



**Vers une meilleure compréhension des impacts des plantes
invasives sur la végétation native. Approche fonctionnelle et
multitrophique appliquée à une zone humide envahie par
Solidago canadensis**

Marie Grange

► **To cite this version:**

Marie Grange. Vers une meilleure compréhension des impacts des plantes invasives sur la végétation native. Approche fonctionnelle et multitrophique appliquée à une zone humide envahie par Solidago canadensis. Biodiversité. Université Grenoble Alpes [2020-..], 2022. Français. ⟨NNT : 2022GRALV067⟩. ⟨tel-03975201⟩

HAL Id: tel-03975201

<https://theses.hal.science/tel-03975201v1>

Submitted on 6 Feb 2023

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.



HAL Authorization

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ GRENOBLE ALPES

École doctorale : CSV- Chimie et Sciences du Vivant

Spécialité : Biodiversité-Ecologie-Environnement

Unité de recherche : Laboratoire d'ECologie Alpine

Vers une meilleure compréhension des impacts des plantes invasives sur la végétation native. Approche fonctionnelle et multitrophique appliquée à une zone humide envahie par *Solidago canadensis*

Toward a better understanding of the impacts of invasive plant species on the native vegetation. A functional and multitrophic approach applied to a wetland invaded by *Solidago canadensis*

Présentée par :

Marie GRANGE

Direction de thèse :

François MUNOZ

PROFESSEUR DES UNIVERSITES, Université Grenoble Alpes

de thèse

Laure GALLIEN

CNRS

Co-encadrante de
thèse

Rapporteurs :

Isabelle DAJOZ

PROFESSEUR DES UNIVERSITES, Université de Paris 7

Guillaume FRIED

CHARGE DE RECHERCHE HDR, Agence Nationale de Sécurité Sanitaire de l'Alimentation, de l'Environnement et du Travail (ANSES)

Thèse soutenue publiquement le **3 octobre 2022**, devant le jury composé de :

François MUNOZ

PROFESSEUR DES UNIVERSITES, Université Grenoble Alpes

Directeur de thèse

Isabelle DAJOZ

PROFESSEUR DES UNIVERSITES, Université de Paris 7

Rapporteuse

Guillaume FRIED

CHARGE DE RECHERCHE HDR, Agence Nationale de Sécurité Sanitaire de l'Alimentation, de l'Environnement et du Travail (ANSES)

Rapporteur

Colin FONTAINE

CHARGE DE RECHERCHE, CNRS délégation Paris Centre

Examineur

François POMPANON

PROFESSEUR DES UNIVERSITES, Université Grenoble Alpes

Président

Invités :

Laure Gallien

CHARGE DE RECHERCHE, Centre national de la recherche scientifique (CNRS)

Résumé

Écosystèmes essentiels aux sociétés humaines, les zones humides sont aujourd'hui particulièrement menacées par les changements globaux. Les invasions biologiques sont un facteur majeur d'altération de ces écosystèmes. Certaines espèces végétales exotiques modifient de manière majeure la structure, le fonctionnement et la dynamique des zones humides. C'est le cas de *Solidago canadensis* (L., 1753), une astéracée rhizomateuse originaire d'Amérique du Nord et introduite en Europe comme plante d'ornement au XVIIIème siècle. Sa présence modifie les écosystèmes envahis à plusieurs niveaux. *S. canadensis* est susceptible d'affecter directement la végétation native, mais aussi la composition chimique du sol, l'activité microbienne, les insectes pollinisateurs et leurs prédateurs. Aujourd'hui, les mécanismes par lesquels *S. canadensis* affecte la végétation native in situ demeurent encore mal connus. En particulier, il reste à définir comment ses capacités à préempter différents types de ressources, et ses effets directs et indirects sur le réseau d'interactions plantes-pollinisateurs impactent les communautés végétales in natura.

L'objectif de ma thèse est d'identifier (i) les mécanismes par lesquels *S. canadensis* impacte la végétation native, (ii) quels sont les groupes fonctionnels natifs les plus sensibles à chacun de ces mécanismes et (iii) quelles sont les conséquences à l'échelle des communautés végétales natives. Pour cela, nous avons réalisé un travail conséquent de récolte de données afin de caractériser l'état de différents compartiment de l'écosystème (sol, végétation et pollinisateurs) à différents stades de l'invasion et périodes de l'année. Puis, nous avons analysé les effets directs et indirects de la densité de *S. canadensis* sur ces compartiments, indépendamment des autres caractéristiques du système.

Nos résultats soulignent tout d'abord l'importance de la standardisation des protocoles d'échantillonnage des réseaux plantes-pollinisateurs, en particulier l'harmonisation de la description des conditions d'échantillonnage, des ressources florales et des interactions non capturées, qui peuvent induire des biais majeurs dans l'interprétation des données. Concernant les impacts de *S. canadensis*, nous avons mis en évidence des effets négatifs sur la diversité et la production de biomasse des communautés végétales natives. Trois mécanismes participent à ces effets : la compétition pour la lumière, la compétition pour les nutriments du sol et la perturbation des interactions mycorhiziennes via la production de composés allélopathiques. Nous avons également mis en évidence des impacts de *S. canadensis* sur les préférences des insectes pollinisateurs via la modification de la structure de la végétation et l'attractivité de ses fleurs. Ces effets sur les pollinisateurs ont des conséquences concrètes pour les plantes natives car ils diminuent à la fois le nombre visites et la quantité de pollen conspécifique reçu. Ces travaux mettent en lumière des différences majeures de réponse de différents groupes fonctionnels de plantes à l'invasion par *S. canadensis*.

Un des points forts de cette thèse réside dans l'analyse de la réponse de la végétation native au processus d'invasion à l'échelle de la communauté, mais aussi pour différents groupes fonctionnels au sein de cette communauté. Cela nous a permis, tout en gardant une vision d'ensemble, de caractériser la complexité des mécanismes d'interaction à l'œuvre lors de cette invasion. Une meilleure compréhension de la complexité des interactions entre espèces invasives et natives, qu'elles soient directes ou indirectes, qu'elles varient entre groupes fonctionnels ou entre compartiments trophiques, est une étape essentielle pour la prédiction de la dynamique des écosystèmes envahis et la l'identification des sites les plus vulnérables face à cette menace.

Abstract

Wetlands are essential ecosystems for human societies, but they are now particularly threatened by global changes. Biological invasions are a major factor of alteration of these ecosystems. Some exotic plant species are able to modify the structure, the functioning and the dynamics of wetlands. This is the case of *Solidago canadensis* (L., 1753), a rhizomatous asteraceae native to North America and introduced in Europe as an ornamental plant in the 18th century. Its presence modifies invaded ecosystems on several levels. *S. canadensis* is likely to directly affect native vegetation, but also the chemical composition of the soil, microbial activity, pollinating insects and their predators. Today, the mechanisms by which *S. canadensis* affects native vegetation in situ remain poorly understood. In particular, it remains to be defined how its ability to preempt different types of resources, and its direct and indirect effects on the network of plant-pollinator interactions impact plant communities in natura.

The objective of my thesis is to identify (i) the mechanisms by which *S. canadensis* impacts native vegetation, (ii) which native functional groups are most sensitive to each of these mechanisms, and (iii) what are the consequences at the scale of native plant communities. To do so, we have collected a large amount of data in order to characterize the state of different ecosystem compartments (soil, vegetation and pollinators) at different stages of the invasion and periods of the year. Then, we analyzed the direct and indirect effects of *S. canadensis* density on these compartments, independently of other system characteristics.

Our results first highlight the importance of standardizing sampling protocols for plant-pollinator networks, in particular harmonizing the description of sampling conditions, floral resources and uncaptured interactions, which can induce major biases in data interpretation. Concerning the impacts of *S. canadensis*, we have highlighted negative effects on the diversity and biomass production of native plant communities. Three mechanisms are involved in these effects: competition for light, competition for soil nutrients and disruption of mycorrhizal interactions through the production of allelopathic compounds. We also demonstrated impacts of *S. canadensis* on pollinators preferences through the attractiveness of its flowers and changes in the vegetation structure. These effects on pollinators have concrete consequences for native plants as they decrease both the number of visits and the proportion of conspecific pollen received. This work highlights major differences in the response of different functional groups of plants to the invasion by *S. canadensis*.

One of the strengths of this thesis is the analysis of the response of native vegetation to the invasion process at the community level, but also for different functional groups within the community. This allowed us to characterize the complexity of the interaction mechanisms at work during this invasion, while keeping a comprehensive view. A better understanding of the complexity of interactions between invasive and native species, whether direct or indirect, and whether they vary between functional groups or between trophic compartments, is an essential step in predicting the dynamics of invaded ecosystems and in identifying the sites most vulnerable to this threat.

Remerciements

Je veux remercier tout d’abord Laure et François pour m’avoir choisi pour réaliser ce projet et soutenu dans l’aventure qui a suivi. Vous m’avez accompagnés sur le terrain, au pays de Diriclet et des SEM, et surtout, soutenu malgré la malédiction qui nous a compliqué la tâche avec beaucoup d’inventivité, entre les tempêtes, les tracteurs et autres cars de bénévoles, les problèmes de santé, les aléas de la poste et autres joyeusetés administratives au cours de la crise sanitaire. Je ne vais pas mentir : je suis bien contente que ce soit fini (une bonne thèse est une thèse terminée), mais vous allez me manquer et j’espère qu’on aura souvent l’occasion de se revoir, pour parler stat, épingler des bourdons ou se balader dans la réserve du BdL.

Je tiens à remercier toutes les personnes, qui nous ont aidé dans l’élaboration et à la mise en place du terrain et des analyses. Elles sont nombreuses et sans elles, rien n’aurait été possible. Je pense en particulier à Marco, Sandra, Amélie et Rémy qui nous ont aidés dans la conception du plan d’échantillonnage (et donné des conseils inestimables pour la gestion d’une équipe sur le terrain); à Sylvain, qui a été mon bras droit pendant les 3 mois de terrain et a brillé, comme Maëlle et Camille, par sa bonne humeur à toute épreuve. Je pense aussi à Marie-Pascale, Julien et Maya sans qui nous n’aurions jamais réussi à identifier autant de carex, à Cindy et Lionel et à leur maîtrise du CHN, et enfin à Enora et Aline pour les heures passées à trier, épingler et identifier les insectes. À tous, merci pour votre bonne humeur (même pour à l’heure de trier les brins d’herbe), les bon petits plats, et les inévitables “vinaigrettes”. Merci aussi à Alex, Phill et Martin pour avoir identifié les insectes capturés, malgré les aléas de la poste confinée.

Je n’oublie pas mes acolytes du bureau 111 (les Huns vaincront): Enora, Julia, Nico, Titouan, Blandine, et Naiara, et les autres sérial-cueilleur.euse.s - pionniers du LECAct – adeptes des petits meetings : Matthieu, Camille, Louise, Billur, Giovanni, Irene, Rémy, Sylvain, Tiphaine, Marie, Claudia... (désolée pour ceux que j’ai oublié, c’est la faute des Darwiniens) Merci pour tous les raviol-di, les petit-meetings et autres temps de partage, les sorties en montagne, le “tailler” du vendredi soir, les soirées de wingspan et wicca, les ateliers peinture avant les manifs... Et bien sûr merci à mes deux co-thésardes : Sarah et Lizzie et à Manu pour leur soutien inconditionnel et leur aide inestimable, sur le plan scientifique, mais aussi et surtout personnel : si j’ai résisté à la malédiction, c’est grâce à vous !

Je remercie aussi mes innombrables colocos qui ont supporté mes crises existentielles, l’inévitable odeur de brûlé lorsque je m’éloigne de la cuisine, et ma phobie des moustiques (généralement) dans la bonne humeur. Vous avez pris soin de moi quand j’en avais besoin, en particulier pendant le covid et quand j’étais trop fatiguée pour cuisiner. Je garde en mémoire Câline, les soirées “danse libre” et les après-midi de grimpe (à l’Essartie), l’orchestre improvisé et les ateliers “tables en palettes” et “étiquettes de jardin” (#Jouclet forever), les soupes du mercredi soir, les projets couture et toutes les plantes adoptées (entre Maries).

Bien sûr, je remercie mes amis de toujours : Agathe (ma meilleure amie et relectrice officielle depuis la maternelle : si il reste des coquilles dans ce manuscrit, c’est parce que je ne le lui ai pas envoyé), Marie la petite (qui s’était aussi offert de relire, et je sais à quel point tu détestes lire...), Michel (qui a vaillamment fait le déplacement pour visiter toutes mes colocos : promis, la prochaine fois, c’est moi qui viens... quoi que... enfin... on verra), Marylise (ma taupine préférée et meilleur partenaire de karaoké de Noël), Léo (ça fait quand même longtemps qu’on n’est pas allé danser,

mais le pralin et les myrtilles m'obligent à te pardonner), les Rainbow Swingers (le bol d'air frais du mardi soir m'a été salutaire, et sans vous, je n'aurai jamais pu développer mes talents de joueuse de pompe à vélo), et le Tas (je ne développerai pas, je risquerai de manquer mon train pour vous rejoindre, mais vivent les vaches et Chicago !).

Je ne peux pas ne pas parler de Plume, qui m'a amoureusement réveillée (presque) tous les matins pendant ces quatre années (pour avoir sa pâtée du matin, certes), réconfortée dans les moments difficiles et servie de bouillotte pendant les rigoureux hiver grenoblois. J'aimerais aussi dire un mot de Cadet et Éclair qui sans le savoir m'ont aidé à me motiver pour finir cette thèse. J'espère que nous auront l'occasion de débroussailler ensemble beaucoup de patches de solidage.

Enfin, je veux remercier ma famille, mes parents, mes frères, grands-parents, cousins, etc., qui ont largement contribué à ma curiosité pour le monde du vivant et ses interactions. Je ne sais plus qui m'avait offert cette fameuse BD sur Konrad Lorentz et ses oies (mamie Cath ?), mais la chasse aux champignons, les carambares de Pythagore de Dadis, les combats imaginaires de Gary entre un pinguin et une chauve souris et autres énigmes des fêtes de famille ont largement influencé mes centres d'intérêts et ma façon de résoudre les problèmes. Je n'aurai pas survécu aux trois mois de terrain (ni aux trois ans de bureau) sans l'entraînement intensif de Romain. Merci d'être toujours là pour me soutenir et être fières de moi. Un dernier remerciement spécifique pour Camille, ma cousine inblable, qui en plus d'avoir surmonté sa peur des araignées pour m'accompagner sur le terrain, a eu la lourde tâche de gérer mon stress pré-soutenance, mission réalisée avec brio !

Publications scientifiques

Chapitres

- ✓ **Marie Charlotte Grange**, François Munoz, Marco Moretti, Sylvain Varona-Y-Varona, Julien Renaud, Marie-Pascale Colace, Maya Gueguen & Laure Gallien (2021): Designing sampling protocols for plant-pollinator interactions – timing, meteorology, flowering variations and failed captures matter, Botany Letters, DOI: 10.1080/23818107.2021.1964596
- ✓ **Marie Charlotte Grange**, François Munoz, Marco Moretti, Sylvain Varona-Y-Varona, Julien Renaud, Marie-Pascale Colace, Maya Gueguen, Cindy Arnoldi, Lionel Bernard & Laure Gallien: Native vegetation responds to invasion stress with guild-specific avoidance, tolerance, and escape strategies (submitted to Biological Invasions)
- ✓ **Marie Charlotte Grange**, François Munoz, Marco Moretti, Sylvain Varona-Y-Varona, Julien Renaud, Marie-Pascale Colace, Maya Gueguen, & Laure Gallien: Invasive *Solidago canadensis* mainly modifies pollinator's behavior and native plants reproductive success through its vegetative density (close to submission)

Appendices

- ✓ **Marie Charlotte Grange**, Axel Ssymank, Martin Říha, Phillip Witters & Jocelyn Claude: Flower visiting hymenoptera and diptera of two French Alps wet-meadows, adding three species to the french records (close to submission)
- ✓ Giovanni Vimercati, Anna F. Probert, Lara Volery, Ruben Bernardo-Madrid, Sandro Bertolino, Vanessa Céspedes, Franz Essl, Thomas Evans, Belinda Gallardo, Laure Gallien, Pablo Gonzalez-Moreno, **Marie Charlotte Grange**, Cang Hui, Jonathan M. Jeschke, Stelios Katsanevakis, Ingolf Kühn, Sabrina Kumschick, Jan Pergl, Petr Pyšek, Loren Rieseberg, Tamara B. Robinson, Wolf-Christian Saul, Cascade J. B. Sorte, Montserrat Vilà, John R. U. Wilson, Sven Bacher: The EICAT+ framework enables classification of positive impacts of alien taxa on native biodiversity (accepted in PLOS Biology)
- ✓ Laure Gallien Maud Cavalière, **Marie Charlotte Grange**, François Munoz & Tamara Münkemüller: When can intransitive competition influence coexistence in the real world? (work in progress)

Avant-propos

Ma thèse s'inscrit dans le projet BioDiversa InvasiBES – Understanding and managing the Impacts of INVASive alien species on Biodiversity and Ecosystem Services – financé par le programme européen BioDiversa et le Belmont Forum et porté par sept partenaires internationaux. Ce projet vise à mieux comprendre et anticiper l'impact des espèces exotiques envahissantes sur la biodiversité et les services écosystémiques et à fournir des outils pour leur gestion. Il est organisé autour de cinq groupes de travail [Figure 0.1] qui avaient pour objectifs (i) de concevoir, des scénarios d'intervention axés sur la prévention, le contrôle et l'éradication des EEE en Europe et aux États-Unis, par le biais d'un processus participatif réunissant l'expertise de scientifiques et de parties prenantes (WP 1); (ii) d'adapter les protocoles d'évaluation d'impact actuels afin de prendre en compte les effets néfastes et bénéfiques des EEE sur la biodiversité et les services écosystémiques (WP 2); (iii) d'évaluer et de cartographier les impacts des espèces invasives sur la biodiversité et les services écosystémiques en Europe (échelle continentale, WP 3) et aux Etats-Unis (échelle nationale, WP 4), en utilisant ces méthodes; et (iv) d'améliorer la connaissances des impacts d'espèces invasives cibles sur la biodiversité et les services écosystémiques à l'échelle locale (WP 5). Ma thèse a été conduite dans le cadre de la partie habitat terrestre de ce dernier groupe de travail.

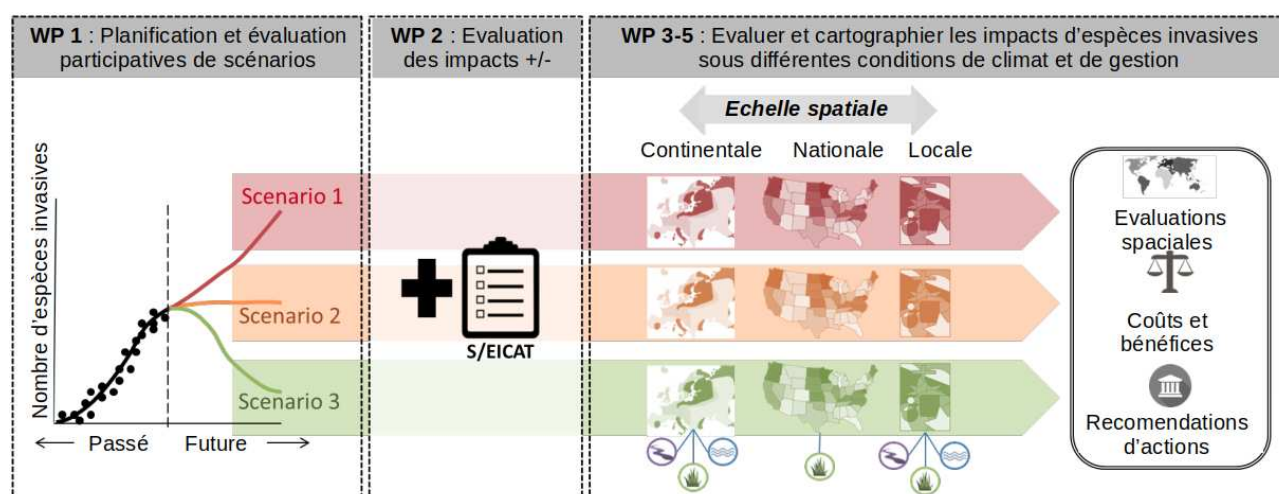


Figure 0.1: Représentation graphique du projet InvasiBES et des différents groupes de travail le composant, leurs objets d'étude, l'échelle spatiale et le type d'habitats étudiés.

Table des matières

Chapitre 1: Introduction.....	1
1.1 Crise de la biodiversité et changement global.....	3
1.1.1 Contexte général.....	3
1.1.2 Cas spécifique des zones humides en France.....	4
1.2 Coexistence des espèces et perturbations des communautés.....	6
1.3 Invasions biologiques.....	10
1.3.1 Définition.....	10
1.3.2 Différentes phases d'une invasion.....	13
1.3.3 Les impacts des invasions.....	16
1.3.4 Les mécanismes qui sous-tendent ces impacts.....	20
1.3.5 Les stratégies de résistance des espèces natives.....	21
1.4 Problématique de la thèse.....	22
1.4.1 Objectif de la thèse.....	22
1.4.2 Présentation de l'espèce modèle et de ses impacts potentiels.....	25
1.4.3 Hypothèses de travail.....	30
1.4.4 Structure de la thèse.....	31
Chapitre 2 : Présentation du travail de terrain et des données obtenues.....	33
2.1 Objectifs.....	35
2.2 Zone d'étude.....	35
2.3 Protocoles réalisés sur le terrain.....	36
2.3.1 Estimation de la densité de <i>S. canadensis</i>	37
2.3.2 Caractérisation du sol et de la biomasse.....	38
2.3.3 Caractérisation de la communauté végétale.....	39
2.3.4 Sensibilité du succès reproducteur des espèces natives dominantes à visite d'insectes pollinisateurs.....	39
2.3.5 Caractérisation de la communauté de pollinisateurs prospectant.....	40
2.3.6 Caractérisation du réseau de pollinisation.....	41
2.4 Données obtenues.....	42
2.4.1 Répartition de la densité de <i>S. canadensis</i>	42
2.4.2 Caractéristiques du sol.....	44
2.4.3 Biomasse.....	45
2.4.4 Végétation native.....	45
2.4.5 Réseau plantes-pollinisateurs.....	47

2.5 Un travail d'équipe.....	49
Chapitre 3 : Designing sampling protocols for plant-pollinator interactions – timing, meteorology, flowering variations and failed captures matter.....	51
Chapitre 4 : Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups.....	65
Chapitre 5 : Invasive <i>Solidago canadensis</i> mainly modifies pollinator's behavior and native plants reproductive success through its vegetative density.....	85
Chapitre 6 : Synthèse et discussion générale.....	107
6.1 Synthèse transversale des impacts observés de <i>S. canadensis</i> sur la végétation native.....	109
6.1.1 Une large diversité des mécanismes d'impact de <i>S. canadensis</i>	109
6.1.2 Des groupes fonctionnels qui répondent différemment à l'invasion par le solidage.....	114
6.1.3 Des impacts du solidage concentrés en fin de saison de végétation.....	117
6.2 Limites et perspectives.....	118
6.2.1 Diversité et dynamiques spatio-temporelles des espèces natives.....	118
6.2.2 Variabilité intra-spécifique, plasticité phénologique et traits fonctionnels.....	120
6.2.3 Utilisation de données issues d'observations de terrain.....	121
6.2.4 Autres conséquences de l'invasion par <i>S. canadensis</i>	123
6.3 Le solidage, une espèce à classer sur liste noire en France et en Europe.....	124
6.3.1 Risques liés à la propagation de <i>S. canadensis</i> en France.....	124
6.3.2 Vers la production d'indicateurs de risques et de préconisations de gestion.....	125
6.4 Conclusions générales.....	127
Références.....	129
Annexe A1 : Introduction.....	147
Annexe A1.1 : Invasive <i>Solidago canadensis</i> mainly modifies pollinator's behavior and native plants reproductive success through its vegetative density.....	149
Annexe A1.2 : The EICAT+ framework enables classification of positive impacts of alien taxa on native biodiversity.....	159
Annexe A2 : Présentation du travail de terrain et des données obtenues.....	183
Annexe A2.1 : Chemins d'accès aux placettes.....	185
Annexe A2.2 : Protocole relevés de végétation par points-contact.....	186
Annexe A2.3 : Fiche de terrain relevés de végétation par points-contact.....	187
Annexe A2.4 : Protocole Westphal.....	188
Annexe A2.5 : Fiche de terrain protocole Westphal.....	189
Annexe A2.6 : Protocole transectes de pollinisation.....	190
Annexe A2.7 : Fiche de terrain transectes de pollinisation.....	193

Annexe A2.8 : Protocole sol et biomasse.....	194
Annexe A2.9 : Liste des espèces végétales identifiées dans les quadrats végétation et nombre de touches correspondant.....	196
Annexe A2.10 : Liste des espèces florales identifiées sur les transectes et surface de fleurs correspondant.....	201
Annexe A2.11 : Liste des espèces d'insectes identifiées sur les transectes et nombre d'interactions correspondant.....	204
Annexe A3 : Designing sampling protocols for plant-pollinator interactions – timing, meteorology, flowering variations and failed captures matter.....	223
Annexe A3.1 : Map of the study sites.....	225
Annexe A3.2 : List of all plant species and their associated total number of units (flower, verticil or inflorescence depending on the species) across all transects, and estimated area per floral unit.	226
Annexe A3.3 : Results of the 18 reference regressions.....	230
3.3.1 Contribution of the ecological drivers of interest.....	230
3.3.2 Contribution of the protocol-linked covariates.....	231
Annexe A4 : Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups.....	233
Annexe A4.1 : Presentation of the study site.....	235
4.1.1 Map of the study sites.....	235
4.1.2 Repartition of the plots along the <i>S. canadensis</i> gradient.....	235
Annexe A4.2 : Protocols used for soil measures.....	236
Annexe A4.3 : List of the taxonomic groups identified on the field and the number of contacts corresponding to each of them.....	237
Annexe A4.4 : Distribution of the selected traits across species depending on the functional group.....	242
Annexe A4.5 : Correlations between the different traits in both (a) forbs and (b) graminoids guilds.....	242
Annexe A4.6 : Data used in regressions on the forb species (values of biomass production, and diversity indices are provided per quadrat).....	243
Annexe A4.7 : Data used in regressions on graminoids: values of biomass production, diversity indexes in each quadrat.....	247
Annexe A4.8 : Data used in regressions on the entire community: values of biomass production, diversity indexes in each quadrat.....	251

Annexe A4.9 : Data used in SEMs: invader's density, soil characteristics, and community weighted mean (CWM) and variance (CWV) in each quadrat for forbs.....	255
Annexe A4.10 : Data used in SEMs: invader's density, soil characteristics, and community weighted mean (CWM) and variance (CWV) in each quadrat for graminoids.....	259
Annexe A4.11 : Correlations between the different traits community weighted mean (CWM) and variance (CWV) in both forbs and graminoids guilds.....	263
Annexe A4.12 : Response curves of the mixed effect models with a significant effect of <i>S. canadensis</i> (linear or quadratic effect) on the native vegetation.....	264
Annexe A5 : Invasive <i>Solidago canadensis</i> mainly modifies pollinator's behavior and native plants reproductive success through its vegetative density.....	265
Annexe A5.1 : List of the selected flowers.....	267
Annexe A5.2 : Indices calculation.....	268
Annexe A5.3 : Description of <i>a priori</i> and authorized links of the models.....	269
5.3.1 Plant point of view models.....	269
5.3.2 Insect point of view models.....	272
Annexe A5.4 : Results for the different insect groups.....	275
5.4.1 Plant point of view models.....	275
5.4.2 Insect point of view models.....	275
Annexe A5.5 : Selected species flower abundance along the sampling season.....	276

Chapitre 1: Introduction

Chapitre 1 – Introduction

1.1 Crise de la biodiversité et changement global

1.1.1 Contexte général

Partout sur Terre, les écosystèmes et la biodiversité qu'ils abritent sont menacés par des modifications de leur structure et de leur fonctionnement d'une rapidité sans précédent dans l'histoire de l'humanité. Le déclin observé de la biodiversité s'accélère et a déjà atteint une rapidité telle qu'elle est considérée comme une sixième extinction de masse (Barnosky et al. 2011; Ceballos et al. 2017; Bongaarts 2019). D'après les estimations de l'IPBES¹ (équivalent du GIEC² pour la biodiversité), le taux actuel d'extinction des espèces ne cesse de croître et est déjà plusieurs dizaines à centaines de fois supérieur à sa valeur moyenne pendant les 10 derniers millions d'années. Une espèce animale et végétale sur quatre est susceptible de s'éteindre dans les prochaines décennies, l'abondance des espèces natives des biomes terrestres majeurs a diminué d'au moins 20% depuis le début du XXème siècle et cette diminution s'accompagne d'une homogénéisation des communautés biologiques à travers le monde (Bongaarts 2019).

L'érosion rapide de la biodiversité est due aux activités humaines (Bongaarts 2019). Le fonctionnement de nos sociétés (en termes de démographie, d'économie, de technologie, de systèmes de gouvernance, de régulation de nos activités, et de conflits) est à la source de nos impacts directs et indirects sur l'environnement. Le terme de changement global regroupe les cinq grands types d'impacts des sociétés humaines sur l'environnement (Figure 1.1): la modification de l'usage des sols (Tamisier and Grillas 1994; Light and Marchetti 2007), l'exploitation directe des espèces, le changement climatique (Midgley et al. 2002; Colossi Brustolin et al. 2019), la pollution de l'air, de l'eau et des sols (Cañedo-Argüelles et al. 2013) et les espèces invasives (Clavero et al. 2009; Hermoso et al. 2011; Doherty et al. 2016). Ces changements globaux ont un impact majeur sur la distribution des espèces, leur phénologie et leurs interactions, et modifient déjà la dynamique des populations, la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes (Parmesan and Yohe 2003; Cardinale et al. 2006; Hainzelin 2019).

La perte de biodiversité et l'altération du fonctionnement, voire la disparition d'écosystèmes entiers doit nous alerter. D'abord parce qu'ils possèdent une valeur intrinsèque, mais aussi parce

1 Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services

2 Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat

qu'ils sont nécessaires au maintien et au développement des sociétés humaines (Ghilarov 2000; Díaz et al. 2018).

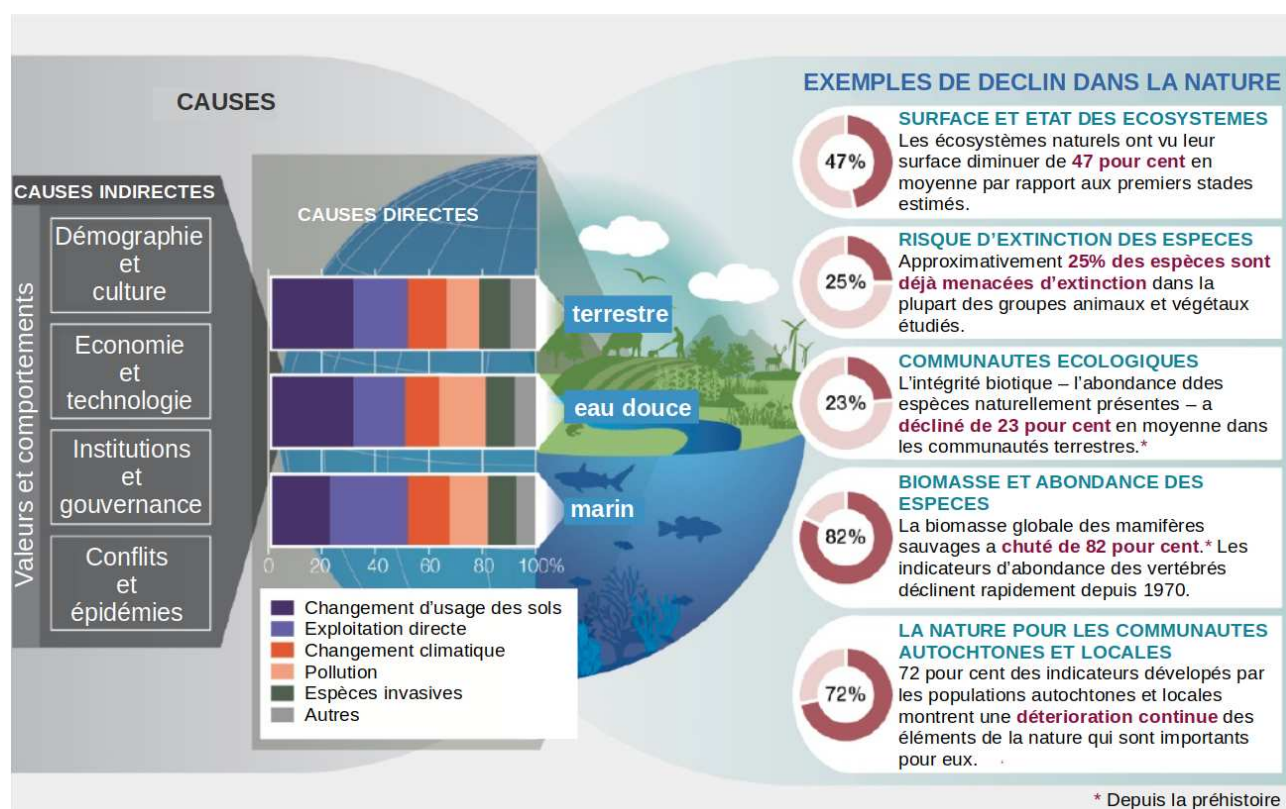


Figure 1.1 : Exemples de déclin mondiaux de la nature, en particulier de la biodiversité, qui ont été et sont causés par des facteurs de changement directs et indirects. Les bandes de couleur représentent l'impact mondial relatif des facteurs directs sur (de haut en bas) la nature terrestre, d'eau douce et marine, tel qu'estimé à partir d'un examen systématique mondial des études publiées depuis 2005. Les cercles illustrent l'ampleur des impacts négatifs de l'homme sur une sélection variée d'aspects de la nature à différentes échelles de temps, sur la base d'une synthèse mondiale d'indicateurs. Figure traduite du rapport pour les décideurs de l'IPBES (Bongaarts 2019).

1.1.2 Cas spécifique des zones humides en France

Les zones humides figurent parmi les écosystèmes les plus menacés à l'échelle de la planète (Bongaarts 2019). Leur surface mondiale a été réduite de 87% au cours des trois derniers siècles (Secrétariat de la Convention de Ramsar). Cette dynamique a été particulièrement forte en France où cette surface a été réduite de 50% entre 1960 et 1990 (Secrétariat de la Convention de Ramsar).

