0), regional species richness in interaction webs (○) (non-trophic connectance = 0.2, maximal non-trophic magnitude = 0.2), non-trophic connectance in interaction webs (△) (regional species richness = 45, maximal non-trophic magnitude = 0.2), maximal non-trophic magnitude in interaction webs (□) (regional species richness = 45, non-trophic connectance = 0.2).

Figure 1.

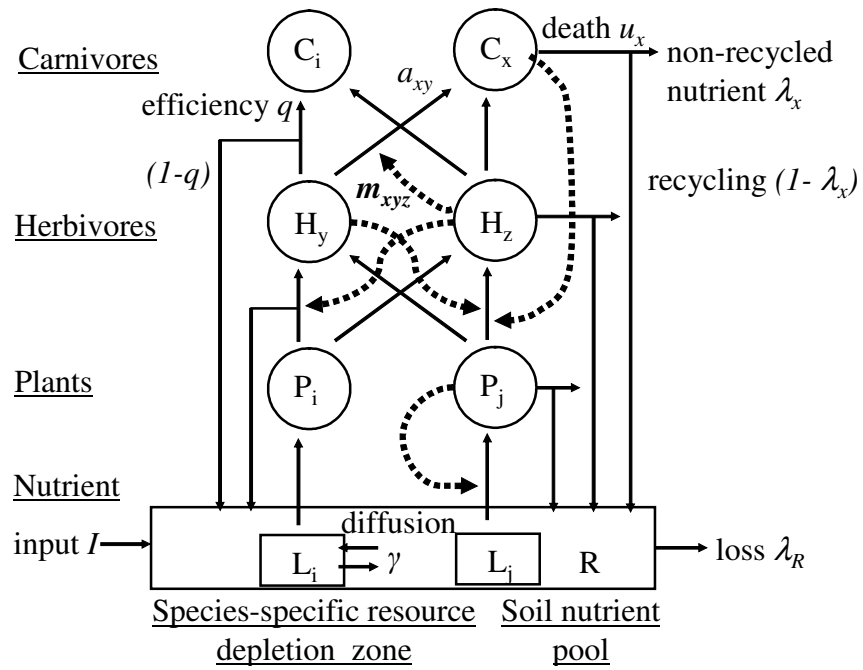


Figure 2.

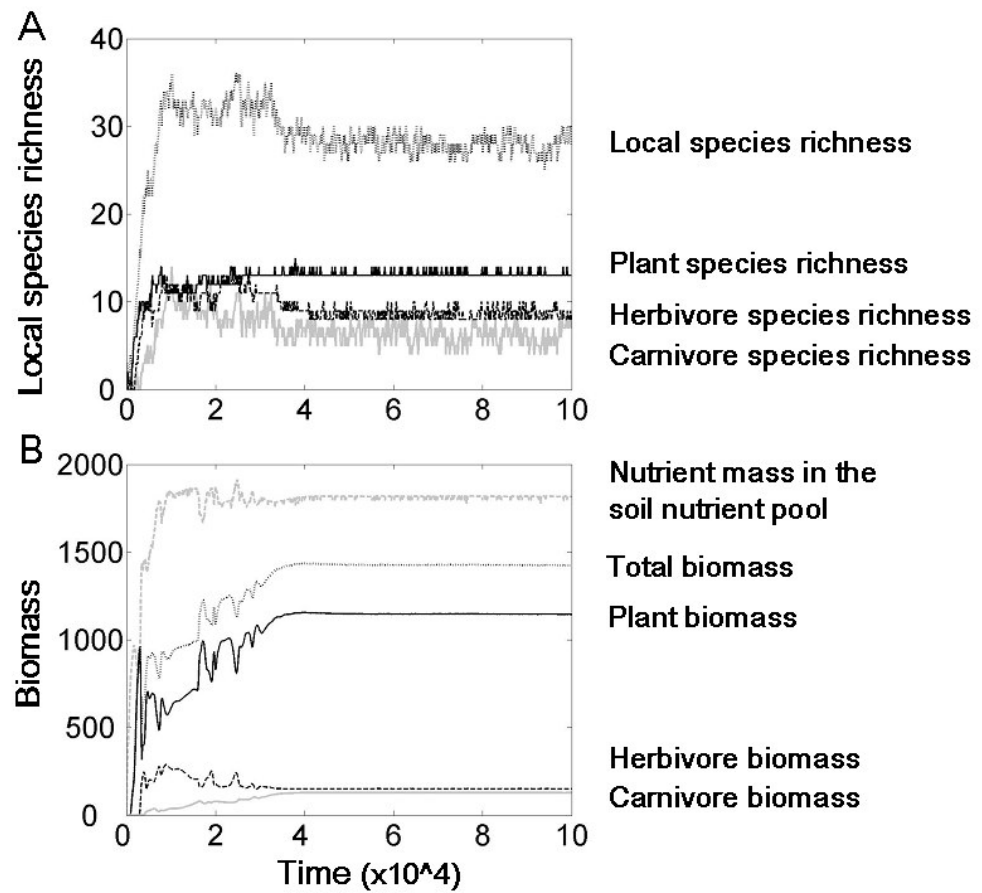


Figure 3.

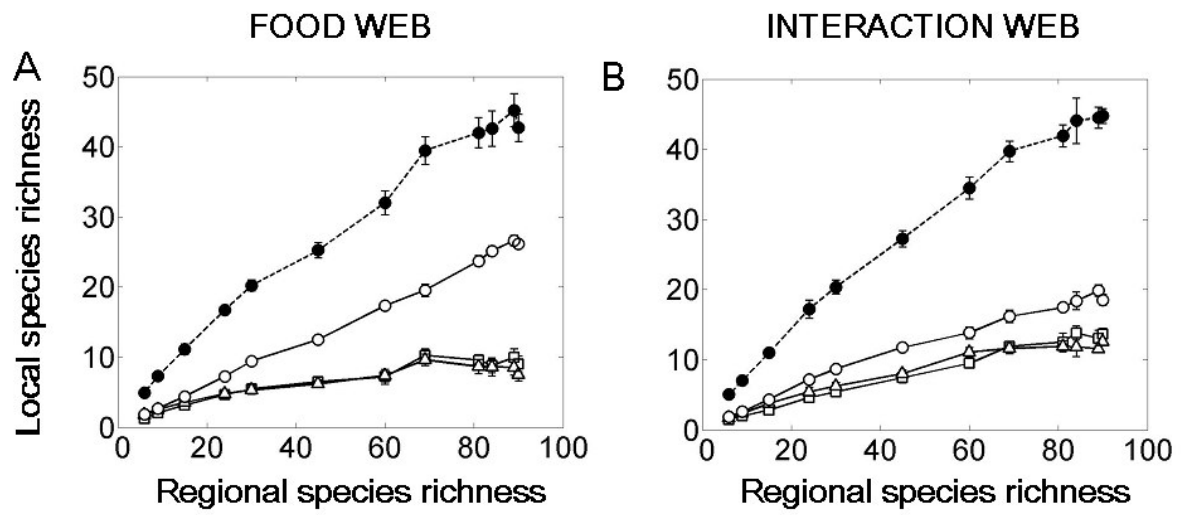


Figure 4.

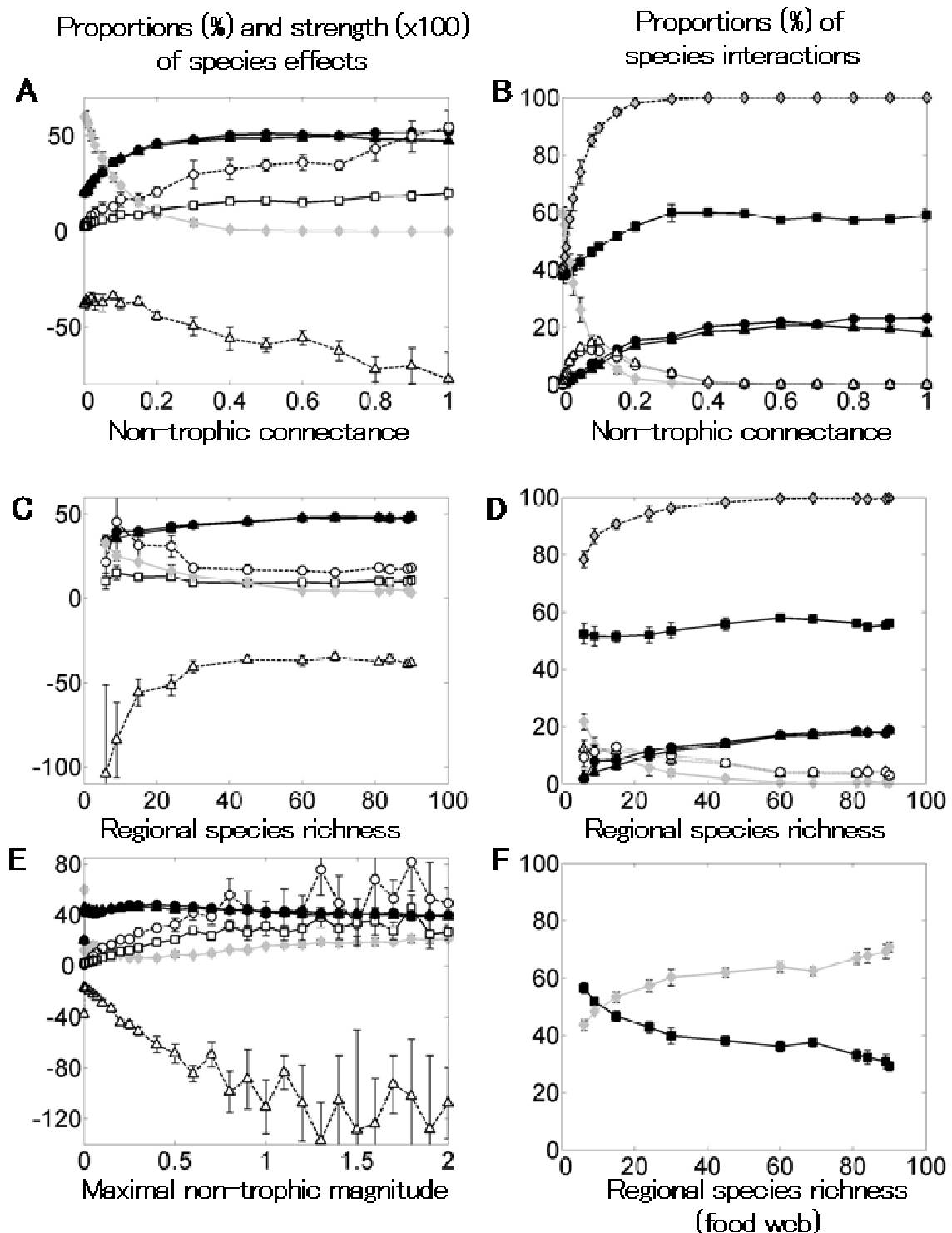


Figure 5.

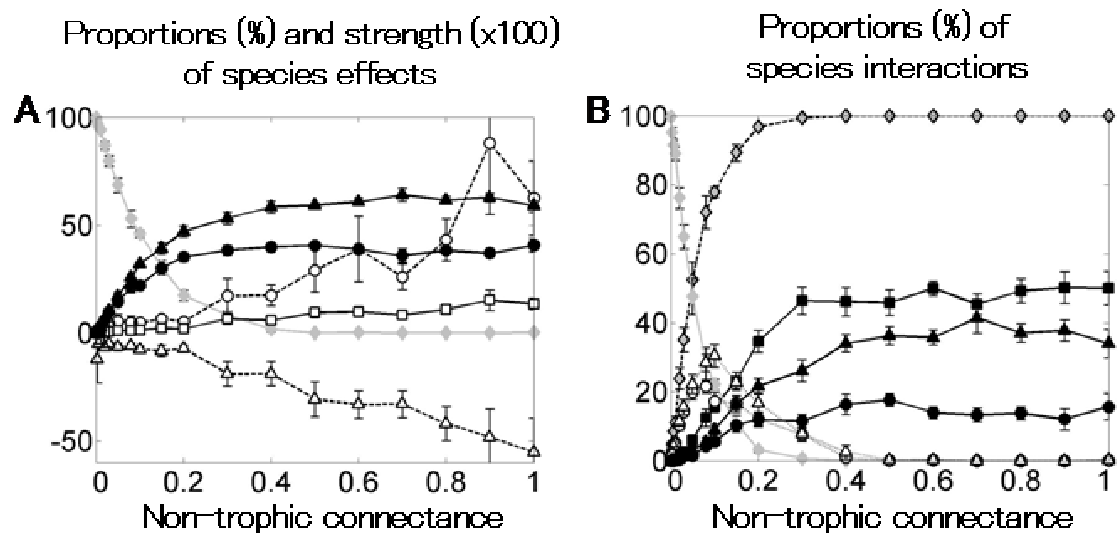


Figure 6.

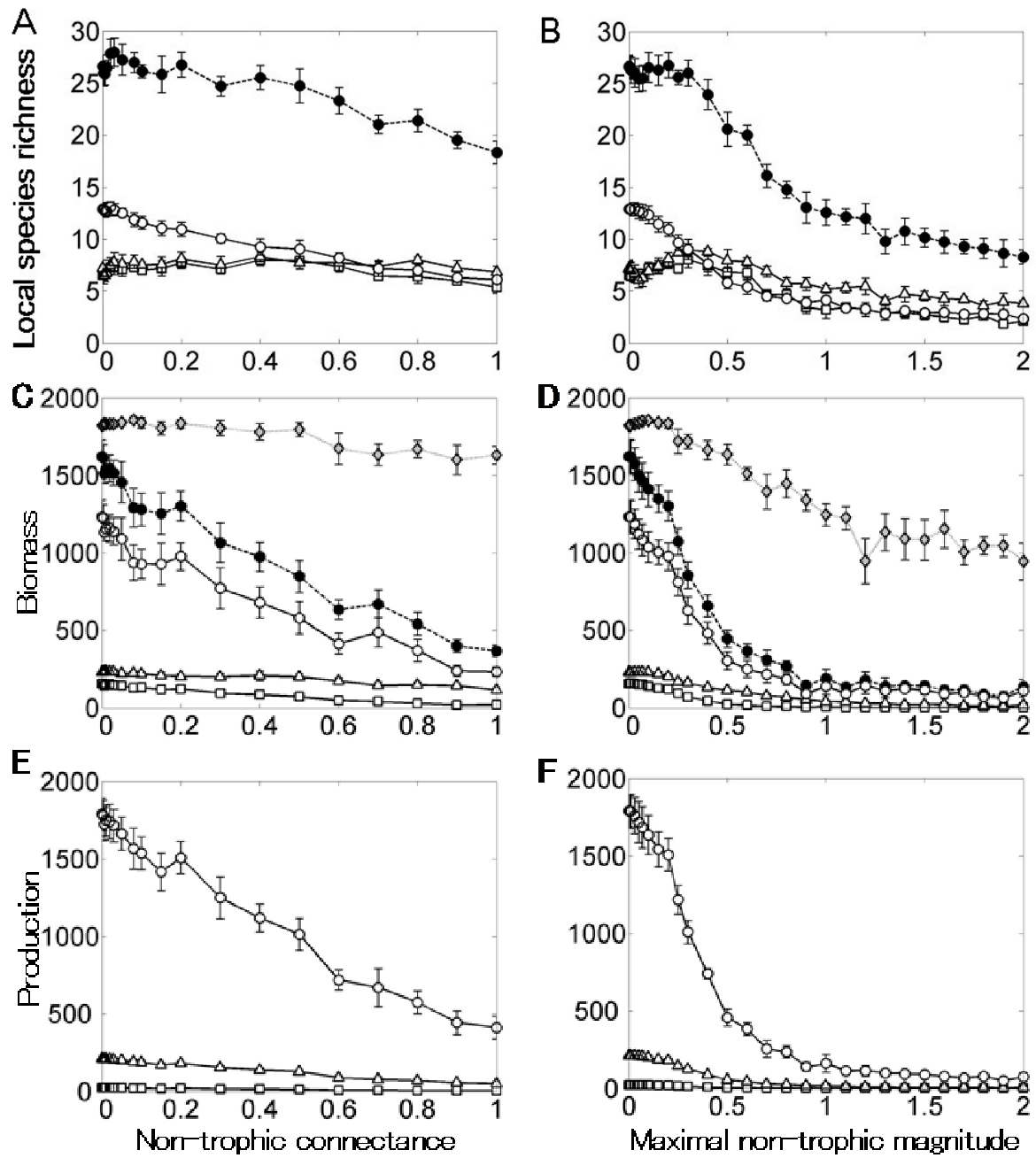


Figure 7.

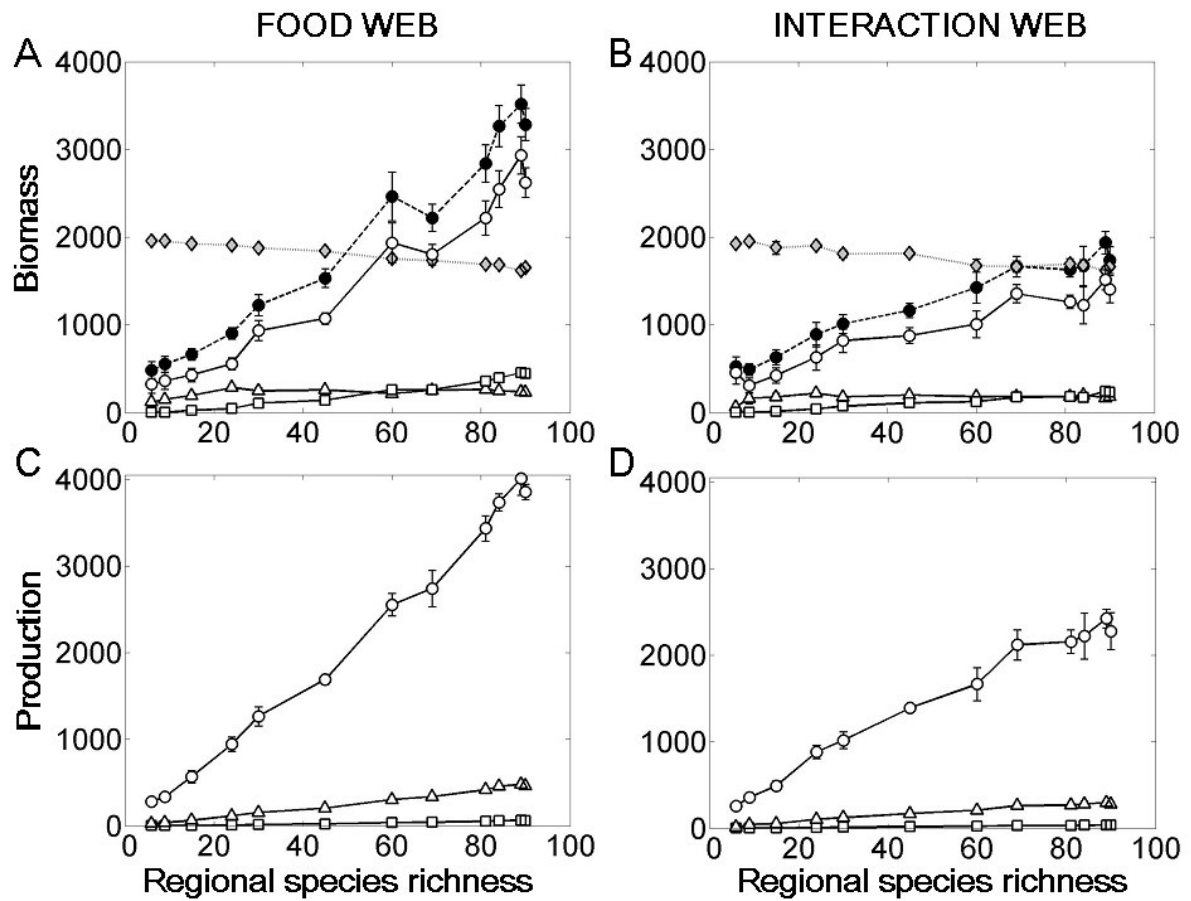
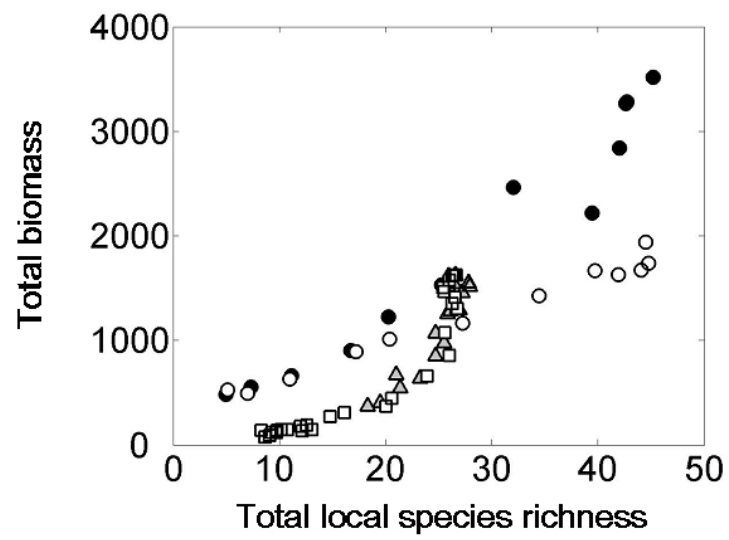


Figure 8.



CHAPITRE 2

Résistance aux invasions biologiques et
impacts des invasions sur les écosystèmes :
importance de la biodiversité
et des interactions interspécifiques

Resistance to Biological Invasions and Species Extinctions: the Importance of Species Interactions and Diversity

Alexandra Goudard and Michel Loreau

A. Goudard (alexandra.goudard@ac-paris.fr), Biogéochimie et Ecologie des Milieux Continentaux, UMR 7618, Ecole Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, FR-75230 Paris cedex 05, France. Université Pierre et Marie Curie, Paris 6, 4 place Jussieu, 75252 Paris cedex 05, France. - M. Loreau. Dept of Biology, McGill Univ., 1205 avenue Docteur Penfield, Montréal, Québec, Canada H3A 1B1.

Correspondence: Goudard Alexandra

Biogéochimie et Ecologie des Milieux Continentaux, Unité Mixte de Recherche 7618, Ecole Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, F-75230 Paris cedex 05, France.

E-mail: alexandra.goudard@ac-paris.fr

Fax number: 01 44 32 38 85

ABSTRACT

Biological invasions are a major threat to native biodiversity and the ecological services it supports. A number of studies have also showed that species richness in turn may increase the ability of ecosystems to resist biological invasions. Theoretical models, however, have focused on only one type of species interactions, in particular competitive or trophic interactions, and very few theoretical or experimental studies have explicitly considered the role of species interactions in invasion resistance and in the robustness of ecosystems to resident extinctions following biological invasions. Here we use an assembly model of a complete interaction web that includes both trophic and non-trophic interactions and that respects the principle of mass conservation, in order to study the relationships between ecosystem properties and biological invasions. Our model shows that species invasions have a strong impact on resident species extinctions, biomass and production, but species richness increases both invasion resistance and robustness to resident extinctions in species-rich ecosystems. Invasion resistance and robustness to resident extinctions, however, also depend strongly on species interactions. Both ecosystem properties are maximal for intermediate prevalence and strength of non-trophic interactions.

INTRODUCTION

Biological invasions have emerged as a central issue in ecology in the last decade because they constitute one of the main factors of current biodiversity loss (Elton 1958, Lodge 1993, Williamson 1996, Parker 1999, Mooney and Hobbs 2000). Human activities contribute to accelerate the introduction rate of non-native species into new environments (Williamson and Fitter 1996, Hochberg and Gotelli 2005), making biological invasions an important component of global change (Vitousek *et al.* 1996). Since biodiversity loss can cause loss of ecological services (Pimm *et al.* 1995, Vitousek *et al.* 1997, Sala *et al.* 2000, Loreau, Naeem, Inchausti *et al.* 2001, 2002, Kinzig *et al.* 2002, Hooper *et al.* 2005), biological invasions are often very costly (Vitousek *et al.* 1996, Sakai *et al.* 2001, Hooper *et al.* 2005). Therefore, a better understanding of the ecological conditions of success of biological invasions and the consequences of species introductions on community structure and ecosystem functioning is critically needed.

The relationship between biodiversity and ecosystem resistance to invasions has mostly been studied experimentally in plant communities. Experimental studies conducted at local scale and controlling all extrinsic factors generally indicate that species richness increases invasion resistance in plant communities by decreasing the probability of success of invaders (Knops *et al.* 1999, Naeem *et al.* 2000, Hector *et al.* 2001, Kennedy *et al.* 2002, Fargione *et al.* 2003, Seabloom *et al.* 2003), whereas experiments conducted at regional scale can show a positive relationship between diversities of native and invasive species (Stohlgren *et al.* 1999). Very few experiments have studied the mechanisms of invasion resistance in multitrophic communities (France and Duffy 2006).

Most of the theory on biological invasions rests on models of either competitive communities (Ginzburg *et al.* 1988, Case 1990, Akçakaya and Ginzburg 1991, Kokkoris *et al.*

1999, Moore et al. 2001, Byers and Noonburg 2003) or food webs (Law and Morton 1996, Morton and Law 1997, Steiner and Leibold 2004). These models are fairly specific in considering only one kind of species interactions. The only form of direct species interaction considered in food web models is the trophic interaction (exploitation competition for a shared resource is an indirect effect of the consumer-resource trophic interaction). It would definitely be interesting to use general assembly models of interaction webs that include all types of direct species interactions (interference competition, mutualism, exploitation, commensalism, amensalism) as well as their indirect effects, to study the resistance of complex ecosystems to biological invasions.

Randomly assembled competitive communities based on Lotka-Volterra equations (Case 1990) as well as many food web models do not respect the physical principle of mass conservation, which is crucial for understanding the functional processes of natural ecosystems. A general interaction web model should satisfy mass balance constraints to study the relationship between biodiversity and ecosystem properties such as invasion resistance that emerge in complex ecosystems. The theoretical study of biological invasions also requires the use of realistic community assembly processes.

Although there is growing recognition of the significance of non-trophic interactions in ecology, we still know little about general patterns and mechanisms of their impacts on ecosystem functioning, and the role of non-trophic connectance is poorly studied. As species establish numerous and various interactions within the resident community, non-trophic interactions are likely to have a great impact on the probability of success of an invader and the probability of extinction of resident species. Indirect effects between species, and especially interaction modifications, have been shown to be much more frequent in natural ecosystems than previously thought and seem to play a great role in ecosystem properties (Mulder et al. 2001, Cardinale et al. 2002), but their impacts on invasion resistance are little

studied (Fargione 2003). Therefore, an important current challenge is to understand how non-trophic interactions and indirect interactions affect the relationships between biodiversity and invasion resistance (Bruno et al. 2003), measured as the failure probability of an introduced species, and between biodiversity and ecosystem robustness to resident extinctions, measured as the number of resident species extinctions caused by biological invasions.

Biological invasions are known to have several stages: introduction of an exotic species in a resident ecosystem, establishment, spread and colonization of new areas, ecological impacts on the native ecosystem, and possibly social and economical impacts (Sakai et al. 2001). Some authors (in particular governmental departments) regard as invasive any introduced species that has major ecological or economical consequences. Its characteristics can be very different from those of resident species. Other authors regard as invasive any species that is introduced when rare, whatever its characteristics. According to a third and frequently used definition (Ginzburg 1988, Case 1990, Lodge 1993, Law and Morton 1996, Moore 2001, Byers and Noonburg 2003, Steiner and Leibold 2004), any species that is introduced when rare during community assembly and that succeeds in establishing itself can be considered an invasive species, irrespective of whether its characteristics are different or not from resident species. An invasion attempt is then considered successful if the introduced species is able to increase when rare (Kokkoris et al. 1999). We adopted this third definition, as introduced species often have biological characteristics similar to those of resident species (Levine and D'Antonio 1999) and can have significant impacts on the resident ecosystem, such as resident species extinctions, even though their population growth and spread are not rapid and massive.

The success of an invasion depends on both the characteristics of the invader species and resident ecosystem properties. The performance of an exotic species can be influenced by its ability to exploit disturbances relative to that of native species (Seabloom et al. 2003) and

by its interactions with native species, whether direct species interactions such as interference competition (Callaway and Aschehoug 2000) or indirect species interactions such as competition for shared resources (Fargione et al. 2003). It can also depend on several components of the diversity of the resident ecosystem, in particular species richness, species composition, functional group richness and functional composition (Prieur-Richard et al. 2002).

Theoretical and experimental studies have focused mainly on the effects of species richness on invasion resistance. But few experimental (Pfisterer 2004) or theoretical (Case 1990) studies have explored the effects of species richness on ecosystem robustness to resident extinctions. And very few studies have explicitly investigated the impacts of species interactions on invasion resistance (Case 1990, Kokkoris et al. 1999) and robustness to resident extinctions. What are the impacts of species richness and species interactions on invasion resistance and robustness to resident extinctions due to biological invasions in interaction webs?