En France, les zones humides sont définies par le code de l'environnement comme des espaces possédant des sols habituellement inondés ou gorgés d'eau de façon permanente ou

temporaire, et/ou dont la végétation, est caractérisée par des espèces hygrophiles ou des cortèges caractéristiques des zones humides [Arrêté du 24 juin 2008]. Elles correspondent entre autres à des habitats de type tourbière, marais, marécage, pré salé ou prairie humide, qui présentent une haute valeur intrinsèque et qui abritent une grande diversité d'espèces animales et végétales (Denny 1994; Pascual et al. 2017; Secrétariat de la Convention de Ramsar). Ces écosystèmes contribuent aussi de façon importante à nos sociétés. Parmi les services fournis, on peut citer (sans être exhaustif), (i) des fonctions de régulation comme la régulation des crues, la purification de l'eau et le stockage de carbone atmosphérique, (ii) des fonctions d'approvisionnement, comme le relargage en été d'eau purifiée, la production de fourrage et de tourbe, (iii) des fonctions culturelles, liées aux activités de loisir, de bien-être et artistiques, et enfin (iv) des fonctions de support, comme le maintien de la biodiversité, les zones humides étant un lieu de reproduction et/ou d'alimentation pour de nombreuses espèces (Clarkson et al. 2013; Mitsch et al. 2015; Secrétariat de la Convention de Ramsar).

Ces services rendus sont d'autant plus importants pour le bon fonctionnement de nos sociétés dans un contexte de changement global. Typiquement, le stockage de carbone et la formation de zones de fraîcheur permettent d'atténuer les effets du réchauffement climatique. Une autre fonction majeure des zones humides est leur action sur la régulation du régime hydrique en aval. Elles absorbent l'eau "en trop" lors d'évènements de pluie intense ou de fonte rapide de la neige et la relâchent plus tard dans l'année (Secrétariat de la Convention de Ramsar). Cette capacité de stockage diminue la fréquence et l'intensité des épisodes d'inondation et de sécheresse qui sont de plus en plus fréquents du fait du changement climatique (Strzepek et al. 2010; Quintero et al. 2018). La production de fourrage tard dans la saison, et de zones de pâturage plus fraîches pour le bétail sont aussi des facteurs de résilience de l'agriculture (Secrétariat de la Convention de Ramsar). Ces fonctions sont des atouts importants pour faire face aux défis des prochaines décennies en termes de limitation du changement climatique et d'adaptation à ses conséquences. Après une grande perte de surface des zones humides au cours des derniers siècles, les zones humides de France sont aujourd'hui protégées. Sur les dernières décennies, leur surface tend même à augmenter, mais leur fonctionnement – et donc les services qu'elles fournissent – restent précaires et sont toujours plus menacés par les invasions biologiques (Zedler and Kercher 2004; Osipova et al. 2017). A l'échelle du globe, les zones humides représentent seulement 4 à 6% de la surface (Mitsch 1994), mais 24% des plantes les plus invasives sont des espèces de zones humides (Zedler and Kercher 2004). Comprendre comment les espèces invasives impactent les zones humides, les espèces qui y vivent,

leur fonctionnement et leur contribution aux sociétés humaines est donc un enjeu d'actualité. Cependant, les invasions biologiques sont relativement peu étudiées dans les zones humides. C'est pourquoi je me suis intéressée au cas des espèces invasives dans les zones humides.

1.2 Coexistence des espèces et perturbations des communautés

Boxe 1 : Définitions générales

Population : Ensemble d'individus appartenant à la même espèce qui partagent une même zone géographique et ont une forte probabilité d'interagir (Hastings 1997).

Communauté : Ensemble d'êtres vivants présents dans une même zone géographique (McCann and Gellner 2020).

Ecosystème : Ensemble dynamique d'être vivants, de leur environnement abiotique et de leurs interactions dans une zone géographique donnée (Blew 1996).

Fonctionnement des écosystèmes : Ensemble de processus, c'est-à-dire de flux d'énergie ou de matière dépendent de facteurs biotiques ou abiotiques, qui soutiennent un écosystème (Díaz and Cabido 2001). Par exemple, la production de matière primaire ou secondaire, la décomposition ou le ruissellement (Jax 2010; Reiss et al. 2019).

Traits fonctionnels : caractéristiques morphologiques, physiologiques, comportementales ou phénologiques des organismes, mesurées sur des individus. Ces traits déterminent les impacts des organismes sur le fonctionnement des écosystèmes et leur réponse aux conditions environnementales (Petchey and Gaston 2006; Violle et al. 2007).

Les invasions biologiques peuvent perturber les écosystèmes parce que les espèces envahissantes interagissent avec les espèces natives et peuvent avoir un impact sur la dynamique de leurs populations, voire entraîner leur extinction locale (Hawkins et al. 2015). Pour mieux comprendre les impacts des espèces invasives sur les communautés déjà sur place et comment elles affectent les mécanismes qui régissent l'assemblage et la dynamique des communautés, l'écologie des communautés, la théorie de la coexistence, et l'écologie fonctionnelle sont des outils de choix.

L'écologie des communautés a pour objectif de comprendre les lois qui déterminent quelles espèces coexistent et interagissent pour composer une communauté à un endroit donné, et comment cette composition évolue dans le temps. Pour que plusieurs espèces coexistent sur du long terme, il faut qu'elles puissent survivre aux conditions locales (i) d'environnement abiotique (climat, pédologie, etc), et (ii) d'interactions biotiques (compétition, prédation, facilitation). L'ensemble des conditions abiotiques et biotiques dans lesquelles une espèce pourrait persister indéfiniment constitue ce que l'on appelle sa niche écologique. Deux espèces ne peuvent cohabiter que s'il existe

une intersection entre leurs niches, et que cette intersection correspond à une localisation géographique accessible par ces deux espèces.

Lorsque deux espèces se trouvent simultanément au même endroit, chacune peut avoir un impact sur la population de l'autre. Le signe de cet impact (positif ou négatif) et son intensité peuvent varier en fonction de l'identité des espèces, mais aussi du contexte biotique et abiotique dans lequel elles se trouvent. Par exemple, une espèce peut fournir un environnement protecteur à l'autre (facilitation), ou au contraire restreindre son accès à une ressource (compétition) (Callaway et al. 2002). Le signe de l'effet pour chaque espèce définit le type d'interaction (Figure 1.2).

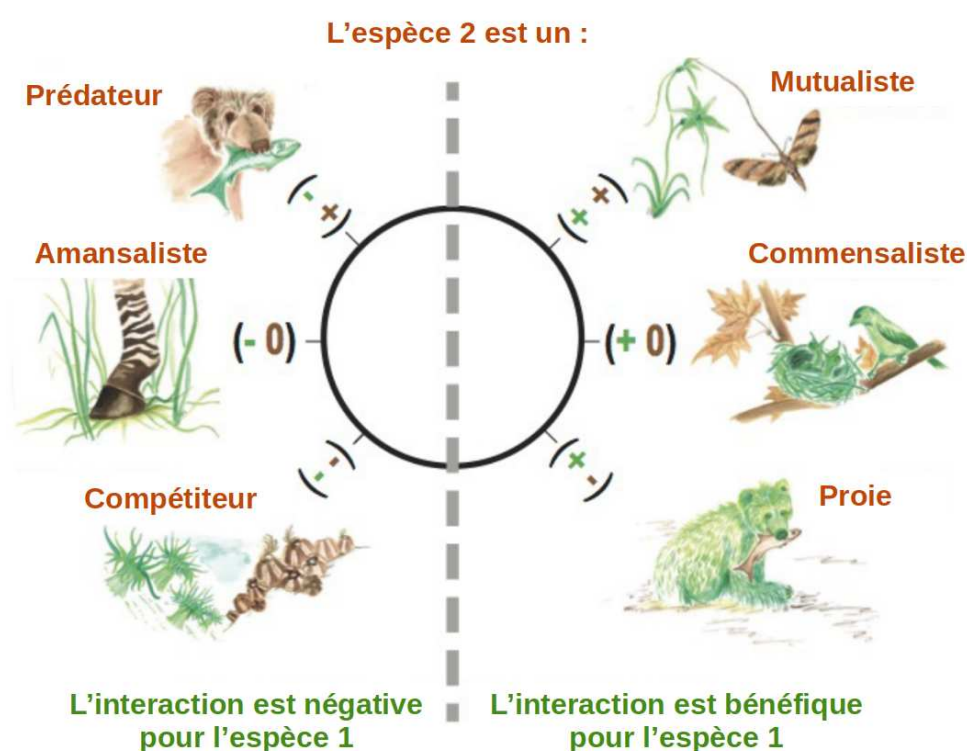


Figure 1.2 : Présentation des types d'interaction où les symboles entre parenthèses indiquent l'effet de l'interaction sur chaque espèce. Le premier symbole indique l'effet de l'interaction sur l'espèce 1, le second indique l'effet de l'interaction sur l'espèce 2. Un "+" indique qu'une espèce donnée bénéficie de l'interaction, tandis qu'un "-" indique que l'espèce est lésée et un "0" indique que l'interaction n'a aucun effet sur une espèce. Ainsi, par exemple, (+ -) indique une interaction dont l'espèce 1 bénéficie et l'espèce 2 subit un préjudice (c'est-à-dire la prédation). Figure traduite d'après l'article de Godsoe et al. (2017).

A l'échelle d'une communauté, la capacité de deux espèces à co-exister dépend de la nature et de l'intensité de leurs interactions directs (Chesson 2000), mais aussi du réseau d'interactions indirects dans lequel elles sont intégrées (Gallien et al, en annexe). En effet, une espèce qui

n'interagit pas directement avec une autre peut quand même impacter la dynamique de sa population indirectement via une ou plusieurs autres espèces. C'est typiquement ce que l'on observe dans les réseaux trophiques (contrôle top-down ou bottom-up), mais aussi à l'intérieur de chaque niveau trophique (Hunter and Price 1992).

Le type d'interaction entre deux espèces est fortement associé à leurs caractéristiques morphologiques, physiologiques, comportementales et phénologiques. Pour comprendre les mécanismes qui sous-tendent les assemblages d'espèces, il est donc important de s'intéresser aux traits dits "fonctionnels" des individus qui composent les communautés. Un trait fonctionnel est une caractéristique mesurable qui impact la croissance, la survie et la reproduction des individus, ainsi que leurs interactions (Petchey and Gaston 2006; Violle et al. 2007). De même, si on s'intéresse au fonctionnement d'un écosystème, ou à sa résilience face à une perturbation, il est nécessaire d'étudier non seulement sa diversité taxonomique, mais aussi sa diversité fonctionnelle (e.g., diversité de taille des espèces, ou de formes de vie), c'est ce que l'on appelle l'écologie fonctionnelle.

A l'échelle des espèces végétales, on peut définir quatre grands types de traits fonctionnels (Petchey and Gaston 2006; Violle et al. 2007, Figure 1.3) : des traits morphologiques (taille, forme, couleur, organisation des différents organes), des traits physiologiques (composition chimique des organes), des traits phénologiques (longévité, date de floraison, etc) et des traits liés à leurs interactions avec d'autres groupes trophiques (capacité à héberger des bactéries du genre *Rhizobium*, à attirer des Hyménoptères pollinisateurs, etc.). En fonction des milieux, des espèces et des interactions étudiées, une grande variété de traits peut être utilisée. Certains traits sont liés par des relations allométriques (i.e., des contraintes physiques ou physiologiques qui empêchent deux traits de varier indépendamment (Weiner 2004)) ou parce qu'ils participent à une même "stratégie" (i.e., ensemble de mécanismes permettant à une espèce de maximiser sa valeur sélective dans un environnement donné). Par exemple, chez les plantes on distingue souvent les espèces à stratégie *r* vs. *K* (MacArthur and Wilson 1967). Les plantes typiques de stratégie *r* produisent un grand nombre de graines de petites tailles, qui se dispersent plus loin mais ont un taux de germination et de survie des propagules faible, alors que les espèces *K* produisent peu de graines, mais investissent plus de ressources dans chacune d'elles, permettant ainsi un meilleur taux de germination et de survie des plantules. Ces stratégies sont liées à la place des espèces qui les composent dans la dynamique des écosystèmes: les espèces *r* représentent des espèces pionnières, capables de coloniser un

environnement rapidement suite à une perturbation, alors que les espèces K représentent des espèces compétitrices qui en l'absence de perturbations, finissent par dominer la communauté (Glenn-Lewin et al. 1992).

Fonctions

Pollinisation
Fécondité
Dispersion
Recrutement

Interception de la lumière
Compétitivité

Acquisition de ressources
Croissance
Désomposition de la litière

Absorption (nutriments, eau)
Flux de carbon (exsudation)
Compétition souterraine



Traits fonctionnels

Traits des fleurs (forme, couleur, odeur...)
Masse des graines
Hauteur reproductive
Phénologie reproductive

Hauteur végétative

Traits des feuilles (e.g., longueur, surface, surface spécifique, teneur en matière sèche, durée de vie, teneur en azote, reflectance...)

Traits racinaires (e.g., densité, diamètre, longueur, aire spécifique, colonisation par champignons mycorrhiziens...)

Figure 1.3 : Exemple de relation entre fonction et marqueurs fonctionnels (traits).

A l'échelle d'une communauté, on peut résumer l'information fonctionnelle de toutes les espèces (i) par les moyennes des traits pondérées par l'abondance des espèces (on parle alors de « Community weighted mean » ou CWM) et leurs variances (« Community weighted variance » ou CWV), et (ii) par la diversité fonctionnelle de l'ensemble des traits des espèces (c'est à dire à la répartition des espèces dans l'espace des traits). Caractériser ainsi une communauté permet de mieux comprendre son fonctionnement et les contraintes qu'elle subit: les conditions environnementales agissent comme un filtre, déterminent les traits des espèces capables d'y survivre (traits de réponse), et le fonctionnement des écosystèmes dépend des valeurs de certains traits (traits d'effet) (Lavorel and Garnier 2002). Lorsqu'un facteur biotique ou abiotique de l'écosystème change, cela peut entraîner une perturbation de l'équilibre dans lequel se trouve la communauté (Odum et al. 1979). Certaines espèces vont bénéficier de ce changement et devenir plus abondantes, alors que d'autres vont voir leur population diminuer, voir disparaître, changeant ainsi la structure de la communauté. La façon dont une perturbation affecte une espèce dépend de ses traits, et la composition de la communauté après la perturbation reflète cette réponse

différenciée entre les espèces (Lavorel and Garnier 2002, Figure 1.4). Les espèces qui bénéficient du changement (ou sont moins affectées que les autres) seront plus abondantes que dans la communauté initiale, alors que les espèces sur lesquelles la perturbation a un effet négatif seront moins abondantes, voire disparaîtront de la communauté. Traquer les différences en termes de composition fonctionnelle de la communauté avant et après la perturbation permet d'identifier les caractéristiques communes aux espèces les plus affectées par cette perturbation, et dans certains cas, d'en déduire la nature de la perturbation et les mécanismes qui la sous-tendent. Les invasions biologiques sont une forme de perturbation des écosystèmes faisant intervenir simultanément ou successivement plusieurs mécanismes (compétition direct, mais aussi modification de la structure et de processus au sein des écosystèmes) (Theoharides and Dukes 2007). L'écologie fonctionnelle est donc un outil puissant pour comprendre quels mécanismes sont à l'œuvre pendant les différents stades d'une invasion (Shea and Chesson 2002).

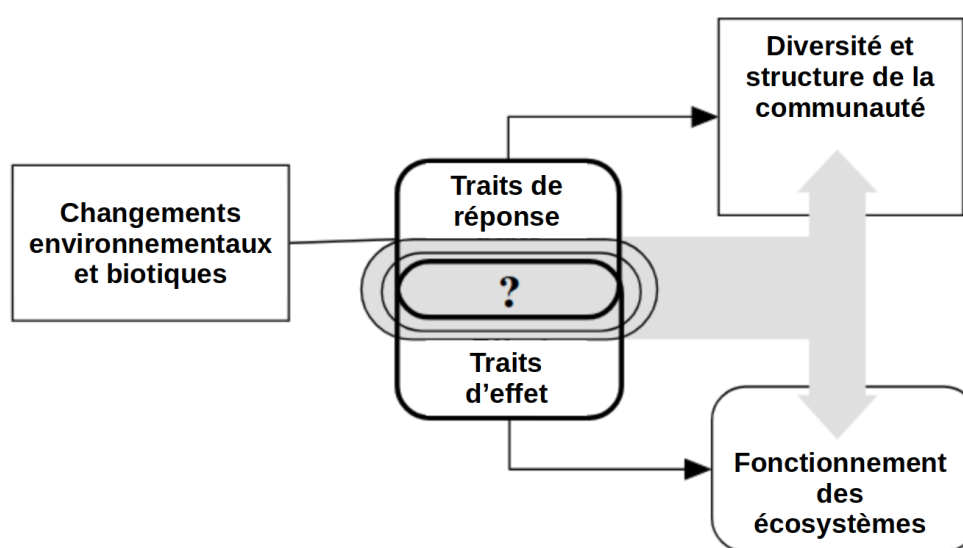


Figure 1.4 : Cadre conceptuel des effets des changements environnementaux sur la structure des communautés végétales (ou biodiversité) et le fonctionnement des écosystèmes par le biais de divers degrés de chevauchement entre les traits pertinents. Traduit d'après l'article de Lavorel and Garnier (2002).

1.3 Invasions biologiques

1.3.1 Définition

Boxe 2 : Définitions en écologie des invasions

Propagules : Structure de dispersion et de reproduction, sexuée ou asexuée produite par une plante, un champignon ou un micro-organisme (Chuang and Ko 1981). Par exemple des graines, bulbes, rhizomes, ou spores.

Espèce exotique : Espèce, sous-espèce ou un taxon de rang inférieur, introduit hors de son aire de répartition naturelle, passée ou présente du fait d'activités humaines (Richardson et al. 2000).

Espèce naturalisée : Espèce exotique rencontrant des conditions favorables à son implantation durable dans le temps et sur le territoire d'accueil. Elle ne rencontre pas de difficultés à se reproduire et ses populations se maintiennent à long terme sans apport de propagules ou intervention humaine (Richardson et al. 2000).

Espèce envahissante : Espèce qui se reproduit rapidement sur un territoire où elle devient hyper-dominante. Ce phénomène est souvent lié aux activités humaines et peut s'appliquer à une espèce native ou exotique.

Espèce invasive : Espèce naturalisée produisant une descendance abondante capables de s'établir loin de la population mère sur des surfaces considérables (Richardson et al. 2000).

Allélopathie : production par un organisme de composés biochimiques capables d'influencer la germination, la croissance, la survie ou la reproduction d'autres organismes (Einhellig 1996).

On appelle invasion biologique l'accroissement durable de la répartition d'une espèce hors de son aire de répartition naturelle. C'est-à-dire la formation – dans des zones inaccessibles à cette espèce sans intervention humaine – de populations produisant une descendance abondante et susceptible de s'étendre à une grande distance de leurs parents. Ces populations peuvent alors être à l'origine de perturbations du ou des écosystèmes envahis (Williamson and Fitter 1996; Richardson et al. 2000; Blackburn et al. 2011). Une invasion biologique advient lorsqu'une espèce acquiert un avantage compétitif qui lui permet de se propager rapidement, en dehors de son aire de répartition, et d'y devenir dominante (Valéry et al. 2008).

La répartition des espèces est naturellement dynamique: le phénomène de dispersion d'espèces sur de longues distances a toujours existé et fait partie des processus à l'origine de la biodiversité actuelle (Queiroz 2005; Nathan 2006; Lindo 2020). Cependant, en absence d'activités humaines, les événements de dispersion sur de longues distances sont rares (Nathan 2006). La fréquence de ces événements a fortement augmenté avec les premières migrations humaines, puis l'ouverture de routes de commerce entre continents, et cette tendance s'est amplifiée dans les dernières décennies avec l'augmentation des flux de personnes et de marchandises liés à la globalisation (Seebens et al. 2017, Figure 1.5]. Le nombre d'espèces exotiques répertoriées dans le monde continue d'augmenter sans donner de signe de saturation (Seebens et al. 2017), et on

s'attend à ce que ce phénomène s'accélère dans le futur, avec une augmentation de 36% entre 2005 et 2050 (Seebens et al. 2021).

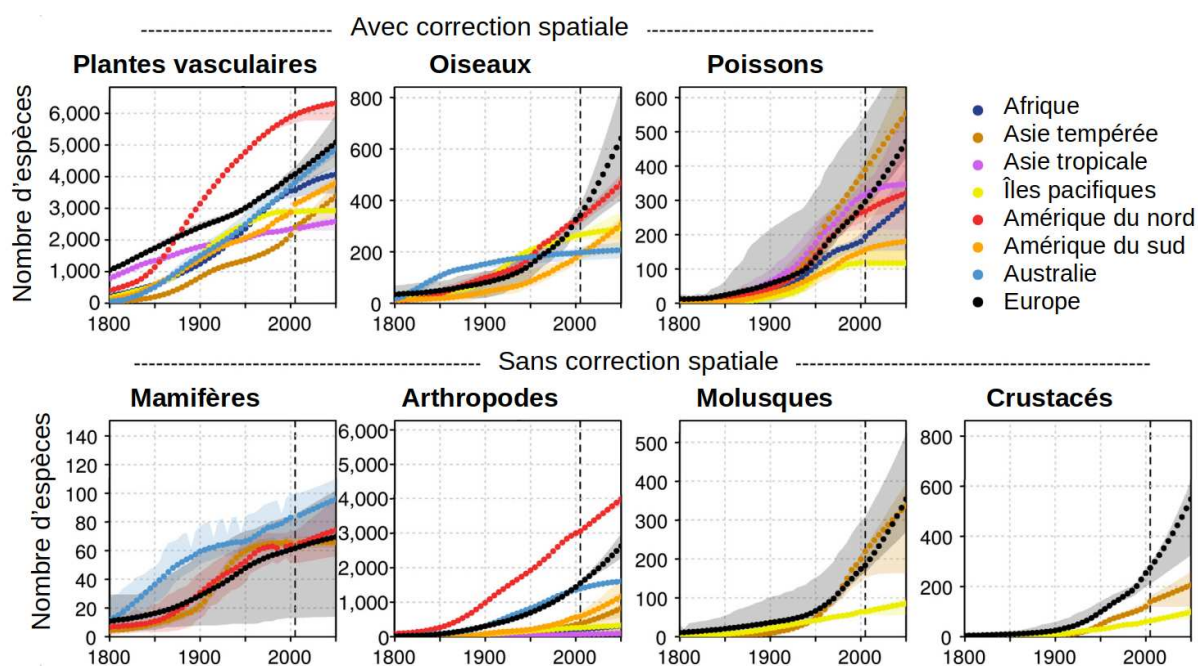


Figure 1.5 : Évolution prévue du nombre d'espèces exotiques sur différents continents pour sept groupes taxonomiques jusqu'en 2050. Les points représentent les moyennes d'un maximum de 100 exécutions du modèle, tandis que la gamme complète de toutes les trajectoires prédites est indiquée par les zones ombrées. Pour tenir compte de la variation spatiale de l'intensité de l'échantillonnage entre les continents, les trajectoires sont corrigées afin d'obtenir la même valeur du nombre d'espèces exotiques en 2000 que celle indiquée dans des publications récentes pour les plantes vasculaires, les oiseaux et les poissons. Cela n'a pas été possible pour les mammifères et les invertébrés. Figure traduite d'après l'article de [Seebens et al. \(2021\)](#).

Les invasions biologiques interagissent avec les autres composantes du changement global. Le changement d'usage des sols perturbe les écosystèmes naturels ou semi-naturels, peut augmenter la quantité de nutriments disponibles (e.g., minéralisation rapide de la litière lors de l'ouverture d'une forêt), et affaiblit les communautés natives. Il en résulte une diminution de la compétition pour les ressources dans les zones perturbées, ce qui facilite l'établissement d'espèces invasives de type pionnières (stratégie r). De plus, les infrastructures comme les routes ou voies ferrées sont des vecteurs facilitant la dispersion des espèces invasives (Benedetti and Morelli 2017). Le changement climatique est susceptible de favoriser les espèces exotiques par rapport aux natives car elles sont pré-sélectionnées pour se déplacer plus vite et donc adaptent plus facilement leur aire de répartition

à l'évolution du climat (Dainese et al. 2017). On s'attend aussi à ce que le changement climatique augmente les surfaces propices à la naturalisation des espèces ornementales présentes en Europe qui se sont déjà échappées des jardins pour devenir envahissantes sur d'autres continents de 64% à 102% (Dullinger et al. 2017). Invasions biotiques et climat peuvent aussi interagir, généralement en amplifiant les effets négatifs sur l'écosystème (Schweiger et al. 2010, but see Lopez et al. 2022).

1.3.2 Différentes phases d'une invasion

On décrit souvent une invasion suivant quatre phases (Theoharides and Dukes 2007, Figure 1.6) : le transport d'individus dans une nouvelle aire géographique (espèce exotique introduite), la colonisation de cette aire par les individus (espèce occasionnelle), l'établissement de populations viables près du point d'introduction (espèce naturalisée), et enfin la dispersion de l'espèce loin de son point d'introduction (espèce invasive). L'espèce introduite peut avoir un impact sur son écosystème d'accueil dès son arrivée, mais la plupart des impacts ne sont pas détectables avant que sa population ait atteint une certaine densité (Theoharides and Dukes 2007).

Figure 1.6 : Schéma représentant les étapes d'une invasion biologique. Adaptation de la figure originale de J. Thévenot (Qu'est-ce qu'une espèce exotique envahissante (invasive

asiatique en Europe via des potteries, algues voyageant dans les cales des bateaux) (Lefeuvre 2013). Ce transport s'effectue généralement sous la forme de vie la plus résistante des espèces (e.g., graines, propagules sèches, œufs, larves), car la phase de transport peut être longue et les conditions peuvent ne pas être adaptées à tous les stades du cycle de vie de l'espèce (Lefeuvre 2013). Certains traits sont particulièrement favorables au transport des espèces sur de longues distances. Par exemple, les espèces ayant des graines pourvues de crochets leur permettant de s'accrocher aux tissus ou aux poils des animaux domestiques (ectozoochorie) sont plus susceptibles d'être transportées. Les espèces ayant des cycles de dormance longs sont elles plus susceptibles de survivre au voyage. Alternativement, les espèces ayant des caractéristiques les rendant attractives pour les activités humaines (e.g., croissance rapide, fleurs voyantes) sont aussi plus souvent transportées et maintenues pendant le voyage dans des conditions propices à leur survie.

Une fois les individus parvenus dans une nouvelle aire géographique, il leur faut coloniser le nouvel endroit, donc survivre et se développer dans ce nouvel environnement dont les caractéristiques abiotiques peuvent différer de celles de leur aire d'origine. L'espèce introduite est alors **occasionnelle**. Le succès de cette étape est déterminé par l'adéquation entre les caractéristiques du milieu d'arrivée et celles de l'espèce fraîchement arrivée. Plus les conditions dans la nouvelle zone géographique correspondent à la niche de l'espèce exotique, plus ses chances de survie sont élevées (Sakai et al. 2001). La pression de propagules (nombre d'individus introduits, Lockwood, 2005) joue aussi un rôle important: la probabilité qu'une population autonome parvienne à s'installer augmente avec le nombre d'individus arrivant sur le nouveau territoire, et la fréquence des ces arrivées (Theoharides and Dukes 2007). L'homme peut être impliqué dans cette étape, en prenant activement soin d'espèces introduites comme les animaux de compagnie ou plantes ornementales de jardin. Il peut aussi involontairement aider ces espèces à survivre en créant des espaces qui leur sont plus favorables (îlots de chaleur en ville) ou en créant des perturbations dans les écosystèmes naturels (travaux), qui en supprimant temporairement les espèces natives, créent ainsi une fenêtre d'opportunité pour l'installation de nouvelles espèces (suppression de la compétition) (Kim and Underwood 2015). Certains traits, comme la tolérance d'une large gamme de conditions climatiques dans l'aire native, une grande plasticité phénotypique et/ou variabilité génétique, des graines capables de germer sans pré-traitement et une croissance rapide peuvent aider les espèces à s'adapter aux nouvelles conditions rencontrées dans leur aire d'accueil (Goodwin et al. 1999; Sakai et al. 2001).

On considère qu'une espèce exotique est **naturalisée** quand elle est capable de former des populations indépendantes des arrivées de propagules. Pour cela, les individus doivent surmonter les barrières biotiques et abiotiques à leur survie et à leur reproduction (Richardson et al. 2000). Par exemple, réussir à s'intégrer aux réseaux de pollinisation suppose que des pollinisateurs locaux compatibles existent, et qu'ils s'adaptent à l'utilisation de cette nouvelle ressource. On observe généralement une phase de latence entre l'arrivée d'une espèce et cette phase de naturalisation. La phase de latence dépend (i) de la rapidité avec laquelle l'espèce introduite est capable de recruter des mutualistes parmi les espèces natives (une espèce avec des fleurs semblables à celles d'une espèce native peut être visitée plus vite qu'une espèce avec des fleurs complètement inconnues dans l'écosystème d'accueil) et (ii) de la durée du cycle de vie de l'espèce introduite (plus ce cycle est court, plus la sélection de génotypes adaptés est rapide) (van Kleunen et al. 2018). D'autres traits, liés à une forte compétitivité, la production de composés allélopathiques ("novel weapon") ou à une niche différente de celle des espèces natives (niche vacante) peuvent favoriser la naturalisation des espèces exotiques en leur permettant d'échapper à la compétition avec les espèces natives (Rejmánek and Richardson 1996; Dietz and Edwards 2006). L'absence des ennemis (e.g., phytophages, pathogènes du sol) auxquels elles sont confrontées dans leur aire native peut aussi permettre aux espèces exotiques de changer l'allocation de leurs ressources, par exemple en investissant plus dans la reproduction ("enemy release") (Keane and Crawley 2002).

Enfin, on considère l'espèce comme **invasive** quand les populations établies près du point d'introduction parviennent à disperser sur de longues distances pour former d'autres populations viables. La vitesse de dispersion dépend (i) des traits de dispersion de l'espèce considérée (les espèces avec une stratégie *r* sont généralement de meilleurs disperseurs), (ii) du type de propagule (graines ou reproduction végétative), (iv) de la perméabilité du milieu (e.g., des axes de déplacement humains peuvent accélérer la dispersion, mais de grandes zones artificialisées peuvent représenter une barrière à la dispersion), et, (v) de la présence de zones favorables pour l'espèce introduite (i.e., où elle est capable de s'établir) (Theoharides and Dukes 2007). A nouveau, on observe généralement une phase de latence entre la naturalisation d'une espèce et le moment où elle est capable de disperser sur de longues distances. Cette phase est due au temps nécessaire pour que les nouvelles populations produisent des propagules en quantités suffisantes pour disperser jusqu'à des milieux favorables et fonder à leur tour de nouvelles populations (Richardson et al. 2000; van Kleunen et al. 2018).

1.3.3 Les impacts des invasions

Lorsqu'elles parviennent à s'implanter dans un nouvel écosystème, les espèces invasives peuvent interagir avec certaines espèces natives et modifier la dynamique des populations natives. Dans le cadre de l'UICN, ces impacts sont classifiés à l'aide du standard EICAT (Hawkins et al. 2015). Ce standard permet de déterminer l'importance des aspects négatifs de chaque espèce exotique sur les populations d'espèces natives à partir d'une revue standardisée de la littérature, lorsque les données sont disponibles. Cette classification permet de prioriser les mesures de gestion en fonction de l'ampleur des impacts sur les espèces natives à l'échelle européenne. Il comprend cinq catégories (Figure 1.7) : peu préoccupant (aucun effet détecté), léger (diminution du fitness d'au moins une espèce, mais sans impact documenté sur son abondance locale), modéré (diminution avérée de l'abondance locale d'au moins une espèce), grave (extinction locale d'au moins une espèce, mais réversible par la suppression de l'espèce invasive) et majeur (extinction locale irréversible d'une espèce native). Les espèces invasives sont responsables d'une part importante des extinctions déjà observées. Parmi les 170 espèces animales éteintes pour lesquelles les causes de l'invasion étaient renseignées dans la base de données de l'UICN, Clavero and García-Berthou (2005) ont trouvé que les invasions biologiques étaient l'une des causes de 54% des extinctions et la principale pour 20% des extinctions.

Dans certains cas, les espèces invasives peuvent aussi avoir un impact positif sur certaines espèces natives. Par exemple, elles peuvent remplacer des espèces natives fonctionnellement similaires ayant disparu. Elles peuvent alors rétablir des fonctions de l'écosystème, et fournir un abri ou une ressource à certaines espèces natives en difficulté, permettant ainsi d'améliorer l'état de leurs populations (Jachula et al. 2022, Vimercati et al. en annxe, Figure 1.7).

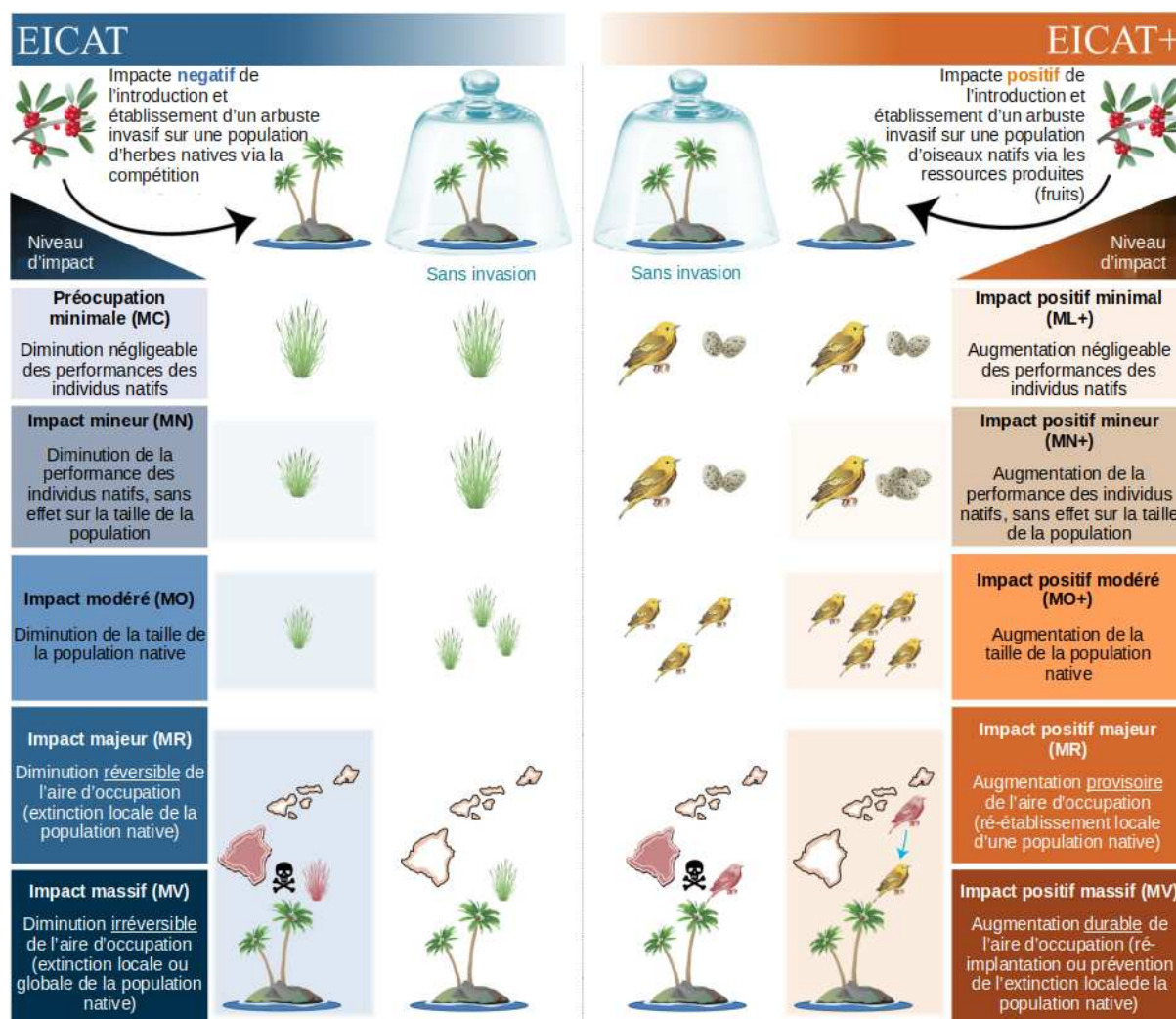


Figure 1.7 : Illustration des scénarios EICAT et EICAT+. Schéma conceptuel des cinq scénarios semi-quantitatifs utilisés dans EICAT et EICAT+ pour évaluer les impacts négatifs (à gauche) et positifs (à droite) causés par un taxon exotique focal (ici, une espèce d'arbuste) sur des taxons indigènes d'intérêt (une espèce d'herbe et une espèce d'oiseau). Les flèches noires indiquent l'introduction et l'établissement du taxon exotique dans un écosystème récepteur. La flèche bleue indique le rétablissement ou la prévention de l'extinction d'un taxon indigène à cause d'un taxon exotique. Les figures rouges ombragées indiquent les endroits non occupés par le taxon indigène (par exemple, en raison d'extinctions locales). Figure traduite de Vimercati et al. (en annexe).

Certaines espèces végétales invasives sont décrites comme des “espèces ingénieuses”, c'est-à-dire qu'elles sont capables de modifier un écosystème naturel en modifiant sa nature, son état, son fonctionnement ou ses trajectoires d'évolution (successions) sur des surfaces importantes (Wells et al. 1986). Elles peuvent modifier directement des composantes du fonctionnement des écosystèmes comme la production primaire, les cycles du carbone et de l'azote, la décomposition ou le régime naturel des feux (Mack et al. 2000; Vilà et al. 2011). Ces modifications du fonctionnement des

écosystèmes ont des répercussions directs sur la contribution de ces écosystèmes aux sociétés humaines. Elles peuvent se traduire par trois types de conséquences économiques: (i) le manque à gagner lié à la réduction du rendement des cultures, des élevages, de la pêche, de la foresterie ou du tourisme, (ii) le coût de la lutte contre les espèces invasives et (iii) le coût lié aux impacts sur la santé humaine (Pimentel et al. 2005). En Europe, les coûts liés aux espèces invasives s'accroissent exponentiellement et atteignent un total de 116.24 milliards d'euros pour la période 1960 - 2020, dont 96.6 sur la période 2013 - 2020 (Haubrock et al. 2021). La gestion des espèces invasives est donc une problématique importante à l'échelle du globe dans l'objectif de minimiser ces coûts (Osipova et al. 2017), ce qui implique de comprendre leurs mécanismes d'impact.

Mécanismes potentiels d'impact sur la végétation native

- compétition pour des ressources
- compétition pour de l'espace
- compétition pour la reproduction
- allelopathie

Effect on life cycle steps

negative effect
unclear effect

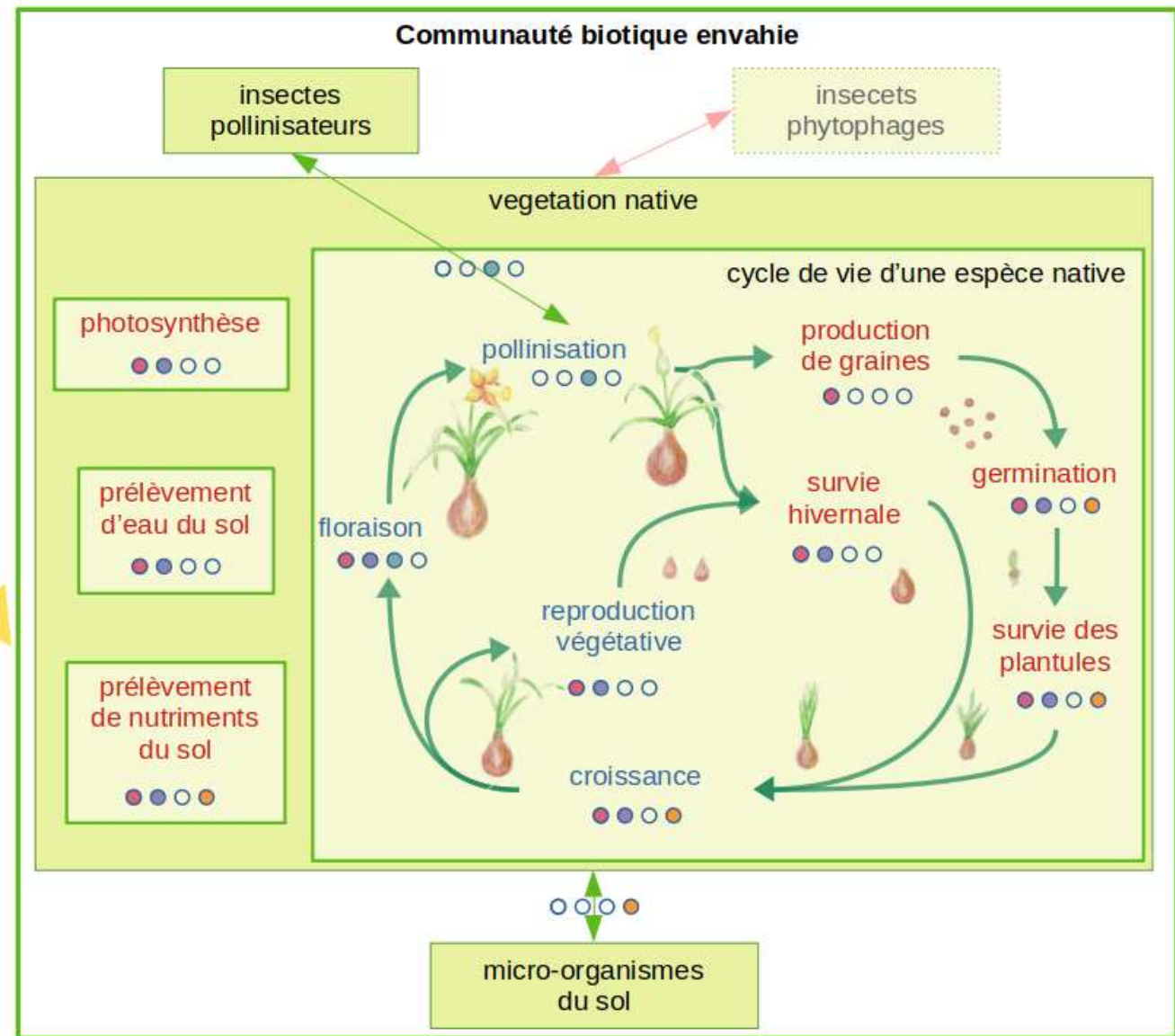
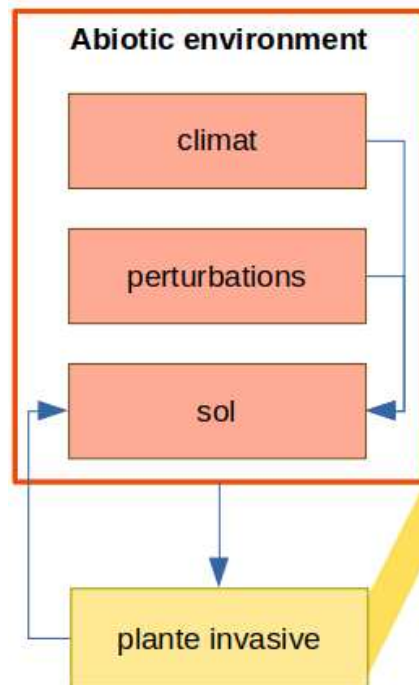


Figure 1.8 : Schéma présentant des exemples d'impacts directs et indirects d'une plante invasive sur les individus des espèces natives au long de leur cycle de vie.

1.3.4 Les mécanismes qui sous-tendent ces impacts

Lorsque les espèces allochtones atteignent de fortes densités, elles peuvent modifier leur environnement biotique et abiotique, et donc altérer les processus écosystémiques et la biodiversité locale. Les plantes envahissantes en particulier sont connues pour modifier des processus clés tels que la production primaire et les cycles de la matière (Vilà et al. 2011), ainsi que la composition des communautés d'espèces natives et leurs réseaux d'interactions (Bartomeus et al. 2008). En modifiant leur écosystème d'accueil, elles modifient les conditions pour les autres espèces, agissent comme un filtre et peuvent éliminer les espèces qui ne peuvent pas s'adapter aux nouvelles contraintes induites par l'invasion.

Une grande diversité de mécanismes peuvent sous-tendre les impacts des plantes invasives sur la végétation native (Figure 1.8). Elles peuvent entre autres (i) s'accaparer certaines ressources de l'environnement, rendant leur accès plus difficile aux espèces natives (compétition), (ii) produire des composés allélopathiques capables de restreindre le taux de germination ou la croissance d'espèces natives (allélopathie), (iii) modifier la composition et l'abondance de groupes mutualistes ou antagonistes (e.g., pollinisateurs, champignons mycorhiziens, pathogènes du sol, herbivores...), ou encore (iv) perturber leur réseau d'interactions avec les groupes mutualistes. Chacun de ces mécanismes peut être décomposé en plusieurs sous-mécanismes. Par exemple, l'impact d'une espèce invasive sur le réseau de pollinisation peut être dû à un effet direct via ses fleurs ou son impact sur la structure de la végétation, ou à un effet indirect, via la modification de la communauté d'insectes et de fleurs en présence. La présence de fleurs invasives et leur attractivité peuvent détourner les pollinisateurs des fleurs natives, mais peut aussi attirer d'autres insectes qui iront visiter des espèces natives (Recart et al. 2013; Vanbergen et al. 2018). La partie végétative de l'espèce invasive peut aussi changer la structure de la végétation et affecter le comportement de recherche de nourriture des pollinisateurs, par exemple en modifiant la densité de prédateurs (Romero et al. 2011; Dudek et al. 2016), ou modifier la communauté de plantes natives, donc les ressources florales disponibles (Vanbergen et al. 2018).

Ces mécanismes peuvent être testés en expériences contrôlées, mais cela n'implique pas nécessairement qu'ils sont réellement à l'œuvre dans la nature où d'autres facteurs limitants peuvent jouer. Par exemple, l'activité des composés allélopathiques produits par l'espèce invasive peut dépendre de la composition de la communauté des micro-organismes du sol (Inderjit 2005).

L'écologie fonctionnelle permet, en étudiant l'évolution de la répartition des traits des espèces natives au cours de l'invasion, de détecter les traits qui permettent à certaines espèces de se maintenir en présence de l'espèce invasive, et ceux qui au contraire rendent les espèces plus vulnérables à l'invasion. L'identification de ces traits peut permettre (i) d'inférer les mécanismes d'impacts à l'oeuvre (e.g., si seule les espèces les plus grandes se maintiennent suite à l'invasion, on peut en déduire que la compétition pour la lumière est un mécanisme important d'impact de l'espèce invasive sur la communauté native) et (ii) de comprendre quelles stratégies permettent aux espèces natives de subsister en dépit de ces mécanismes.

1.3.5 Les stratégies de résistance des espèces natives

Lorsqu'une contrainte correspondant à la réduction de l'accès à une ressource leur est appliquée (e.g., stress hydrique), les espèces peuvent y résister via trois stratégies (Gilbert and Medina 2016) (Table 1.1). Ces stratégies correspondent à différentes formes de gestion de la raréfaction de la ressource correspondant à la contrainte. Certaines espèces peuvent maximiser leur capacité à accéder et à s'accaparer la ressource, c'est-à-dire qu'elles sont compétitrices dans l'accès à cette ressource et sont capables d'y accéder, en quantités suffisantes jusqu'à un certain niveau de contrainte (évitement). D'autres n'ont pas cette capacité, mais sont adaptés à des conditions dans lesquelles la ressource est limitante et sont donc capables de compléter leur cycle jusqu'à un certain niveau de contrainte (tolérance). Enfin, certaines espèces peuvent compléter leur cycle rapidement sur une période qui correspond à un minimum de la contrainte sur la ressource (échappement). Chacune de ces stratégies correspond, pour chaque contrainte considérée, à des traits fonctionnels correspondant à l'accès ou l'utilisation de la ressource correspondant à la contrainte, ou à la phénologie des espèces.

Cette grille de lecture a été développée dans le cadre de l'étude de la résistance des plantes au stress hydrique, mais nous pensons qu'elle est généralisable à d'autres contraintes et peut apporter un éclairage nouveau sur la réponse de la végétation native à une invasion. En particulier, il nous semble indispensable de considérer ces différentes stratégies et les traits fonctionnels correspondants pour inférer les mécanismes auxquels les espèces natives sont sensibles : En fonction du pôle d'espèces présents dans la communauté avant l'invasion, les stratégies de résistance possibles pour ces espèces varient (e.g., si toutes les espèces natives sont plus petites que l'espèce invasive, la stratégie d'évitement de la compétition pour la lumière ne peut pas être

sélectionnée). Une même contrainte peut donc sélectionner des stratégies différentes en fonction de la communauté initiale et donc avoir un effet différent sur les CWM et CWV de la communauté.

Table 1.1 : Présentation des trois stratégies de résistance à une contrainte portant sur l'accès à une ressource.

stratégie	mécanisme général permettant aux espèces de résister à la contrainte	exemple de mécanisme (cas de la compétition pour la lumière)
évitement	capacité accrue à accéder à ou à s'accaparer la ressource correspondante	espèces plus hautes que la strate dans laquelle la compétition a lieu
tolérance	capacité à compléter son cycle avec une quantité faible de la ressource correspondante	espèces adaptées (ou pouvant s'adapter) à un environnement peu lumineux
échappement	capacité à compléter son cycle hors des périodes pendant lesquelles la contrainte est maximale	espèces avec un cycle de vie court en début de saison

1.4 Problématique de la thèse

1.4.1 Objectif de la thèse

L'invasion d'écosystèmes par des espèces exotiques envahissantes est l'une des composantes du changement global ayant un impact important sur les écosystèmes et leur fonctionnement (Vitousek et al. 1997; Pyšek et al. 2012), et elle est une problématique majeure à l'échelle du globe (Osipova et al. 2017). Cependant, les mécanismes par lesquels des plantes exotiques parviennent à s'insérer dans les réseaux pré-existants et parfois à prendre la place des espèces natives dominantes sont encore mal connus (Bascompte and Jordano 2007; Gallien and Carboni 2017). De même, les mécanismes déterminant leurs impacts sur l'écosystème, son fonctionnement et les services qu'il produit restent mal compris. Cette connaissance est pourtant une étape fondamentale dans une démarche de gestion visant à limiter leur propagation et les conséquences de l'invasion sur les écosystèmes envahis.

Dans ce contexte, l'objectif de ma thèse est de mieux comprendre les mécanismes d'impacts d'une plante invasive sur la végétation native en posant trois questions principales: (i) Quels sont les mécanismes d'impact directs et indirects de plantes invasives sur la végétation native ? (ii) Quels sont les groupes fonctionnels les plus affectés par ces mécanismes ? Et (iii) quelles sont leurs conséquences globales pour les communautés végétales natives? Je me suis intéressée à quatre

mécanismes en particulier : l'augmentation de la compétition pour deux ressources, la lumière et les nutriments du sol (via la préemption de ces ressources par l'espèce invasive); et la modification des interactions avec deux groupes mutualistes, les champignons mycorhiziens arbusculaires (via des composés allélopathiques), et les insectes pollinisateurs (via une modification de leur comportement).

La compréhension des mécanismes par lesquels des plantes invasives impactent le fonctionnement des écosystèmes et la biodiversité reste superficielle pour quatre raisons principales. (i) La majorité des études passées se sont concentrées sur seulement certains impacts des espèces envahissantes comme la production primaire, le stockage de carbone ou la diversité végétale. Or, les espèces invasives peuvent avoir de nombreux impacts qui interagissent entre eux et doivent donc être étudiés comme un ensemble (Levine et al. 2003). Par exemple, la compétition pour les ressources de sol entre espèces natives peut être liée par la production par l'espèce invasive de composés allélopathiques affectant la communauté de champignons mycorhiziens (Aerts 2003). La limitation de l'accès des espèces natives aux nutriments qui en résulte peut, par effet de cascade, diminuer leur croissance et leur capacité à résister à d'autres stress comme la compétition pour la lumière ou leur investissement dans la reproduction sexuée (Sugiyama and Bazzaz 1998). (ii) Les impacts des plantes envahissantes sur la biodiversité native sont principalement étudiés à travers des indices synthétiques représentant la richesse ou la diversité des espèces natives à un seul niveau trophique (Gallien and Carboni 2017). Or, selon leurs caractéristiques, les plantes envahissantes peuvent faciliter ou exclure certaines espèces natives à différents niveaux trophiques (Simao et al. 2010; Hejda et al. 2017). Par exemple, en modifiant les réseaux de pollinisation dont dépendent les plantes natives. Les indices synthétiques ne permettent pas de retracer les mécanismes par lesquels les plantes envahissantes peuvent altérer la diversité des espèces natives. (iii) La dynamique temporelle des impacts des plantes envahissantes, au cours de l'invasion et dans une même saison de végétation, est rarement prise en compte. Or ces impacts sont susceptibles de varier fortement au cours du temps, avec par exemple des effets en cascade plus long à apparaître que les effets directs ou des effets seuil (White et al. 2006; Hobbs et al. 2009). Au cours de l'invasion, la densité de l'espèce invasive augmente progressivement et ses impacts peuvent être densité-dépendants. Par exemple, une espèce invasive mellifère fleurissant tard dans la saison pourra avoir un effet positif sur la communauté de pollinisateurs à faible densité, tant qu'elle n'affecte pas la végétation native, car elle augmente la ressource totale disponible. A plus forte densité, elle peut entrer en compétition avec la végétation native et diminuer sa production de ressources floricoles. Elle aura alors un effet

négalif sur la communauté de pollinisateurs avant sa floraison en réduisant la ressource disponible, mais cet effet pourra être compensé par ses propres fleurs pendant sa floraison. Enfin, (iv) une difficulté additionnelle dans la compréhension des impacts des espèces invasives sur les réseaux plantes - pollinisateurs natifs est l'absence de protocole standard d'échantillonnage de ces réseaux. Lors de chaque étude, des choix sont faits en fonction des hypothèses testées, des particularités du terrain et des moyens à disposition. Par exemple, les variables météorologiques relevées, le calcul de la ressource florale disponible, et l'inclusion des interactions non capturées pourraient avoir un impact déterminant sur les données récoltées. Ces choix résultent dans des différences de protocoles susceptibles d'affecter la qualité et la représentativité des observations et donc les résultats issus de leur analyse. Les effets de ces choix sur les données récoltées et la qualité des modèles dans lesquels ils sont utilisés n'ont pas encore été testés. Comparer des études entre elles ou les agréger lorsque les protocoles ne sont pas identiques est donc difficile. Pourtant, pouvoir capitaliser sur les observations réalisées dans le cadre d'études antérieures (e.g., pour comparer des réseaux de zones envahies à des réseaux antérieurs à l'invasion) est un enjeu majeur, d'autant plus qu' échantillonner ces réseaux sur le terrain est une tâche longue et coûteuse.

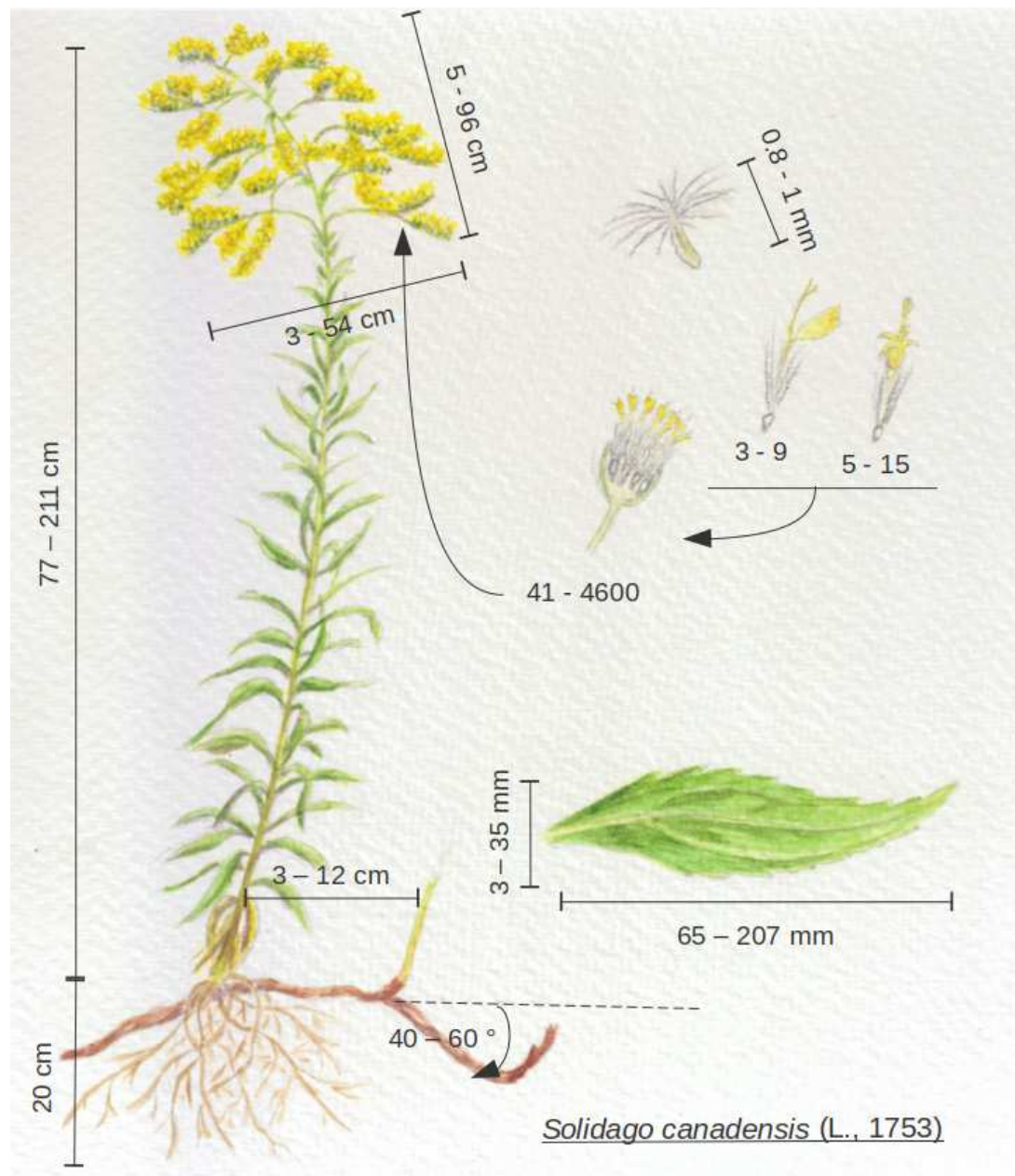
Dans cette thèse, je propose une approche intégrative et mécaniste, basée sur l'écologie des communautés et l'écologie fonctionnelle, pour étudier les impacts d'une espèce invasive spécialiste des zones humides, *Solidago canadensis* (L., 1753), sur la végétation native de prairies humides en contexte alpin. Nous avons sélectionné des mécanismes d'impact potentiel de *S. canadensis* sur la végétation native, directs (e.g., compétition) et indirects (e.g., via d'autres groupes trophiques), en nous basant sur la littérature existante. Nous avons ensuite mis en place un plan d'échantillonnage permettant de tester si ces mécanismes sont à l'œuvre *in natura* en échantillonnant plusieurs composantes de l'écosystème: le sol, la végétation native et les réseaux de pollinisation. Enfin, nous avons utilisé des méthodes statistiques innovantes en écologie, tels que les modèles d'équation structurels (SEM³) et des algorithmes d'arbre de régression boosté (BRT⁴), pour déterminer l'importance de ces mécanismes, de leurs interactions et différents choix de protocoles, tout en limitant les biais d'observation.

3 Structural equation models

4 Boosted regression tree

1.4.2 Présentation de l'espèce modèle et de ses impacts potentiels

S. canadensis est une hémicryptophyte rhizomateuse de la famille des Astéracées originaire de grandes plaines d'Amérique du Nord et naturalisée dans de nombreux pays d'Europe (Werner et al. 1980; Weber 1998; Weber 2000; Pyšek et al. 2009, Figure 1.9). En Europe, on la trouve principalement dans les prairies humides, mais aussi dans les ripisylves, en bordure de voie ferrée et dans les zones perturbées. *S. canadensis* apprécie les milieux ouverts, mais on la trouve aussi en bordures de forêts. Elle apprécie les milieux riches en azote et humides mais ne supporte pas les sols engorgés plus de quatre à huit mois par an (Weber 2000). Elle peut former des populations avec une densité de plus de 300 tiges/m² sur des hectares. Ses tiges sont annuelles et peuvent atteindre 2m de haut, entre avril et juillet grâce à une croissance rapide. Son système de rhizomes et de racines est dense et produit des composés allélopathiques, mais n'atteint pas plus de 20cm de profondeur. *S. canadensis* peut produire jusqu'à 4600 fleurs par tige, produisant jusqu'à 385 kg/ha de nectar et 90 kg/ha de pollen (Strzałkowska 2005). Cependant, elle est auto-incompatible et le taux de germination (3%; données mesurées par L. Gallien, communication personnelle), comme le taux survie des plantules en conditions naturelles (0.008%) est très faible, notamment car elles ont besoin d'un sol dégagé (Fryxell 1957).



Reproduction sexuée

- * floraison de juin à octobre
(pic de mi-août à fin octobre)
- * auto-incompatible
- * entomophile
- * production de nectard : jusqu'à 385 kg/ha
- * production de pollen : jusqu'à 90 kg/ha
- * anémochore
- * longue distance dispersion
(vitesse de chute des graines de 31.4 cm/s)
- * taux de germination: 10% - 40%

Reproduction végétative

- * clonale par rhizomes
- * clones pouvant atteindre des densités de 300 tiges / m²
- * nombre de nouveaux rhizomes par tige: 2 - 6
- * clones liés à la plante mère pendant plus de 2 ans

Structure des populations

- * populations en patches
- * vieilles populations en donut

Autres aspects du cycle de vie

- * pas de floraison la première année après germination
- * tiges annuelles
- * dormance des rhizomes en hiver
(mais formation d'une rosette si la tige est retirée)
- * reprise de la croissance avec élévation des nouvelles tiges : avril
- * espérance de vie d'un clone : > 100 ans

Figure 1.9 : Présentation de l'espèce invasive étudiée: *S. canadensis* sur la base des informations fournies dans la littérature (Werner et al. 1980; Weber 1998; Weber 2000).

S. canadensis a été importée en Europe comme espèce ornementale aux alentours de 1735 (Weber 1998). Les premières populations naturalisées ont été rapportées en 1964 en Europe de l'Est. Depuis son aire de répartition s'étend vers l'Ouest (Weber 1998; Weber 2001). En France, cette espèce continue à être vendue comme plante ornementale en jardinerie et à être utilisée par les villes et dans les jardins botaniques, ce qui favorise sa propagation (Dawson et al. 2008; van Kleunen et al. 2018).

C'est un modèle d'étude particulièrement intéressant pour répondre à nos questions de recherche car ses impacts touchent différentes composantes des écosystèmes. Sa présence affecte à la fois les plantes natives (une fois implantée c'est une forte compétitrice (Werner et al. 1980)), la communauté mycorhizienne (via sa production de composés allélopathiques (Abhilasha et al. 2008)), la communauté de pollinisateurs (Fenesi et al. 2015), et le réseau de pollinisation (forte production de nectar en fin de saison de végétation (Weber 2000)).

S. canadensis est capable de réduire la population de certaines espèces de plantes natives (parfois jusqu'à l'exclusion), modifiant de ce fait la composition de la communauté native (parfois en s'imposant comme unique espèce dominante avec un couvert pouvant atteindre 100% (Weber 2000; Dong et al. 2015a; Wang et al. 2019), avec des répercussions sur la qualité fourragère des prairies et la dynamique de succession écologique (Gusev 2015; Fenesi et al. 2015). *S. canadensis* peut aussi s'hybrider avec l'espèce native *S. virgaurea*, menaçant l'intégrité génétique de cette espèce (Skokanová et al. 2020).

Les fleurs de *S. canadensis* sont une source importante de pollen et de nectar, disponible tard dans la saison, c'est-à-dire, après le pic de floraison des espèces natives (Weber 2000). Cette ressource peut être clé pour permettre à certains insectes pollinisateurs de constituer des stocks suffisants pour permettre aux larves (ou à la colonie dans le cas de *Apis mellifera*, L. 1758) de passer l'hiver (Stefanic et al. 2003). Dans ce cas, *S. canadensis* peut remplacer fonctionnellement des espèces natives comme le lierre (*Hedera helix*, L. 1753), autrefois abondant dans les haies et les sous-bois et fleurissant aussi jusqu'aux premières gelées (POINTEREAU and COULON 2006; Vezza et al. 2006; Timberlake et al. 2021). Cependant, le bénéfice du solidage en termes de ressources tardives peut être contrebalancé par ses effets négatifs sur la végétation native qui produira alors moins de fleurs, diminuant les ressources florales disponibles, en particulier avant la floraison de *S. canadensis* (Morón et al. 2009; Fenesi et al. 2015; Jachuła et al. 2022).

S. canadensis affecte la composition chimique, la communauté de micro-organismes et l'activité microbienne du sol. Les sites envahis par *S. canadensis* tendent à présenter des concentrations fortes en carbone organique et en ammonium (NH_4^-), et un pH plus élevé que les sites non envahis, alors que la concentration en nitrates (NO_3^-) et en phosphore y est moindre (Zhang et al. 2009). Cela pourrait indiquer une diminution de l'activité des bactéries nitrophiles ou une augmentation de l'activité des bactéries fixatrices d'azote, et se traduire par une diminution de la ressource en azote exploitable par les espèces natives (Stein and Klotz 2016). La biomasse microbienne, sa diversité fonctionnelle, la respiration, et la décomposition de la litière sont plus élevés dans les zones envahies, créant des conditions plus favorables au développement de *S. canadensis* (Zhang et al. 2009; Scharfy et al. 2010; Liao et al. 2011; mais voir Zhang et al. 2016). Cependant, *S. canadensis* peut aussi avoir un effet inhibiteur sur certains micro-organismes. Il a un effet négatif sur la croissance et l'activité de plusieurs pathogènes du sol (Zhang et al. 2009; Zhang et al. 2011; mais voir Klimek et al. 2020). *S. canadensis* peut aussi affecter la composition et l'abondance des champignons mycorhiziens dans sa rhizosphère à son avantage en sélectionnant les espèces qui lui sont favorables (Yuan et al. 2014; Zubek et al. 2016; Řezáčová et al. 2021).

Du fait de ces impacts importants sur différents groupes trophiques des écosystèmes natifs, *S. canadensis* est considéré comme l'une des espèces invasives les plus importantes en Europe (Weber 1998; Scharfy et al. 2009; Pyšek et al. 2012). Cependant, elle ne figure pas (encore) dans la liste noire européenne des espèces invasives les plus préoccupantes définie en juillet 2016, ce qui permettrait d'interdire son importation, achat, utilisation, vente ou libération dans l'environnement (17 nouvelles espèces inscrites sur la liste des exotiques envahissantes préoccupantes pour l'Union européenne).

Dans l'objectif de limiter ces impacts, les populations de *S. canadensis* peuvent être maîtrisées efficacement par une fauche bisannuelle (après le début de l'élongation des tiges et avant la maturation des graines) ou par pâturage (consommation des pousses au printemps et piétinement) qui limitent la capacité des individus à stocker des ressources pour s'étendre par rhizomes et à compléter leur cycle de reproduction sexuée (Szymura et al. 2022; Rim et al. 2022; Centre de ressources espèces exotiques envahissantes). L'effet de la fauche peut être amélioré par l'apport de foin frais issus de prairies non envahies (apport de graines d'espèces natives et privation de lumière des graines de *S. canadensis*), mais l'utilisation d'herbicides dans un contexte de restauration des prairies envahies n'améliore pas le résultat (Szymura et al. 2022). L'inondation en

hiver et le maintien en eau de zones humides au printemps permettent de retarder son développement, voire de réduire sa population (Weber 2000; Centre de ressources espèces exotiques envahissantes). Les tiges peuvent aussi être cassées à la main, ce qui limite la reproduction sexuée et rend *S. canadensis* plus vulnérable aux pathogènes et parasites (Najberek and Solarz 2021). L'arrachage manuel des tiges avec leurs rhizomes est aussi utilisé, mais cette technique nécessite une intervention précoce et donc une surveillance intensive des sites. Dans tous les cas, la méthode de gestion doit être adaptée au contexte et aux objectifs poursuivis sur le site. Dans les espaces protégés semi-naturels, la méthode choisie (ou la non intervention) résulte toujours d'un compromis entre la préservation à court terme des espèces natives sensibles à une gestion intrusive et le contrôle de la dynamique de la population de *S. canadensis* qui sur le long terme peut exclure ces espèces. Il est donc important de comprendre les mécanismes qui sous-tendent les impacts de *S. canadensis*, et d'identifier les groupes d'espèces qui y sont les plus sensibles. Cette étape est indispensable pour prédire dans quelles circonstances (e.g., type de milieu, caractéristiques de la communauté native) l'installation de *S. canadensis* représente une réelle menace pour l'écosystème, d'autant plus que sa présence peut s'avérer favorable aux activités apicoles et touristiques locales. En effet, *S. canadensis* est considérée comme une plante mellifère de grand intérêt pour la survie des ruches, et dont le miel est très demandé en dehors de sa zone native du fait d'hypothétiques qualités nutritionnelles (Lenda et al. 2020). Elle reste aussi une plante prisée des jardiniers de par ses qualités ornementales, sa résistance et son entretien facile. Paradoxalement, *S. canadensis* est aussi un facteur d'attraction touristique dans certaines zones envahies, comme notre terrain d'étude !

Plusieurs mécanismes sont suspectés de jouer un rôle important dans l'impact de *S. canadensis* sur les espèces natives. Certains lui permettent d'affecter directement leur germination, leur développement végétatif et leur reproduction via l'accaparement de certaines ressources et la production de composés allélopathiques. D'autres seraient liés à son impact sur la composition et l'activité d'autres groupes taxonomiques en interaction avec la végétation native comme les champignons mycorhiziens, les pathogènes du sol, ainsi que les insectes herbivores ou pollinisateurs.