In a previous paper (Goudard and Loreau, submitted), we presented an interaction web model that includes both trophic and non-trophic interactions while at the same time satisfying the principle of mass conservation, which makes it an appropriate general and flexible ecosystem model. Here we use this model to study the impacts of species introductions on ecosystem functioning, and the effects of species richness and non-trophic interactions on both invasion resistance and ecosystem robustness to resident extinctions during the community assembly process. Our interaction web model provides a useful basis for reaching greater generality regarding the factors that may lessen the success of invaders and the damages due to biological invasions in natural ecosystems.

METHODS

The interaction web model

Our interaction web model is presented in detail in Goudard and Loreau (submitted). Briefly, we added non-trophic interactions to the food web model developed by Thébault and Loreau (2003) for a nutrient-limited ecosystem with three trophic levels. To satisfy mass balance constraints, non-trophic interactions are included in the form of interaction modifications, i.e., each species can modify the trophic interaction between any two species (including itself), and thereby increase or decrease their growth rates. The model is described by the following dynamical equations:

$$\frac{dC_i}{dt} = \sum_{j=1}^S q_C a_{CiHj} \mu_{CiHj} H_j C_i - u_{Ci} C_i$$

$$\frac{dH_i}{dt} = \sum_{j=1}^S q_H a_{HiPj} \mu_{HiPj} P_j H_i - \sum_{j=1}^S a_{CjHi} \mu_{CjHi} C_j H_i - u_{Hi} H_i$$

$$\frac{dP_i}{dt} = a_{PiLi} \mu_{PiLi} L_i P_i - \sum_{j=1}^S a_{HjPi} \mu_{HjPi} H_j P_i - u_{Pi} P_i$$

$$\frac{dL_i}{dt} = \gamma \left(R \frac{V_i}{V_R} - L_i \right) - a_{PiLi} \mu_{PiLi} P_i L_i$$

$$\frac{dR}{dt} = I - \lambda_R R - \sum_{i=1}^S \gamma \left(R \frac{V_i}{V_R} - L_i \right)$$

$$\begin{aligned}
& + \sum_{i=1}^S (1-\lambda_{Pi}) u_{Pi} P + \sum_{i=1}^S (1-\lambda_{Hi}) u_{Hi} H_i + \sum_{i=1}^S (1-\lambda_{Ci}) u_{Ci} C_i \\
& + \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S (1-q_C) a_{CiHj} \mu_{CiHj} H_j C_i + \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S (1-q_H) a_{HiPj} \mu_{HiPj} P_j H_i \quad (1)
\end{aligned}$$

$$\text{where } \mu_{xy} = e^{\sum_{z=1}^n m_{xyz} \log(1+X_z)} = \prod_{z=1}^n (1+X_z)^{m_{xyz}} \quad (2)$$

S is the number of species per trophic level and $n=3S$ the total number of species. P , H_i and C_i are the nutrient stocks of plant, herbivore and carnivore species i , respectively. a_{xy} is the predation rate, i.e., the intensity of the trophic interaction between predator species x and prey species y ($a_{xy} \geq 0$ and $a_{xy} = -a_{yx}$). a_{PiLi} is the nutrient uptake rate of plant species i . q_H and q_C are the production efficiencies of herbivores and carnivores, respectively.

Each species z is allowed to modify the trophic interaction between species x and y with an effect that depends on both its biomass X_z and an intensity of interaction modification m_{xyz} . μ_{xy} is the non-trophic coefficient: it is the total non-trophic effect of all species in the community on the trophic interaction between species x and y . The intensity of interaction modification is symmetrical ($m_{xyz} = m_{yxz}$) to maintain mass balance. The function that describes non-trophic effects (equation 2) was chosen such that it is a strictly positive, increasing function of both the intensity of interaction modification m_{xyz} and biomass X_z , and the non-trophic coefficient μ_{xy} is unchanged if either $m_{xyz}=0$ or $X_z=0$. Thus, each species z can affect any two species x and y by increasing ($\mu_{xy} > 1$) or decreasing ($\mu_{xy} < 1$) the consumption rate of species y by species x , $a_{xy} \mu_{xy}$.

In the absence of interaction modifications, the only direct species interaction is predation, and our model web reduces to a food web. When interaction modifications are added, all types of direct species interactions are present (competition, mutualism, exploitation, commensalism, amensalism), including intraspecific (negative or positive) effects ($m_{xzz} \neq 0$ for species z). Our interaction web model, however, respects the principle of mass conservation since interaction modifications affect the material flow between a resource and a consumer in the same way for both species.

The model also includes nutrient cycling. u_x is the loss or death rate of species x , and λ_x is the non-recycled (lost) proportion of nutrient coming from species x . R is the nutrient mass in the soil nutrient pool with volume V_R , L the nutrient mass in the set of individual resource depletion zones, with total volume V_i , of plants from species i . Nutrient is transported between individual resource depletion zones and the soil nutrient pool at a diffusion rate γ per unit time. In our simulations, γ was quite high ($\gamma=10$) to allow rapid soil homogenization and strong indirect plant competition for the limiting nutrient. I is the nutrient input in the soil nutrient pool per unit time, and λ_R the rate of nutrient loss from the soil nutrient pool.

Species introductions and community assembly

We constrained our interaction web model as little as possible to explore its general properties in response to biological invasions. Accordingly, we randomly assigned the various biological parameters (predation rates, intensities of interaction modifications, death rates, non-recycled proportions of nutrient) to a regional pool of species from a uniform distribution within appropriate intervals, and let the local ecosystem assemble spontaneously. The establishment of an introduced species depends on both its intrinsic traits (parameter values) and its interactions with the other species already present in the ecosystem.

The model was simulated numerically using C++ programming, and numerical integration of the dynamical equations was performed with a Runge-Kutta method of order 4 and a time step of 0.01 during 1,000 iterations, i.e., 100,000 time steps (100,000 numerical integrations). Each simulated ecosystem resulted from an assembly process involving species successive introductions and eliminations. Species were picked at random in the regional species pool and introduced regularly in the community after an introduction period without waiting for a new state of equilibrium. Thus, the number of introduction events during a simulation depended on the introduction period (for example, if the introduction period was 100, they were 1,000 introduction events during a simulation). Repeated introduction attempts before establishment appears to be the rule in natural ecosystems. A study in New Zealand showed that only 20% of the introduced birds ever became established despite multiple introduction attempts (Veltman et al. 1996). An alternative method of community assembly allows introduction of a new species only after a new stable community equilibrium has been reached (Ginzburg et al. 1988, Case 1990, Law and Morton 1996, Kokkoris 1999), but this method appears to be less realistic because biological invasions often occur during disruption regimes.

Local species richness was defined as the total number of species in the local ecosystem. Species were introduced with a biomass equal to 0.01 that was subtracted from the soil nutrient pool, and considered extinct if their biomass was smaller than 0.005, in which case this biomass was returned to the soil nutrient pool. Whatever the introduction or extinction events, and hence local species richness, the total volume of the soil was maintained constant: $V_{soil} = V_R + \sum_{i=1}^S V_i$, where $V_i=0$ if species i was not present in the community. This volume allocation rule allows complementarity between plant species (Loreau 1998, Loreau and Hector 2001).

Ecosystem properties and species interactions

We investigated how community and ecosystem properties, in particular species richness and species interactions, condition the success of invasive species by analyzing the effects of introduction frequency, regional species richness, non-trophic connectance and non-trophic intensity on the ecosystem's invasion resistance and robustness to resident extinctions following species introductions. We also determined the impacts of biological invasions on ecosystem properties by studying the effects of introduction frequency on local species richness, species richness at each trophic level, total biomass (total biomass of all species in the local ecosystem), and biomass and production of each trophic level.

When we varied regional species richness, we kept equal numbers of species (S) at all trophic levels in the regional species pool. We also varied the non-trophic connectance, of the regional species pool, defined as the probability that a species modifies the trophic interaction between any two species. Food web connectance, which is the proportion of realized trophic interactions among all possible trophic interactions, was kept constant in our simulations. Lastly, we varied the range of values of the intensity of interaction modification: parameter m_{xyz} was randomly taken between a maximum value called *maximal non-trophic intensity* and a symmetrical minimum ($- \text{maximal non-trophic intensity}$), and this maximal non-trophic intensity was allowed to take on different values. Thus, we were able to explore the impacts of non-trophic interactions on invasion resistance and robustness to resident extinctions by manipulating the non-trophic connectance and the maximal non-trophic intensity of the regional species pool.

We also measured the proportions and strength of direct species effects (facilitation, inhibition or no effect) and direct species interactions (mutualism, competition, exploitation, commensalism, amensalism or neutral interaction). The species interactions thus defined are phenomenological net interactions, just as they are defined traditionally in ecology. The net

effect E_{ig} (sum of trophic and non-trophic effects) of species g on species i was determined by the partial derivative of the growth rate $\frac{dX_i}{dt}$ of species i with respect to the biomass X_g of species g :

$$E_{ig} = \left(\frac{\partial \left(\frac{dX_i}{dt} \right)}{\partial X_g} \right)_{(X_h, 1 \leq h \leq n, h \neq g)} \quad (3)$$

If $E_{ig} > 0$, the effect of species g on species i is a facilitation. If $E_{ig} > 0$ and $E_{gi} > 0$, the interaction between species i and g is a mutualism. Interaction web connectance was measured by the proportion of non-neutral species interactions among all possible species interactions. We called mean value of facilitation (inhibition) the mean value of positive (negative) direct species effects E_{ig} .

Invasion resistance and robustness to resident extinctions

Resistance to invasions and robustness to resident extinctions due to species introductions are two important functional properties of ecosystems subjected to biological introductions. We classified the outcome of an invasion attempt into two categories: success (the introduced species persisted in the community) and failure (the introduced species did not persist). Invasion failure probability was expressed as the ratio between the cumulated number of failed invasion attempts and the number of introductions from the beginning of the simulation.

The outcome of an invasion attempt was recorded after two time intervals. Short-term failure probability was estimated after an interval of 100 time steps after the introduction event. We used it to measure invasion resistance since it measures the ability of the ecosystem to repel introduced species. We also estimated long-term failure probability by recording the presence or absence of the invader 1000 time steps after the introduction event. Long-term

failure probability is an inverse measure of the ability of introduced species to persist in the ecosystem in the long term.

We also measured the distribution of the number of introductions across species, in order to have a more detailed view of the dynamics of species introductions and invasion resistance. Repeated failures of introduction attempts followed by eventual establishment seem to be typical for both natural and human-mediated introductions (Sax and Brown 2000). For each species in the regional species pool, we measured the number of invasion attempts during a simulation. A species that has been introduced only one or a few times is a species that has succeeded in quickly establishing and maintaining itself in the community. A species that has attempted many times to invade is a species that is always repelled. A community in which all species have been introduced a few times is a poorly resistant community. A community in which a few species have established after a few attempts and many species are continuously repelled is a resistant community. When all species of the regional species pool fail to persist, there is continuous turnover in composition.

Each introduced species may cause extinctions of species already present in the community. Thus, an invasion success has two possible outcomes (Case 1990). A successful invader can either join the community without driving resident species to extinction so that local species richness increases, or drive one or more resident species to extinction (replacement). In the same manner, a failure may or may not result in the extinction of resident species.

In order to measure an ecosystem's robustness to resident extinctions, we recorded the number of new species extinctions every 100 time steps. A species that becomes extinct can either be the introduced species or a resident species. If it is the introduced species, it corresponds to an invasion failure. We called the number of resident extinctions during a fixed interval of 100 time steps, the number of extinctions of resident species caused by the

introduced species during the 100 time steps that follow an introduction event. The smaller the number of resident extinctions, the higher the ecosystem's robustness to resident extinctions. The total number of extinctions during a fixed interval of 100 time steps is the sum of the number of resident extinctions and the number of invasion failures during this interval.

We measured all ecosystem properties during the course of community assembly. After a transition phase, however, the ecosystem systematically reached a quasi-stationary regime. Therefore, we compared ecosystem properties in the quasi-stationary regime by calculating their temporal mean during the last 10% of the simulation iterations. For each value of the varied parameters (introduction period, regional species richness, non-trophic connectance, maximal non-trophic intensity), we performed eight simulations with different random compositions of the regional species pool, as is often done in experiments (Hooper and Vitousek 1997, Hector et al. 1999, Knops et al. 1999, Tilman et al. 2001), and we calculated the mean and standard deviation of the measured properties for these eight replicates. Here we present results for a relatively high regional species richness (45 species, i.e., 15 species per trophic level), but the results are qualitatively similar whatever the number of species. In the figures that describe the effects of regional species richness, both non-trophic connectance and maximal non-trophic intensity were set to 0.2 and introduction period was set to 100 time steps.

RESULTS

1. Invasion resistance increases during community assembly

The process of community assembly consisted of three phases: after an initial colonization phase and a subsequent elimination phase, the ecosystem systematically reached a quasi-stationary regime (Fig. 1). During the colonization phase, local species richness and total biomass increased systematically (Goudard and Loreau, submitted). During the elimination phase, local species richness decreased, invasion resistance increased until reaching a plateau, and the number of resident extinctions increased. In the quasi-stationary regime, the short-term failure probability was maximal and did not vary anymore. Thus, invasion resistance increased during the course of community assembly until the ecosystem reached a resistant stage. All the results presented below concern properties measured at the quasi-stationary regime.

2. Effects of introduction frequency on invasion resistance, robustness to resident extinctions and ecological processes

a. Introduction frequency increases the number of resident extinctions

Invasion resistance at the quasi-stationary regime measured by the short-term failure probability was not affected by introduction period (Fig. 2A). The probability of success of an invader did not depend on the frequency of previous invasion attempts.

The number of resident extinctions during a fixed interval of 100 time steps decreased as introduction period increased (Fig. 2B), and the ratio between the number of resident extinctions and the number of species introductions during this interval decreased too (data

not shown). Thus, species introductions caused resident species extinctions, but a reduction in the frequency of introductions caused a disproportionate reduction in the number of resident extinctions.

Resident extinctions were most frequent among herbivores, intermediate among carnivores and least frequent among plants (Fig. 2B), whereas local species richness was higher at lower trophic levels (Fig. 3A). Thus, plants were more robust to resident extinctions than consumers.

b. Introduction frequency increases local species richness but decreases biomass and production

Local species richness in the quasi-stationary regime decreased as introduction period increased, then stabilized (Fig. 3A) but plant species richness decreased less rapidly than did consumer species richness. This result can be explained by an easier establishment of plants when species introductions were rare since they form the base of the food web.

Total biomass and biomass and production at the various trophic levels increased with introduction period, then stabilized (Fig. 3B, 3C), whereas local species richness and species richness per trophic level decreased as introduction period increased (Fig. 3A). These trends are likely explained by the fact that locally adapted species (i.e., with a better resource exploitation ability or a lower mortality) are less diluted in a mass of maladapted species that arrive continuously in the community as species introductions become less frequent.