S. canadensis est considérée comme une espèce très compétitive, capable de par sa taille et sa croissance rapide d'accaparer des ressources telles que la lumière, les nutriments, l'eau et l'espace (Werner et al. 1980; Dong et al. 2015b), entraînant une compétition accrue pour ces ressources dans

les zones envahies. De plus, elle produit de nombreux composés allélopathiques susceptibles d'affecter directement le taux de germination et le développement végétatif des espèces natives (Abhilasha et al. 2008; Mozdzeń et al. 2020). *S. canadensis* est aussi capable, de par l'abondance de ses fleurs et les quantités importantes de pollen et de nectar qu'elle produit, d'attirer une large gamme de pollinisateurs se nourrissant habituellement sur les espèces natives, créant ainsi une compétition avec les fleurs natives présentes à proximité de ces inflorescences (Weber 2000). L'importante production de pollen pourrait aussi avoir un effet négatif sur le succès reproducteur des fleurs natives partageant les mêmes pollinisateurs via un phénomène de compétition pollinique (obstruction du pistil des fleurs natives par les tubes polliniques issus de la germination des grains de pollen de *S. canadensis*) (Morales and Traveset 2009).

L'attractivité des fleurs de *S. canadensis* peut aussi, indirectement, avoir un effet facilitateur ou détrimental sur la pollinisation des fleurs natives en augmentant le nombre d'insectes prospectant dans les zones envahies, ou en impactant, positivement ou négativement, les communautés de pollinisateurs sauvages (Morón et al. 2009; Fenesi et al. 2015; Jachuła et al. 2022). *S. canadensis* peut modifier la composition et l'activité de la communauté microbienne du sol et des champignons mycorhiziens arbusculaires à son avantage en modifiant les caractéristiques chimiques du sol et en produisant des métabolites secondaires (Zhang et al. 2007; Abhilasha et al. 2008; Yuan et al. 2014). La modification de la composition et des communautés de microorganismes et de champignons mycorhiziens peut à son tour affecter la végétation native (Zhang et al. 2007; Zubek et al. 2016).

Si les impacts de *S. canadensis* sur le sol, la végétation native et les insectes pollinisateurs sont bien évalués sur le terrain, les mécanismes qui les sous-tendent sont le plus souvent étudiés en conditions contrôlées lors d'expérimentations, et sur des espèces cibles, avec des résultats parfois contradictoires (Sun et al. 2013). Le rôle joué par ces mécanismes lors d'une invasion réelle à l'échelle de la communauté reste à déterminer. Clarifier les réels impacts de *S. canadensis* sur le fonctionnement et la biodiversité locale suivant sa prédominance représente un enjeu d'actualité, et d'autant plus important que la présence de cette plante peut s'avérer positive pour certains acteurs (e.g., apiculteurs, acteurs du tourisme, jardinerie).

1.4.3 Hypothèses de travail

Pour étudier les mécanismes qui sous-tendent les impacts de *S. canadensis* sur la végétation native, nous avons considéré un gradient de densité de *S. canadensis* dans des prairies humides

envahies. Nous avons fait l'hypothèse que la végétation est initialement homogène dans les prairies et que ce gradient correspond à différents stades de l'invasion («space for time» approach, Pickett 1989). Cette hypothèse est raisonnable car (i) les prairies étudiées sont toutes gérées de façon similaire depuis leur ouverture, (ii) les conditions édaphiques au sein d'une prairie varient peu et (iii) on n'observe pas de lien entre la densité de *S. canadensis* et ces conditions à l'échelle du site (plus de détails dans le Chapitre 2). La population de *S. canadensis* s'installe suite à une perturbation et se développe progressivement en augmentant la taille du patch et sa densité (Weber 2000; Bal et al. 2011). Les différentes densités représentent donc différentes phases du processus d'invasion et tendent vers l'état d'équilibre représenté par les zones avec une forte densité de *S. canadensis*. Au cours de ce processus d'invasion, il est probable que le solidage modifie progressivement les caractéristiques de l'écosystème (composition et chimie du sol, humidité, luminosité, comportement des insectes mutualistes et herbivores...) et donc la végétation native. Les espèces les moins adaptées à ces nouvelles conditions sont filtrées et seules les espèces les plus résistantes aux contraintes imposées par *S. canadensis* persistent. Comme vu précédemment, leur capacité de résistance à ces contraintes dépend de leurs traits, qui leur permettent de mettre en œuvre différentes stratégies de résistance. L'étude de l'évolution de la répartition de la communauté végétale native dans l'espace des traits le long des gradients de densité de *S. canadensis* va nous permettre d'identifier les mécanismes à l'œuvre aux différents stades de l'invasion.

1.4.4 Structure de la thèse

Le second chapitre présente en détail la zone d'étude et les protocoles réalisés sur le terrain pour suivre l'évolution de la composition du sol, de la végétation et des réseaux de pollinisation le long des gradients de *S. canadensis* et les données obtenues. L'ensemble des analyses réalisées au cours de ma thèse sont basés sur ces données. Les résultats de ces analyses sont organisés en trois chapitres (Chap 3-5) présentés en anglais, correspondant à trois articles scientifiques (respectivement publié, soumis et en préparation).

Plus précisément, le Chapitre 2 présente l'impact de différents choix méthodologiques, lors de l'échantillonnage des réseaux de pollinisation sur la fiabilité des réseaux obtenus.

Le Chapitre 4 vise à détecter les impacts de *S. canadensis* sur la communauté végétale et les grands mécanismes qui sous-tendent ces impacts. L'effet de *S. canadensis* sur l'accès des espèces

natives à la lumière, aux nutriments du sol, à la pollinisation et aux champignons mycorhiziens arbusculaires y est testé.

Le Chapitre 5 étudie plus précisément les mécanismes par lesquels *S. canadensis* impacte le succès reproducteur des espèces de plantes natives, à travers la modification du comportement des insectes pollinisateurs.

Enfin, les principaux résultats sont synthétisés, discutés et mis en perspective dans le Chapitre 6.

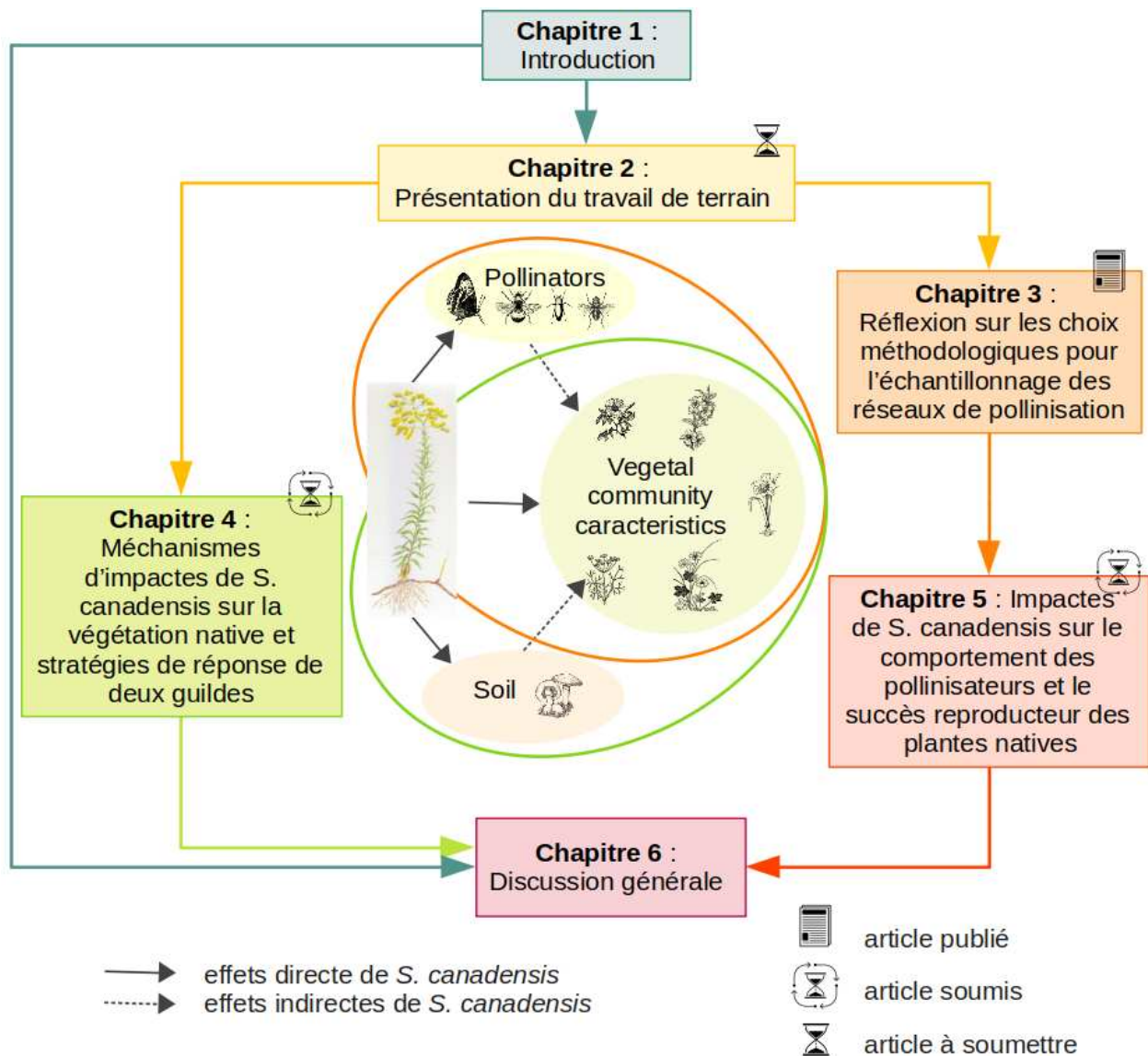


Figure 1.10 : Représentation schématique de l'organisation du manuscrit.

Chapitre 2 : Présentation du travail de terrain et des données obtenues

“No aphorism is more frequently repeated in connection with field trials, than that we must ask Nature few questions, or, ideally, one question, at a time. The writer is convinced that this view is wholly mistaken. Nature, he suggests, will best respond to a logical and carefully thought out questionnaire; indeed, if we ask her a single question, she will often refuse to answer until some other topic has been discussed.”

—Sir Ronald Fisher (1926)

Chapitre 2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

2.1 Objectifs

L'objectif du terrain mené en 2019 était de récolter des données permettant de mener à bien le projet de thèse, c'est-à-dire de comprendre (i) Quels sont les mécanismes d'impact directs et indirects de *S. canadensis* sur la végétation native ? (ii) Quels sont les groupes fonctionnels les plus affectés par ces mécanismes ? Et (iii) quels sont leurs impacts sur la communauté végétale native ? Pour ce faire, nous avons besoin de données décrivant précisément les variations de la communauté végétale. Nous avons aussi besoin de caractériser les compartiments de l'écosystème avec lesquels *S. canadensis* et la communauté végétale interagissent fortement : le sol et les pollinisateurs.

Certaines données issues de ces protocoles n'ont pas été utilisées dans le cadre de ma thèse, du fait de contraintes techniques (données Westphal), de données de qualité insuffisante (données de dépendance à la pollinisation), ou de manque de temps pour les analyser. L'ensemble des protocoles est cependant présenté dans ce chapitre, de façon à représenter le travail effectué, les contraintes rencontrées sur le terrain et les possibilités qu'offrent les données récoltées pour des travaux futurs.

2.2 Zone d'étude

Tous les relevés ont été réalisés dans deux aires protégées situées en Haute-Savoie, au sud du lac d'Annecy: la réserve naturelle du Bout du Lac et la zone naturelle d'intérêt écologique, faunistique et floristique du Marais de Giez. Ces zones sont gérées par le conservatoire d'espaces naturels de Haute-Savoie ASTER. Nous les avons choisies car l'invasion par *S. canadensis* y est une problématique majeure (Bal et al. 2011). *S. canadensis* y a été observé pour la première fois en 1983 sur la prairie centrale P1 suite à la réouverture du milieu par broyage sans exportation. Du fait de l'absence temporaire de concurrence et de l'apport d'azote dans le milieu lié à la décomposition de la litière et du broyat, *S. canadensis* a rapidement formé des peuplements presque purs. En 1997, le broyage estival sans exportation est réitéré sur une base annuelle jusqu'en 2010 : une végétation de type prairie à molinie est restaurée, même si *S. canadensis* reste présent. Depuis 2010, cette prairie est gérée en fauche annuelle tardive (août) avec export, et la population de *S. canadensis* est de nouveau en expansion. Dans le reste de la réserve, on suspecte les fouilles de sangliers d'avoir favorisé la germination et l'implantation de *S. canadensis*. A l'échelle de la réserve, ces populations opportunistes voient leur densité augmenter, même si il semblerait que la fauche parvienne à ralentir leur expansion. Cela fait de ces aires protégées un terrain parfait pour étudier l'évolution des impacts de *S. canadensis* sur la végétation native à différents stades d'invasion. En effet, *S.*

canadensis s'installe suite à une perturbation indépendante des conditions abiotiques et de la composition de la végétation. On peut donc considérer que sa densité représente bien le stade d'invasion atteint, et non l'invasibilité de la zone. De plus, son évolution ralentie par la pratique de la fauche permet de diminuer le décalage observé entre les effets de la densité de *S. canadensis* et ses impacts sur la végétation native (un temps de latence dans la réponse à la densité de *S. canadensis* moins important).

Nous avons sélectionné dans ces deux zones protégées cinq prairies qui présentent chacune un gradient de densité de *S. canadensis* important (0 à 80-170 tiges/m², Figure 2.1). Les communautés végétales de ces prairies sont comparables (prairies à molinie et bas marais alcalins). Elles sont fauchées avec export de façon annuelle ou bisannuelle, et toutes avaient été fauchées l'année précédant notre campagne de terrain.

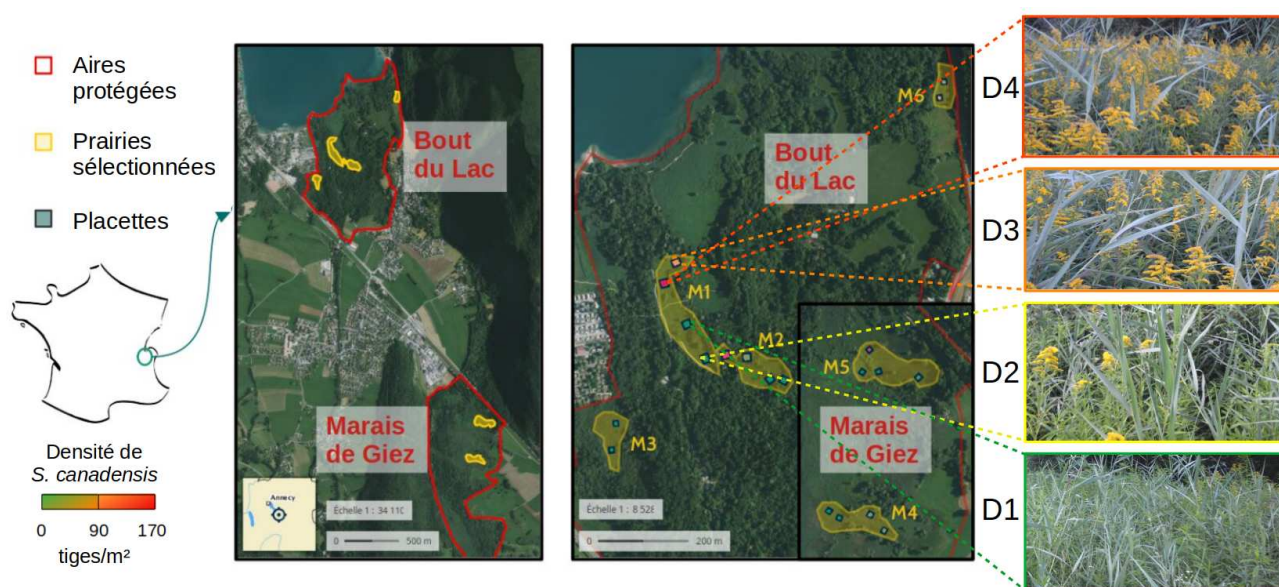


Figure 2.1 : Répartition spatiale des prairies et placettes sur la zone d'étude.

2.3 Protocoles réalisés sur le terrain

Entre mai et août 2019, nous avons mis en place 4 protocoles principaux sur chaque placette. Ces protocoles visaient à caractériser (i) le sol ainsi que la biomasse aérienne et souterraine, (ii) la communauté végétale, (iii) la communauté de pollinisateurs et (iv) le réseau de pollinisation. Deux protocoles complémentaires visaient à définir la densité de *S. canadensis* et la hauteur de la végétation. L'organisation spatiale de ces protocoles est présentée en Figure 2.2, les protocoles détaillés et les fiches de terrain utilisées sont présentées en annexe.

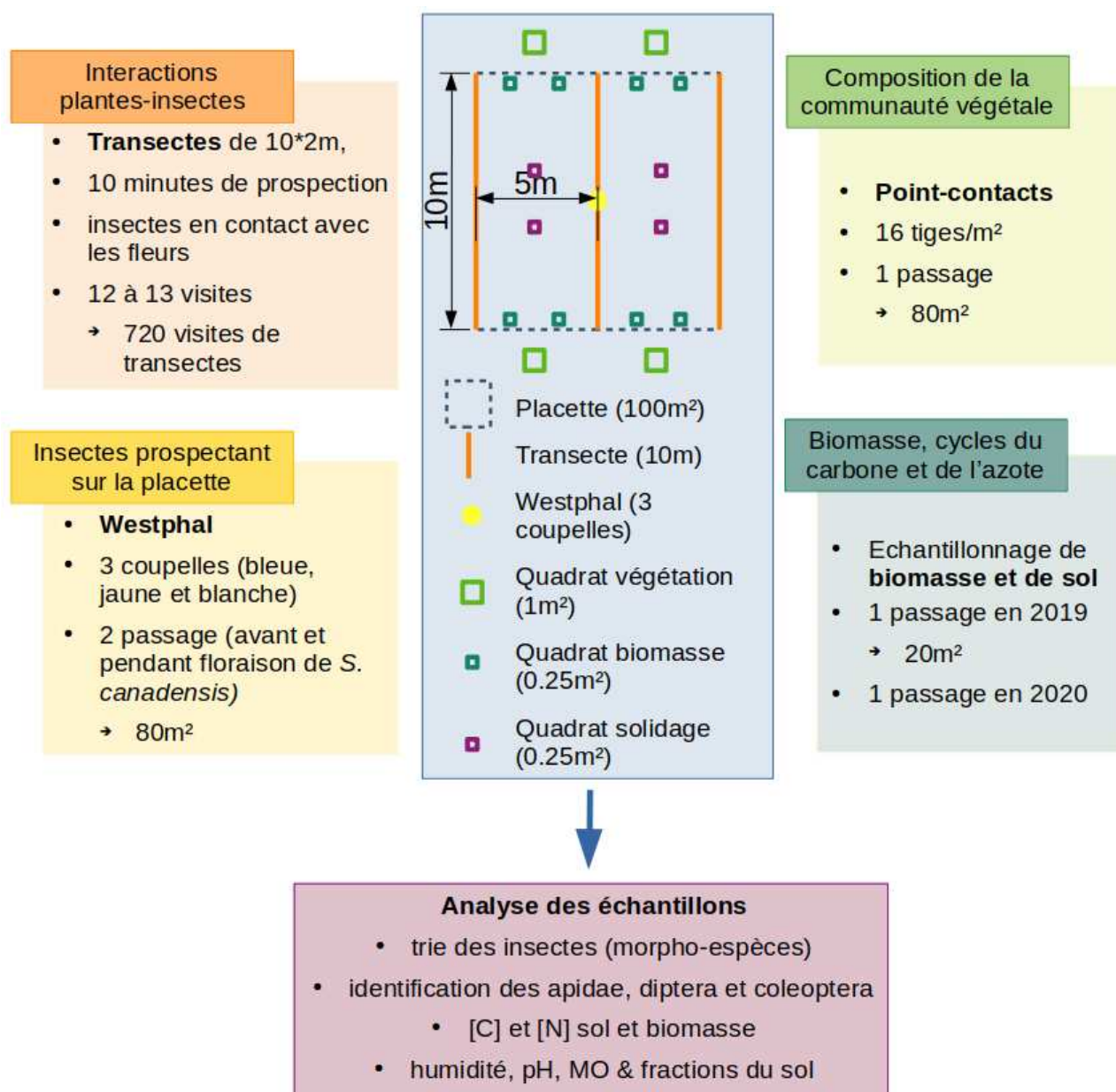


Figure 2.2 : Résumé des protocoles réalisés et de leur agencement sur chaque placette.

2.3.1 Estimation de la densité de *S. canadensis*

Nous avons estimé la densité de *S. canadensis* sur les placettes via deux métriques différentes. La première correspond au nombre de touches de *S. canadensis* dans les quadrats de végétation (section 1.3.3). Elle permet d'avoir une vision précise de la biomasse de *S. canadensis* au moment du relevé, mais ces quadrats étaient en dehors des placettes. Nous avons utilisé cette métrique dans l'analyse basée sur les données des quadrats végétation du Chapitre 4, mais préféré une métrique plus proche spatialement pour les analyses portant sur les réseaux de pollinisation

(Chapitres 3 & 5). Cette seconde métrique correspond à la moyenne du nombre de tiges de *S. canadensis* comptées dans les quadrats biomasse, avant le protocole biomasse et sol (début juillet) et les quadrats solidage, au centre des placettes après les derniers transects pollinisation (mi-août).

2.3.2 Caractérisation du sol et de la biomasse

Nous avons réalisé un premier protocole début juillet 2019 sur 8 quadrats de 0.25m² définis à la périphérie de chaque placette. Il consistait à récolter la biomasse aérienne et à prélever une carotte de sol à 15 cm de profondeur. La biomasse aérienne, comme le sol, ont été regroupés par placette et pesés. Nous avons ensuite prélevé et séparé un échantillon de biomasse aérienne en biomasse fraîche (verte) et biomasse sèche (jaune). Un échantillon de sol a aussi été tamisé pour séparer le sol de la biomasse souterraine. Les quatre types d'échantillons (sol, biomasse souterraine, biomasse aérienne fraîche et biomasse aérienne sèche) ont ensuite été séchés puis broyés et analysés au CHN pour déterminer leur concentration en azote et en carbone. Cet échantillonnage a été complété en 2020 par de nouveaux échantillons de sol qui ont permis de déterminer l'humidité, le pH et la structure du sol de chaque placette.

Nous avons aussi relevé la hauteur moyenne de la végétation en huit points le long de chaque transect. Nous avons réalisé ce protocole deux fois dans la saison (le 24/06 et le 12/08), ce qui permet d'estimer l'évolution de la biomasse aérienne entre le relevé par points contact et la fin de la fauche annuelle.

Table 2.1 : Résumé des analyses effectuées sur les échantillons de sol (LECA = Laboratoire d'ECologie Alpine, LANO = Laboratoire Agronomique NORmand, MCG = Marie Charlotte Grange, CA = Cindy Arnoldi, LB = Lionel Bernard)

Caractéristiques du sol	Mesuré par	Méthode et matériel utilisé
pH	MCG (LECA)	NF ISO 10390
humidité	MCG (LECA)	comparaison masse fraîche et sèche
matière organique	LANO	NF ISO 14235
C et N total	MCG, CA & LB (LECA)	CHN analyser

2.3.3 Caractérisation de la communauté végétale

Du 06/06 au 18/06, nous avons réalisé des points-contact sur 4 quadrats de 1m² définis en dehors de chaque placette de façon à ne pas impacter les relevés du réseau de pollinisation mais suffisamment proches et dans une végétation similaire à celle de la placette de façon à être représentatifs de la placette. Nous avons relevé le nombre de touches par espèce (identification sur place) en 16 points contacts au sein de chaque quadrat. La répétition du protocole en fin de saison avait été envisagée, mais n'a pas pu être réalisée.

Des relevés de Braun-Blanquet complémentaires à l'échelle des placettes étaient initialement prévus. Cependant, nous n'avons pas pu les réaliser car les espèces dominantes (carex et graminées) n'étaient pas suffisamment distinguables les unes des autres.

2.3.4 Sensibilité du succès reproducteur des espèces natives dominantes à visite d'insectes pollinisateurs

Nous avons prévu un protocole visant à caractériser la dépendance du succès reproducteur de quatre espèces natives dominantes (*Lythrum salicaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Lotus corniculatus* et *Vicia cracca*) à la visite de leurs fleurs par des insectes. Ce protocole consistait à encapuchonner certaines inflorescences et à en marquer d'autres avant le début de leur floraison. Les insectes ne pouvaient ainsi pas visiter les inflorescences encapuchonnées et la comparaison du nombre, du poids et du taux de germination des graines obtenues nous aurait permis – en complément d'une expérience de compétition qui a dû être abandonnée du fait de la crise sanitaire – de compléter le paramétrage d'un modèle mécanistique d'évolution de la communauté suite à l'invasion par *S. canadensis*. La mise en place de ce protocole sur le terrain s'est avérée plus compliquée que prévu et nous avons dû l'abandonner. En particulier, il était difficile de trouver des inflorescences au stade

voulu sur les placettes, certains sachets ont disparu avant d’être relevés et certains insectes se sont montrés capables de visiter les fleurs à travers les sachets (Figure 2.3).



Figure 2.3 : Abeille domestique butinant des fleurs de *S. canadensis* à travers le dispositif censé éviter la pollinisation.

2.3.5 Caractérisation de la communauté de pollinisateurs prospectant

Nous avons piégé les insectes prospectant sur les placettes en utilisant le protocole Westphal à deux reprises dans la saison : du 03/06 au 04/06 et du 3/08 au 4/08 (Westphal et al. 2008; LeBuhn et al. 2016). Ce protocole consiste à placer pendant 3 coupelles de couleur riches en UV (jaune, blanche et bleue) et remplies d’eau savonneuse au centre de la placette, à hauteur de végétation (Figure 2.4). Nous avons installé les coupelles avant le lever du jour et avons relevé les insectes piégés à la tombée de la nuit pour éviter les risques liés à la prédation par les oiseaux ou au renversement des coupelles par les sangliers. Ce dispositif permet de piéger 70 à 95% des espèces détectées sur une placette lorsqu’il est appliqué en combinaison avec un filet faucheur, et permet de détecter les espèces ayant une distance de fuite trop importante pour être capturées au filet sur les transects. La présence des coupelles de couleur pouvant biaiser le comportement des insectes sur les placettes, nous n’avons pas fait de relevés d’interactions de pollinisation lorsque ce dispositif était en place. Les données issues de ce protocole n’ont finalement pas été utilisées dans ce travail de thèse par manque de temps, mais les insectes sont triés et prêts à être identifiés.

Nous avons caractérisé le réseau de pollinisation le long de chaque transect 12 à 13 fois, de mi-mai à mi-août. Ce protocole consiste à parcourir un transect de 10m de long (i) en dénombrant les inflorescences de chaque espèce en fleurs, puis (ii) en capturant les interactions observées pendant une durée de prospection de 10 minutes (le minuteur était arrêté le temps de capturer l'insecte et de le mettre en flacon). Ce protocole permet une double standardisation de la surface échantillonnée et de la durée d'observation. Pour éviter des biais liés à des variations d'activité des insectes au cours de la journée, trois observateurs parcouraient simultanément les transects d'une même placette tandis qu'un scribe notait les interactions observées, c'est à dire, le numéro du flacon de l'insecte et l'espèce sur laquelle il avait été capturé. Il était impossible d'attraper tous les insectes observés. Nous avons donc reporté les interactions observées mais impossibles à attraper ainsi que les interactions impliquant des abeilles domestiques, en reportant l'identification la plus précise possible de l'insecte. Au pic d'activité, la durée de prospection a pu être diminuée à 5 minutes lorsque le nombre d'insectes capturés après ces 5 minutes était supérieur à 20 pour pouvoir prospecter l'ensemble des placettes dans un intervalle de temps raisonnable. Les observations effectuées sur ces "demi" transects étaient ensuite dupliquées pour avoir des données correspondant à des transects complets dans les analyses. Les individus capturés étaient stockés pour la journée dans des glacières de terrain puis transférés au congélateur pendant minimum deux heures afin de les tuer avant de les transférer dans des flacons d'alcool pour les conserver. Les flacons ont été triés

en fonction du groupe d'insectes et certains groupes ont été envoyés à des experts pour identification des individus à l'espèce. Martin Riha a identifié les apidae, dont une partie a été vérifiée par David Genoux. Axel Ssymank a identifié une partie des syrphes et Phil Witters le reste des diptères. Gérard Collomb a identifié une partie des coléoptères. Le reste des insectes capturés a été trié par morpho-espèce.

Un échantillon d'insectes de chaque espèce a ensuite été épinglé pour réaliser des mesures de traits fonctionnels liés aux capacités de vol. Ces mesures sont en attente suite aux contraintes liées à la crise sanitaire.

Nous avons attribué à chaque espèce de fleurs rencontrée sur les transects une “surface équivalent solidage” correspondant à l'inverse du nombre d'inflorescences nécessaire pour obtenir un groupe de fleurs visuellement comparable à une inflorescence de *S. canadensis*. Cette métrique nous a permis de comparer l'abondance des fleurs entre espèces et entre transects.

2.4 Données obtenues

Les données obtenues ont été rentrées dans une base de données dont la structure est présentée en annexe. Une partie des données d'analyse de sol réalisées en 2020 (pH, humidité et MO) et de caractérisation des inflorescences des espèces de fleurs doivent encore être ajoutées à cette base de données.

2.4.1 Répartition de la densité de *S. canadensis*

La densité de *S. canadensis* sur les placettes étudiées varie entre 0 et 170 tiges/m² et entre 0 et 60 touches/m². Les patches les plus denses présents dans notre zone d'étude sont donc nettement en dessous des densités allant jusqu'à 300 tiges/m² observées dans d'autres études (Weber 2000), mais correspondent visuellement à des densités importantes (Figure 2.5).



Figure 2.5 : Placettes P6D3 et P6D4 correspondant respectivement à des densités moyennes de 63 et 107 tiges de *S. canadensis* par m².

Les deux méthodes utilisées pour mesurer la densité de *S. canadensis* donnent des résultats légèrement différents lorsqu'on compare leurs valeurs agrégées à l'échelle de la placette (Figure 2.6). Ces différences peuvent s'expliquer par la localisation différente des relevés (à l'intérieur ou à l'extérieur de la placette), et (ii) par les variations phénologiques entre placettes. Le nombre de tiges est une variable stable dans l'année, alors que le nombre de touches augmente au cours de la saison. Certaines prairies étant plus humides que d'autres, le développement de la végétation y est plus tardif et le nombre de touches de *S. canadensis* relevées sur ces prairies est donc inférieur à celui récolté sur une placette moins humide avec la même densité de tiges de *S. canadensis* à la même période. Les prairies P3 et P6 étaient initialement destinées à être traitées comme une seule prairie, car présentées comme très semblables par le gestionnaire mais présentant des densités très différentes de *S. canadensis*. Cependant, nous les avons finalement séparées dans les analyses car la prairie P3 était largement plus humide que la prairie P6.

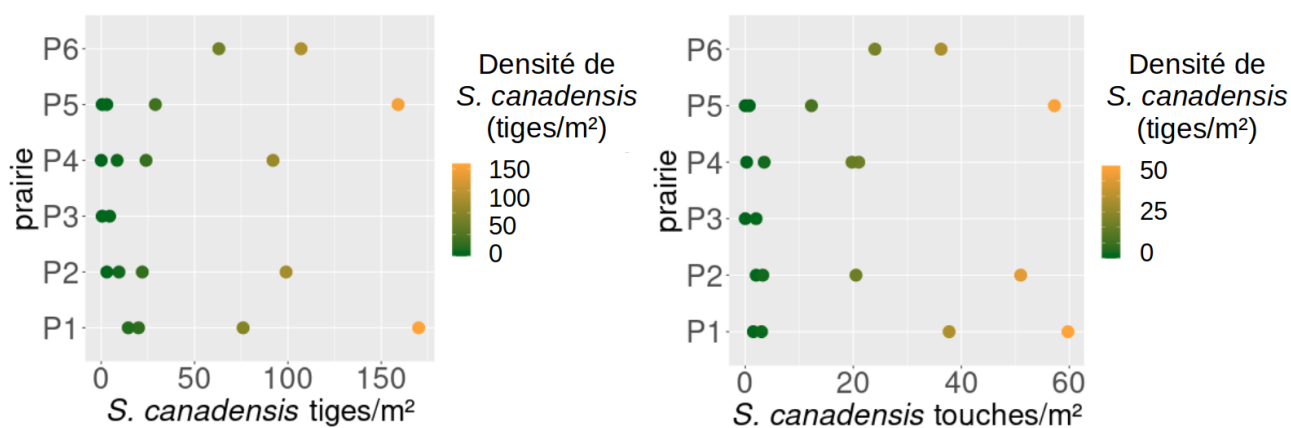


Figure 2.6 : Répartition des placettes le long du gradient de *S. canadensis* dans les différentes prairies.

2.4.2 Caractéristiques du sol

L'humidité (hum) était le facteur structurant de la composition du sol. Elle variait de 23% à 82% en fonction des placettes et était corrélée à plus de 84% avec la proportion de matière organique (MO), la concentration en carbone totale ([C]) et la concentration en azote totale ([N]) du sol (Figure 2.7.a). Dans un contexte de zone humide, on peut faire l'hypothèse que ce sont les variations d'humidité qui conditionnent la composition du sol via un contrôle sur l'activité de décomposition et non l'inverse. La structure du sol prélevé sur les placettes était très variable : la matière organique représentait 8% à 69% du sol, l'argile 12% à 49%, le limon 46% à 76% et le sable 1% à 26%. Le facteur principal de variation était donc la concentration en MO. Finalement, le pH des sols était comparable pour toutes les placettes (entre 7.2 et 7.7). Du fait de la forte corrélation des autres variables édaphiques, nous n'avons utilisé que l'humidité et la concentration en azote totale dans les analyses.

Les différentes prairies montraient des différences importantes en termes d'humidité (Figure 2.7.b). Les prairies de la réserve du bout du lac (P1, P2, P3 et P6), étaient relativement plus sèches, en particulier la P1 où le niveau d'eau est volontairement gardé bas du fait de la présence proche d'un camping. Au sein des prairies, l'humidité des placettes variait aussi, mais de façon beaucoup moins importante.

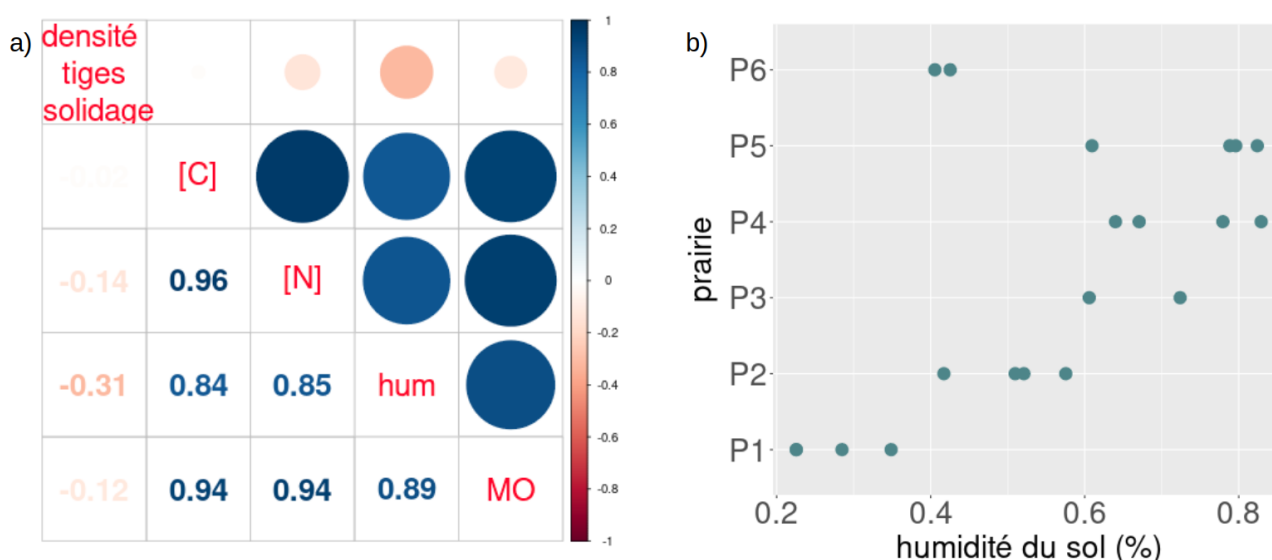


Figure 2.7 : Corrélation entre les variables du sol (a), et répartition des placettes des différentes prairies le long du gradient d'humidité (b).

La densité de tiges de *S. canadensis* n'était fortement corrélée à aucune des variables édaphiques testées. De plus, les densités maximales de *S. canadensis* étaient observées aux deux

extrémités du spectre d'humidité (Figure 2.8). Cela confirme notre hypothèse que les gammes de conditions édaphiques présentes sur les prairies sélectionnées ne sont pas limitantes pour l'installation et la prolifération de *S. canadensis*. La densité observée est donc bien représentative du stade du temps depuis l'installation du premier individu, et non du caractère plus ou moins favorable de la placette à la croissance de sa population.

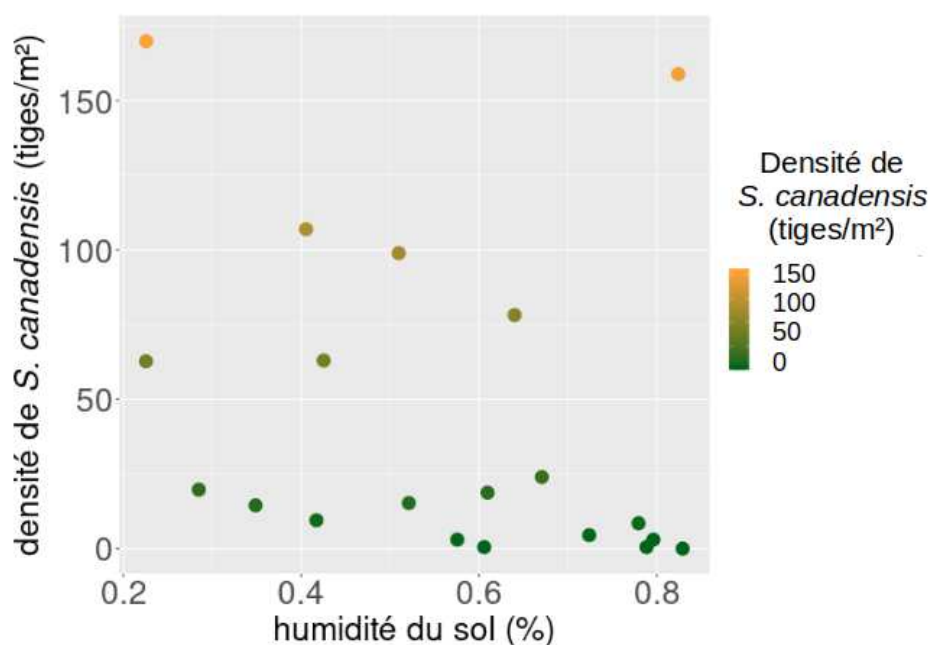


Figure 2.8 : Variation de la densité de tiges de *S. canadensis* observée en fonction de l'humidité.

2.4.3 Biomasse

La production de biomasse aérienne sur les placettes variait entre 0.7 et 1.9 kg de poids frais par m². Après séchage, cette biomasse se composait de 0.4 à 0.9kg/m² de biomasse verte sèche et 0.05 à 0.5kg/m² de biomasse jaune sèche. La biomasse du sol récoltée par les huit prélèvements variait entre 0.1 à 0.6kg frais correspondant à 0.02 à 0.14kg de poids sec. Ces variables étaient corrélées à moins de 20% avec la densité de tiges de *S. canadensis*.

2.4.4 Végétation native

Au total, nous avons observé 145 espèces et 42 morpho-espèces de plantes. 94 espèces et 42 morpho-espèces ont été relevées dans les quadrats végétation et 93 espèces ont été observées en fleurs sur les transects. Le nombre important d'espèces non identifiées est dû à des contraintes temporelles: les quadrats devaient tous être relevés dans un intervalle de temps court pour que les données puissent être comparées entre quadrats. Nous avons fixé la période de relevé en amont de

la saison de terrain sur la base de la disponibilité de botanistes et d'une estimation du stade de développement de la végétation. Cependant, le printemps 2019 a été particulièrement froid et humide, ce qui a retardé le développement de la végétation. De ce fait, certaines espèces (en particulier les *Carex sp.*) n'étaient pas assez développées pour être identifiées à l'espèce au moment du relevé. Parmi les espèces identifiées, 42 ont été observées dans les quadrats végétation en fleurs sur les transects. Cette différence est attendue, car (i) les espèces de graminoides, abondantes dans ces prairies n'étaient pas comptabilisées sur les transects et (ii) la méthode des points contact n'a pas vocation à détecter les espèces rares, mais à estimer la biomasse relative des espèces les plus abondantes.

Dans les quadrats, la végétation était dominée par quatre espèces : *S. canadensis*, *Juncus subnodulosus*, *Festuca ovina*, *Molinia caerulea*, et deux morpho-espèces de *Carex sp.* (Figure 2.9.a). *S. canadensis* représentait 14% des touches et chacune des autres espèces ou morpho-espèces dominantes entre 5% et 6%, soit au total 42% des touches. Dans les transects, la communauté florale était largement dominée par *S. canadensis* (46% de la surface florale, agrégée sur toute la saison) et un groupe de gaillets à fleurs blanches présents en mélange (comprenant *Galium palustre* et *Galium uliginosum*) qui représentaient 12% de la surface florale (agrégée sur toute la saison) (Figure 2.9.b).

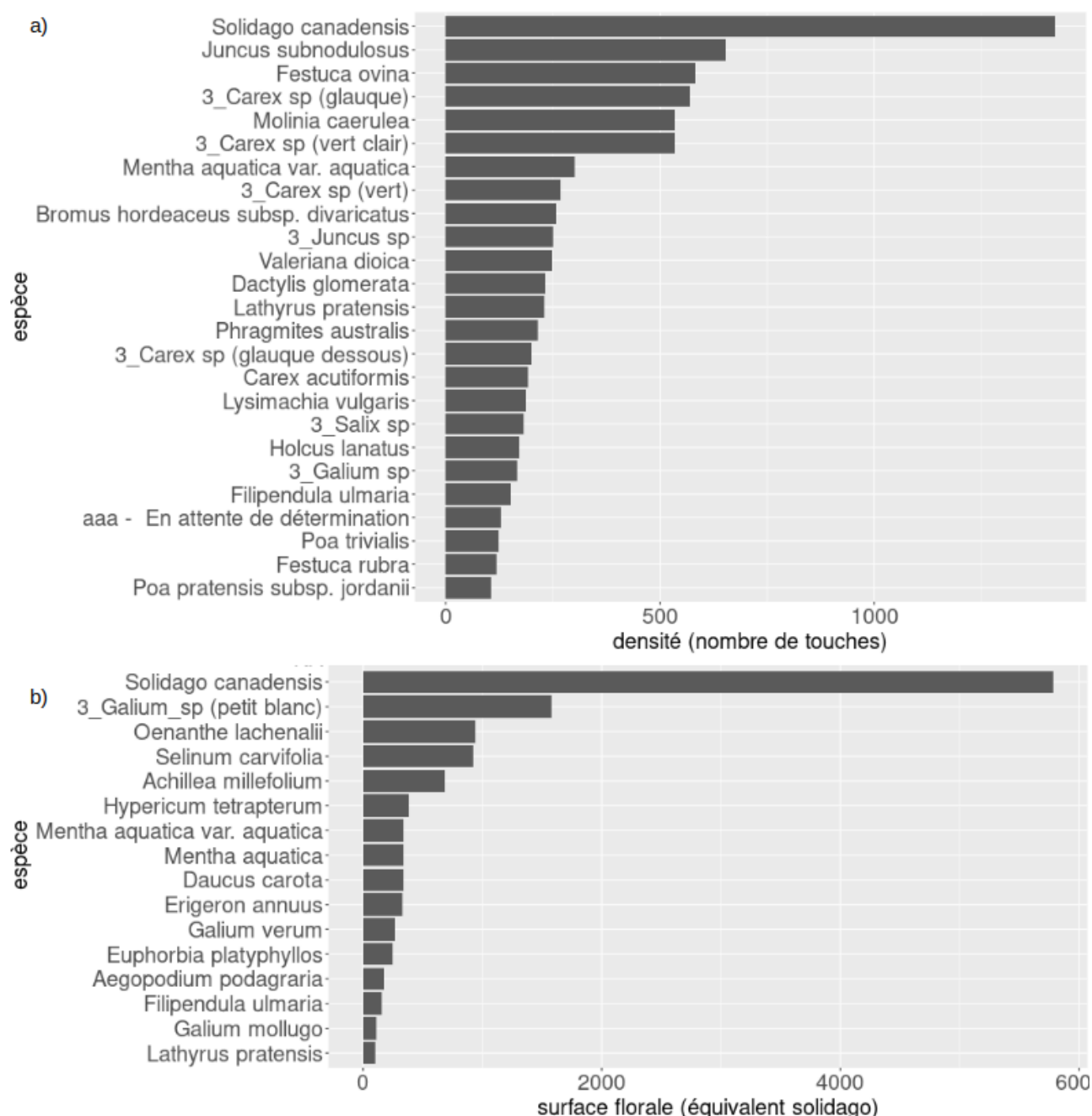


Figure 2.9 : Abondance des espèces ou morpho-espèces végétales les plus communes dans les quadrats végétation (a, espèces avec plus de 100 touches) et sur les transects pollinisateurs (b, espèces avec une surface florale de plus de 100 équivalent inflorescence de *S. canadensis*).

2.4.5 Réseau plantes-pollinisateurs

Nous avons observé un total de 16 315 interactions, dont 4 381 avant, et 11 934 pendant la floraison de *S. canadensis* (Figure 2.10). Sur toutes les interactions observées, nous avons réussi à capturer 3 914 insectes pour identification, et pu identifier 7 778 abeilles domestiques. Nous avons

observé des visites sur 69 des 93 espèces de fleurs présentes. Plus du tiers des visites (6216) ont été observées sur les fleurs de *S. canadensis*, alors qu'il n'était en fleurs que sur les trois à quatre dernières semaines de la saison de terrain (en fonction des prairies). Cela confirme la forte attractivité des fleurs de *S. canadensis* pour les insectes natifs. Cependant, la majorité des interactions avec *S. canadensis* étaient le fait des abeilles domestiques. On peut alors faire l'hypothèse que les individus visitant *S. canadensis* appartiennent à des espèces généralistes opportunistes.

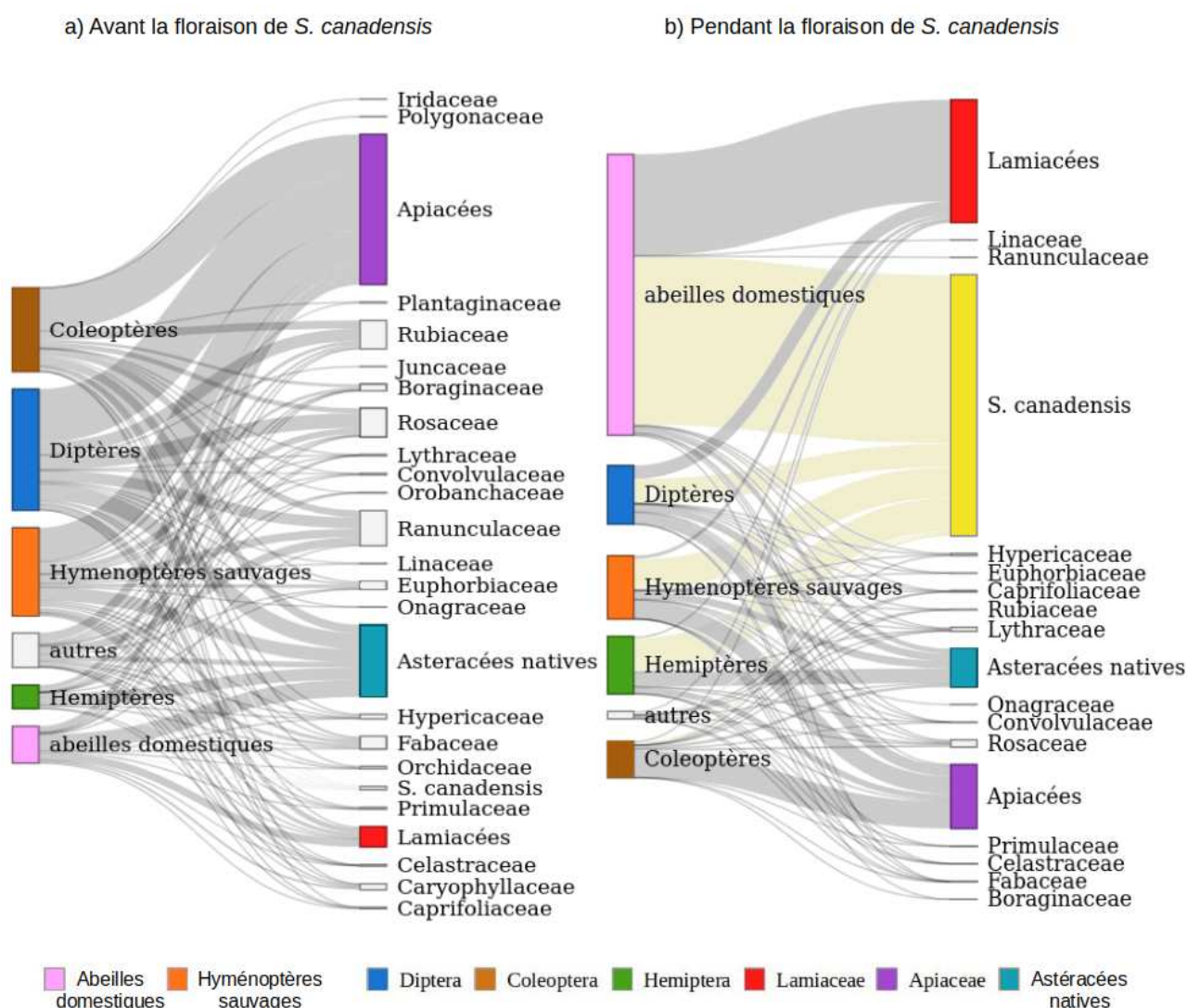


Figure 2.10 : Représentation du réseau plantes – pollinisateurs observé avant (a) et pendant (b) la floraison de *S. canadensis*.

Il convient de préciser que la précision taxonomique des observations n'est pas homogène : seuls les syrphes et les apidae ont été systématiquement attrapés et identifiés à l'espèce. Pour plus de la moitié des interactions relevées, le pollinisateur n'est identifié qu'à l'ordre. Or les

caractéristiques physiques et comportementales varient beaucoup à l'intérieur de chaque ordre. Trois niveaux de résolution taxonomique homogènes sont alors possibles : (1) étudier grossièrement toutes les interactions à l'échelle de l'ordre, (2) étudier en détail les deux groupes identifiés à l'espèce (apidae et syrphidae), (3) adopter une stratégie intermédiaire en créant des morpho-groupes basée sur des traits fonctionnels comme la taille des individus et le type de pièces buccales, mais il n'est alors pas possible de prendre en compte les interactions non attrapées. Une quatrième option consiste à considérer toutes les observations au niveau taxonomique le plus précis possible. C'est celle que nous avons choisie pour calculer une des métriques utilisées dans le Chapitre 5.

2.5 Un travail d'équipe

Tout ce travail n'aurait pas pu être réalisé sans un grand nombre de personnes qui m'ont prêté leur aide. Laure Galien (CR LECA), François Munoz (MC LiPhy), Marco Moretti, Sandra Lavorel (DR LECA) et Amélie Saillard (ITA LECA) ont participé à la conception du plan d'échantillonnage. Rémy Périn (ASTER) nous a aidé à choisir les prairies grâce à sa connaissance du terrain. Laure Galien, François Munoz, Sylvain Varona-y-Varona (Stagiaire M2), Marie-Pascale Colace (ITA LECA), Maëlle Cario (Stagiaire césure), Camille Grange (Stagiaire M1), Julien Renaud (ITA LECA), Maya Gueguen (ITA LECA) et Estelle Mesquida (Stagiaire L2) ont prêté leur aide, et souvent leur expertise botanique sur le terrain. Cindy Arnoldi (ITA LECA) et Lionel Bernard (ITA LECA) se sont chargés des analyses au CHN. Enfin, Aline Janeau (Stagiaire L3) et Enora Defrance (Stagiaire L3) ont participé au tri et à l'épingleage des insectes.

Chapitre 2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

Chapitre 3 : Designing sampling protocols for plant-pollinator interactions – timing, meteorology, flowering variations and failed captures matter

Conception des protocoles d'échantillonnage des interactions plantes-pollinisateurs – l'importance de relever les conditions temporelles et météorologiques, les ressources florales, et les captures ratées

Chapitre 3 – Designing sampling protocols for plant-pollinator interactions – timing, meteorology, flowering variations and failed captures matter

Résumé

Les interactions entre plantes et pollinisateurs sont des éléments clés du fonctionnement des écosystèmes et sont donc de plus en plus étudiées. Parmi toutes les approches utilisées pour estimer ces interactions, la capture de pollinisateurs en contact avec les organes reproducteurs des fleurs le long de transects est une méthode largement utilisée et reconnue. Cependant, les choix spécifiques d'échantillonnage peuvent fortement influencer les observations des visites d'insectes et biaiser les interprétations écologiques; et il n'existe pas de protocole standardisé. L'intensité de l'échantillonnage (nombre et longueur des transects) est un élément important de ces choix, mais ce n'est pas le seul.

Dans ce chapitre, nous avons étudié l'influence de trois autres facettes des choix de protocoles qui se présentent couramment lors de la conception de transects de pollinisation : (i) l'influence des conditions d'échantillonnage qui peuvent interagir avec les variables écologiques d'intérêt ou biaiser les observations, (ii) la mesure de la ressource florale disponible, et (iii) la gestion des insectes observés mais non capturés. Nous avons quantifié l'importance de ces trois choix de protocole en utilisant les données récoltées lors de 720 transects plantes-pollinisateurs dans des zones protégées.

Nos résultats démontrent la nécessité (i) de couvrir une large gamme de conditions temporelles et météorologiques pour chaque site, et (ii) de répéter l'évaluation de l'attractivité des parcelles pour les pollinisateurs (une covariable majeure, généralement simplement dérivée des enquêtes ponctuelles sur la végétation). En outre, nous démontrons que (iii) les captures d'insectes ratées ne doivent pas être écartées mais bien incorporées dans les analyses, sous peine de biaiser les analyses. Dans l'ensemble, cette recherche identifie trois choix clés dans la conception des transects et souligne leur influence sur notre compréhension des interactions plantes-pollinisateurs.

Chapitre 3 – Designing sampling protocols for plant-pollinator interactions – timing, meteorology,
flowering variations and failed captures matter



Designing sampling protocols for plant-pollinator interactions - timing, meteorology, flowering variations and failed captures matter

Marie Charlotte Grange ^a, François Munoz ^{a,b}, Marco Moretti ^c, Sylvain Varona-Y-Varona^a, Julien Renaud ^a, Marie-Pascale Colace^a, Maya Gueguen ^a and Laure Gallien ^a

^aLaboratoire d'Ecologie Alpine, UMR 5553 CNRS - Univ. Grenoble Alpes Grenoble, France; ^bLaboratoire Interdisciplinaire De Physique, UMR 5588 CNRS - Univ. Grenoble Alpes Grenoble, France; ^cBiodiversity and Conservation Biology, Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf, Switzerland

ABSTRACT

Plant-pollinator interactions are key components of ecosystem functioning and are therefore increasingly studied. Of all the approaches used to estimate these interactions, the capture of pollinators along transects is a widely used and recognized method. However, specific choices of sampling design can strongly influence observations of insect visits and bias ecological interpretations. Yet, there is no agreement on the best transect design. Sampling intensity (number and length of transects) is an important element of these choices, but not the only one. Here we investigate the influence of three other facets of protocol choices that commonly arise when designing pollination transects: (i) the influence of sampling conditions that may interact with ecological variables of interest or bias observations, (ii) the measurement of floral availability frequency, and (iii) the management of insects observed but not captured. We quantified the importance of these three protocol choices using a large dataset of 720 plant-pollinator transects in protected wet meadows in France. Our results demonstrate the need to (i) cover a wide range of temporal and meteorological conditions for each site, and (ii) repeat the assessment of plot attractiveness for pollinators (a major covariate, usually simply derived from one-off vegetation surveys). In addition, we show that (iii) for analyses of visitation density among insect groups, failed insect captures should not be discarded but incorporated into the analyses. Overall, this research identifies three key choices in transect design and highlights their influence in our understanding of plant-pollinator interactions.

ARTICLE HISTORY

Received 16 February 2021
Accepted 30 July 2021

KEYWORDS

Meteorological conditions; patch attractiveness; failed captures; pollination; insect sampling; flower visitation; transect; phenology

Introduction

Pollination is a key component of ecosystem functioning as it influences vegetation diversity and dynamics (Benadi et al. 2013; Lundgren et al. 2016) and is crucial for agricultural activities (Aizen et al. 2009; Reilly et al. 2020). It is highly sensitive to global changes because climate variations can induce phenological mismatches between plants and pollinators (Hegland et al. 2009), and land use modifications or biotic invasions can affect the availability of floral resources, pollinator communities, and pollinator behaviour (Morales and Traveset 2009). It is therefore crucial to understand the mechanisms underlying plant-pollinator interactions and their response to global changes. Doing so requires sampling and analysing pollination in a variety of environmental contexts. Two types of methods have been proposed to estimate pollinator visits to flowers (i.e. transects and fixed observation points), and transects of direct observations have been shown to provide the most cost-effective information on pollination networks (Gibson et al. 2011).

For each approach, the sampling design can strongly influence observations of plant-pollinator interactions. Sampling intensity (e.g. number and length of transects) for example, is typically reported in pollination networks studies (Hegland et al. 2010; Chacoff et al. 2012; Jéssica C.F.Falcão et al. 2016). However, a number of environmental factors can also influence observations, and neglecting them may generate biases that alter ecological interpretations. The date and time of each sampling event (as indicators of plant phenology and insect behaviour) as well as meteorological conditions are known to have a huge impact on the abundance and identity of observed visits (Bergman et al. 1996; CaraDonna et al. 2017; Goodwin et al. 2021). Some insects are more active at certain times of the day (e.g. Syrphidae are mostly observed in the morning or late in the day) and at certain times of the year (e.g. Coleoptera are active earlier in the year than Lepidoptera) (Duchenne et al. 2020). Variation in meteorological conditions affects some insect taxa more than others (e.g. Diptera are less tolerant to windy conditions than Hymenoptera). In

CONTACT Marie Charlotte Grange  mariegrange.p@gmail.com  Laboratoire d'Ecologie Alpine, Bat. Biologie D 2233 rue de la Piscine 38400 Saint Martin d'Hères FRANCE

 Supplemental data for this article can be accessed [here](#)

© 2021 Société botanique de France

addition, patch attractiveness, typically estimated by the area occupied by open flowers, has been shown to be an important predictor of pollination activity (Wood et al. 2015; Templ et al. 2019), but how frequently this factor should be recorded within the season remains unevaluated (e.g. during each transect vs. once per season). Another common concern in the field is how to handle observed visits when the insect has escaped and can only be identified at the order level. This is particularly important when the study involves several groups of insects with different escape strategies (e.g. falling down, flying away quickly, burying themselves into the flower).

In practice, time and cost constraints determine protocol choices. These constraints typically impact the effort invested in repeating the sampling at different hours and days, but also under various meteorological conditions, estimating the attractiveness of plots by frequent measurements of flower area (counting flowers can sometimes take longer than running a transect), or tracking failed insect captures. However, typical research questions generally aim to identify the ecological variables that determine plant-pollinator interactions, regardless of specific protocol choices. Yet, there has been no assessment of the statistical noise or bias that may result from these sometimes-overlooked choices, and how they may propagate into ecological interpretations.

Here we investigate the influence of protocol choices using a large dataset from an intensive survey of insect visits in wet meadows within two protected areas in the French Alps. We addressed three key questions that commonly arise when designing pollination transects: (1) To what extent can the timing and meteorological conditions of sampling events blur the effects of the ecological drivers of interest? (2) How frequently should flower resources be recorded in each transect (once per season vs. before each transect observation)? (3) Is it important to keep track of visits when the insect escapes and is not identified?

Materials & methods

Study system

We surveyed the composition of plants and insects along a gradient of *Solidago canadensis* L. density in two protected areas of the French Alps (Figure S1). *Solidago canadensis* (Asteraceae) was introduced in Europe from North America as an ornamental species, was first observed as naturalized during the 1900s, and has become one of the most invasive plants in European and Asian wetlands (Weber 1998; Morón et al. 2009). *Solidago canadensis* can affect both: (i) native vegetation (in terms of composition, phenology, and resource allocation) and (ii) insect behaviour

(it attracts insects through a high pollen and nectar production during flowering). We thus expected a negative effect of *S. canadensis* on insect visits before and during its flowering period through a reduction in native floral resources (or at least their visibility), and an attraction of insects to this resource at the expense of native flora pollination. We selected six wet meadows with a homogeneous management regime and vegetation type. Each of them presented a broad variation in *S. canadensis* density (0–117 stems per m²) defined as our focal ecological gradient of interest. We laid two to four 100 m² plots per meadow (depending on the meadow size) along this invasion gradient (Figure S1).

Transect design and sampling

We visited each plot 12–13 times from mid-May to mid-August, and three observers simultaneously recorded insects visits to flowers across three parallel 10 m x 2 m transects. We sampled only when meteorological conditions were favourable (temperature above 15°C, wind below 13 km/h, and cloud coverage below 70%). Observers walked the transects in a 10-minute round trip and captured all insects in contact with the stamens of entomophilous species (timekeeping was interrupted during insect captures; building on the two methods presented by Gibson et al. 2011). We captured all insects, regardless of taxonomic groups, as there is growing evidence that pollination is performed by other taxa than just Apidae and Syrphidae (Ssymank et al. 2008; Orford et al. 2015). We made an exception by counting without capturing western honeybees (*Apis mellifera*), which were easily recognized and too abundant to be all captured in some plots. All insects we observed but failed to capture were described by their taxonomic group (western honeybee, wild Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Hemiptera, Orthoptera, or Lepidoptera) or recorded as “other” if the identification was not possible. We kept track of which plant species were visited by each captured or recorded insect.

Before each sampling event on a transect, we estimated the attractiveness of the transect via the area occupied by open inflorescences. We counted the number of open inflorescences for each plant species and multiplied it by a visual estimate of its area (Table S1). We then obtained an estimate of the total area of native flowers and the area of invader flowers. We also recorded the time (*hour*, corrected for variations in day length and centred on 12:00) and day (*day*) of the sampling event to account for differences in species phenology and behaviour across time (CaraDonna et al. 2017). Finally, we measured meteorological conditions: *temperature*, wind speed (*wind*), and cloud cover (*cloud*). All these variables were correlated at less than 48%.

Statistical analyses

We examined the relative contribution of ecological drivers of interest, and sampling conditions (meteorological conditions, sampling *day* and *hour*), when explaining pollination activity. In this study, we estimated pollination activity by the number of insect visits per unit of native flowers area (called *visitation density*).

We expected that different taxonomic groups would respond differently to *S. canadensis* density. Therefore, we performed all analyses on the entire dataset (all observations) but also on eight subsets of that dataset. Each subset corresponded to either (i) visits provided by one of the insect groups that were the most abundant in our study area (honeybees, wild Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, and Hemiptera), or (ii) visits received by one of the three dominant entomophilous native plant families (native Asteraceae, Apiaceae, and Lamiaceae). We analysed these measures of visitation density independently at two time periods: (i) before *S. canadensis* flowering, when the invader mostly impacts visitation density through competition with native plants that can impact plant community composition, flower production, and visibility (Fenesi et al. 2015), and (ii) during *S. canadensis* flowering, when the invader additionally provides insects with important floral resources that can lead to changes in insect community composition and behaviour (Sun et al. 2013).

We expected *visitation density* to be determined by three ecological drivers of interest and the corresponding variables of interest: (1) the invasion gradient decomposed into the density of *S. canadensis* (*invader density*) and the area occupied by its flowers (*invader flowers area*), (2) the availability of native floral resources (*native flowers area*), and (3) the local specificities of each meadow in terms of soil, and surrounding landscape configuration (*meadow ID*). In this regard, meadow ID is treated as a fixed effect and not a random effect in this model. In addition, *visitation density* could be influenced by other ecological factors linked to sampling conditions, which may blur the effect of the drivers of interest: (4) within-day (*hour*) and day-to-day (*day*) phenological variations for plants and insects, and (5) meteorological conditions during observation (*temperature*, *wind*, *cloud*).

Phenology and meteorology

To quantify the relative importance of phenology and meteorological conditions versus ecological drivers of interest on *visitation density*, we used boosted regression trees algorithms (BRT; Elith et al. 2008). A BRT is a recognized form of machine learning technique that assembles (via boosting) multiple small regression trees into a powerful predictive model and has the advantage of allowing for flexible response shapes

and interactions among many predictors without losing too many degrees of freedom due to internal regularization. Models were built to predict pollinator *visitation density* from nine explanatory variables including four ecological drivers of interest: *invader density*, *invader flowers area*, *native flowers area*, *meadow ID*, and five sampling condition variables: *day*, *hour*, *temperature*, *wind* and *cloud*. We performed a BRT for nine measures of *visitation density* (all visits, visits per insect type, and per plant family) before and during *S. canadensis* flowering. The results of these 18 models are the “reference regressions” for all subsequent analyses, as they correspond to the most accurate analysis possible with our dataset. For each of these models, we estimated their global goodness-of-fit (model R^2) and the relative contribution of each variable (hereafter contribution).

Frequency of flowers area measurement

To test whether the frequency of floral area measurement affected the accuracy of the analyses, we artificially deteriorated our dataset by redefining the *native flowers area* of each plot as its value measured at mid-period (respectively late June and early August). We obtained a novel dataset that corresponds to the one we would have had if we had measured flower area only once per period.

We expected the number of visits received per flower area to be highly sensitive to the patch attractiveness (estimated by *native flowers area*). However, quantifying this area at each sampling event is time consuming, and doing so only once per period shortens the protocols considerably. The response variable, *visitation density* was also modified as it is measured per unit of *native flowers area*. We then performed the 18 regressions on this new dataset and compared the R^2 and the contribution of the ecological drivers of interest obtained with those of the reference regressions.

Influence of observed but non-captured visits

The number of insects observed but escaped varies among observers and may be related to *visitation density* because the more insects in the observed area, the more difficult it is to catch them all. To quantify this potential bias on the results, we excluded the uncaptured visits from our dataset and performed the 18 regressions on this new dataset. We then compared the model R^2 and the contribution of the ecological drivers of interest obtained with those of the reference regressions.

All statistical analyses were performed in R v.3.6.3 (R Core Team 2020) with the packages *gbm* to run the models and *dismo* to determine the number of trees to include in the models (Brandon Greenwell et al. 2020; Hijmans et al. 2020).

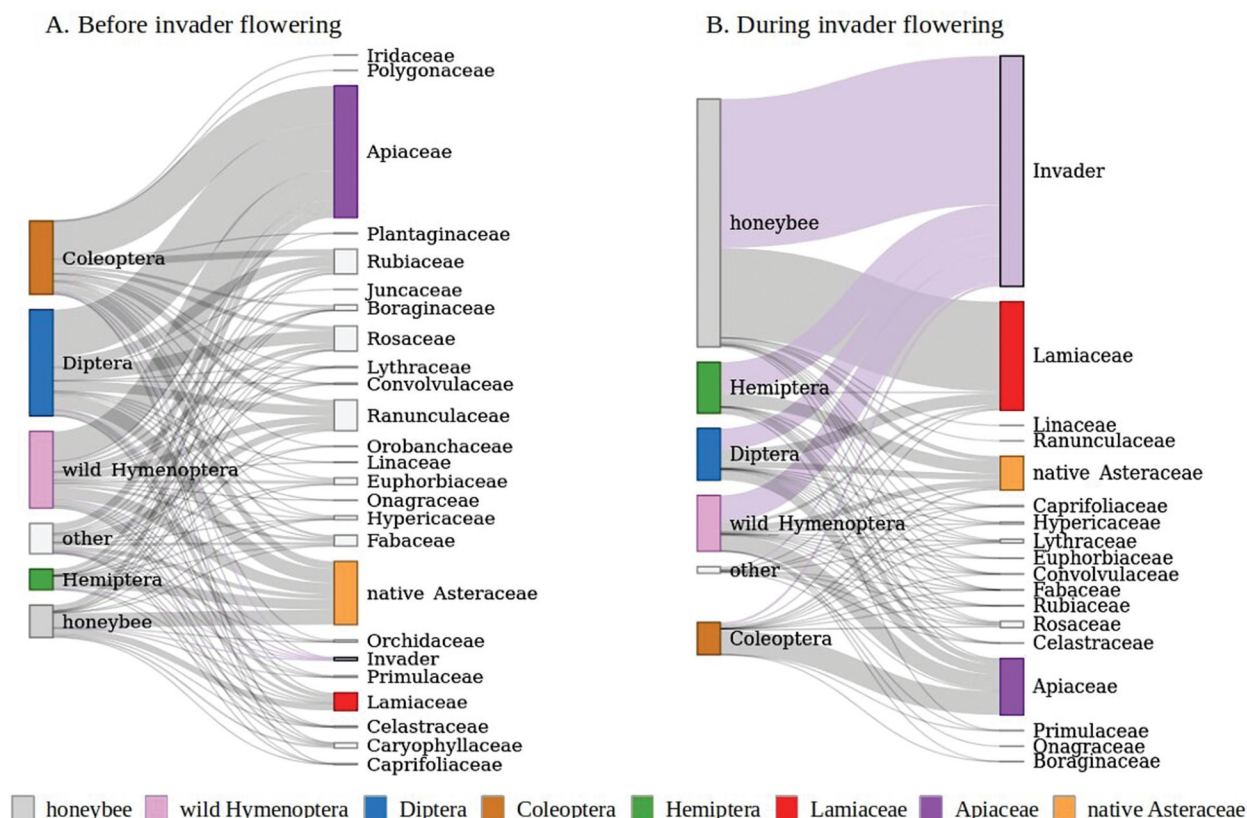


Figure 1. Representation of the relative number of insects captured per plant family before (A) and during (B) invader flowering. Insect species are grouped by taxonomic order (and separating honeybees), and plant species by family (with an extra group for the invasive species). The size of the boxes represents the number of visits either given by each pollinator group, or received by each plant family.