3. Effects of species richness on invasion resistance and robustness to resident extinctions

a. Species richness increases invasion resistance in interaction webs

Local species richness in the quasi-stationary regime increased with regional species richness (Fig. 4A). Therefore, the results obtained as functions of either regional or local species richness were very similar.

Short-term failure probability increased with regional species richness (Fig. 4A), and hence with local species richness. Thus, species richness increased ecosystem resistance to invasions.

In contrast, long-term failure probability decreased with regional species richness (Fig. 4A): an invader that succeeded in establishing itself was more likely to persist in the long term in a species-rich community than in a species-poor community. Thus, a higher species richness contributes to repel invaders as the community becomes saturated; but once an invader has succeeded in establishing itself, its interactions with other resident species reinforce its long-term persistence.

b. Species richness increases robustness to resident extinctions in species-rich ecosystems

As regional species richness increased, the number of resident extinctions during a fixed interval in the quasi-stationary regime increased in species-poor ecosystems and decreased in species-rich ecosystems (Fig. 4B). Species of higher trophic levels experienced more resident extinctions than did species of lower trophic levels. The decrease in the number of resident extinctions at a high regional species richness was due to a decrease in the number of consumer extinctions. Thus, species richness decreased the negative impact of invaders on the resident community by increasing its robustness to resident extinctions in species-rich ecosystems. In particular, species richness may reduce the probability of future extinction of recently established species, which may explain the decrease in long-term failure probability as species richness increases (Fig. 4A).

4. Effects of non-trophic interactions on invasion resistance and robustness to resident extinctions

a. Invasion resistance and resident extinctions: food webs versus interaction webs

Invasion resistance increased more with regional species richness in interaction webs than in food webs (Fig. 4A): there were more short-term invasion failures in the presence of non-trophic interactions than in their absence. Also, the number of resident extinctions during a fixed interval at intermediate and high levels of species richness decreased more with regional species richness in interaction webs than in food webs (Fig. 4B): there were fewer resident extinctions caused by invaders in the presence of non-trophic interactions than in their absence. Thus, non-trophic interactions had a strong impact on invasion resistance and robustness to resident extinctions. We now examine more precisely these effects by varying non-trophic connectance and maximal non-trophic intensity.

b. Intermediate values of non-trophic connectance and non-trophic intensity maximize invasion resistance and robustness to resident extinctions

As non-trophic connectance increased (Fig. 4C), invasion resistance first increased, then decreased. A similar pattern held when maximal non-trophic intensity varied (Fig. 4E). Long-term failure probability, however, was unaffected by non-trophic parameters (Fig. 4C, 4E).

Symmetrically, the number of resident extinctions during a fixed interval first decreased, then increased as non-trophic connectance increased (Fig. 4D). The initial decrease was due to a decrease in the number of resident extinctions of consumer species. The pattern was roughly similar as maximal non-trophic intensity varied (Fig. 4F), as a result of an initial decrease in the number of resident extinctions in consumer species followed by an increase in herbivore and plant species.

Thus, there were a maximum of invasion resistance and a maximum of robustness to resident extinctions for intermediate levels of non-trophic connectance and intensity. But the impacts of species introductions on resident extinctions depended on the trophic level.

The effects of non-trophic interactions on robustness to resident extinctions are likely to explain their effects on local species richness. The decrease in local species richness at high values of either non-trophic connectance (Fig. 4C) or maximal non-trophic intensity (Fig. 4E) may be due to the increase in the number of resident extinctions (Fig. 4D, 4F).

The distributions of numbers of introductions (Fig. 5) provide more detail on the effects of non-trophic interactions on invasion resistance. For low values of non-trophic connectance (Fig. 5A), the distribution of numbers of introductions was bimodal: the community consisted of a group of species that established quickly in the community (less than 5 invasion attempts), and a group of species that were continually repelled and failed to stay in the community (dozens of invasion attempts). At higher level of non-trophic connectance, the community comprised more species that were introduced many times: the resident community accepted fewer species and repelled more invaders. As maximal non-trophic intensity increased (Fig. 5B), the number of species that succeeded after a few invasion attempts decreased whereas the number of species that were continually repelled increased. But at high values of maximal non-trophic intensity, the distribution of numbers of introductions became unimodal: all species were introduced many times, and thus there was a constant turnover in species composition. The maximum of invasion resistance observed at intermediate values of non-trophic connectance or intensity (fig. 4C, 4E) results from the combination of a high number of species establishments at very low values of non-trophic parameters and the instability of the community at high values of these parameters.

DISCUSSION

We have shown the existence of a reciprocal interaction between invasive species and the resident ecosystem. First, introduced species often have significant impacts on ecosystem properties: they cause resident extinctions, and decrease biomass and production when they are frequent. Second, these impacts depend on the properties of the resident ecosystem: the ecosystem's robustness to resident extinctions increases with species richness in species-rich ecosystems, and is maximized at an optimum intermediate level of non-trophic connectance and intensity. Third, the establishment success of an introduced species, and hence the invasion resistance of the resident community also depends on ecosystem properties: invasion resistance increases with local species richness, and is again maximized at an optimum intermediate level of non-trophic connectance and intensity.

1. Biological invasions cause species extinctions and alter ecosystem properties

Our theoretical work emphasizes key effects of species introductions on ecosystem properties. In particular, introduced species often cause resident extinctions, and the ecosystem's robustness to resident extinctions decreases with the frequency of species introductions. We found that the number of resident extinctions increased less rapidly in plants than in consumers with introduction frequency, which can be explained by a higher robustness to resident extinctions in plants than in consumers. These differential responses of the various trophic levels to species extinctions provide an alternative hypothesis to explain the length of food chains. According to the classical energy hypothesis, energy loss at successive trophic levels leads to smaller population sizes, and hence higher extinction probabilities, at higher trophic levels, which limits the number of trophic levels in natural ecosystems (Elton 1927,

Kaunzinger and Morin 1998). Other hypotheses emphasize the roles of ecosystem size (Post et al. 2000), population dynamics (Pimm and Lawton 1977), optimal foraging or evolutionary constraints. The sensitivity of the various trophic levels to extinctions caused by species introductions and invasions is an additional factor that might limit the length of food chains in ecosystems and that would be worth testing empirically.

Our model shows a positive impact of introduction frequency on local species richness and a negative impact on biomass and production. These results are in agreement with the theoretical study of Hrabar and Milne (1997), which showed that increased invasion rates increase species richness but decrease population size. These results also suggest that species introductions can have the same effects as disturbance by altering ecosystem properties such as species richness, biomass and production. But our model predicts that the frequency of species introductions has a positive effect on species diversity at a high introduction frequency and virtually no impact at a low introduction frequency, whereas the intermediate disturbance hypothesis predicts a hump-shaped relationship between diversity and disturbance frequency (Fox 1979, Molino and Sabatier 2001).

2. Ecosystem robustness to resident extinctions depends on species richness and species interactions

Our interaction web model brings new insights into the debate on the relationship between species richness and robustness to resident extinctions due to biological invasions. Our model predicts a positive impact of species richness on robustness to resident extinctions due to species introductions in species-rich ecosystems and a negative one in species-poor ecosystems. Case (1990) showed that the probability of extinction for a resident species increases with community size with an assembly model of a competitive species-poor

community. The range of species richness explored was small and this result is similar to our results at low levels of species richness. Also, only one type of species interactions was considered in Case's model: in a competitive community, species coexistence may be more difficult as species richness increases, and so species eliminations may be easier when a new species invades the community. In an observational study of plant communities, Pfisterer et al. (2004) showed that invasions increased extinctions, especially in species-rich communities, but their study concerned a single trophic level and recently established plots, without a long assembly history as in our model. There is a need to conduct empirical and experimental studies on entire food webs or interaction webs. Our interaction web model emphasizes that species diversity can have different effects on robustness to resident extinctions due to species introductions at low and high levels of species richness.

A few theoretical studies have investigated the impact of species loss on cascading extinctions in food webs. Borrvall et al. (2000) showed that species richness decreases the risk of cascading extinctions in model food webs including intraspecific competition. Thébault et al. (2007) generalized this result and showed that in the presence of intraspecific competition at consumer trophic levels, species richness tends to decrease the number of cascading extinctions in food webs, but that the opposite result is found in the absence of intraspecific competition (Pimm 1980). In our model, resident species extinctions after a species introduction event can be caused directly by the introduced species itself, or indirectly through cascading extinctions following a primary extinction.

Our results bring new insights into the relationship between species interactions and ecosystem robustness to resident extinctions since they predict that robustness to resident extinctions due to species introductions should be maximized for intermediate values of non-trophic connectance and non-trophic intensity in interaction webs. The roles of non-trophic connectance and intensity have not been experimentally studied. Law and Blackford (1992)

showed that food webs with a high trophic connectance recover more readily from disturbance than those with a low connectance. Thébault et al. (2007) showed that trophic connectance has a negative effect on the number of cascading extinctions following primary species loss in food web models including intraspecific competition at consumer levels (Eklöf and Ebenman 2006), and a positive one in food web models without intraspecific competition (Pimm 1980). Dunne et al. (2002) found fewer cascading extinctions in more connected experimental food webs. These studies show the strong impact of trophic connectance on robustness to cascading extinctions due to primary species loss, which suggests that the impact of both trophic and non-trophic connectance on robustness to resident extinctions due to biological invasions should be studied too.

Our model is a complete interaction web model that includes all types of intra- and interspecific interactions. Therefore, it is a more general and potentially more realistic model than in previous studies. Our model predicts that robustness to resident extinctions due to species introductions is maximal for optimum intermediate values of non-trophic connectance and intensity, which suggests a more complex mechanism of robustness to resident extinctions: resident species may resist elimination by introduced species through interactions with other resident species, but these interactions should not be too numerous or too strong.

3. Factors of resistance to biological invasions in interaction webs

a. Community assembly and invasion resistance

Our model shows that invasion resistance increases during the course of community assembly. This development of resistance during the assembly process is consistent with previous theoretical studies (Law and Morton 1996, Morton and Law 1997), which showed that the invasion-resistant states reached at the end of the assembly process may be either

equilibrium communities or cyclic sequences of communities. Increased invasion resistance during community assembly can be explained by several mechanisms, in particular the increase in species richness and the time necessary for the realization and stabilisation of species interactions. Thus, both species richness and species interactions, especially non-trophic interactions, are likely to play a role in the gradual build-up of invasion resistance during community assembly.

b. Species interactions and invasion resistance

Our model also sheds new light on the relationship between species interactions and invasion resistance. Kennedy et al. (2002) showed increased invasion resistance with species richness in experimentally grassland plant communities, and even when local species richness was held constant, neighbourhood characteristics were significant determinants of invader success. Thus, species interactions among resident species seem to have a high importance in invasion resistance of natural ecosystems. Using a Lotka-Volterra model of 4-species competitive communities, Case (1990) showed that the probability of invasion success decreases as the average interspecific competition coefficient increases. Kokkoris et al. (1999), however, showed that interspecific competition coefficients are smaller on average in stable uninvadable end-state communities than in transient communities of equivalent species richness. Our interaction web model provides novel insights into this issue by predicting maximum invasion resistance at intermediate values of non-trophic connectance and non-trophic intensity. This suggests that species interactions may have a complex action on invasion resistance just as it does on robustness to resident extinctions: invasion resistance requires interactions between resident species, but at the same time the prevalence and strength of these interactions must not be too high. There is an urgent need to study

experimentally the role of species interactions, in particular non-trophic interactions, in invasion resistance to test these predictions.

c. The biodiversity–invasion resistance relationship

The relationship between species richness and invasion resistance has been the topic of much debate in ecology. Our model shows that invasion resistance increases with regional species richness, and hence also with local species richness, in both food webs and interaction webs. These results are in qualitative agreement with previous theoretical studies of assembled food webs (Law and Morton 1996). Case (1990) showed that the probability of colonization success for an invader also decreases as the number of species increases in competitive communities, but Ginzburg et al. (1988) suggested that the probability that a new species invades a competitive community is approximately independent of the number of species. These competition models require that some constraints be met to obtain feasible communities, the choice of which might explain the differences in their results.

Using different models of plant community assembly in which plants compete for space, Moore et al. (2001) showed that the relationship between species richness and invasion resistance depends critically on the model considered and on the cause of the species richness gradient. In contrast, our interaction web model predicts a positive relationship between local species richness and invasion resistance whatever the parameter of the regional species pool driving variations in local species richness. Indeed, the biodiversity-invasion resistance relationships that emerged from variations in either non-trophic connectance or maximal non-trophic intensity (data not shown) were similar to that driven by variations in regional species richness. We suggest that the lack of impact of the cause of the species richness gradient on the biodiversity–invasion resistance relationship in our model is explained by the overriding influence of trophic and non-trophic interactions in multitrophic ecosystems.

The relationship between biodiversity and invasion resistance has also been much debated in empirical and experimental studies. Experimental studies performed under controlled environmental conditions generally show a positive relationship between species richness and invasion resistance (Knops et al. 1999, Naeem et al. 2000, Kennedy et al. 2002, Fargione et al. 2003). When making comparisons across different sites in observational studies, however, this relationship can be either positive or negative (Stohlgren et al. 1999) because of covarying extrinsic factors such as species competitive abilities in the species pool (Wardle 2001), resource availability and disturbance (Levine and D'Antonio 1999). Byers and Noonburg (2003) used a competition model to predict that the biodiversity-invasion resistance relationship should also be scale-dependent, i.e., it is expected to be positive on small scales (as in experimental studies) and negative at larger scales (as in observational studies).

Our general interaction web model confirms the positive biodiversity-invasion resistance relationship that has been found in previous food web models (Law and Morton 1996) and in experimental studies conducted on plant communities in absence of covarying extrinsic factors (Knops et al. 1999, Naeem et al. 2000, Hector et al. 2001, Kennedy et al. 2002, Fargione et al. 2003, Pfisterer et al. 2004).

4. Ecosystem complexity and ecosystem responses to biological invasions

a. Species interactions and the diversity-invasion resistance relationship

Why do species-rich ecosystems repel invaders? Species richness can increase invasion resistance by several mechanisms, e.g., through a sampling effect that increases the probability of including natural enemies (Tilman 1999) or species with traits similar to invaders (Wardle 2001), or through resource use complementarity leading to a decrease in the

resources available to invaders with resource use patterns similar to those of resident species (Elton 1958, Tilman 1999, Fargione 2003). But species richness can also decrease invasion resistance by increasing resource availability (Prieur-Richard et al. 2002). France and Duffy (2006) showed experimentally that increasing the diversity of resident grazers reduced the success of introduced grazers, and argued that interactions among resident species, rather than a sampling effect, were the mechanism for species richness effects on invasion resistance. All these observations emphasize the role of species interactions in the relationship between species richness and invasion resistance.

b. Diversity-dependence of species interactions and the effects of species richness on ecosystem responses to invasions

In a previous study based on our interaction web model (Goudard and Loreau, submitted), we showed that the mean strength of direct species effects decreased, and interaction web connectance increased, as species richness increased. Thus, our model predicts that species interactions are diversity-dependent, i.e., species-rich ecosystems are more connected but have weaker species interactions. Our present study also predicts an optimum level of non-trophic connectance and non-trophic intensity that maximizes invasion resistance and robustness to resident extinctions. These results suggest that species richness not only has a direct effect on invasion resistance and robustness to resident extinctions, but also an indirect effect through its impact on the prevalence and strength of species interactions. The diversity-dependence of species interactions constitutes an additional mechanism that can explain the increase in invasion resistance during community assembly and the relationships between biodiversity and invasion resistance or robustness to resident extinctions in interaction webs, in particular the different effects of species diversity at the low and high ends of the diversity gradient.

5. Towards a better understanding of the factors that limit the impacts of biological invasions

Despite its strengths and generality, our model also inevitably has limitations. In particular, our current model considers an interaction web with three trophic levels. It would definitely be interesting to model a more realistic and flexible interaction web that allows consumers to feed on several trophic levels (Borrvall et al. 2000), thereby blurring the separation between distinct trophic levels. We focused our present study on the effects of the connectance and intensity of non-trophic interactions. Although consumers are allowed to be more or less specialist or generalist in our model, it would be useful to investigate the specific effects of food web connectance on invasion resistance and robustness to resident extinctions. Our study stresses the importance of community-level rather than species-level properties in invasion resistance. In our model, the biological parameters of the invader and resident species were very similar since introduced species were randomly drawn from the regional species pool. Some experimental studies show a positive impact of disturbance on the success of invaders in plant communities (Burke and Grime 1996). Seabloom et al. (2003) showed that exotic annuals in California grasslands are not superior competitors but may better exploit disturbance than native species. Therefore, it would be interesting to include an explicit disturbance regime in food web or interaction web models to determine how disturbance frequency is expected to affect invasion resistance.

Our theoretical study suggests several hypotheses that would deserve to be tested experimentally. It would be particularly useful to test the influence of trophic and non-trophic species interactions on invasion resistance and robustness to resident extinctions: are invasion resistance and robustness to resident extinctions maximized at intermediate levels of

prevalence and strength of non-trophic interactions as predicted? Another interesting prediction that would be relatively easy to test is the different effects of species richness at the low and high ends of the diversity gradient. Properly testing these predictions, however, requires moving from classical, single-trophic-level studies to experimental studies of entire ecosystems with multiple species interactions, as they exist under natural conditions.

Conclusions

Our complete interaction web assembly model has allowed us to show that species introductions often have strong impacts on ecosystem properties such as resident species extinctions, biomass and production, and that ecosystem properties such as invasion resistance and robustness to resident extinctions in turn depend on species richness and on species interactions, especially non-trophic interactions. Our theoretical study predicts that species richness increases both invasion resistance and robustness to resident extinctions in species-rich ecosystems, but that it decreases robustness to resident extinctions in species-poor ecosystems. Thus, high species richness may decrease species loss and ecological damages due to biological invasions. We also showed that invasion resistance and robustness to resident extinctions are maximized at intermediate levels of connectance and intensity of non-trophic interactions. The positive relationships between biodiversity and invasion resistance and between biodiversity and robustness to resident extinctions are partly explained by the diversity–dependence of species interactions, i.e., by the fact that the prevalence and strength of species interactions change as diversity changes. The mechanisms that explain these relationships are far more complex in interaction webs than in classical food webs or competitive communities. Therefore species interactions, in particular non-trophic interactions, should be given more attention in studying the relationship between biodiversity

and ecosystem properties, in particular invasion resistance and robustness to species extinctions, in order to understand and predict the consequences of biodiversity loss.

Acknowledgments - We thank S. Kéfi and N. Loeuille for constructive comments on the manuscript. Thanks to J. Lévy for invaluable assistance in mathematics and computing.

APPENDIX A

Parameters Values

Parameters of numerical integration:

- time step (Runge-Kutta of order 4): 0.01
- simulation duration: 1,000 iterations, i.e., 100,000 numerical integrations
- introduction biomass: 0.01
- extinction biomass threshold: 0.005

Parameters of the regional species pool (randomly taken from a uniform distribution):

- death rate: $\forall x \in [1 \dots n], 0.1 \leq \mu_x \leq 0.5$ per unit time
- non-recycled proportion of dead organic matter: $\forall x \in [1 \dots n], 0.1 \leq \lambda_x \leq 0.3$
- carnivore predation rate: $\forall (x, y) \in [1 \dots S]^2, 0 \leq a_{xy} \leq 0.01$ per time and mass unit
- herbivore predation rate: $\forall (x, y) \in [1 \dots S]^2, 0 \leq a_{xy} \leq 0.01$ per time and mass unit
- nutrient uptake rate by plants: $\forall i \in [1 \dots S], 0 \leq a_{LiR} \leq 0.5$ per time and mass unit
- carnivore production efficiency: $q_C = 0.15$ (15%)
- herbivore production efficiency: $q_H = 0.15$ (15%)
- intensity of the non-trophic modification of the trophic interaction between species x and y , by species z :

$$\forall (x, y, z) \in [1 \dots S]^3, -\text{maximal non-trophic intensity} \leq m_{xyz} \leq +\text{maximal non-trophic intensity}$$

Soil parameters:

- total volume of soil: $V_{soil} = 100$

- total volume of individual resource depletion zones of plant species i : $V_i=1$ if plant species i is present in the local ecosystem, else $V_i=0$
- volume of soil nutrient pool: $V_R=V_{soil}-\sum_{i=1}^S V_i$
- diffusion rate: $\gamma=10$ per unit time
- soil nutrient input: $I=100$ per unit time
- soil nutrient loss rate: $\lambda_R=0.05$ per time and soil nutrient mass unit
- initial nutrient mass in individual resource depletion zones (randomly taken):
 $\forall i \in [1 \dots S], 1 \leq L_{i0} \leq 10$
- initial nutrient mass in soil nutrient pool (randomly taken): $1 \leq R_0 \leq 10$

APPENDIX B

Program Algorithm

1. Choice of complexity parameters of the regional species pool: regional species richness, non-trophic connectance and maximal non-trophic intensity. Choice of the introduction period P .

2. Creation of the regional species pool. The regional species pool consists of equal species numbers of plants, herbivores and carnivores, without omnivory. The parameters of the pool species are randomly taken from a uniform distribution within appropriate intervals (Appendix A): death rate u_x , non-recycled proportion λ_x of nutrient coming from species x , predation rate a_{xy} , intensity of interaction modification m_{xyz} . The initial nutrient masses in individual resource depletion zones and in the soil nutrient pool are also randomly taken from a uniform distribution.

At each introduction event (3-5):

3. Community and ecosystem properties are calculated and recorded (short-term failure probability, long-term failure probability, number of resident extinctions during an interval of 100 time steps, local species richness, species richness per trophic level, total biomass, biomass per trophic level, production at each trophic level).

4. A species is randomly taken from the pool among those that are not already present in the community. A species can thus be introduced, go extinct and be re-introduced.

5. The species is introduced in the community. The initial biomass of the introduced species is subtracted from the soil nutrient pool to respect the principle of mass conservation. When a plant species is introduced, the volume of its individual resource depletion zones is created and subtracted from the volume of the soil nutrient pool.

At each integration time step (6-7):

6. Numerical integration of the dynamical equations (1) and (2) is performed with a Runge-Kutta method of order 4.
7. Species whose biomass is smaller than the extinction biomass threshold are removed. Their biomass is added to the soil nutrient pool to respect the principle of mass conservation. When a plant species goes extinct, the volume of its individual resource depletion zones is set to zero and added to the volume of the soil nutrient pool.
8. Repeat steps 6-7 for 100 numerical integrations.
9. Repeat steps 3-8 for $100,000/p$ introduction events ($100,000/p=1000$ introduction events if $p=100$ time steps).
10. Repeat steps 2-9 for 8 replicates.
11. Repeat steps 1-10 for each value of the studied parameter (regional species richness, non-trophic connectance, maximal non-trophic intensity or introduction period).

Figure legends

Fig. 1. Temporal changes in local species richness, total biomass, invasion resistance and robustness to resident extinctions during a typical ecosystem assembly process. Local species richness: grey solid line; total biomass: grey dashed line ($/10$); invasion resistance: black solid line (short-term failure probability $\times 100$); number of resident extinctions during a fixed interval of 100 time steps: black dotted line ($\times 100$). Regional species richness $3S = 45$, non-trophic connectance = 0.2, maximal non-trophic intensity = 0.2, introduction period = 100.

Fig. 2. Invasion resistance and number of resident extinctions in the quasi-stationary regime as functions of introduction period in interaction webs. (A) Mean and standard deviation of invasion resistance ($\bullet$, short-term failure probability $\times 100$). (B) Mean and standard deviation of numbers of resident extinctions during an interval of 100 time steps ($\times 100$) for the community as a whole ($\bullet$), plants ($\circ$), herbivores (Δ), and carnivores ($\square$). Regional species richness $3S = 45$, non-trophic connectance = 0.2, maximal non-trophic intensity = 0.2.

Fig. 3. Local species richness, biomass and production in the quasi-stationary regime as functions of introduction period in interaction webs. Mean and standard deviation of total ($\bullet$) local species richness and biomass, plant ($\circ$), herbivore ($\hat{f}$), and carnivore ($\hat{c}$) local species richness, biomass and production. The dotted line represents the nutrient mass in the soil nutrient pool ($\hat{N}$). Regional species richness $3S = 45$, non-trophic connectance = 0.2, maximal non-trophic intensity = 0.2.

Fig. 4. Invasion resistance and robustness to resident extinctions as functions of regional species richness (A, B), non-trophic connectance (C, D) and maximal non-trophic intensity

(E, F). Panels A, C, and E show the mean and standard deviation of invasion resistance in interaction webs (●, short-term failure probability $\times 100$), total local species richness (Δ), and the long-term failure probability ($\downarrow$, $\times 100$). In A, black lines represent interaction webs and gray lines represent food webs. Panels B, D, and F show the mean and standard deviation of numbers of resident extinctions during an interval of 100 time steps ($\times 100$) for the community as a whole (●), plants ($\circ$), herbivores (Δ), and carnivores ($\square$). In B, black lines represent interaction webs and gray line represents the total number number of resident extinctions during an interval of 100 time steps ($\times 100$) in food webs. Panels A and B: in interaction webs (black lines), non-trophic connectance = 0.2, maximal non-trophic intensity = 0.2, introduction period = 100. In food webs (gray lines), non-trophic connectance = 0, maximal non-trophic intensity = 0, introduction period = 100. Panels C and D: regional species richness $3S = 45$, maximal non-trophic intensity = 0.2, introduction period = 100. Panels E and F: regional species richness $3S = 45$, non-trophic connectance = 0.2, introduction period = 100.

Fig. 5. Distribution of numbers of introductions as a function of non-trophic connectance (A) or maximal non-trophic intensity (B). For each value of non-trophic connectance (A) or maximal non-trophic intensity (B), we measured for each species of the regional species pool the number of introductions (invasion attempts) during a simulation. Established species are introduced very few times, whereas repelled species are introduced many times. Panel A: regional species richness $3S = 45$, maximal non-trophic intensity = 0.2, introduction period = 100. Panel B: regional species richness $3S = 45$, non-trophic connectance = 0.2, introduction period = 100.

Figure 1.

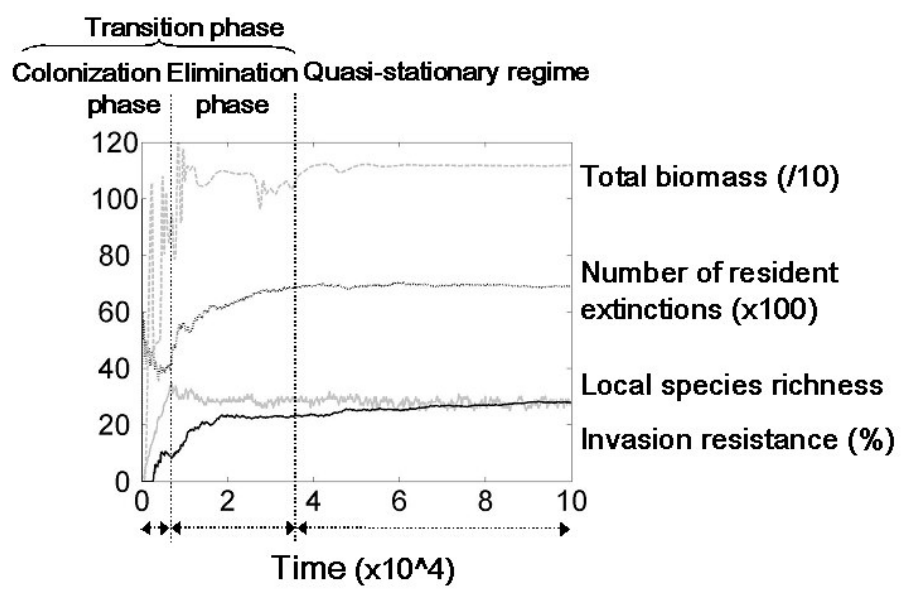


Figure 2.

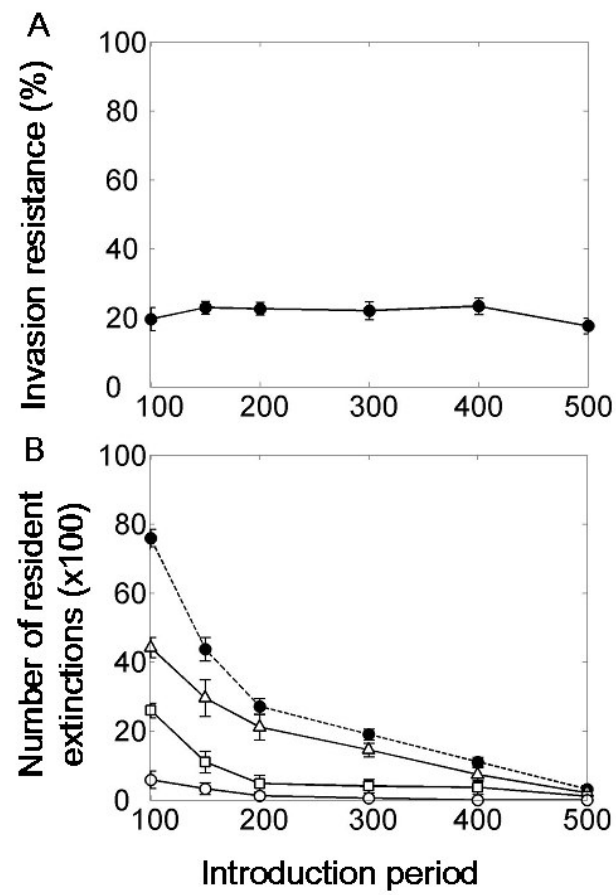


Figure 3.