Results

Overall, we recorded 11,132 insect visits to the 69 native plant species flowering during our study and 6,214 visits to the invader (*S. canadensis*), distributed across 720 transects (60 transects visited 10–13 times each). Apart from visits to the invader (not included in the analyses), most insect visits (79%) were to three native plant families: Apiaceae (29%), Lamiaceae (28%), and Asteraceae other than *S. canadensis* (23%). Each plant family attracted different types of insects: Lamiaceae were mostly visited by honeybees (80% of visits on Lamiaceae). Apiaceae were mostly visited by Coleoptera (35% of visits on Apiaceae), wild Hymenoptera (25%), and Diptera (17%), and native Asteraceae were visited equally by all insect groups. Each insect group showed specific preferences: honeybees (28% of all visits) mainly visited Lamiaceae (81% of honeybee visits), Coleoptera (17% of all visits) primarily visited Apiaceae (59% of Coleoptera visits), while Diptera (25% of all visits) and wild Hymenoptera (22% of all visits) more evenly visited the different plant families (Figure 1).

Phenology and meteorology

The goodness of fit (R^2) of the 18 models ranged from 39% to 81%, except for visits of Diptera before invader flowering (16%; Figure 2A). The ecological variables of

interest contributed more to the model (53–91%) than sampling *day*, *hour* and meteorological variables during invader flowering, but we found the opposite before invader flowering for Lamiaceae and insect groups other than Diptera (Figure 2B, D). The contribution of variables was similar across taxonomic groups and periods when considering all visits or visits per insect group but varied greatly between plant families within and between periods (Figure 2B, D). *Native flowers area* was the variable that best explained visitation density in all models (19–46% of the explained variance), except for Lamiaceae, Hemiptera, and honeybees before invader flowering, and plant families during invader flowering. *Meadow ID* was the strongest predictor of visits per plant family during invader flowering (42–67% contribution) and contributed up to 27% in other models. *Invader density* contributed substantially in models for native Asteraceae (24–32%; the invader group) but only up to 13% in other models. *Invader flowers area* contributed less than 15% in all models.

Day and *hour* of sampling largely contributed to most models (17–41%), except for native Asteraceae and Lamiaceae during invader flowering (3–0%). *Temperature* had a moderate contribution to most models (8–16%; except for Diptera before invader flowering and plant family models). *Wind* and *cloud* contributed less than 8% in all models (Table S2). However, these



Figure 2. Model performance and variable contribution for the 18 reference models. Model performance is quantified by its proportion of variance explained: R^2 (A & C), and variable relative contribution distinguishes between the ecological variables of interest (B & D, green gradient) vs. the variables linked to protocol choices (B & D, brown gradient).

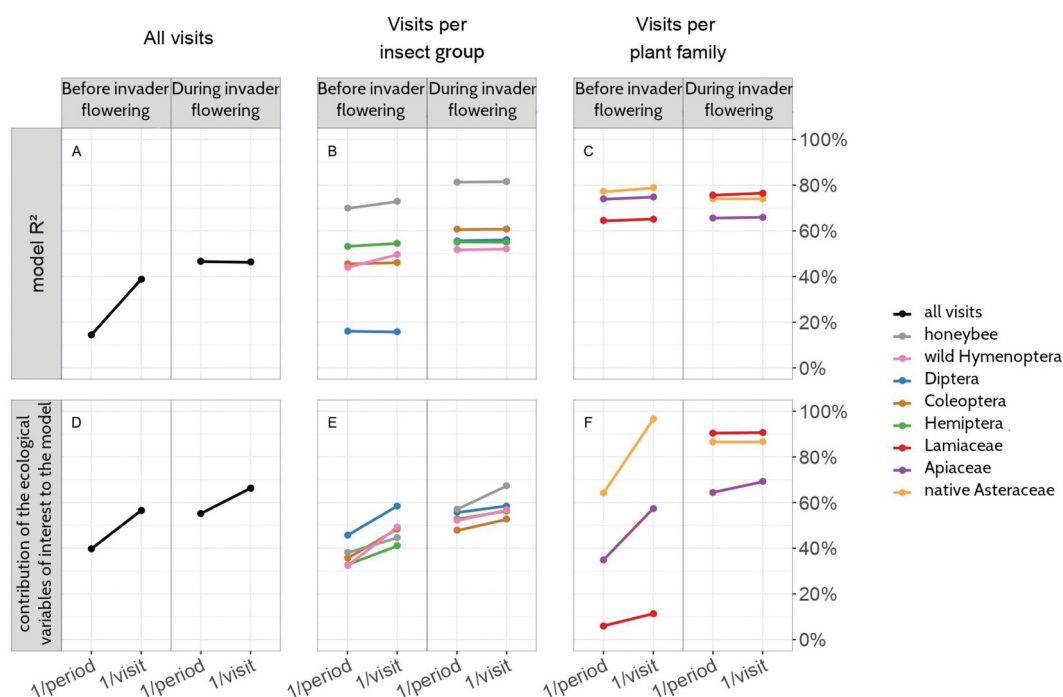


Figure 3. Impact of the frequency of flower area measurement (once per period or once per sampling event) on the model performance (R^2 ; A-C), and on the contribution of the ecological variables of interest (D-F), before and during invader flowering for all groups (A & D), per insect group (B & E), and per plant families (C & F).

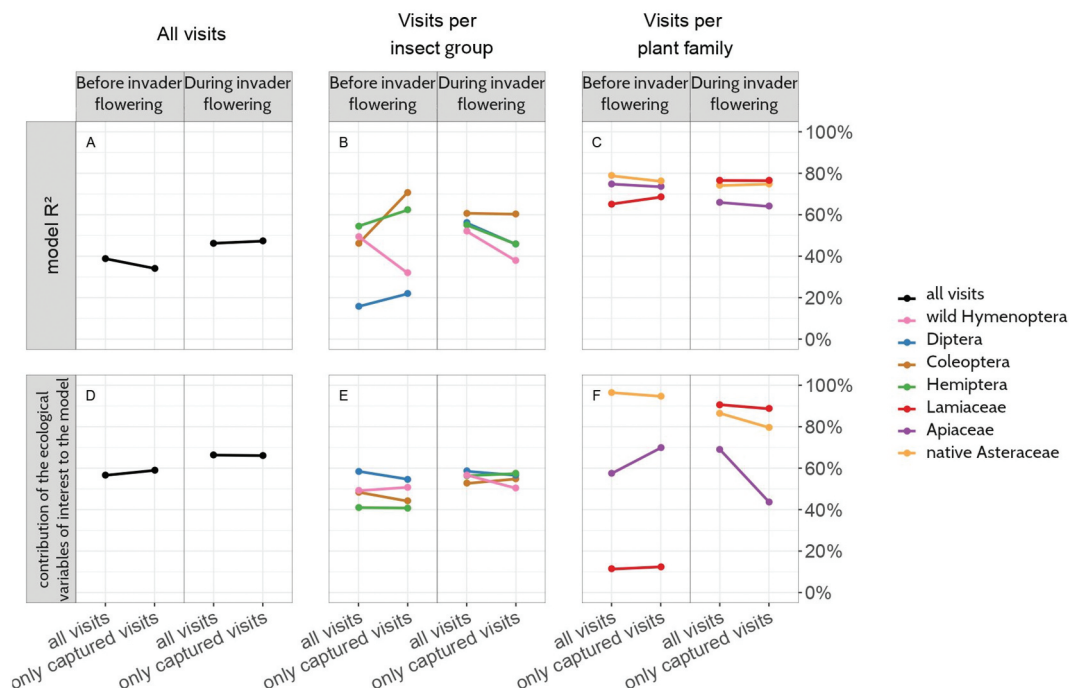


Figure 4. Impact of ignoring observed but non-captured visits on model performance (R^2 ; A-C), and on the accumulated contribution of the ecological variables of interest (D-F). The results are presented before and during invader flowering for all groups (A & D), per insect group (B & E), and per plant families (C & F).

three weather variables all together contributed significantly to most models (14-25%, except for Diptera before invader flowering and plant family models).

Frequency of floral area measurement

The frequency with which flowers area was measured only marginally affected the models in terms of overall performance: reducing this frequency from once per visit to once per flowering period led to a maximum 5% decrease in R^2 , except when considering all groups before invader flowering (24% decrease in R^2) (Figure 3). However, the total contribution of the ecological variables of interest (*native flowers area*, *invader flowers area*, *invader density*, and *meadow ID*) was largely reduced before invader flowering (5-32% decrease) and during invader flowering (0-11% decrease).

Influence of observed but non-captured visits

Including observed but uncaptured visits in the analysis had only marginal effects when considering all species together or honeybees (Figure 4A, D). However, in the insect order-specific analyses, considering all visits - compared to just captured ones - strongly influenced model performance. These effects varied across groups, but considering all visits generally decreased model fit before invader flowering and increased it during invader flowering (5-24%; Figure 4B). Plant family-specific analyses showed that accounting for all visits

only marginally influenced both model performance (less than 3% decrease in R^2) and contribution of ecological variables of interest, except when considering Apiaceae (12% decrease in contribution before invader flowering and 25% increase during invader flowering; Figure 4C, F).

Discussion

Our results show that, in general, *visitation density* was strongly influenced by the ecological variables of interest (primarily native and invader flowers areas), as well as by phenology, and meteorological variables. The contribution of these different variables was consistent among insect groups but varied greatly among plant groups. We also showed that, depending on the taxonomic group of interest, the models could be greatly improved using high-quality measures of patch attractiveness (i.e. high frequency of floral area measurement) and including escaped insects in the dataset.

Phenology and meteorology need to be accounted for in protocols

With the complete dataset (all captured and uncaptured interactions, flower area measured at each sampling event), pollinator visitation density was well predicted by all predictors both before and during invader flowering. The ecological variables of interest, especially the *native flowers area* in the transect,

explained most of insect visitation density. This variable is a component of the patch attractiveness (Conner and Rush 1996; Lázaro and Totland 2010) and is thus expected to influence insect visits (Templ et al. 2019). Apart from the ecological variables of interest, sampling conditions in terms of phenology (both *day* and *hour*) and meteorological conditions (especially *temperature*) also strongly influenced *visitation density* before and during invader flowering as found by Høye and Forchhammer (2008) regarding high-arctic arthropods and Goodwin et al. (2021) regarding Australian Alpine flower visitors.

Results differed across insect groups and plant families. *Visitation density* was better explained for smaller taxonomic units (i.e. a single insect order or plant family), than when considering all visits, except for Diptera. This result supports the hypothesis that insect foraging behavior is generally more similar within than across orders (Romero et al. 2011). In addition, the relative contribution of phenological and meteorological variables remained high but differed widely among taxonomic groups. Compared to the global models, the contribution of sampling time and meteorological variables increased for most insect orders but decreased for most plant families (except for Lamiaceae before invader flowering). This result may be explained by the strong influence of sampling time and meteorological conditions on insect foraging behaviours (relative to plants), and the wide range of pollinators interacting with a given plant family. This result highlights the fact that both sampling time (*hour* and *day*) and meteorological conditions (especially *temperature*) can be important to consider when designing the transect protocol (Goodwin et al. 2021). This is even more important as different insect groups and species within those groups may respond differently to the sampling time and meteorological conditions (Vicens and Bosch 2000; Güler and DiKmen 2013). To do so, transects should be repeated several times during the sampling season, at different times of the day, with a wide range of meteorological conditions (under conditions suitable for insects to fly). We found only marginal effects of *wind* and *cloud*, but this may be due to the relatively moderate range of conditions encountered during sampling (e.g. up to 70% cloud cover, and 13 km/h wind).

Floral areas should be frequently assessed

Estimating the amount of floral resources per plant family prior to a sampling event is crucial because it provides information on both the density of insect visits per flower unit and the attractiveness of the site for prospecting pollinators. However, this is a tedious task, and it is therefore relevant to ask whether reducing the number of assessments of this resource

affects the quality of this information. Here we showed that reducing the number of floral surveys from once per sampling event to once per sampling period can affect both the performance of the models (up to 24% reduction in R^2 when considering all groups before the invader flowering), and the relative contribution of the ecological variables of interest (up to 32% reduction). We observed that the contribution of these ecological predictors decreases (largest effect for native Asteraceae and Lamiaceae before invader flowering), while the goodness of fit of the model remains unchanged (except when considering all groups). This suggests that the influence of sampling conditions can increase and bias our understanding of *visitation density* drivers, especially when these variables are not described with sufficient precision. The attractiveness of specific flower types is known to be influenced by surrounding floral resources (Morales and Traveset 2009) which vary greatly over time (mostly before invader flowering). This result draws attention to the importance of floral surveys, and especially their frequency during the sampling period.

Non-captured visits mostly influence analyses at insect order level

It is impossible to achieve a 100% score when capturing insects on flowers. Many insects have escape strategies that make them difficult to capture: they drop like stones, fly away, sink into the flower, etc. But the question of whether ignoring these uncaptured visits strongly biases the results has remained largely unexplored. Here we show, in the context of our case study, that ignoring uncaptured visits has a very moderate effect when considering either the full set of species, or the plant family level analysis. However, when analysing visitation density for specific insect orders, uncaptured insects can influence model performance up to 20% (positively or negatively, depending on the insect group and period). This result is consistent with the fact that escape strategies can be shared by species belonging to the same insect order. Reassuringly, for all visits, the influence of uncaptured visits remains marginal. This result should be applied to other case studies with caution, as inevitably the proportion of failed captures will differ across: (i) observers depending on their ability to anticipate the escape strategies, and (ii) studies depending on the insect species pools, abundance and escape strategies.

Conclusion

When studying the impact of protocols on pollination networks characterization, most studies focus on sampling intensity and transect design. Our results

highlight the need to (i) cover wide ranges of temporal and meteorological conditions for each site, and (ii) repeat the assessment of patch attractiveness to pollinators (a major covariate, usually derived from once-off vegetation surveys). In addition, we show that (iii) for analyses of visitation density across insect groups, failed insect captures should not be overlooked. We hope that this research, on three key choices and how they can influence our understanding of plant-pollinator interactions, will pave the way for further investigations of how protocol choices influence our understanding of ecological processes, in other ecosystems and sampling approaches.

Acknowledgments

We thank D. Lopez-Pinot, C. Birck, R. Perin, B. Bal, and C. Dubosson from ASTER for their help in choosing the study sites and giving us access to them. We are grateful to M. Cario, C. Grange, E. Mesquida, C. Tournier, S. Weil, C. Martinez, F.C. Boucher, and F. Dommange for their joyful help in the field. Finally, we thank D. Inouye and another anonymous reviewer for their helpful comments that helped improving the manuscript.

Data availability statement

Raw data and derived data supporting the findings of this study are available from the corresponding author MCG on request.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the author(s).

Funding

This research was funded through: the 2017–2018 Belmont Forum and BiodivERsA joint call for research proposals, under the BiodivScen ERA-Net COFUND programme, and with the funding organisation: the French National Research Agency (ANR-18-EBI4000106); the French National Research Agency in the framework of the “Investissements d’avenir” program (ANR-15-IDEX-02); the DIPEE Grenoble-Chambery and the FREE-Alpes Federation (FR n°2001-CNRS); and the CNRS-INEE with the PEPS ECOMOB 2019 program

ORCID

Marie Charlotte Grange  <http://orcid.org/0000-0003-1900-0126>

François Munoz  <http://orcid.org/0000-0001-8776-4705>

Marco Moretti  <http://orcid.org/0000-0002-5845-3198>

Julien Renaud  <http://orcid.org/0000-0001-5991-4657>

Maya Gueguen  <http://orcid.org/0000-0002-1045-2997>

Laure Gallien  <http://orcid.org/0000-0003-4882-1580>

Author contributions

MCG, LG and FM conceived the study. All authors contributed to the field work. JR created the database, MCG performed the statistical analyses, and MG helped with the figures. MCG wrote the first draft of the manuscript, which was significantly improved by all authors.

References

- Aizen, MA, LA Garibaldi, SA Cunningham, AM Klein. 2009. How much does agriculture depend on pollinators? Lessons from long-term trends in crop production. *Ann Bot.* 103(9):1579–1588. doi:10.1093/aob/mcp076.
- Benadi, G, N Blüthgen, T Hovestadt, H-J Poethke. 2013. When can plant-pollinator interactions promote plant diversity? *Am Nat.* 182(2):131–146. doi:10.1086/670942.
- Bergman, P, U Molau, B Holmgren. 1996. Micrometeorological impacts on insect activity and plant reproductive success in an alpine environment, Swedish Lapland. *Arct Alp Res.* 28(2):196–202. doi:10.1080/00040851.1996.12003166.
- CaraDonna, PJ, WK Petry, RM Brennan, JL Cunningham, JL Bronstein, NM Waser, NJ Sanders. 2017. Interaction rewiring and the rapid turnover of plant-pollinator networks. *Ecol Lett.* 20(3):385–394. doi:10.1111/ele.12740.
- Chacoff, NP, DP Vázquez, SB Lomáscolo, EL Stevani, J Dorado, B Padrón. 2012. Evaluating sampling completeness in a desert plant-pollinator network. *J Anim Ecol.* 81(1):190–200. doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01883.x.
- Conner, JK, S Rush. 1996. Effects of flower size and number on pollinator visitation to wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia.* 105(4):509–516. doi:10.1007/BF00330014.
- Duchenne, F, E Thébault, D Michez, M Elias, M Drake, M Persson, JS Rousseau-Piot, M Pollet, P Vanormelingen, C Fontaine. 2020. Phenological shifts alter the seasonal structure of pollinator assemblages in Europe. *Nat Ecol Evol.* 4(1):115–121. doi:10.1038/s41559-019-1062-4.
- Elith, J, JR Leathwick, T Hastie. 2008. A working guide to boosted regression trees. *J Anim Ecol.* 77(4):802–813. doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01390.x.
- Fenesi, A, CI Vágási, M Beldean, R Földesi, K L-p, JT Shapiro, E Török, A Kovács-Hostyánszki. 2015. *Solidago canadensis* impacts on native plant and pollinator communities in different-aged old fields. *Basic Appl Ecol.* 16(4):335–346. doi:10.1016/j.baae.2015.03.003.
- Gibson, RH, B Knott, T Eberlein, J Memmott. 2011. Sampling method influences the structure of plant-pollinator networks. *Oikos.* 120(6):822–831. doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18927.x.
- Goodwin, EK, R Rader, F Encinas-Viso, ME Saunders. 2021. Weather conditions affect the visitation frequency, richness and detectability of insect flower visitors in the Australian alpine zone. *Environ Entomol.* 50(2):348–358. doi:10.1093/ee/nvaa180.
- Greenwell, B, B Boehmke, J Cunningham, GBM Developers. 2020. gbm: generalized boosted regression models [Internet]. [place unknown]. <https://CRAN.R-project.org/package=gbm>
- Güler, Y, F DiKmen. 2013. Potential bee pollinators of sweet cherry in inclement weather conditions. *J Entomol Res Soc.* 15:12.

- Hegland, SJ, J Dunne, A Nielsen, J Memmott. 2010. How to monitor ecological communities cost-efficiently: the example of plant–pollinator networks. *Biol Conserv.* 143 (9):2092–2101. doi:10.1016/j.biocon.2010.05.018.
- Hegland, SJ, A Nielsen, A Lázaro, TØ Bjerknes A-L. 2009. How does climate warming affect plant–pollinator interactions? *Ecol Lett.* 12(2):184–195. doi:10.1111/j.1461-0248.2008.01269.x.
- Hijmans, RJ, S Phillips, J Leathwick, J Elith 2020. dismo: species Distribution Modeling. <https://CRAN.R-project.org/package=dismo>
- Høye, TT, MC Forchhammer. 2008. The influence of weather conditions on the activity of high-arctic arthropods inferred from long-term observations. *BMC Ecol.* 8 (1):8. doi:10.1186/1472-6785-8-8.
- Jéssica C.F. Falcão, W Dáttilo, V Rico-Gray. 2016. Sampling effort differences can lead to biased conclusions on the architecture of ant–plant interaction networks. *Ecol Complex.* 25:44–52. doi:10.1016/j.ecocom.2016.01.001
- Lázaro, A, Ø Totland. 2010. Local floral composition and the behaviour of pollinators: attraction to and foraging within experimental patches. *Ecol Entomol.* 35 (5):652–661. doi:10.1111/j.1365-2311.2010.01223.x.
- Lundgren, R, T Ø, A Lázaro. 2016. Experimental simulation of pollinator decline causes community-wide reductions in seedling diversity and abundance. *Ecology.* 97 (6):1420–1430. doi:10.1890/15-0787.1.
- Morales, CL, A Traveset. 2009. A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecol Lett.* 12 (7):716–728. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01319.x.
- Moroñ, D, M Lenda, P Skórka, H Szentgyörgyi, J Settele, M Woyciechowski. 2009. Wild pollinator communities are negatively affected by invasion of alien goldenrods in grassland landscapes. *Biol Conserv.* 142(7):1322–1332. doi:10.1016/j.biocon.2008.12.036.
- Orford, KA, IP Vaughan, J Memmott. 2015. The forgotten flies: the importance of non-syrphid Diptera as pollinators. *Proc R Soc B Biol Sci.* 282(1805):20142934. doi:10.1098/rspb.2014.2934.
- R Core Team. 2020. R: a language and environment for statistical computing. Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Reilly, JR, DR Artz, D Biddinger, K Bobiwash, NK Boyle, C Brittain, J Brokaw, JW Campbell, J Daniels, E Elle, et al. 2020. Crop production in the USA is frequently limited by a lack of pollinators. *Proc R Soc B Biol Sci.* 287 (1931):20200922. doi:10.1098/rspb.2020.0922.
- Romero, GQ, PAP Antiqueira, J Koricheva. 2011. A meta-analysis of predation risk effects on pollinator behaviour. *PLOS ONE.* 6(6):e20689. doi:10.1371/journal.pone.0020689.
- Ssymank, A, CA Kearns, T Pape, FC Thompson. 2008. Pollinating flies (Diptera): a major contribution to plant diversity and agricultural production. *Biodiversity.* 9(1–2):86–89. doi:10.1080/1488386.2008.9712892.
- Sun, S-G, BR Montgomery, B Li. 2013. Contrasting effects of plant invasion on pollination of two native species with similar morphologies. *Biol Invasions.* 15(10):2165–2177. doi:10.1007/s10530-013-0440-0.
- Templ, B, E Mózes, M Templ, R Földesi, S Á, A Báldi, A Kovács-Hostyánszki. 2019. Habitat-dependency of transect walk and pan trap methods for bee sampling in farmlands. *J Apic Sci.* 63(1):93–115. doi:10.2478/jas-2019-0014.
- Vicens, N, J Bosch. 2000. Weather-dependent pollinator activity in an apple orchard, with special reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: megachilidae and Apidae). *Environ Entomol.* 29(3):413–420. doi:10.1603/0046-225X-29.3.413.
- Weber, E. 1998. The dynamics of plant invasions: a case study of three exotic goldenrod species (*Solidago* L.) in Europe. *J Biogeogr.* 25(1):147–154. doi:10.1046/j.1365-2699.1998.251119.x.
- Wood, TJ, JM Holland, D Goulson. 2015. A comparison of techniques for assessing farmland bumblebee populations. *Oecologia.* 177(4):1093–1102. doi:10.1007/s00442-015-3255-0.

Chapitre 4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

Chapitre 4 : Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

**Eviter, tolérer ou échapper ?
Les réponses de la végétation native lors
d'une invasion varient entre groupes
fonctionnels**

Chapitre 4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

Résumé

Les invasions biologiques constituent l'une des plus grandes menaces pour la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Cependant, les contraintes imposées par les envahisseurs aux organismes natifs (e.g., la concurrence accrue pour les ressources, la perturbation des interactions mutualistes) et la réponse associée de ces organismes, restent mal comprises. Les espèces natives peuvent survivre à une invasion grâce à de multiples stratégies de résistance (évitement, tolérance ou échappement), mais l'importance relative de chaque stratégie et la façon dont elles varient selon les groupes fonctionnels ont été peu explorées. Pourtant, ces informations sont essentielles pour comprendre et prévoir les conséquences écologiques des invasions.

Dans cette étude, nous avons examiné les stratégies de résistance des forbes et des graminoides indigènes face à l'invasion de *S. canadensis* - l'une des plantes les plus invasives les plus présentes dans les prairies humides eurasiennes. Tout d'abord, nous avons caractérisé les impacts généraux de la densité des envahisseurs sur la productivité et la diversité des plantes indigènes. Puis, nous avons étudié les contraintes spécifiques liées à l'invasion (compétition pour la lumière, les nutriments et les champignons mycorhiziens), et les stratégies de résistance associées des espèces indigènes.

Nos résultats montrent que *S. canadensis* a différents impacts négatifs sur la productivité et la diversité de la végétation native - selon les groupes fonctionnels - en raison d'une compétition accrue pour la lumière, les nutriments du sol et les interactions mycorhiziennes. Les espèces natives résistent à ces contraintes par une variété de stratégies non exclusives. La concurrence accrue pour la lumière est partiellement (i) évitée (hautes forbes et graminoides) ou (ii) tolérée (petites graminoides résistantes à l'ombre). Les effets (iii) des composés allélopathiques, ainsi que (iv) la compétition accrue pour les nutriments sont évités par certaines forbes (fort taux d'infection mycorhizienne). Enfin, certains graminoides et forbes (v) semblent échapper à toutes les contraintes en terminant leur cycle tôt dans la saison.

Nos résultats soulignent la diversité des stratégies (évitement, tolérance, échappement) par lesquelles différents groupes fonctionnels peuvent répondre aux contraintes imposées par l'invasion. Ils suggèrent que pour améliorer la compréhension des mécanismes sous-jacents à l'invasion, la

Chapitre 4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

réponse de la communauté native devrait être décomposée en stratégies spécifiques aux groupes fonctionnels.



Avoid, tolerate, or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

Marie Charlotte Grange · François Munoz · Marco Moretti ·
Sylvain Varona-Y-Varona · Julien Renaud · Marie-Pascale Colace ·
Maya Gueguen · Cindy Arnoldi · Lionel Bernard · Laure Gallien

Received: 7 March 2022 / Accepted: 8 December 2022

© The Author(s), under exclusive licence to Springer Nature Switzerland AG 2022

Abstract Biological invasions are one of the greatest threats to biodiversity and ecosystem functioning. However, the constraints imposed by the invaders on native organisms and their associated response, remain poorly understood. Native species can survive invasion through multiple resistance strategies (avoidance, tolerance, or escape), but the relative importance of each strategy and how they vary among functional groups have been little explored. In this study, we examined the resistance strategies of native forbs and graminoids facing invasion by *Solidago canadensis*. First, we characterized the general impacts of invader density on native plant biomass production and diversity. Then, we investigated specific constraints linked to the invasion (competition for light,

nutrients and mycorrhizal fungi), and the associated resistance strategies of native species. *S. canadensis* had different negative impacts on native vegetation biomass production and diversity—depending on functional groups—due to increased competition for light, nutrients, and mycorrhizal interactions. The increased competition for light was partially (1) avoided (tall forbs and graminoids) or (2) tolerated (small, shade-resistant graminoids). The effects of (3) allelopathic compounds and (4) increased competition for nutrients were avoided by some forbs (high mycorrhizal infection rates). Finally, some forbs and graminoids (5) escaped all constraints by completing their cycle early in the season. Our results highlight the diversity of non-exclusive strategies (avoidance, tolerance, escape) by which different functional groups can respond to invasion-induced constraints. They suggest that to improve understanding of the mechanisms underlying invasion, the native community responses should be decomposed into strategies specific to functional groups.

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02983-4>.

M. C. Grange (✉) · F. Munoz · S. Varona-Y-Varona ·
J. Renaud · M.-P. Colace · M. Gueguen · C. Arnoldi ·
L. Bernard · L. Gallien
Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR 5553 CNRS - Univ.
Grenoble Alpes, 38041 Grenoble, France
e-mail: mariegrange.p@gmail.com

F. Munoz
Laboratoire Interdisciplinaire de Physique, UMR 5588
CNRS - Univ. Grenoble Alpes, 38041 Grenoble, France

M. Moretti
Biodiversity and Conservation Biology, Swiss Federal
Research Institute WSL, Birmensdorf-Zurich, Switzerland

Keywords Plant invasions · Resistance strategies · Competition · Allelopathy · Mycorrhiza · Functional traits · Diversity indices · Community weighted mean

Introduction

Invasive plants are known to alter native plant communities and their functions in an ecosystem through

a variety of mechanisms (Vilà et al. 2011; Pyšek et al. 2012; Castro-Díez et al. 2016). They are often strong competitors for resources (Gioria and Osborne 2014), can affect biogeochemical cycles (Zhang et al. 2019), arthropod and mycorrhizal communities (Litt et al. 2014; Yuan et al. 2014; Davis et al. 2018), and the interactions of these groups with the native vegetation (Albrecht et al. 2014). Through these mechanisms, they may jeopardize the functioning of the entire ecosystem (Gordon 1998; Vilà et al. 2011).

The constraints exerted by an invader alter resource availability (e.g., light, water, soil nutrients, pollinators, mycorrhizal fungi) and filter native plants depending on their ability to resist these constraints (Stotz et al. 2019). Such filtering modifies the composition, structure and functioning of the community. These changes can be described by summary indices

of taxonomic and functional diversity, and biomass production. Community-level metrics provide broad measures of changes. However, they do not help to identify the mechanisms underlying the changes, nor to understand why some native species are more resilient to invader constraints than others (Gallien and Carboni 2017).

Native plant species can employ three possible strategies to resist invasion: avoidance, tolerance, and escape (Fig. 1) (Levitt 2015; Yıldırım and Kaya 2017). Little is known about the relative importance of the three strategies to allow persistence in the face of invasion, although these strategies are well known regarding other stresses such as drought (Bodner et al. 2015; Volaire 2018). The *avoidance* strategy refers to native species with sufficiently good abilities to acquire the resources they need regardless of

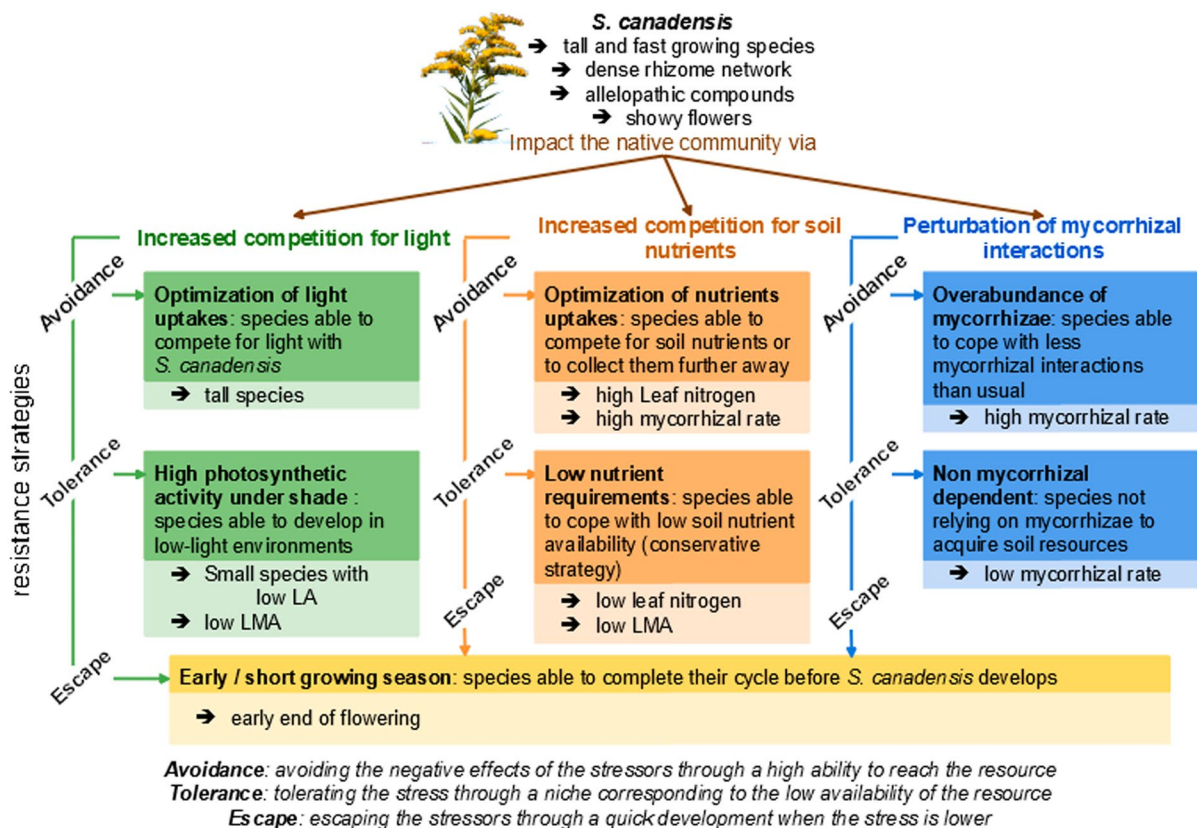


Fig. 1 Three ecological strategies allowing native species to persist under *S. canadensis* invasion. We consider three major constraints entailed by the presence of *S. canadensis*: competition for light, competition for nutrients, and perturbation of mycorrhizal interactions, and three possible resistance strate-

gies: avoidance, tolerance, and escape strategies (definition in the bottom panel). For each constraint and each resistance strategy, we present our working hypotheses regarding the expected functional characteristics of native species. LA: leaf area. LMA: leaf mass per area

the invader presence (e.g., being tall if the constraint is on light interception, Craine and Dybzinski 2013). The *tolerance strategy* refers to species requiring limited amounts of resources to complete their life cycle (e.g., shade tolerant species, Valladares and Niinemets 2008). Finally, the *escape strategy* refers to species completing their critical developmental stages before the invader starts its annual development (temporal niche differentiation, Huang et al. 2019). Escape may alter the temporal pattern of floral resources for pollinators (Morón et al. 2018), while avoidance or tolerance can alter biogeochemical cycles and the likelihood of establishment of other invasive species (Cavieres 2021). In addition, within the same community, different strategies may be deployed by different species in response to the same constraint. To better understand the long-term consequences of invasion on biodiversity and ecosystem functioning, we need to identify and quantify the relative importance of different native species strategies.

Changes in the functional traits of native vegetation can reveal the constraints they experience during invasion and the strategies by which some of the native plants resist these constraints. For each invasion constraint, only the native species that are able to cope with the constraint—by avoiding, tolerating or escaping it—will remain in the community (filtering effects). This will leave a signature in the functional trait space of native species specific to both the constraint and the selected resistance strategy(ies). For instance, tall species may avoid competition for light, so an increase in native plant height after invasion may reveal a selection for species with a light competition avoidance strategy. By filtering out native plant species unable to resist invasion-induced constraints, invasive plants can alter the community weighted mean (CWM) of functional traits, as well as decrease or increase their variance (CWV) (via filtering toward one strategy or selecting for different strategies (Sodhi et al. 2019)). Traits' CWM and their comparison to the invader's traits are commonly used and can detect trait displacement in the invaded community, but they still fail to detect the existence of different strategies within the community. Therefore, traits' CWM and CWV should be used together to detect the diversity of strategies that permit some of the native plants to resist the new constraints brought by the invader.

The lack of studies considering the variations of species responses across functional groups also

prevents a better understanding of the impact of invasive plants on native vegetation. The vegetation is often considered as a homogeneous assemblage of species, whereas different functional groups (e.g., forbs, graminoids and N-fixers; (Blondel 2003; Münkemüller et al. 2014)) have different development and foraging strategies. For instance, graminoids are more wind pollinated and resistant to herbivory than forbs, and forbs and graminoids have different acquisition systems for some minerals (Marschner 1995). They thus experience different constraints and can respond differently to a biological invasion (Fenési et al. 2015a, b). Studying the different responses of native functional groups to invasion, in particular regarding resistance strategies, should provide a better understanding of their responses and of the consequences on the ecosystem.

In this study, we characterized the impacts of *Solidago canadensis* (L., 1753) on native plant communities and the mechanisms underlying these impacts in recently colonized (less than 50 years old) French wet meadows encompassing a broad invasion gradient. *S. canadensis* is one of the most invasive plants in European and Asian wet meadows (Weber 1998; Morales and Traveset 2009). In experimental conditions, it is able to alter the native plant community through (1) competition (Fenési et al. 2015a, b), (2) changes in soil nutrients (Zhang et al. 2009; Scharfy et al. 2010), and (3) production of allelopathic compounds that affect native species interactions with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) (Yuan et al. 2013; Zubek et al. 2016). However, because these experiments were conducted only on a few native species or in experimental conditions, it remains unknown whether and how these mechanisms occur at the community scale *in natura*, and how they affect the composition and functions of species-rich native communities.

In order to better understand of the mechanisms involved in *S. canadensis* invasions, we investigated how the invasion gradient (which is, in our system, directly related to the time since *S. canadensis* became established in the plot) affected the entire native plant community and two main constitutive functional groups (forbs and graminoids). We identified and compiled, for most of the species present in our study area, six functional traits linked to three mechanisms suspected to be at work during *S. canadensis* invasion: competition for light, competition for nutrients and disturbance of mycorrhizal

interactions. We expected the distribution of trait values in the native community to vary depending on the constraints exerted by the invader and the resistance strategies of native plants (Fig. 1).

To test these hypotheses, we used a two steps framework: First, we analyzed the overall impact of *S. canadensis* on the taxonomic and functional diversity of the native communities. Next, we investigated the mechanisms that might lead to these impacts by jointly analyzing the response of the five traits (in terms of CWM and CWV) to *S. canadensis* density with structural equation models (SEM) (Fig. 2).

Materials and methods

Study system

Solidago canadensis (L., 1753) is a rhizomatous Asteraceae from North America, introduced to Europe as an ornamental species during the eighteenth century and now naturalized in many countries (Pyšek et al. 2009). Since then, it has become one of the most invasive plants in European and Asian wetlands, where it forms dense, monospecific stands (Weber 1998; de Groot et al. 2007; Morón et al. 2018). *S. canadensis* affects native plant communities, not only through direct competition for light, space, and soil resources (Werner et al. 1980; Gordon 1998), but also indirectly through modification of biogeochemical cycles and soil characteristics such as water and nutrient availability (Vilà et al. 2011).

In addition, *S. canadensis* produces allelopathic compounds impacting associations with mycorrhizal fungi (Zhang et al. 2007).

We selected six wet meadows with similar vegetation types (belonging to EUNIS categories E3.41; E3.51 and D4.13, depending on the meadow) and management (late mowing with organic matter removal), in two protected areas of the French Alps. All meadows are geographically and environmentally close to each other so they can be considered as pseudo-replicates, and they show a broad gradient of *S. canadensis* density (0–170 stems of *S. canadensis* per m², representing 0 to 99% vegetation cover). In each meadow, we selected four 100 m² plots representative of the *S. canadensis* density gradient, except for two meadows where we could only place two plots due to spatial constraints (see map and plots individual density in Supporting information).

The advantage of this study system is that the density gradient of *S. canadensis* likely represents the time since its establishment—not the invasibility of the different areas. Indeed, native species were homogeneously distributed in the meadows prior to invasion and the distribution of *S. canadensis* is independent of local edaphic conditions (no significant effect of humidity, nitrogen content, pH, organic matter or granulometry in a mixed-effect model, results not shown). If *S. canadensis* has established in meadows regardless of the resistance of native vegetation and soil conditions, then its density can be assumed to reflect the time since establishment, or invasion stage. The corollary to this assumption is that the variations

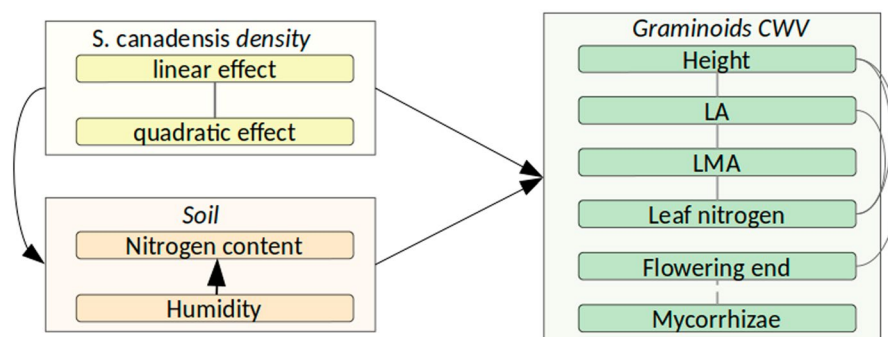


Fig. 2 A priori structure of the structural equation models. Arrows represent directed links (causal relationships), and lines connecting traits represent undirected links (residual correlations) included in the model to account for allometric con-

straints and the relationship between the linear and quadratic component of *S. canadensis* density. When an arrow points from a variable to a compartment, the variable is an explanatory variable for all variables in the compartment

in native vegetation along *S. canadensis* gradients are indeed the result from invasion-induced constraints (e.g., increased competition for light).

All fieldwork was conducted during two consecutive weeks of Jun 2019. During this year, the mean annual temperature of the sites was 11.7 °C (mean of the coldest month: 1.4 °C; mean of the warmest month: 22.3 °C), and the mean annual precipitation was 1157.9 mm (Climatologie de l'année 2019 à Annecy-Meythet—Infoclimat).

Sampling design

Soil characteristics

In each plot, we extracted and pooled 15 soil cores (using a 15 cm deep, 5 cm wide auger). We then measured five soil characteristics: pH, humidity at the date of sampling (hereafter humidity), organic matter, total C, and total N (see details in Supporting information). pH did not vary significantly between plots (7.19–7.69), and organic matter content as well as total C were strongly correlated with humidity (Pearson's r of 0.87 and 0.89). Therefore, we considered only soil humidity and N content in subsequent analyses. All soil samples were extracted within two days to be representative of the differences between plots during the vegetative period, even if they do not inform on winter water regime.

Vegetation surveys

We characterized the plant communities using a point-intercept sampling method (Jonasson 1988) in four 1 m² quadrats per plot, hence for a total of 80 quadrats. All quadrats were visited within two weeks, starting with the meadows where the vegetation development seemed most advanced. In each quadrat, we placed 16 vertical pins on a grid and recorded the number of contacts of each species (multiple contacts per species per pin being recorded). Because the meadows are mown annually at the end of the summer, the total number of contacts (excluding *S. canadensis* contacts) represents both the yearly biomass production, and the abundance of the native plant community during the year (Bråthen and Hagerberg 2004). For *S. canadensis*, the number of contacts is directly linked to the number of stems, and we used this metric to quantify its density.

We classified each species as either graminoid (Poaceae, Juncaceae and Cyperaceae) or forb, because these functional groups have different developmental and foraging strategies and may thus respond differently to invasion (Münkemüller et al. 2014). For example, we expected forbs to be more affected than graminoids by allelopathic perturbation of AMF interactions, as they are generally more dependent on AMF for nutrient acquisition (Wilson and Hartnett 1998). Some N-fixing species were also present, but too scarce to be taken into account in the analyses as a group in itself.

Data analysis

Compiling native plant traits

For each plant taxon, we reported vegetative height (Height (cm)), leaf area (LA (cm²)), leaf mass per area (LMA (g/cm²)), leaf nitrogen per leaf area (LNA (mmol/m²)), end of the flowering season (flowering date (day)) and rate of root colonization by arbuscular mycorrhizal fungi (AMF rate (%)). All traits were available for at least 75% of the biomass production of each functional group in each quadrat (Pakeman and Quested 2007), and were less than 30% correlated with each other (except graminoid Height and LA, see Supporting information). The five traits were extracted from freely available databases such as TRY (Kattge et al. 2020), LEDA (Knevel et al. 2003), BiolFlor (Kühn et al. 2004), and Ecoflora (Fitter and Peat 1994). Since plant functional traits can be plastic, using mean trait values from databases prevents us from identifying resistance strategies operating via trait variation within species (e.g., individuals growing taller when *S. canadensis* is present). Nevertheless, given the high interspecific trait variability in our study system (Figure S2), we could still detect filtering processes operating at the species level (e.g., decreasing abundance of short species with *S. canadensis* density). We propose that native species can resist the constraints induced by *S. canadensis* invasion via three main resistance strategies: avoid, tolerate, escape, and that each strategy should leave a distinct functional trait signal (Fig. 1). For example, increased competition for light and soil nutrients due to *S. canadensis* could select species with an avoidance strategy, i.e., species highly competitive for these resources (tall species and species with high LNA),

and/or species with a tolerance strategy, i.e., species with low requirements for these resources (low shade-tolerant species, species with low LNA adapted to poor soils). Allelopathic compounds released by *S. canadensis* could select for species having strong interactions with AMF (high infection rate), as these species are able to compete with *S. canadensis* for AMF interactions, and could suffer minimal damage if some are lost (avoidance strategy). Alternatively, the allelopathic compounds could select species that do not rely on interactions with AMF (tolerance strategy). Finally, *S. canadensis* invasion could select for species able to escape these constraints by completing their cycle before it starts developing (small species flowering early).

Taxonomic and functional diversity

For each quadrat, we calculated two taxonomic and three functional diversity indices based on the traits presented above: (1) taxonomic richness (Richness), (2) taxonomic equitability of abundances (exponential of the Shannon index, hereafter called Evenness, Hill 1973; Jost et al. 2010), (3) functional richness (FRich), (4) functional evenness (FEve), (5) functional divergence (FDiv) (Mason et al. 2005). FRich, FEve, and FDiv indicate, respectively, the size of the community's functional space, the equitability of biomass repartition, and the eccentricity of biomass repartition in that space (at the center or periphery of the space). We calculated these indices for the entire plant community, and separately for forbs and graminoids. Because invasion by *S. canadensis* induces new constraints—due to its high competitiveness and allelopathic compounds production—we expected it to lead to a decrease in biomass production, taxonomic diversity, functional richness, and functional evenness, but also to an increase in functional divergence (selection of species resisting to different constraints and/or with different resistance strategies).

We also calculated the community weighted mean (CWM) and community weighted variance (CWV) of the five functional traits selected for forbs and graminoids separately, as we expected the two functional groups to respond differently to *S. canadensis* density. We hypothesized that these CWM and CWV would vary according to the resistance strategy of the focal functional group (Fig. 1).

Statistical analyses

All variables were standardized prior to analyses to avoid size effects and to make it possible to compare the estimated parameters within and between analyses.

First, we assessed the impact of *S. canadensis* density on native plant communities in terms of biomass production and diversity (Richness, Evenness, FRich, FEve, FDiv). We designed mixed-effect linear models to analyze the response of each of these variables to *S. canadensis* density (with both linear and quadratic effects), soil humidity and nitrogen content. We included the meadow identity (hereafter called meadow ID) as a random effect to account for differences among sites. We built the models considering the entire native communities, as well as for native forb and graminoid assemblages separately. We assessed model performance using marginal and conditional R^2 goodness-of-fit.

Second, we used structural equation models (SEMs) to disentangle the direct and indirect mechanisms (through plant-soil interactions) through which *S. canadensis* impacts native forbs and graminoids. We built four SEMs, corresponding to two summary statistics of trait distribution (CWM and CWV) applied to the two native species functional groups (forbs and graminoids). In each SEM, *S. canadensis* density (linear and quadratic effects) could directly affect soil characteristics and plant traits distribution. Soil characteristics could directly affect each trait, and soil humidity could directly affect soil nitrogen content. To account for allometric constraints in plants (Weiner 2004; Lefcheck 2016), correlations between plant traits were integrated into the SEMs (except for Mycorrhiza). We used the hypothesized linkages between plant-soil compartments to design the structure of our initial SEMs (Fig. 2), which we simplified and improved following a three-step procedure. We (1) ran our initial model, and improved it by (2) iteratively adding links when independence claims were not supported by the test of directed separation (p value < 0.05), and (3) iteratively removing links that were not significant (p value > 0.05) (Grace et al. 2015). To confirm that *S. canadensis* impacted soil characteristics and not the reverse, we constructed another set of models where we reversed the direction of the links between *S. canadensis* and the soil

compartment. The BIC, AIC, and Fisher's C-value confirmed our hypothesis for all models.

All statistical analyses were conducted in R v.3.6.3 (R Core Team 2020) with the packages TR8 (Bocci 2020), lme4 (Bates et al. 2021), lmerTest (Kuznetsova et al. 2020), MuMIn (Bartoń 2020) and piecewiseSEM (Lefcheck 2016).

Results

We recorded a total of 102 plant species and 24 taxa identified to a higher taxonomic level (Supporting information), with an average of 14 species and 129 contacts per quadrat. 41% of contacts represented forbs species and 59% represented graminoid species.

Impacts of *S. canadensis* native plant biomass production and diversity

The density of *Solidago canadensis* had distinct effects on graminoids and forbs. The increase in invader density was correlated to a decrease in graminoid Richness (linear effect) and Biomass production (quadratic, unimodal effect), whereas for forbs it was associated to a decrease in the taxonomic and functional evenness, and to an increase in the functional divergence (linear effects). Indices calculated on the whole community varied in the same direction, but were significant only for Biomass production, Evenness, and FDiv. We observed a negative effect of soil humidity and a positive effect of soil nitrogen on: Richness (community and functional group levels), Evenness (community and functional group levels), FRich (community and graminoids), and Biomass production (forbs). In addition, the random effect on meadow ID explained a large part of the observed variations (up to 68%). The coefficients and their *p* values as well as the marginal and conditional R^2 of all mixed-effect models are presented in Table 1, and the response curves of models with a significant effect of *S. canadensis* are presented in Supplementary information.

S. canadensis impacts on native trait distribution

The four structural equation models (SEMs) had statistically robust structure (Fisher's C *p* value > 0.45). They revealed no significant relationship between *S.*

canadensis density and soil variables (humidity and N content), and humidity had a positive effect on soil nitrogen content.

The effects of soil characteristics and *S. canadensis* density on native plant characteristics (in terms of trait mean or variance) varied between forbs and graminoids (Figs. 3, 4). It can be noted that all significant *S. canadensis* density effects were linear (no hump-shaped relationship detected).

Within the native forbs, *S. canadensis* directly selected for tall species, species with high LNA and species with high AMF infection rates. It also selected indirectly for species with high LA, high LMA and early end of flowering (via allometric constraints with plant heights, LNA and AMF infection rates) (Fig. 3a). We found no impact of *S. canadensis* on the variance of forb traits (Fig. 3b). Regarding the effects of soil characteristics, we found that N-richer soils favored smaller species, species with low AMF infection rates and species with an early end of flowering. Soil humidity favored tall species, species with low LMA and species with intermediate LNA, while counter-selecting species with intermediate AMF infection rate (Fig. 3).

In the graminoid, high densities of *S. canadensis* was directly correlated to a decrease in species of medium height (positive effect on the variance of plant heights in graminoids), and/or medium LA (positive effect on CWV). Invader density was also indirectly linked to a decrease in species with an intermediate end of flowering, and extreme values of mycorrhizal infection (via allometric constraints with plant heights) (Fig. 4b). We found no impact of *S. canadensis* on the mean values of graminoid traits (Fig. 4a). Regarding the effects of the soil characteristics, we found that richer soils (high N content) favored species with low LMA and AMF infection rate. Soil humidity favored tall species, species with high LMA, species with intermediate LNA and selected against species with intermediate end of flowering (Fig. 4).

Discussion

We found an overall negative impact of *Solidago canadensis* on native vegetation biomass production and diversity, but the magnitude of these impacts depended on functional groups (native forbs vs.

Table 1 Parameter estimates of the mixed effect models of the impact of *S. canadensis* (linear and quadratic effects) and soil resources on the diversity indices for the whole community, as well as for forbs and of graminoids taken apart

	Response variable	Explanatory variables				Marginal R ²	Conditional R ²
		Intercept	Invader density	Invader density ²	Soil humidity	Soil nitrogen	
Whole community	Productivity	0.20		−0.11**			0.03
	Richness	0.01			−1.27***	0.79***	0.45
	Evenness	0.16		−0.15***	−1.60***	1.05***	0.46
	FRich	−0.03			−0.73*	0.48*	0.14
	FEve	−0.01					0.00
	FDiv	−0.06	0.44***			0.41**	0.25
Forbs	Productivity	0.05			−0.69*	0.67**	0.12
	Richness	−0.02			−0.99**	0.60**	0.33
	Evenness	−0.02	−0.37***		−0.93**	0.47*	0.33
	FRich	−0.06					0.00
	FEve	0.00	−0.22*			−0.32**	0.13
	FDiv	0.00	0.39***				0.15
Graminoids	Productivity	0.21		−0.11**			0.04
	Richness	0.04	−0.21*		−1.51***	0.84***	0.42
	Evenness	0.04			−1.41***	0.96***	0.34
	FRich	−0.02			−0.61*	0.54*	0.09
	FEve	0.00					0.00
	FDiv	0.00					0.00

Values in bold indicate significant effects (**p* value < 0.05; ***p* value < 0.01; ****p* value < 0.001). Model performance is reported with both marginal R² (proportion of variance explained by fixed factors) and conditional R² (proportion of variance explained by fixed and random factors)

graminoids). For example, *S. canadensis* reduced the richness and biomass production of graminoids, but not those of forbs. A high density of *S. canadensis* tended to select only forb species avoiding the new constraints (competition for light, nutrients and perturbation of mycorrhizal interaction) through their high ability to reach the resources with low LMA and AMF infection rate. In contrast, it selected graminoid species that either avoid (competition for light), tolerate (competition for light), or escape (rapid early season growth) the constraints due to *S. canadensis* preemption of light. Finally, soil conditions are important determinants of native community structure and composition in the sampled wet meadows (Maltby and Barker 2009), but are independent from *S. canadensis* density. Thus, we observed no indirect effect of *S. canadensis* on native plants through changes in soil humidity or nitrogen due to the invasion. This also supports our hypothesis that *S. canadensis* randomly established within the meadows, independently of local

variations in edaphic conditions and native plant communities.

Impacts of *S. canadensis* on native species biomass production and diversity: different responses between functional groups

Invasion by *S. canadensis* negatively impacted both forbs and graminoids in terms of biomass production, taxonomic or functional diversity, but the metrics of diversity that were affected differed between the two functional groups. These results support the idea that the two functional groups respond differently to abiotic and biotic constraints (Bowman et al. 1995; Freschet et al. 2018; Raavel et al. 2018) and reveal that one invader can affect different functional groups of plants via different mechanisms. Importantly, at the community level, we only detected part of the *S. canadensis* effects detected at the functional group level: loss of Biomass production, loss of Evenness and gain in FDiv. This

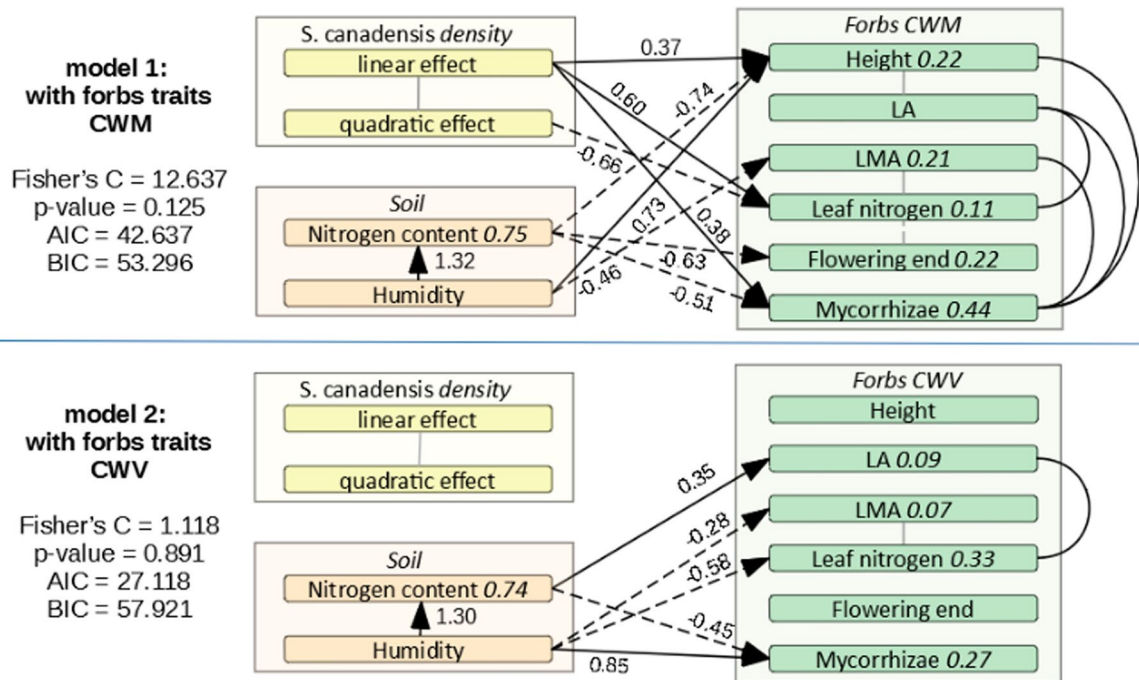


Fig. 3 Structural equation models representing the impact of *S. canadensis* density on trait means (CWM, model 1) and variances (CWV, model 2) of forb species. Black solid and dashed arrows represent significant positive and negative directed impacts (p value < 0.05), respectively. Black lines represent significant positive undirected relationships (p value < 0.05). The coefficients associated with each significant link are indi-

cated beside the corresponding arrows and lines, and the values beside the response variables are their associated marginal R^2 . The structure of the initial model (i.e., before variable and link selection) is shown on Fig. 2. Some links were removed (when not significant) and others added (to support independence claims) to the initial models following the model building procedure described in "Materials and methods"

demonstrates that differences in response to invasion between functional groups, in terms of taxonomic and functional diversity, can blur signals at the community level and lead to an underestimation of the impacts of invasions (Münkemüller et al. 2014).

For forb species, we showed that as *S. canadensis* density increased, the biomass production of forbs was less evenly distributed across species and traits (reduced taxonomic and functional evenness), and species with intermediate traits became less abundant compared to those at the periphery of the community's functional space (increased FDiv). This may create vacant niches at the center of forbs functional space that could increase the probability of other exotic species invasion (Moles et al. 2008). In contrast, for graminoid species, an increase in *S. canadensis* density entailed decreasing richness and biomass production, but we did not detect any signal on functional diversity.

Impacts of *S. canadensis* on native plant traits: resistance strategies differ depending on functional groups and constraints

Competition for light

Solidago canadensis is a tall species (up to 2 m), with an abundant foliage all along the stem and close stems. High densities of *S. canadensis* can thus generate a strong competition to native species requiring direct light. We detected this constraint for both forbs and graminoids: we observed taller native species at higher invader density. Tall forbs and graminoids are able to intercept light with their upper parts and are thus less affected by the shade of *S. canadensis*, which corresponds to an avoidance strategy. Interestingly, in parallel, short graminoids were also increasingly prevalent along the invasion gradient. This could be due to their naturally good capacity to tolerate shade, since short species are often under

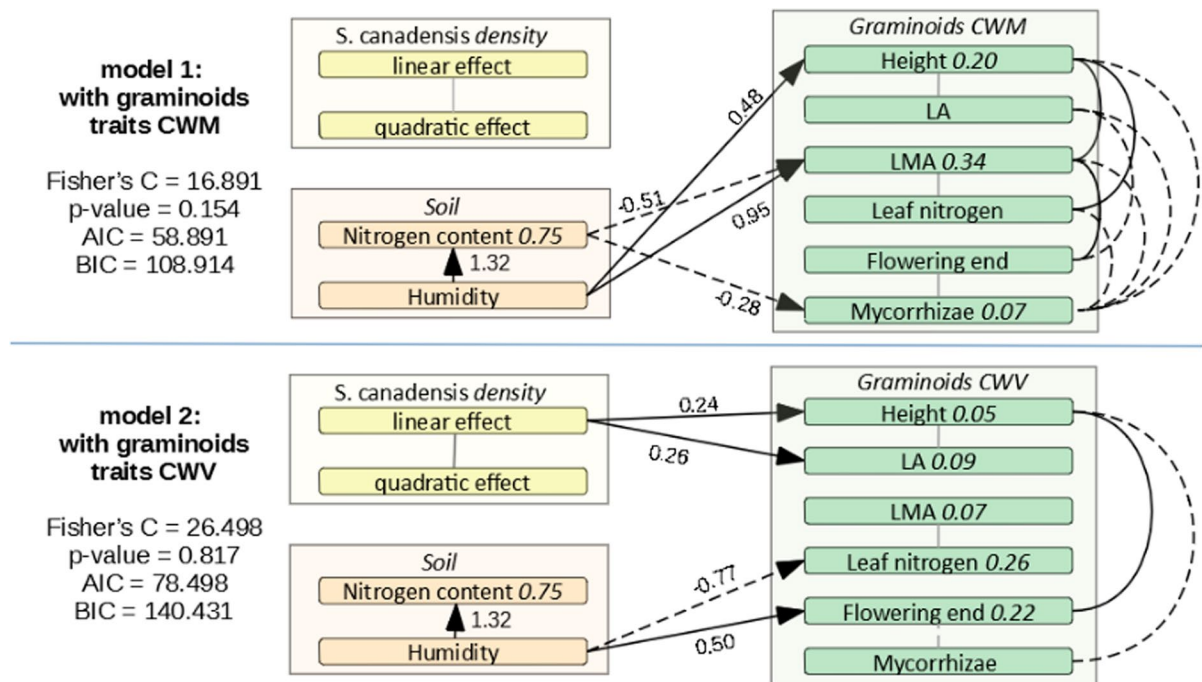


Fig. 4 Structural equation models representing the impact of *S. canadensis* density on trait means (CWM, model 1) and variances (CWV, model 2) of graminoid species. Black solid and dashed arrows represent significant positive and negative directed impacts (p value < 0.05), respectively. Black lines represent significant positive undirected relationships (p value < 0.05). The coefficients associated with each significant

link are indicated next to the corresponding arrows and lines, and the values beside the response variables are their associated marginal R^2 . The structure of the initial model (i.e., before variable and link selection) is shown on Fig. 2. Some links were removed (when not significant) and others added (to support independence claims) to the initial models following the model building procedure described in Materials and Methods

the canopy of native species as well, corresponding to a tolerance strategy. In addition, short graminoids could benefit from the fact that they also tend to flower earlier than tall species (due to allometric constraints; Supplementary materials) and may thus be able to complete their cycle before *S. canadensis* outgrows them (stem elongation starting in late April and reaching final size late July), corresponding to an escape strategy. *S. canadensis* also indirectly selects forb species with an early end of flowering that might be able to escape competition for light, soil nutrients and mycorrhizal interactions.

Competition for soil nutrients and mycorrhizal interactions

S. canadensis is known to be a fast-growing species, building a dense network of rhizomes and small roots with a high mycorrhizal infection rate that allows efficient nutrient uptake (Werner et al. 1980;

Yang et al. 2014; Dong et al. 2021). It is also known to produce allelopathic compounds in the soil that inhibit the growth of other plants and their interactions with mycorrhizae (Zhang et al. 2007; Zubek et al. 2016). We detected this constraint only for forbs: *S. canadensis* selected forbs with high AMF infection rate (direct effect) and high leaf nitrogen content per leaf area (LNA, indirect effect via AMF infection rate). These species are able to (1) avoid competition for local soil nutrients by reaching resources outside the rhizosphere of *S. canadensis* (high LNA, Cunningham et al. 1999), and possibly (2) avoid part of the allelopathic perturbations of AMF interactions as they easily form interactions and may lose part of them without being too much affected. The fact that graminoids were not affected by the increased competition for nutrients and the perturbation of mycorrhizal interactions may be due to the fact that they have nutrients uptake strategy is different from that of forbs (different root systems)

and they already have low mycorrhizal interactions (Figure S2).

Conclusions on the different strategies

Overall, our results indicate that, in our study system, the impacts of *S. canadensis* on graminoids are primarily due to competition for light, while forbs are also affected by competition for soil nutrients and alteration of mycorrhizal interactions. Furthermore, the positive impact of *S. canadensis* density on forbs functional divergence suggests that the selection for height and AMF interactions does not apply to the same species: different species may be selected for their ability to resist to different constraints. *S. canadensis* being a forb, it has a below- and above-ground structure more similar to native forbs than to native graminoids. Because competition arises when different species have similar ways to access the same resource, *S. canadensis* compete more with native forbs and this may explain why we found evidence of three different constraints of invasion on forbs but just of one of them on graminoids. Interestingly, we found no indirect effect of *S. canadensis* on native vegetation through the soil compartment, as *S. canadensis* did not affect soil humidity and nitrogen content, supporting the results found by Scharfy et al. (2010) on similar wet meadows (but Zhang et al. (2009) found effects of *S. canadensis* on soil properties under a subtropical monsoon climate).

Limits and perspectives

In invasion studies, it is often difficult to disentangle the causes from the consequences of invasion (Gallien and Carboni 2017): do the traits of native species in invaded communities reveal the cause of their invasion (i.e., the driver of their “invasibility”) or their response to the invader (i.e., a sign of the filtering imposed by the invader)? To avoid this pitfall and isolate only native species responses to invasion by *S. canadensis*, we selected the meadows of this study to be as homogeneous as possible in terms of management history, edaphic conditions, and vegetation. In addition, each meadow contained a gradient of invader density independent from any gradient of edaphic conditions. Therefore, we can assume that prior to the invasion, there was no difference within the prospected meadows—in terms of community

taxonomic and functional structures—that would explain the current repartition of *S. canadensis*. In other words, the differences we currently observe along this gradient are likely the result of the effects of the invader, and the density of *S. canadensis* a function of its stage of invasion (not of community invasibility). It should be noted that we probably underestimated or missed some of these differences because we were not able to detect plastic responses. Studying trait responses at the species level would be the next step to improve our understanding of invasion impacts.

Another difficulty when studying the impact of invasions on native vegetation is its dynamic nature. During invasion, the density of the invader increases over time, but native vegetation responses may take years to appear (Rusterholz et al. 2017). At a given density of the invader, some native species may show (1) colonization credit (i.e., natives that were locally excluded by dominant native species before invasion can now colonize sites where *S. canadensis* has replaced these dominant natives), or (2) extinction debt (i.e., populations that are currently present in the patch, but will disappear because their population growth rate is less than one) (Jackson and Sax 2010; Bagaria et al. 2015; Rumpf et al. 2019). In this study, *S. canadensis* patches were small enough ($< 300 \text{ m}^2$) for the native vegetation to recolonize the patch through a high propagule pressure, potentially leading to lower colonization credits and higher extinction debts compared to large invaded areas. Extinction debt was also promoted by the fact that most species in our study site are perennials: individuals can survive for years even if propagules fail to establish. These dynamic effects are generally difficult to eliminate, but the fact that colonization credits are limited, while extinction debts are likely present, tends to make our results more conservative about the magnitude of *S. canadensis* effects (i.e., we might have missed some mechanisms that are not yet detectable due to the extinction debt).

Finally, in this study, we focused on mechanisms and traits linked to the vegetative development of native plant species. However, *S. canadensis* may impact native species through other mechanisms. For example, it could reduce native plant reproduction success through (1) competition for pollinators, (2) pollen competition, or (3) allelopathic compounds limiting natives germination and growth (Abhilasha

et al. 2008; Yuan et al. 2013; Sun et al. 2013). In particular, *S. canadensis* is known to produce abundant, high-quality pollen and nectar at the end of the flowering season, and thus to act as an important resource for honeybees and some wild pollinators (Stefanic et al. 2003; Fenesi et al. 2015a, b; Grange et al. 2021). Dense patches of *S. canadensis* could therefore disturb native pollination networks and fruit sets (1) positively by attracting more generalist pollinators from the landscape pool (concentration effect; Ghazoul 2006), and/or (2) negatively by increasing inter-specific competition for pollinators (dilution effect; Campbell and Hanula 2007; Morales and Traveset 2009). Further investigation of the *S. canadensis* influences on native plant-pollinator interactions seems thus as an important next step toward a more comprehensive understanding of invasion impacts through cascading effects.

Conclusions

Our study showed that the invader *S. canadensis* has a complex effect on native vegetation. Its impacts vary between and within functional groups: forbs and graminoids responded to different constraints and we detected different strategies for resisting the same constraint within graminoids. Our results show that the native forbs that survive invasion use an avoidance strategy to respond to the increased competition for light, soil nutrients and AMF interactions (i.e. they avoid the stress by having good abilities to reach the resources), whereas graminoids use all types of resistance strategies (avoidance, tolerance and escape) to respond to the increased competition for light. Considering traits linked to different constraints and strategies for different functional groups seems thus essential to understand the complexity of the native vegetation response to invasion. Applying such an approach in future studies may ultimately help us understand why the same invasive species can have opposing impacts on native communities of different compositions.

Acknowledgements We thank D. Lopez-Pinot, C. Birck, R. Perin, B. Bal, and C. Dubosson from ASTER for their help in choosing the study sites and giving us access to them. We are grateful to L. Wootton for proofreading the English of this manuscript and to two anonymous reviewers for their

insightful comments that helped us to significantly improve the manuscript.

Author contributions MCG, LG and FM contributed to the conception and design of the study. Material preparation and data collection were performed by all authors. The database was created by JR. Analyses were performed by MCG. The first draft of the manuscript was written by MCG and all authors commented on previous versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Funding This research was funded through: the 2017–2018 Belmont Forum and BiodivERsA joint call for research proposals, under the BiodivScen ERA-Net COFUND programme, and with the funding organization: the French National Research Agency (ANR-18-EBI4-0001-06); the French National Research Agency in the framework of the "Investissements d'avenir" program (ANR-15-IDEX-02); the DIPEE Grenoble-Chambéry and the FREE-Alpes Federation (FR n°2001-CNRS); and the CNRS-INEE with the PEPS ECOMOB 2019 program. We also thank the LANO (Laboratoire Agronomique Normand) for processing the soil samples.