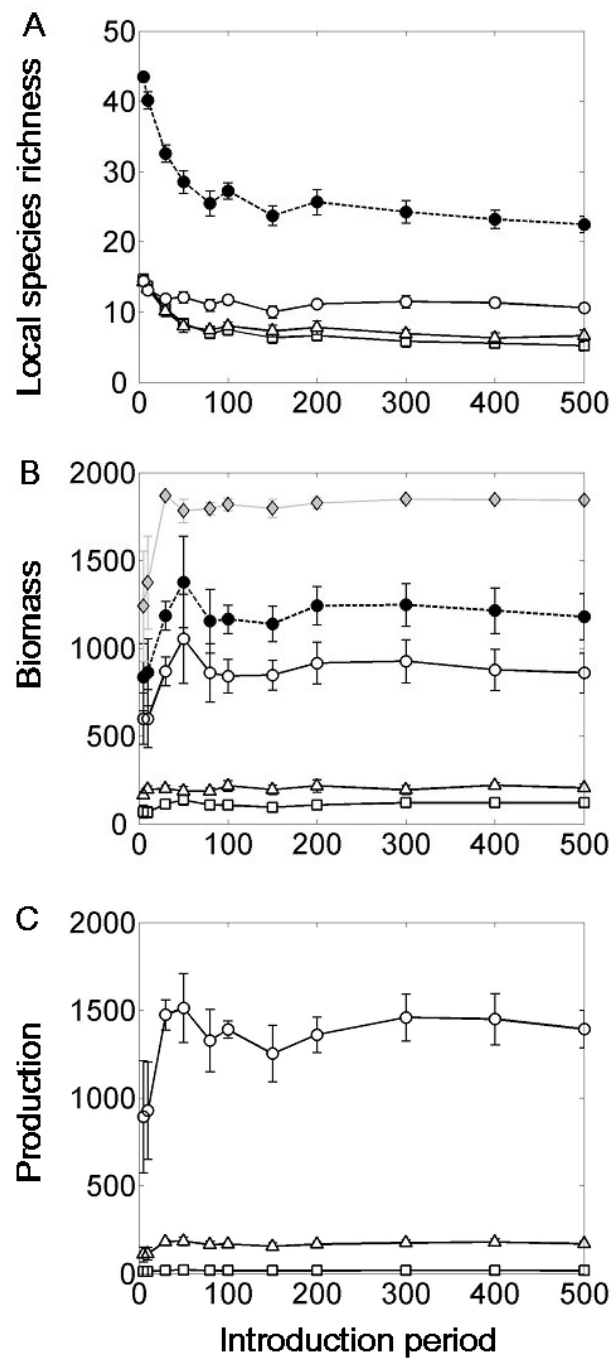


Figure 4.

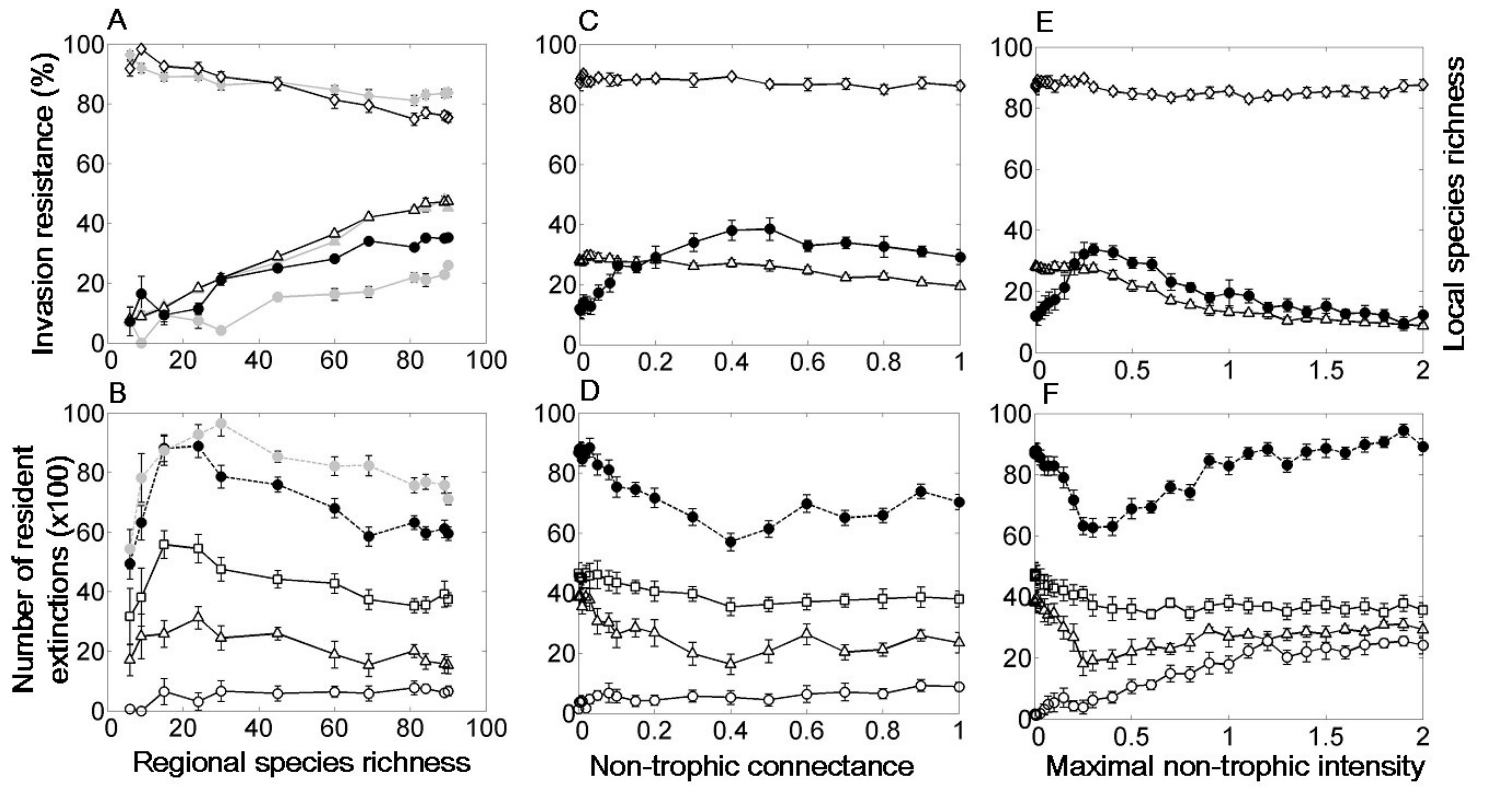
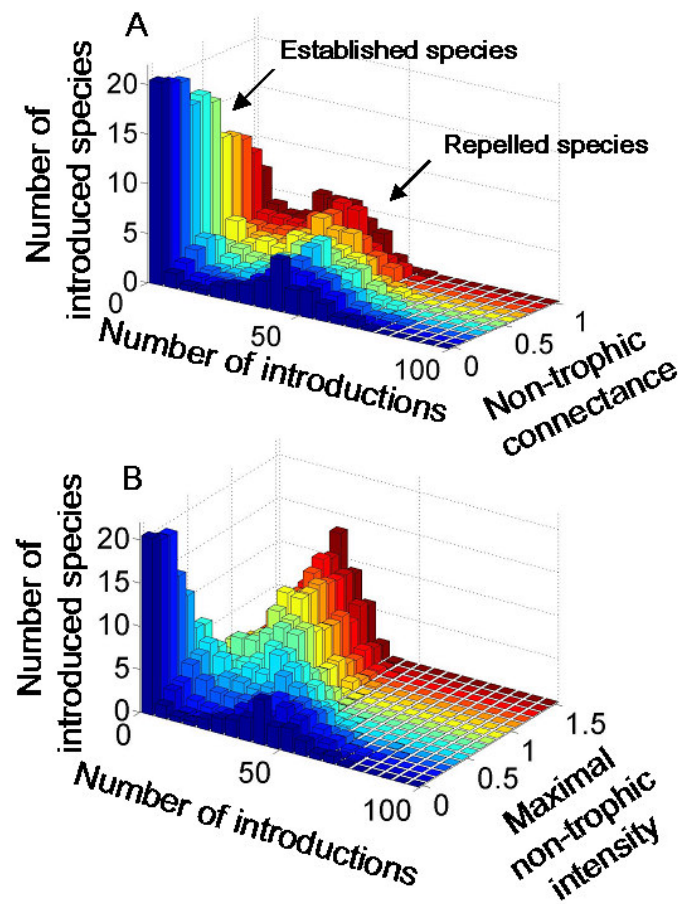


Figure 5.



Références bibliographiques

Nombre de références bibliographiques : 306

- Aarssen, L. W. 1997. High productivity in grassland ecosystems : effected by species diversity or productive species ? *Oikos* 80 :183-184.
- Abrams, P. A. 1995. Implications of dynamically variable traits for identifying, classifying, and measuring direct and indirect effects in ecological communities. *American Naturalist* 146 :112-134.
- Abrams, P. A., B. A. Menge, G. G. Mittelbach, D. Spiller, and P. Yodzis. 1995. The role of indirect effects in food webs. In G. Polis and K. Winemiller, editors. *Food webs : integration of patterns and dynamics*. Chapman & Hall, New York.
- Addicott, J. F. 1981. Stability properties of 2-species models of mutualism : simulation studies. *Oecologia* 49 :42-49.
- Akçakaya, H. R., and L. R. Ginzburg. 1991. Community construction : speciation versus invasion. *Trends in Ecology and Evolution* 6 :100-101.
- Anderson, R. A. 1992. Diversity of eukaryotic algae. *Biodiversity and Conservation* 1 :267-292.
- Arditi, R., and L. R. Ginzburg. 1989. Coupling in predator prey dynamics - ratio-dependence. *Journal of Theoretical Biology* 139 :311-326.
- Arditi, R., J. Michalski, and A. H. Hirzel. 2005. Rheagogies : modeling non-trophic effects in food webs. *Ecological Complexity* 2 :249-258.
- Badano, E. I., C. G. Jones, L. A. Cavieres, and J. P. Wright. 2006. Assessing impacts of ecosystem engineers on community organization : a general approach illustrated by effects of a high-Andean cushion plant. *Oikos* 115 :369-385.
- Bai, Y., X. Han, J. Wu, Z. Chen, and L. Li. 2004. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature* 431 :181-184.
- Bando K. J. 2006. The roles of competition and disturbance in a marine invasion. *Biological Invasions* 8 :755-763.
- Benning, T. L., D. LaPointe, C. T. Atkinson, and P. M. Vitousek. 2002. Interactions of climate change with biological invasions and land use in the Hawaiian Islands : modeling the fate of endemic birds using a geographic information system. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 99 :14246-14249.

- Berlow, E.L., A.-M. Neutel, J. E. Cohen, P. De Ruiter, B. Ebenman, M. Emmerson, J. W. Fox, V. A. A. Jansen, J. I. Jones, G. D. Kokkoris, D. O. Logofet, A. J. McKane, J. Montoya, and O. L. Petchey. 2004. Interaction strengths in food webs : issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology* 73 :585-598.
- Bertness, M. D., and R. M. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9 :191-193.
- Bertness, M. D., G. H. Leonard, J. M. Levine, P. R. Schmidt, and A. O. Ingraham. 1999. Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. *Ecology* 80 :2711-2726.
- Borer, E. T., K. Anderson, C. A. Blanchette, B. Broitman, S. D. Cooper, B. S. Halpern, E. W. Seabloom, and J. B. Shurin. 2002. Topological approaches to food web analyses : a few modifications may improve our insights. *Oikos* 99 :397-401.
- Borrvall, C., B. Ebenman, and T. Jonsson. 2000. Biodiversity lessens the risk of cascading extinction in model food webs. *Ecology Letters* 3 :131-136.
- Boudouresque, C. F. 2005. Les espèces introduites et invasives en milieu marin. GIS Posidonie publisher, Marseille, 152 p.
- Bradshaw, A. D. 1991. Genostasis and the limits of evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 333 :289-305.
- Bruno, J. F. 2000. Facilitation cobble beach plant communities through habitat modification by *Spartina alterniflora*. *Ecology* 81 :1179-1192.
- Bruno, J. F., J. J. Stachowicz, and M. D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18 :119-125.
- Burke, M. J. W., and Grime J. P. 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77 :776-790.
- Byers, J. E., and Noonburg, E. G. 2003. Scale dependent effects of biotic resistance to biological invasion. *Ecology* 84 :1428-1433.
- Byrnes, J., J. J. Stachowicz, K. M. Hultgren, A. R. Hughes, S. V. Olyarnik, and C. S. Thornbert. 2006. Predator diversity strengthens trophic cascades in kelp forests by modifying herbivore behaviour. *Ecology Letters* 9 :61-71.
- Cadotte, M. W. 2006. Metacommunity influences on community richness at multiple spatial scales : a microcosm experiment. *Ecology* 87 :1008-1016.
- Cadotte, M. W., S. M. McMahon, and T. Fukami. 2006. Conceptual ecology and invasion biology : reciprocal approaches to nature. Springer, Dordrecht, The Netherlands.

- Caldarelli, G., Higgs, P. G., McKane, A. J. 1998. Modelling coevolution in multispecies communities. *Journal of Theoretical Biology* 193 :345-358.
- Caldeira, M. C., A. Hector, M. Loreau, and J. S. Pereira. 2005. Species richness, temporal variability and resistance of biomass production in a Mediterranean grassland. *Oikos* 110 :115-123.
- Callaway, R. M., and L. R. Walker. 1997. Competition and facilitation : a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78 :1958-1965.
- Callaway, R. M., and E. T. Aschehoug. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors : a mechanism for exotic invasion. *Science* 290 :521-523.
- Cardinale, B. J., M. A. Palmer, and S. L. Collins. 2002. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* 415 :426-429.
- Cardinale, B. J., C. T. Harvey, K. Gross, and A. R. Ives. 2003. Biodiversity and biocontrol : emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology Letters* 6 :857-865.
- Carlton, J. T., and J. B. Geller. 1993. Ecological roulette : biological invasions and the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science* 261 :78-82.
- Case, T. J. 1990. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 87 :9610-9614.
- Christianou, M., and B. Ebenman. 2005. Keystone species and vulnerable species in ecological communities : strong or weak interactors ?
- Cohen, J. E., F. Briand, and J. A. Newman. 1990. *Community food webs : data and theory*. Springer-Verlag, Berlin.
- Collen, P., and R. J. Gibson. 2001. The general ecology of beavers (*Castor* spp.), as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and the subsequent effects on fish - a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10 :439-461.
- Crawley, M. J., S. L. Brown, M. S. Heard, and G. R. Edwards. 1999. Invasion-resistance in experimental grassland communities : species richness or species identity ? *Ecology Letters* 2 :140-148.0
- Davis, M. A. 2005. Invasibility : the local mechanism driving community assembly and species diversity. *Echography* 28 :696-704.

- De Angelis, D. L. 1975. Stability and connectance in food web models. *Ecology* 56 :238-243.
- Dodd, M. E., J. Silvertown, K. McConway, J. Potts, and M. Crawley. 1994. Stability in the plant communities of the Park Grass Experiment : the relationships between species richness, soil pH and biomass variability. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences* 346 :185-193.
- Downing, A. L., and M. A. Leibold. 2002. Ecosystem consequences of species richness and composition in pond food webs. *Nature* 416 :837-841.
- Downing, A. L. 2005. Relative effects of species composition and richness on ecosystem properties in ponds. *Ecology* 86 :701-715.
- Drake, J. A. 1990. The mechanics of community assembly and succession. *Journal of Theoretical Biology*. 174 :213-233.
- Duffy, J. E. 2002. Biodiversity and ecosystem function : the consumer connection. *Oikos* 99 :201-219.
- Duffy, J. E., J. P. Richardson, and E. A. Canuel. 2003. Grazer diversity effects on ecosystem functioning in seagrass beds. *Ecology Letters* 6 :637-645.
- Duffy, J. E., J. P. Richardson, and K.E. France. 2005. Ecosystem consequences of diversity depend on food chain length in estuarine vegetation. *Ecology Letters* 8 :301-309.
- Dunne, J. A., R. J. Williams, and N. D. Martinez. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs : robustness increases with connectance. *Ecology letters* 5 :558-567.
- Eklöf, A., and N. Ebenman. 2006. Species loss and secondary extinctions in simple and complex model of communities. *Journal of Animal Ecology* 75 :239-246.
- Elton, C. S. 1927. *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London, UK.
- Elton, C. S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, UK.
- Eraud, C., J.-M. Boutin, D. Roux, B. Faivre. 2007. Spatial dynamics of an invasive bird species assessed using robust design occupancy analysis : the case of the Eurasian collared dove (*Streptopelia decaocto*) in France. *Journal of Biogeography*. doi :10.1111/j.1365-2699.2006.01673.x
- Estes, J. A., and J. F. Palmisano. 1974. Sea otters : their role in structuring near-shore communities. *Science* 185 :1058-1060.

- Facon, B. and P. David. 2006. Metapopulation dynamics and biological invasions : a spatially explicit model applied to a freshwater snail. *American Naturalist* 168 :769-783.
- Facon, B., B. J. Genton, J. Shykoff, P. Jarne, A. Estoup, and P. David. 2006. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology and Evolution* 21 :130-135.
- Falk-Petersen J., T. Bohn, and O. T. Sandlund. 2006. On the numerous concepts in invasion biology. *Biological Invasions* 8 :1409-1424.
- Fargione, J., C. S. Brown, and D. Tilman. 2003. Community assembly and invasion : an experimental test of neutral versus niche process. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 100 :8916-8920.
- Ferrière, R., M. Gauduchon, and J. L. Bronstein. 2007. Evolution and persistence of obligate mutualists and exploiters : competition for partners and evolutionary immunization. *Ecology Letters* 10 :115-126.
- Fontaine, C., I. Dajoz, J. Meriguet, and M. Loreau. 2006. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biology* 4 :29-135.
- Fox, J.F. 1979. Intermediate disturbance hypothesis. *Science* 204 :1344-1345.
- France, K. E., and J. E. Duffy. 2006. Consumer diversity mediates invasion dynamics at multiple trophic levels. *Oikos* 113 :515-529.
- Fridley, J. D. 2003. Diversity effects on production in different light and fertility environments : an experiment with communities of annual plants. *Journal of Ecology* 91 :396-406.
- Gardner, M. R., and W. R. Ashby. 1970. Connectance of large (cybernetic) systems : critical values for stability. *Nature* 228 :784.
- Giller, P. S., H. H. U.-G. Berninger, M. O. Gessner, S. Hawkins, P. Inchausti, C. Inglis, H. Leslie, B. Malmqvist, M. T. Monaghan, P. J. Morin, and G. O'Mullan. 2004. Biodiversity effects on ecosystem functioning : emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos* 104 :423-436.
- Ginzburg, L. R., H. R. Akçakaya, and J. Kim. 1988. Evolution of community structure : competition. *Journal of Theoretical Biology* 133 :513-523.
- Goh, B.S. 1979. Stability in models of mutualism. *American Naturalist* 113 :231-275.

- Gonzalez, A., and B. Descamps-Julien. 2004. Population and community variability in randomly fluctuating environments. *Oikos* 106 :105-116.
- Goudard, A., and M. Loreau. Non-trophic interactions, biodiversity and ecosystem functioning : an interaction web model. *American Naturalist*, accepted with revisions.
- Goudard, A., and M. Loreau. Resistance to biological invasions and species extinctions : the importance of species interactions and diversity. Submitted.
- Gouyon, P.-H. 1990. Invaders and disequilibrium. In F. di Castri, A. J. Hansen, M. Debussche, editors. *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin*, Monographiae Biologicae. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 365-369.
- Grover, J. P. 1994. Assembly rules for communities of nutrient-limited plants and specialist herbivores. *American Naturalist* 143 :258-282.
- Hairston, N. G., F. E. Smith, and L. B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94 :421-425.
- Havens, K. 1992. Scale and structure in natural food webs. *Science* 257 :1107-1109.
- Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Högborg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Körner, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, J. S. Pereira, A. Prinz, D. J. Read, M. Sherer-Lorenzen, E.-D. Schulze, A.-S. D. Siamantziouras, E. M. Spehn, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi, and J. H. Lawton. 1999. Plant diversity and productivity experiments in european grasslands. *Science* 286 :1123-1126.
- Hector A., K. Dobson, A. Minns, E. Bazeley-White, and J. H. Lawton. 2001. Community diversity and invasion resistance : an experimental test in a grassland ecosystem and a review of comparable studies. *Ecological Research* 16 :819-831.
- Heithaus, E. R., D. C. Culver, and A. J. Beattie. 1980. Models of some ant-plant mutualism. *American Naturalist* 116 :347-361.
- Hewitt, C. L., and G. R. Huxel. 2002. Invasion success and community resistance in single and multiple species invasion models : do the models support the conclusions ? *Biological Invasions* 4 :263-271.
- Hillebrand, H., and B. J. Cardinale. 2004. Consumer effects decline with prey diversity. *Ecology Letters* 7 :192-201.

- Hochberg, M. E., and N. J. Gotelli. 2005. An invasions special issue. *Trends in Ecology and Evolution* 20 :211.
- Holland, J. N., D. L. DeAngelis, and J. L. Bronstein. 2002. Population dynamics and mutualism : functional responses of benefits and costs. *American Naturalist* 159 : 231-244.
- Hooper, D. U., and P. M. Vitousek. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277 :1302-1305.
- Hooper, D. U., and P. M. Vitousek. 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs* 68 :121-149.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, and D. A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning : a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75 :3-23.
- Harver, P. T. and B. T. Milne. 1997. Community assembly in a model ecosystem. *Ecological Modelling* 103 :267-285.
- Hughes, J. B., and J. Roughgarden. 1998. Aggregate community properties and the strength of species' interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95 :6837-6842.
- Hughes, J. B., A. R. Ives, and J. Norberg. 2002. Do species interactions buffer environmental variation (in theory) ? In M. Loreau, S. Naeem, and P. Inchausti, editors. *Biodiversity and ecosystem functioning : synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford, pp. 92-101.
- Hulot, F. D., G. Lacroix, F. O. Lescher-Moutoué, and M. Loreau. 2000. Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature* 405 :340-344.
- Huston, M. A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments : re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110 :449-460.
- Huston, M. A., and A. C. McBride. 2002. Evaluating the relative strengths of biotic versus abiotic controls on ecosystem processes. In M. Loreau, S. Naeem, and P. Inchausti, editors. *Biodiversity and ecosystem functioning : synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford.
- Hutchinson. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 22 :415-427. Reprinted in 1991 in *Classics in Theoretical Biology*. *Bulletin of Mathematical Biology* 53 :193-213.

- Inchausti, P., and L. Ginzburg. 2002. Using the phase shift for assessing the causation of population cycles. *Ecological Modelling* 152 :89-102.
- Ives, A. R., K. Gross, and J. L. Klug. 1999. Stability and variability in competitive communities. *Science* 286 :542-544.
- Ives, A. R., J. L. Klug, and K. Gross. 2000. Stability and species richness in complex communities. *Ecology Letters* 3 :399-411.
- Ives, A. R., B. J. Cardinale, and W. E. Snyder. 2005. A synthesis of subdisciplines : predator-prey interactions, and biodiversity and ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8 :102-116.
- Jansen, V. A. A., and G. D. Kokkoris. 2003. Complexity and stability revisited. *Ecology Letters* 6 :498-502.
- Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69 :373-386.
- Jonsson, M., and B. Malmqvist. 2000. Ecosystem process rates increases with animal species richness : evidence from leaf-eating, aquatic insects. *Oikos* 89 :519-523.
- Kaufman, L. 1992. Catastrophic change in species-rich freshwater ecosystems : the lessons of Lake Victoria. *Bioscience* 42 :846-858.
- Kaunzinger, C. M. K., and P. J. Morin. 1998. Productivity controls food-chain properties in microbial communities. *Nature*. 395 :495-497.
- Kennedy, T. A., S. Naeem, K. M. Howe, J. M. H. Knops, D. Tilman, and P. Reich. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417 :636-638.
- Kinzig, A. P., S. W. Pacala, and D. Tilman. 2002. The functional consequences of biodiversity : empirical progress and theoretical extensions. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. USA.
- Klein, A. M., I. Steffan-Dewenter, and T. Tscharntke. 2003. Fruit set of highland coffee increases with the diversity of pollinating bees. *The Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270 :955-961.
- Knops, J. M. H., D. Tilman, N. M. Haddad, S. Naeem, C. E. Mitchell, J. Haarstad, M. E. Ritchie, K. M. Howe, P. B. Reich, E. Siemann, and J. Groth. 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters* 2 :286-293.
- Kokkoris, G. D., A. Y. Troumbis, and J. H. Lawton. 1999. Patterns of species interaction strength in assembled theoretical competition communities. *Ecology Letters* 2 :70-74.

- Kokkoris, G. D., V. A. A. Jansen, M. Loreau, and A. Y. Troumbis. Variability in interaction strength and implications for biodiversity. *Journal of Animal Ecology* 71 :362-371.
- Korniss, G., and T. Caraco. 2005. Spatial dynamic of invasion : the geometry of introduced species. *Journal of Theoretical Biology* 233 :137-150.
- Law, R., and J. C. Blackford. 1992. Self-assembling food webs : a global viewpoint of coexistence of species in Lotka-Volterra communities. *Ecology* 73 :567-578.
- Law, R., and R. D. Morton. 1996. Permanence and the assembly of ecological communities. *Ecology* 77 :762-775.
- Lehman, C., and D. Tilman. 2000. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *American Naturalist* 156 :534-552.
- Lehman-Ziebarth, N., and A. R. Ives. 2006. The structure and stability of model ecosystems assembled in a variable environment. *Oikos* 114 :451-464.
- Leibold, M. A. 1995. The niche concept revised : mechanistic models and community context. *Ecology Letters* 76 : 1371-1382.
- Leibold, M. A. 1996. A graphical model of keystone predators in food webs : trophic regulation of abundance, incidence, and diversity patterns in communities. *American Naturalist* 147 :784- 812.
- Leibold, M. A., J. M. Chase, J. B. Shurin, and A. L. Downing. 1997. Species turnover and the regulation of trophic structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28 :467-494.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau and A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept : a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7 :601-613.
- Levine, J. M., and C. M. D'Antonio. 1999. Elton revisited : a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87 :15-26.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomology Society of America* 71 :237-240.
- Lodge, D. M. 1993. Biological invasions : lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 8 :133-137.
- Loeuille, N., M. Loreau, and R. Ferrière. 2002. Consequence of plant-herbivore coevolution on the dynamics and functioning of ecosystems. *Journal of Theoretical Biology* 217 :369-381.

- Loeuille, N., and M. Loreau. 2004. Nutrient enrichment and food webs : can evolution buffer top-down effects ? *Theoretical Population Biology* 65 :285-298.
- Loeuille, N., and M. Loreau. 2005. Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 102 :5761-5766.
- Loreau, M. 1996. Coexistence of multiple food chains in a heterogeneous environment : interactions among community structure, ecosystem functioning, and nutrient dynamics. *Mathematical Biosciences* 134 :153-188.
- Loreau, M. 1998. Biodiversity and ecosystem functioning : a mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 95 :5632-5636.
- Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning : recent theoretical advances. *Oikos* 91 :3-17.
- Loreau, M., and A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412 :72-76.
- Loreau, M., S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman, and D. A. Wardle. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning : current knowledge and future challenges. *Science* 294 :804-808.
- Loreau, M., S. Naeem, and P. Inchausti. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning : synthesis and perspectives. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Loreau, M., N. Mouquet, and R. D. Holt. 2003. Metaecosystems : a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters* 6 :673-679.
- Losos, J. B., K. I. Warheit, and T. W. Schoener. 1997. Adaptive differentiation following experimental island colonization in *Anolis* lizards. *Nature* 387 :70-73.
- MacArthur, R. 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology* 36 :533-536.
- MacArthur, R. H., and R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101 :377-385.
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evands, M. Clout, and F. A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions : causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10 :689-710.

- Martinez, N. D. 1992. Constant connectance in community food webs. *American Naturalist* 139 :1208-1218.
- Martinez, N. D. 1994. Scale-dependent constraints on food-web structure. *American Naturalist* 144 :935-953.
- May, R. M. 1972. Will a large complex systems be stable ? *Nature* 238 :413-414.
- May, R. M. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*, 2nd edition. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- McCann, K., A. Hastings, and G. R. Huxel. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395 :794-798.
- Melbourne, B. A., H. V. Cornell, K. F. Davies, C. J. Dugaw, S. Elmendorf, A. Freestone, R. Hall, S. Harrison, A. Hastings, M. Holland, M. Holyoak, J. Lambrinos, K. Moore, and H. Yokomizo. 2007. Invasion in a heterogeneous world : resistance, coexistence or hostile takeover ? *Ecology Letters* 10 :77-94.
- Melian, C. J., and J. Bascompte. 2004. Food web cohesion. *Ecology* 85 :352-358.
- Micheli, F. 1999. Eutrophication, fisheries, and consumer-resource dynamics in marine pelagic ecosystems. *Science* 285 :1396-1398.
- Millenium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and human well-being : biodiversity synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Mitchell, C., A. Agrawal, J. Bever, G. Gilbert, R. Hufbauer, J. Klironomos, J. Maron, W. Morris, I. Parker, A. Power, E. Seabloom, M. Torchin, D. Vázquez. 2006. Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters* 9 :726-740.
- Molino, J.-F., and D. Sabatier. 2001. Tree diversity in tropical rain forests : a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294 : 1702-1704.
- Montoya, J. M., and R. V. Solé. 2003. Topological properties of food webs : from real data to community assembly models. *Oikos* 102 :614-622.
- Montoya, J. M., M. A. Rodriguez, and B. A. Hawkins. 2003. Food web complexity and higherlevel ecosystem services. *Ecology Letters* 6 :587-593.
- Mooney, H. A., and R. J. Hobbs. 2000. *Invasive species in a changing world*. Washington, DC : Island. 457 pp.
- Mooney, H. A., and E. E. Cleland. 2002. The evolutionnary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 98 :5446-5451.

- Moore, J. L., N. Mouquet, J. H. Lawton, and M. Loreau. 2001. Coexistence, saturation and invasion resistance in simulated plant assemblages. *Oikos* 94 :303-314.
- Morton, R. D., R. Law, S. L. Pimm, and J. A. Drake. 1996. On models for assembling ecological communities. *Oikos* 75 :493-499.
- Morton, R. D. et Law, R. 1997. Regional species pools and the assembly of local ecological communities. *Journal of Theoretical Biology* 187 :321-331.
- Mulder, C. P. H., D. D. Uliassi, and D. F. Doak. 2001. Physical stress and diversity-productivity relationships : the role of positive interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 98 :6704-6708.
- Myers, N. 1996. Environmental services of biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 93 :2764-2769.
- Naeem, S., and S. Li. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390 :507-509.
- Naeem, S., J. M. H. Knops, D. Tilman, K. M. Howe, T. Kennedy, and S. Gale. 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* 91 :97-108.
- Naeem, S. 2002. Ecosystem consequences of biodiversity loss : the evolution of a paradigm. *Ecology* 83 :1537-1552.
- Neal, E. G., and T. J. Roper. 1991. The environmental impact of badgers (*Meles meles*) and their setts. *Symposia of the Zoological Society of London* 63 :89-106.
- Nepveu, C., and T. Saint-Maxens. 2002. Les espèces animales et végétales susceptibles de proliférer dans les milieux aquatiques et subaquatiques. Bilan à l'échelle du bassin Artois-Picardie. Rapport de DESS - Agence de l'Eau Artois-Picardie, Douai, 165 p.
- Neutel, A. M., J. A. P. Heesterbeek, and P. C. de Ruiter. 2002. Stability in real food webs : weak links in long loops. *Science* 296 :1120-1123.
- Odum, E. P. 1953. *Fundamentals of ecology*. Saunders, Philadelphia.
- Okuyama T., and B. M. Bolker. 2007. On quantitative measures of indirect interactions. *Ecology Letters* 10 :264-271.
- Ostfeld, R. M., and K. LoGiudice. 2003. Community disassembly, biodiversity loss, and the erosion of an ecosystem service. *Ecology* 84 :1421-1427.

- Pace, M. L., J. J. Cole, S. R. Carpenter, and J. F. Kitchell. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14 :483-488.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100 :65-75.
- Paine, R. 2002. Trophic control of production in a rocky intertidal community. *Science* 296 :736-739.
- Parker, I. M., D. Simberloff, W.M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P.M. Kareiva, M.H. Williamson, B. Von Holle, P.B. Moyle, J.E. Byers, and L. Goldwasser. 1999. Impact : toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1 :3-19.
- Peacor, S. D., and E. E. Werner. 1997. Trait-mediated indirect interactions in a simply aquatic food web. *Ecology* 78 :1146-1156.
- Perrings C. K. Dehnen-Schmutz, J. Touza, and M. Williamson. 2005. How to manage biological invasions under globalization. *Trends in Ecology and Evolution* 20 :212-215.
- Petchey, O. L. 2000. Prey diversity, prey composition, and predator population dynamics in experimental microcosms. *Journal of Animal Ecology* 69 :874-882.
- Petchey, O. L., T. Casey, L. Jiang, P. T. McPhearson, and J. Price. 2002. Species richness, environmental fluctuations, and temporal change in total community biomass. *Oikos* 99 :231-240.
- Petchey, O. L., A. L. Downing, G. G. Mittelbach, L. Persson, C. F. Steiner, P. H. Warren, and G. Woodward. 2004. Species loss and the structure and functioning of multitrophic aquatic systems. *Oikos* 104 :467-478.
- Petren, K., and T. J. Case. 1996. An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. *Ecology* 77 :118-132.
- Petrovskii, S., A. Morozov, and B.-L. Li. 2005. Regimes of biological invasion in a predator-prey system with the Allee effect. *Bulletin of Mathematical Biology* 67 :637-661.
- Pfisterer, A. B., J. Joshi, B. Schmid, and M. Fischer. 2004. Rapid decay of diversity - productivity relationships after invasion of experimental plant communities. *Basic and Applied Ecology* 5 :5-14.
- Pimm, S. L., and J. H. Lawton. 1977. Number of trophic levels in ecological communities. *Nature* 268 :329-331.

- Pimm, S. L., and J. H. Lawton. 1978. Feeding on more than one trophic level. *Nature* 275 :542- 544.
- Pimm, S. L. 1980. Properties of food webs. *Ecology* 61 : 219-225.
- Pimm, S. L. 1980. Food web design and the effect of species deletion. *Oikos* 35 :139-149.
- Pimm, S. L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307 :321-326.
- Pimm, S. L., G. J. Russell, J. L. Gittleman, and T. M. Brooks. 1995. The future of biodiversity. *Science* 269 :347-350.
- Post, D. M., M. L. Pace, and N. G. Hairston. 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature* 405 :1047-1049.
- Prieur-Richard, A.-H., S. Lavorel, A. Dos Santos, and K. Grigulis. 2002. Plant diversity, herbivory and resistance of a plant community to invasion in Mediterranean annual communities. *Oecologia* 130 :96-104.
- Rhymer, J. M, and D. Simberloff. 1996. Extinction by hybridation and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27 :83-109.
- Ricciardi A. 2004. Assessing species invasions as a cause of extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 19 :619.
- Richardson, D. M., P. Pysek, M. Rejmanek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, and C. J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants : concepts and definitions. *Diversity Distributions* 6 : 93-107.
- Ringel, M. S., H. H. Hu, and G. Anderson. 1996. The stability and the persistence of mutualisms embedded in community interactions. *Theoretical Population Biology* 50 :281-297.
- Rixen, C., and C. P. H. Mulder. 2005. Improved water retention links high species richness with increased productivity in arctic tundra moss communities. *Oecologia* 146 :287-299.
- Robinson, G. R., Quinn, J. F., Stanton, M. L. 1995. Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grassland. *Ecology* 76 :786-794.
- Sakai, A. K., F. W Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I. M. Parker, J. N. Thomson, and S. G. Weller. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32 :305-332.

- Sala, O. E., F. S. Chapin, et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287 :1770-1774.
- Sax, D. F., and J. H. Brown. 2000. The paradox of invasion. *Global ecology and biogeography* 9 :363-372.
- Schläpfer, F., and B. Schmid. 1999. Ecosystem effects of biodiversity : a classification of hypotheses and exploration of empirical results. *Ecological Applications* 9 :893-912.
- Schmitz, O. J. 2003. Top predator control of plant biodiversity and productivity in an old-field ecosystem. *Ecology Letters* 6 :156-163.
- Schmitz, O. J., V. Krivan, and O. Ovadia. 2004. Trophic cascades : the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters* 7 :153-163.
- Seabloom, E. W., W. S. Harpole, O. J. Reichman, and T. 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.
- Shannon, E. and W. Weaver. 1962. *The mathematical theory of communication*. The University of Illinois Press, Urbana, Illinois.
- Simberloff D. The politics of assessing risk for biological invasions : the USA as a case study. *Trends in Ecology and Evolution* 20 :216-222.
- Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163 :688.
- Singer, M. C., C. D. Thomas, and C. Parmesan. 1993. Rapid human-induced evolution of insect diet. *Nature* 366 :681-683.
- Skellam, J.G. 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38 :196-218.
- Spehn, E. M., A. Hector, J. Joshi, M. Scherer-Lorenzen, B. Schmid, E. Bazeley-White, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Hogberg, K. Huss-Danell, A. Jumpponen, J. Koricheva, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, C. Palmberg, J. S. Pereira, A. B. Pfisterer, A. Prinz, D. J. Read, E. D. Schulze, A. S. D. Siamantziouras, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi, and J. H. Lawton. 2005. Ecosystem effects of biodiversity manipulations in european grasslands. *Ecological Monographs* 75 :37-63.
- Steiner, C. F., and M. A. Leibold. 2004. Cyclic assembly trajectories and scale-dependent productivity-diversity relationships. *Ecology* 85 :107-113.

- Stohlgren, T. J., D. Binkley, and G. W. Chong. 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs* 69 :47-68.
- Thébault, E., and M. Loreau. 2003. Food-web constraints on biodiversity-ecosystem functioning relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 25 :14949-14954.
- Thébault, E., and M. Loreau. 2005. Trophic interactions and the relationship between species diversity and ecosystem stability. *The American Naturalist* 166 :E95-E114.
- Thébault, E. 2006. Chapitre 5 : Ecosystem functioning and food web patterns in community assembly models : preliminary results. In E. Thébault. *Impact de la structure trophique sur la relation entre diversité et fonctionnement des écosystèmes*, Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris, France, pp 189-209.
- Thébault, E., V. Huber, and M. Loreau. 2007. Cascading extinctions and ecosystem functioning : contrasting effects of diversity depending on food web structure. *Oikos* 116 :163-173.
- Thomson, L., C. D. Thomas, J. M. A. Radley, S. Williamson, and J. H. Lawton. 1993. The effect of earthworms and snails in a sample plant community. *Oecologia* 95 :171-178.
- Tilman, D., C. L. Lehman, and P. Kareiva. 1997. Population dynamics in spatial habitats. In D. Tilman, C. L. Lehman, and P. Kareiva, editors. *Spatial ecology : the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, pp. 3-20.
- Tilman, D., C. L. Lehman, and K. T. Thomson. 1997. Plant diversity and ecosystem productivity : theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 94 :1857-1861.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity : a search for general principles. *Ecology* 80 :1455-1474.
- Tilman, D., P. B. Reich, J. Knops, D. Wedin, T. Mielke, and C. Lehman. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294 :843-845.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure : A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 101 :10854-10861.

- Troumbis, A. Y., P. G. Dimitrakopoulos, A. S. Siamantziouras, and D. Memtsas. 2000. Hidden diversity and productivity patterns in mixed Mediterranean grasslands. *Oikos* 90 :549-559.
- Van der Heijden, M. G. A., et al. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396 :69-72.
- Veltman, C. J., S. Nee, and M. J. Crawley. 1996. Correlates of introduction success in exotic New Zealand birds. *American Naturalist* 147 :542-557.
- Vidal, E., F. Médail, T. Tatoni, P. Roche, and P. Vidal. 1998. Impact of gull colonies on the flora of the Riou archipelago (Mediterranean islands of South East France). *Biological Conservation*, 84 :235-243.
- Vidal, E., F. Médail, T. Tatoni, and V. Bonnet. 2000. Seabirds drive plant species turnover on small Mediterranean islands at the expense of native taxa. *Oecologia* 122 :427-434.
- Virgo, N., R. Law, and M. Emmerson. 2006. Sequentially assembled food webs and extremum principles in ecosystem ecology. *Journal of Animal Ecology* 75 :377-386.
- Vitousek, P. M., C. L. D'Antonio, L. L. Loope, and R. Westbrooks. 1996. Biological invasions as global change. *American Scientist* 84 :218-228.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco, and J. M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277 :494-499.
- Walker, B. 1992. Biological diversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6 :18-23.
- Wardle, D. A. 2001. Experimental demonstration that plant diversity reduces invasibility - evidence of a biological mechanism or a consequence of sampling effect ? *Oikos* 95 :161-170.
- Werner, E. E., and S. D. Peacor. 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* 84 :1083-1100.
- West, N. E. 1990. Structure and function of microphytic soil crusts in woodland ecosystems of arid to semi-arid regions. *Advances in Ecological Research* 20 :180-223.
- Williamson, M. 1989. Mathematical models of invasion. In J. A. Drake, H. A. Mooney, F. di Castri, R. H. Groves, F. J. Kruger, M. Rejmanek, and M. Williamson, editors. *Biological Invasions : A Global Perspective*. London : J. Wiley. pp. 329-350.

- Williamson, M. 1996. Biological invasions. Chapman & Hall. New York : Chapman & Hall. 244 p.
- Williamson, M., and A. Fitter. 1996. The varying success of invaders. *Ecology* 77 :1661-1666.
- Wilson, W. G. P. Lundberg, D. P. Vazquez, J. B. Shurin, M. D. Smith, W. Langford, K. L. Gross, and G. G. Mittelbach. 2003. Biodiversity and species interactions : extending Lotka-Volterra community theory. *Ecology Letters* 6 :944-952.
- Wilson, W. G., and P. Lundberg. 2006. Non-neutral community dynamics : empirical predictions for ecosystem function and diversity from linearized consumer resource interactions. *Oikos* 114 :71-83.
- Wiser, S. K., Allen, R. B., Clinton, P. W., Platt, K. H. 1998. Community structure and forest invasion by an exotic herb over 23 years. *Ecology* 79 :2071-2081.
- Wootton, T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25 :443-466.
- Wright, D. H. 1989. A simple, stable model of mutualism incorporating handling time. *American Naturalist* 134 :664-667.
- Yachi, S. et Loreau, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment : the insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 96 :1463-1468.
- Zhu, B., D. G. Fitzgerald, C. M. Mayer, L. G. Rudstam, and E. L. Mills. 2006. Alteration of ecosystem function by zebra mussels in Oneida Lake : impacts on submerged macrophytes. *Ecosystems* 9 :1017-1028.