Data availability The data used in the analyses are available in the supplementary material. All raw and derived data supporting the findings of this study are available from the corresponding author Marie Charlotte Grange on request.

Declarations

Competing interests The authors have no relevant financial or non-financial interests to disclose.

References

- Abhilasha D, Quintana N, Vivanco J, Joshi J (2008) Do allelopathic compounds in invasive *Solidago canadensis* s.l. restrain the native European flora? J Ecol 96(5):993–1001. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01413.x>
- Albrecht M, Padrón B, Bartomeus I, Traveset A (2014) Consequences of plant invasions on compartmentalization and species' roles in plant–pollinator networks. Proc R Soc B Biol Sci [Internet]. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0773>
- Bagaria G, Helm A, Rodà F, Pino J (2015) Assessing coexisting plant extinction debt and colonization credit in a grassland-forest change gradient. Oecologia 179(3):823–834. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3377-4>
- Bartoń K (2020) MuMIn: multi-model inference [Internet]. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>. Accessed 30 Sept 2021
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S, Christensen RHB, Singmann H, Dai B, Scheipl F, Grothendieck G, Green P et al (2021) lme4: linear mixed-effects models using “Eigen” and S4 [Internet]. <https://CRAN.R-project.org/package=lme4>. Accessed 30 Sept 2021

- Blondel J (2003) Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* 100(2):223–231. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12152.x>
- Bocci G (2020) TR8: a tool for downloading functional traits data for plant species [Internet]. <https://CRAN.R-project.org/package=TR8>. Accessed 30 Sept 2021
- Bodner G, Nakhforoosh A, Kaul H-P (2015) Management of crop water under drought: a review. *Agron Sustain Dev* 35(2):401–442. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0283-4>
- Bowman WD, Theodose TA, Fisk MC (1995) Physiological and production responses of plant growth forms to increases in limiting resources in alpine tundra: implications for differential community response to environmental change. *Oecologia* 101(2):217–227. <https://doi.org/10.1007/BF00317287>
- Bråthen KA, Hagberg O (2004) More efficient estimation of plant biomass. *J Veg Sci* 15(5):653–660. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02307.x>
- Campbell JW, Hanula JL (2007) Efficiency of Malaise traps and colored pan traps for collecting flower visiting insects from three forested ecosystems. *J Insect Conserv* 11(4):399–408. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-9055-4>
- Castro-Díez P, Pauchard A, Traveset A, Vilà M (2016) Linking the impacts of plant invasion on community functional structure and ecosystem properties. *J Veg Sci* 27(6):1233–1242. <https://doi.org/10.1111/jvs.12429>
- Cavieres LA (2021) Facilitation and the invasibility of plant communities. *J Ecol* 109(5):2019–2028. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13627>
- Climatologie de l'année 2019 à Annecy-Meythet - Infoclimat. <https://www.infoclimat.fr/climatologie/annee/2019/annecy-meythet/valeurs/07494.html>. Accessed 25 July 2022
- Craine JM, Dyzinski R (2013) Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Funct Ecol* 27(4):833–840. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12081>
- Cunningham SA, Summerhayes B, Westoby M (1999) Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecol Monogr* 69(4):569–588. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1999\)069\[0569:EDILSA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0569:EDILSA]2.0.CO;2)
- Davis ES, Kelly R, Maggs CA, Stout JC (2018) Contrasting impacts of highly invasive plant species on flower-visiting insect communities. *Biodivers Conserv* 27(8):2069–2085. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1525-y>
- Dong L-J, Ma L-N, He W-M (2021) Arbuscular mycorrhizal fungi help explain invasion success of *Solidago canadensis*. *Appl Soil Ecol* 157:103763. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103763>
- Fenesi A, Geréd J, Meiners SJ, Tóthmérész B, Török P, Ruprecht E (2015a) Does disturbance enhance the competitive effect of the invasive *Solidago canadensis* on the performance of two native grasses? *Biol Invasions* 17(11):3303–3315. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0954-8>
- Fenesi A, Vágási CI, Beldean M, Földesi R, Kolcsár L-P, Shapero JT, Török E, Kovács-Hostyánszki A (2015b) *Solidago canadensis* impacts on native plant and pollinator communities in different-aged old fields. *Basic Appl Ecol* 16(4):335–346. <https://doi.org/10.1016/j.baec.2015.03.003>
- Fitter AH, Peat HJ (1994) The ecological flora database. *J Ecol* 82(2):415–425. <https://doi.org/10.2307/2261309>
- Freschet GT, Violle C, Bourget MY, Scherer-Lorenzen M, Fort F (2018) Allocation, morphology, physiology, architecture: the multiple facets of plant above- and below-ground responses to resource stress. *New Phytol* 219(4):1338–1352. <https://doi.org/10.1111/nph.15225>
- Gallien L, Carboni M (2017) The community ecology of invasive species: where are we and what's next? *Ecography* 40(2):335–352. <https://doi.org/10.1111/ecog.02446>
- Ghazoul J (2006) Floral diversity and the facilitation of pollination. *J Ecol* 94(2):295–304. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01098.x>
- Gioria M, Osborne BA (2014) Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs. *Front Plant Sci* 5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00501>
- Gordon DR (1998) Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. *Ecol Appl* 8(4):975–989. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1998\)008\[0975:EOINIP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1998)008[0975:EOINIP]2.0.CO;2)
- Grace JB, Scheiner SM, Schoolmaster DR (2015) Structural equation modeling: building and evaluating causal models. In: Fox GA, Negrete-Yankelevich S, Sosa VJ (eds) *Ecological statistics: contemporary theory and application*, 1st edn. Oxford University Press, Oxford, pp 168–199
- Grange MC, Munoz F, Moretti M, Varona-Y-Varona S, Renaud J, Colace M-P, Gueguen M, Gallien L (2021) Designing sampling protocols for plant-pollinator interactions: timing, meteorology, flowering variations and failed captures matter. *Bot Lett [Internet]*. <https://doi.org/10.1080/23818107.2021.1964596>
- de Groot M, Kleijn D, Jogan N (2007) Species groups occupying different trophic levels respond differently to the invasion of semi-natural vegetation by *Solidago canadensis*. *Biol Conserv* 136(4):612–617. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.01.005>
- Hill MO (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54(2):427–432. <https://doi.org/10.2307/1934352>
- Huang L, Xue W, Herben T (2019) Temporal niche differentiation among species changes with habitat productivity and light conditions. *J Veg Sci* 30(3):438–447. <https://doi.org/10.1111/jvs.12741>
- Jackson ST, Sax DF (2010) Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends Ecol Evol* 25(3):153–160. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.10.001>
- Jonasson S (1988) Evaluation of the point intercept method for the estimation of plant biomass. *Oikos* 52(1):101–106. <https://doi.org/10.2307/3565988>
- Jost L, DeVries P, Walla T, Greeney H, Chao A, Ricotta C (2010) Partitioning diversity for conservation analyses. *Divers Distrib* 16(1):65–76. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00626.x>
- Kattge J, Bönsch G, Díaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Tautenhahn S, Werner GDA, Aakala T, Abedi M et al (2020) TRY plant trait database: enhanced coverage and

- open access. *Glob Change Biol* 26(1):119–188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
- Knevel I, Bekker R, Bakker J, Kleyer M (2003) Life-history traits of the Northwest European flora: the LEDA database. *J Veg Sci* 14(4):611–614. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02188.x>
- Kühn I, Durka W, Klotz S (2004) BioFlor: a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Divers Distrib* 10(5/6):363–365
- Kuznetsova A, Brockhoff PB, Christensen RHB, Jensen SP (2020) lmerTest: tests in linear mixed effects models [Internet]. <https://CRAN.R-project.org/package=lmerTest>. Accessed 30 Sept 2021
- Lefcheck JS (2016) piecewiseSEM: piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods Ecol Evol* 7(5):573–579. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12512>
- Levitt J (2015) Water, radiation, salt, and other stresses. Elsevier, Amsterdam
- Litt AR, Cord EE, Fulbright TE, Schuster GL (2014) Effects of invasive plants on arthropods. *Conserv Biol* 28(6):1532–1549. <https://doi.org/10.1111/cobi.12350>
- Maltby E, Barker T (2009) The wetlands handbook, vol 2. Wiley, Amsterdam
- Marschner H (1995) Mineral nutrition of higher plants, 2nd edn. Academic Press, London
- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111(1):112–118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- Moles AT, Gruber MAM, Bonser SP (2008) A new framework for predicting invasive plant species. *J Ecol* 96(1):13–17. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01332.x>
- Morales CL, Traveset A (2009) A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecol Lett* 12(7):716–728. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01319.x>
- Moroń D, Skórka P, Lenda M (2018) Disappearing edge: the flowering period changes the distribution of insect pollinators in invasive goldenrod patches. *Insect Conserv Divers* [Internet]. <https://doi.org/10.1111/icad.12305>
- Münkemüller T, Gallien L, Lavergne S, Renaud J, Roquet C, Abdulhak S, Dullinger S, Garraud L, Guisan A, Lenoir J et al (2014) Scale decisions can reverse conclusions on community assembly processes. *Glob Ecol Biogeogr* 23(6):620–632. <https://doi.org/10.1111/gcb.12137>
- Pakeman RJ, Queded HM (2007) Sampling plant functional traits: what proportion of the species need to be measured? *Appl Veg Sci* 10(1):91–96. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2007.tb00507.x>
- Pyšek P, Jarošík V, Hulme PE, Pergl J, Hejda M, Schaffner U, Vilà M (2012) A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Glob Change Biol* 18(5):1725–1737. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x>
- Pyšek P, Lambdon PW, Arianoutsou M, Kühn I, Pino J, Winter M (2009) Alien vascular plants of Europe. In: Handbook of Alien species in Europe [Internet], vol 3. Springer, Dordrecht, pp 43–61. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8280-1_4. Accessed 13 Mar 2019
- R Core Team (2020) R: a language and environment for statistical computing [Internet]. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>
- Raavel V, Anthelme F, Meneses RI, Munoz F (2018) Cushion-plant protection determines guild-dependent plant strategies in high-elevation peatlands of the Cordillera Real, Bolivian Andes. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 30:103–114. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.09.006>
- Rumpf SB, Hülber K, Wessely J, Willner W, Moser D, Gatteringer A, Klöner G, Zimmermann NE, Dullinger S (2019) Extinction debts and colonization credits of non-forest plants in the European Alps. *Nat Commun* 10(1):4293. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12343-x>
- Rusterholz H-P, Küng J, Baur B (2017) Experimental evidence for a delayed response of the above-ground vegetation and the seed bank to the invasion of an annual exotic plant in deciduous forests. *Basic Appl Ecol* 20:19–30. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.02.004>
- Scharfy D, Güsewell S, Gessner MO, Venterink HO (2010) Invasion of *Solidago gigantea* in contrasting experimental plant communities: effects on soil microbes, nutrients and plant–soil feedbacks. *J Ecol* 98(6):1379–1388. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01722.x>
- Sodhi DS, Livingstone SW, Carboni M, Cadotte MW (2019) Plant invasion alters trait composition and diversity across habitats. *Ecol Evol* 9(11):6199–6210. <https://doi.org/10.1002/ece3.5130>
- Stefanic E, Puskadija Z, Stefanic I, Bubalo D (2003) Goldenrod: a valuable plant for beekeeping in north-eastern Croatia. *Bee World* 84(2):88–92. <https://doi.org/10.1080/0005772X.2003.11099581>
- Stotz GC, Gianoli E, Cahill JF (2019) Biotic homogenization within and across eight widely distributed grasslands following invasion by *Bromus inermis*. *Ecology* 100(7):e02717. <https://doi.org/10.1002/ecy.2717>
- Sun S-G, Montgomery BR, Li B (2013) Contrasting effects of plant invasion on pollination of two native species with similar morphologies. *Biol Invasions* 15(10):2165–2177. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0440-0>
- Valladares F, Niinemets Ü (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annu Rev Ecol Syst* 39(1):237–257. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- Vilà M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE, Jarošík V, Maron JL, Pergl J, Schaffner U, Sun Y, Pyšek P (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol Lett* 14(7):702–708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>
- Voltaire F (2018) A unified framework of plant adaptive strategies to drought: crossing scales and disciplines. *Glob Change Biol* 24(7):2929–2938. <https://doi.org/10.1111/gcb.14062>
- Weber E (1998) The dynamics of plant invasions: a case study of three exotic goldenrod species (*Solidago* L.) in Europe. *J Biogeogr* 25(1):147–154. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1998.251119.x>

- Weiner J (2004) Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 6(4):207–215. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00083>
- Werner PA, Gross RS, Bradbury IK (1980) The biology of Canadian weeds: 45. *Solidago canadensis* L. *Can J Plant Sci* 60(4):1393–1409. <https://doi.org/10.4141/cjps80-194>
- Wilson GW, Hartnett DC (1998) Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie. *Am J Bot* 85(12):1732–1738
- Yang R, Zhou G, Zan S, Guo F, Su N, Li J (2014) Arbuscular mycorrhizal fungi facilitate the invasion of *Solidago canadensis* L. in southeastern China. *Acta Oecol* 61:71–77. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2014.10.008>
- Yıldırım K, Kaya Z (2017) Gene regulation network behind drought escape, avoidance and tolerance strategies in black poplar (*Populus nigra* L.). *Plant Physiol Biochem* 115:183–199. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.03.020>
- Yuan Y, Tang J, Leng D, Hu S, Yong JWH, Chen X (2014) An invasive plant promotes its arbuscular mycorrhizal symbioses and competitiveness through its secondary metabolites: indirect evidence from activated carbon. *PLoS ONE* 9(5):e97163. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097163>
- Yuan Y, Wang B, Zhang S, Tang J, Tu C, Hu S, Yong JWH, Chen X (2013) Enhanced allelopathy and competitive ability of invasive plant *Solidago canadensis* in its introduced range. *J Plant Ecol* 6(3):253–263. <https://doi.org/10.1093/jpe/rt033>
- Zhang CB, Wang J, Qian BY, Li WH (2009) Effects of the invader *Solidago canadensis* on soil properties. *Appl Soil Ecol* 43(2):163–169. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.07.001>
- Zhang P, Li B, Wu J, Hu S (2019) Invasive plants differentially affect soil biota through litter and rhizosphere pathways: a meta-analysis. *Ecol Lett* 22(1):200–210. <https://doi.org/10.1111/ele.13181>
- Zhang Q, Yao LJ, Yang RY, Yang XY, Tang JJ, Chen X (2007) Potential allelopathic effects of an invasive species *Solidago canadensis* on the mycorrhizae of native plant species. *Allelopathy J* 20(1):71–78
- Zubek S, Majewska ML, Błaszczowski J, Stefanowicz AM, Nobis M, Kapusta P (2016) Invasive plants affect arbuscular mycorrhizal fungi abundance and species richness as well as the performance of native plants grown in invaded soils. *Biol Fertil Soils* 52(6):879–893. <https://doi.org/10.1007/s00374-016-1127-3>

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Springer Nature or its licensor (e.g. a society or other partner) holds exclusive rights to this article under a publishing agreement with the author(s) or other rightsholder(s); author self-archiving of the accepted manuscript version of this article is solely governed by the terms of such publishing agreement and applicable law.

Chapitre 5 – Invasive *Solidago canadensis* mainly modifies pollinator's behavior and native plants reproductive success through its vegetative density

Chapitre 5 : Invasive *Solidago canadensis* mainly modifies pollinator's behavior and native plants reproductive success through its vegetative density

Les modifications du comportement des pollinisateurs et du succès reproductif des plantes natives par *S. canadensis* sont principalement dûes à sa densité végétative

Chapitre 5 – Invasive *Solidago canadensis* mainly modifies pollinator's behavior and native plants reproductive success through its vegetative density

Résumé

Les invasions biologiques constituent l'une des plus grandes menaces pour la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. L'impact des plantes envahissantes sur le succès de la reproduction des plantes natives est complexe et notre compréhension des mécanismes qui le sous-tendent reste limitée. De nombreuses plantes invasives ont été introduites à des fins ornementales, et présentent souvent de grandes quantités de fleurs voyantes qui peuvent détourner les insectes des fleurs natives, ou au contraire les attirer, ce qui peut favoriser la visitation des fleurs natives. Les plantes invasives ont également un impact majeur sur les communautés végétales natives, modifiant ainsi les ressources florales disponibles pour les insectes avec des conséquences potentielles sur leur comportement de recherche de nourriture. Enfin, les plantes invasives peuvent altérer la structure de la végétation ou la disponibilité de micro-habitats avec des conséquences majeures sur la composition et le comportement des communautés d'insectes. La compréhension et la connaissance de l'importance de ces mécanismes est cruciale pour prédire les impacts des plantes invasives sur les communautés végétales natives, car ils peuvent affecter le succès reproducteur des espèces indigènes. Cependant, l'importance relative de chacun de ces mécanismes n'a pas encore été explorée car la plupart des études se concentrent sur l'effet floral des plantes envahissantes.

Dans cette étude, nous avons testé les impacts de l'invasion de *Solidago canadensis* sur la préférence des insectes pour trois morphotypes de fleurs différents et la répercussion de ces préférences sur le succès potentiel de reproduction des fleurs natives. Nous avons utilisé des modèles d'équations structurelles (SEM) pour démêler trois mécanismes d'impacts de *S. canadensis* : (i) par la modification des ressources florales natives disponibles ; (ii) par la modification de la composition de la communauté d'insectes prospectant sur le patch ; et (iii) par la modification directe du comportement des insectes au sein des patches. Nous avons également distingué l'effet des densités végétatives et florales de *S. canadensis*.

Nos résultats montrent que la plus grande partie des impacts du *S. canadensis* sont liés à la modification de la structure de la végétation, mais que ces effets se produisent principalement pendant sa floraison. Globalement, les fleurs semblables à celles de *S. canadensis* ont été favorisées par sa présence alors que les autres ont été affectées négativement.

Chapitre 5 – Invasive *Solidago canadensis* mainly modifies pollinator's behavior and native plants reproductive success through its vegetative density

Invasive *Solidago canadensis* mainly modifies pollinator's behavior and native plants reproductive success through its vegetative density

Marie Charlotte GRANGE (1;  [0000-0003-1900-0126](https://orcid.org/0000-0003-1900-0126); mariegrange.p@gmail.com), François MUNOZ (1,2;  [0000-0001-8776-4705](https://orcid.org/0000-0001-8776-4705)), Marco MORETTI (3;  [0000-0002-5845-3198](https://orcid.org/0000-0002-5845-3198)), Sylvain VARONA-Y-VARONA (1), Julien RENAUD (1;  [0000-0001-5991-4657](https://orcid.org/0000-0001-5991-4657)), Marie-Pascale COLACE (1), Maya GUEGUEN (1;  [0000-0002-1045-2997](https://orcid.org/0000-0002-1045-2997)), Alex Ssymank (4;  [0000-0002-8285-5429](https://orcid.org/0000-0002-8285-5429)) & Laure GALLIEN (1;  [0000-0003-4882-1580](https://orcid.org/0000-0003-4882-1580))

1. Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR 5553 CNRS - Univ. Grenoble Alpes FR-38041 Grenoble, France
2. Laboratoire Interdisciplinaire de Physique, UMR 5588 CNRS - Univ. Grenoble Alpes FR-38041 Grenoble, France
3. Biodiversity and Conservation Biology, Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf-Zurich, Switzerland
4. Bundesamt für Naturschutz, Bonn, Germany

Abstract

Biological invasions are one of the greatest threats to biodiversity and ecosystem functioning. The impact of invasive plants on native plant reproduction success are complex and our understanding of the mechanisms underlying it remain scarce. Because many invasive plants were introduced for ornamental purposes, they often have large quantities of showy flowers that can distract insects from native flowers or, conversely, attract insects that will visit the co-flowered native species. Invasive plants also have a major impact on native plant communities, altering the floral resources available to insects with potential consequences for their foraging behavior. Finally, invasive plants can alter vegetation structure or microhabitat availability with major consequences for insect community composition and behavior. Understanding the importance of these mechanisms is crucial to predicting the impacts of invasive plants on native communities because they can affect the fitness of native species. However, the relative importance of each of these mechanisms has not yet been explored because most studies focus on the floral effect of invasive plants.

In this study, we tested the impacts of *Solidago canadensis* invasion on insect preference for three different flower morphotypes and the impact of these preferences on the reproductive patterns of native flowers. We used structural equation models (SEMs) to disentangle three mechanisms of *S. canadensis* impacts: (i) the modification of the native floral poll; (ii) the modification of the composition of the insect community foraging on the patch; and (iii) the direct modification of insect behavior within the patches. We also distinguished the effects of vegetative and floral densities of *S. canadensis*.

Our results show that most of the impacts of *S. canadensis* occur through changes in vegetation structure, but that these effects occur primarily during its flowering. Overall, flowers similar to *S. canadensis* were favored by its presence and the others were negatively affected.

Key words: plant invasion, pollination, heterospecific pollen, flower morphotype, competition, facilitation

Chapitre 5 – Invasive *Solidago canadensis* mainly modifies pollinator's behavior and native plants reproductive success through its vegetative density

Introduction

Invasive plant species (IPS) are currently one of the most important threats to native biodiversity (Bongaarts 2019). They can jeopardize the functioning of invaded ecosystems and the services they provide, generating high costs for society (Traveset and Richardson 2006; Vilà et al. 2011; Lefeuvre 2013). In particular, IPS are known to alter the native ecosystems by modifying the vegetation structure, nutrients cycles and even ecological successions (Mack et al. 2000; Flory and Clay 2010). Invasive plants can also directly affect predators or mutualists of the native vegetation such as the above ground and below ground insect community, mycorrhizal community as well as their interactions (Greipsson and DiTommaso 2006; Goodell and Parker 2017).

The impacts of invasions on native vegetation are mainly studied through the prism of competition for resources and space (Pyšek et al. 2012). However, invasive plants may also impact native species populations through other critical components of vegetation dynamics such as mutualistic interactions. Many flowering plants rely on insect-mediated pollination to produce their seeds. 80% of alien species with spontaneous populations in the wild in Europe have been introduced for ornamental or horticultural purposes (Arianoutsou et al. 2021). Many of them have been chosen for their ability to produce large amounts of visible flowers, making them highly attractive for local pollinators (Morales and Traveset 2009). This makes invasive species particularly good competitors regarding pollination. Invaders with showy flowers can affect the local pool of pollinators and their behavior by (i) increasing the number of insect individuals and species prospecting on the site (thus enlarging the pollination network and increasing its density), and by (ii) modifying pollinators foraging behavior (network rewiring). The effect on insect behavior can be direct (competition, signal modifying insect preferences for different flower morphotypes) or

indirect (modification of the patch floral composition and native plant nectar production, i.e., the resources available for pollinators and thus their foraging choices). Invaders can act as facilitators, attracting new insects to the patch (Fenesi et al. 2015; Morón et al. 2018) thereby increasing the probability for co-occurrent (rare) plant species to be visited [“magnet species”, Sun et al. 2013; Albrecht et al. 2016]. They can also attract pollinators that usually visit native species (competition for pollinators) (Baskett et al. 2011; Thijs et al. 2012; Albrecht et al. 2016) and modify the structure of plant-pollinators networks (Bartomeus et al. 2008; Albrecht et al. 2014). This can lead native species to receive more (facilitation) or less (competition) conspecific pollen, but also more (competition) or less (facilitation) heterospecific pollen. A higher proportion of heterospecific pollen (in particular that of the invasive species) can lead to pollen competition, preventing fertilization and seed production (Jakobsson et al. 2015; Carvallo and Medel 2016).

Invasive plants also indirectly affect native pollinators by (i) modifying the native plant community composition, and (ii) altering the vegetation spatial structure (influencing flower detection by insects). Via competition for resources, invaders can alter native vegetation composition, abundance and resource allocation, leading to changes in the native floral resources available for pollinators, in terms of flower, pollen and nectar abundances, and nutritional properties (Sampson and Cane 1999; Baude et al. 2011; Flacher et al. 2020). Pollinators' ability to detect these resources can also be altered by the invader vegetative parts as it alters the vegetation structure (e.g., some native flowers may be hidden from the pollinators by the invader due to its size and density). These modifications can affect pollination networks across patches because insects are attracted or not to a patch depending on the flower resources they perceive in it. They can also modify insect behavior within the patch according to the vegetation structure and the floral resources they perceive (Rathcke 1983; Traveset and

Richardson 2006; Bennett et al. 2014). The resulting modifications in native species pollination can impact plant population dynamics as much as direct competition for resources such as light or nitrogen (Neuschulz et al. 2016).

Although there are a number of studies on the impact of invasive species on native plant reproduction, they tend to consider only a reduced number of native species, and to omit indirect pollinator effects. They also provide contrasting results, depending on the identity of the invader and the native species, even if meta-analyses found that most often, invasive species have a negative impact on native plant pollination (Bjerknes et al. 2007; Bartomeus et al. 2008; Morales and Traveset 2009). We suggest that the diversity of results obtained for one invasive species may be due to the similarity of the floral traits of the focal and invasive species. For example, we could expect species with flowers similar to those of the invader to benefit from this similarity if the invader provides insects with abundant resources, leading insects to look for similar floral traits. This is why we studied the impact of an invader on the pollination of the whole native community, and decomposed how these impacts affect native plants depending on their flower morphotypes.

We identified two main challenges for studying invader's impacts on native vegetation reproduction at the community scale. The first challenge is to identify reliable enough metrics to estimate the reproduction success of plants, solely based on data from visitation networks. It is (often) not possible to follow the seed production (even less their germination or survival rate) of all species during the whole growing season, and analyzing only the number of visits received by native flowers does not permit to conclude about an impact on their reproductive success (Totland et al. 2006). The second challenge is to disentangle the different direct and indirect mechanisms underlying the effects of the invasive plant on native flower

pollination: Do invader's effects result from the modification of the insect community composition and abundance ("magnet effect"); from the invader's flowers modifying the behavior of insects on the patch (e.g. generalist species switching from native species to the invader or specializing in flowers similar to those of the invasive specie); from a modification of the vegetation structure (e.g., increased predation making insects stay in the canopy) or from a modification of the native floral composition (influencing the composition and behavior of the insects on the patch)?

Here, we propose a two steps method to investigate the impact of an IPS on native plants reproductive success at the community scale. The first step quantifies the impacts of the invader on metrics measuring plant pollination success: flower production (FP), visitation rate (VR) and an estimate of the proportion of conspecific pollen received (hereafter "received fidelity", RF), for different flower morphotypes (grouped according to their similarity to the invader's flowers). The second step will be to investigate the mechanisms (directly through insect composition or indirectly through floral composition) by which the invader affects insect preferences for different flower morphotypes. We applied this approach to the survey of pollination networks along a gradient of *Solidago canadensis* (L.,1753) during a whole flowering season.

Solidago canadensis (L., 1753) is a rhizomatous Asteraceae from North America introduced to Europe as an ornamental species from the 17th or 18th century. It is one of the most invasive plants in European and Asian wetlands (Weber 1998; Morón et al. 2009), where it forms dense patches, up to two meter high, produces allelopathic compounds and large amounts of flowers with high quantities of pollen and nectar, from mid-July to early fall. *S. canadensis* can affect both: (i) native vegetation (in terms of composition, phenology, and resource allocation (Grange et al. 2021)) and (ii) insect composition and behavior (modifying the

vegetation structure and attracting insects thanks to high pollen and nectar production during its flowering (end of July to October), (Weber 2000)). *S. canadensis* is expected to modify the native vegetation composition, investment in flower production and pollen and nectar nutritional quality through competition and allelopathy. These modifications can alter the plot attractivity for insects, as well as their behavior (foraging choices) within the plot. *S. canadensis* showy flowers are also expected, to (i) increase the attractivity of the plot (“magnet effect” Morón et al. 2018), but also to (ii) compete for pollinators with the native species (Sun et al. 2013). The balance between these two mechanisms may vary depending on the trait similarity between the native flowers and *S. canadensis* flowers (flowers similar to *S. canadensis*'s ones may benefit more from the pollinators attracted on the patch by the invader, but they will also be more directly in competition with the invader's flowers) and depending on the insect group (based on their ability to distinguish different flower morphotypes, their specialization and attraction for yellow symmetric flowers). Finally, *S. canadensis* is also expected to modify the structure of the vegetation, altering native plant-pollinator interactions, directly (hiding native flowers) or indirectly (changing predation patterns).

Here, we investigate *S. canadensis* impact on native plant reproduction to address two central questions: (Q1) What are the impacts of *S. canadensis* on three indicators of native plant reproductive success components (flower production, visitation rate and a novel metric estimating the proportion of conspecific pollen received: received fidelity)? (Q2) What are the mechanisms underlying these impacts (direct or indirect alterations of insects foraging behavior)?

Materials & Methods

1 Fieldwork

1.1 Study site

We surveyed the composition of plant and insect assemblages along a gradient of *S. canadensis* density in two protected areas of the French Alps (Figure S1). We selected six wet meadows with a homogeneous management regime and vegetation type. Each meadow presented a broad variation in *S. canadensis* density (0-117 stems per m²). We laid two to four 100m² plots per meadow (depending on meadow area) along the invasion gradient (Figure S1), and three 10m x 2m transects per plot.

1.2 Transect design and sampling

We visited each plot 12-13 times from mid-May to mid-August (when the meadows were mown), when meteorological conditions were favorable (temperature above 15°C, wind below 13km/h, and cloud coverage below 70%). We visited the plots of the same meadow within one half-day session (varying sampling order across sessions), and we visited the three transects of a plot simultaneously.

For each sampling event, three observers simultaneously recorded insect visits to flowers across three parallel 10m x 2m transects. They walked along the transects for a 10 minute round trip and captured all insects in contact with the stamens of entomophilous species (timekeeping was interrupted during insect captures; based on Gibson et al. 2011). We captured all insects, regardless of taxonomic group, as there is growing evidence that pollination is performed by other taxa than Apidae and Syrphidae (Ssymank et al. 2008; Orford et al. 2015). We still excluded western honeybees (*Apis mellifera*) that were easily recognized and too abundant in some plots to be all captured. All insects we observed but failed to capture were ascribed to a taxonomic group (wild Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Hemiptera, or Lepidoptera), or recorded as “other” if identification was not possible. We

kept track of which plant species was visited by each captured or recorded insect. We also recorded the time and date of the sampling event and the meteorological conditions: temperature, wind speed (wind), and cloud cover (cloud).

Before each sampling event on a transect, we counted the number of open inflorescences for each plant species and assigned them to a flower morphotype: yellow & symmetric i.e., similar to *S. canadensis*, not yellow & symmetric, or not yellow & not symmetric. Seven species had yellow & asymmetric flowers (Annexe), but there were too few occurrences of these species to include a category for them in our models.

We also estimated the number of *S. canadensis* shoots per square meter based on twelve 50cm x 50cm quadrats on each plot and used this metric to characterize *S. canadensis* density. To further account for the developmental stage (and thus biomass) of *S. canadensis*, we delineated three periods corresponding to characteristic growth stages during our sampling season: (1) the growing phase when its height is inferior or equal to the native vegetation (mid-May to end of June), (2) the vegetative dominance phase when it accumulates vegetative biomass and reaches its maximum height (from June to the first flowering event of *S. canadensis* on the meadow), and (3) the flowering phase (from the first flowering event until mowing in mid-August). By considering the whole flowering season (i.e., not only during the flowering of the invasive), we could disentangle direct (via competition and vegetation structure) and indirect (inter-annual flower effects) impacts of *S. canadensis* vegetative density. Because *S. canadensis* flowers impact plant reproductive success and thus population dynamics, we might observe an effect of *S. canadensis* vegetative density representing a long-term influence of *S. canadensis* flowers density and not a direct real effect of *S. canadensis* vegetative density (e.g., modification of the floral community through competition). In an extreme case, one could imagine that *S. canadensis* flowers attract all

insects to them, leaving none to pollinate native flowers. In that case, the production of native seeds during *S. canadensis* flowering would be nil and native populations would decline. However, because the number of native individuals is homogeneous throughout the year, and the density of *S. canadensis* flowers is highly correlated to the density of *S. canadensis*, during its flowering pick, this decline would be correlated to *S. canadensis* vegetative density instead of floral density. Alternatively, *S. canadensis* shoot density might have a direct real impact on pollination through competition for resources (increased competition leading to decreased number of individuals or investment in reproduction) and modification of the vegetation structure (affecting insect foraging behavior and ability to find lower or intermediate flowers). We expected entangled effects operating at different periods during the growing season: (i) Before and during its flowering, *S. canadensis* can have negative effects on insect visits on native plants through a reduction in native flower production, diversity and/or visibility (due to its vegetative density). (ii) During its flowering, it can divert insects from visiting native species or, conversely, have a magnet effect at the site level, facilitating the pollination of some native species by increasing the number of insects prospecting the site (due to its flower density).

2 Statistical analyses

In order to investigate *S. canadensis* impact on native plant pollination/reproduction success (Q1) and the mechanisms underlying these impacts (Q2), we constructed two types of models: (M1) plant-viewpoint models, and (M2) insect-viewpoint models, which are conceptually similar, but differ in terms of response variables and input data. We investigated: (i) whether some native species were more impacted than others (depending on their flower morphotypes), and (ii) whether the drivers of insect preferences and consequences on plant reproduction varied during the developmental stages of *S. canadensis* growth

(e.g., size and flowering). We thus derived M1 and M2 models per flower morphotypes and periods.

All models included four types of variables: invader pressure variables, context variables (time, meteorology, and native floral context), and different response variables. We measured the context variables for each transect visit and included them in all models. The response variables, for the plant-viewpoint model, were metrics of plant reproductive success, and were calculated per flowering species for each transect visit for selected species. Each of these species were flowering on at least two plots with different densities of *S. canadensis* within the same meadow. For the insect-viewpoint models, the response variables represented observed and expected behavior of insects, and were thus calculated for each transect visit.

The two model types were declined for all combinations of period (growing, dominance, flowering) and insect groups. The plant-viewpoint models (M1) were further declined per flower morphotype, while the three different morphotypes were included as variables in the insect viewpoint models (M2). We obtained a total of 72 models, 54 for the plant-viewpoint (3 periods * 6 insect groups * 3 morphotypes) and 18 for the insect viewpoint (3 periods * 6 insect groups).

We expected the annual impacts of *S. canadensis* to depend on its developmental stage: low impact on pollination while growing (low biomass), medium impact at the end of the growing phase (high biomass affecting the structure of the vegetation but no flowers) and high while flowering (maximum biomass and flowers). On the contrary, we expected inter-annual impacts (i.e., when population dynamics are affected) to be consistent across periods (if *S. canadensis* reduce the number of individuals, the number of flowers observed will decrease with *S. canadensis* density, no matter the period). We also expected the flower trait similarity of the native plant species to those of *S. canadensis* to impact the way they will be

affected by *S. canadensis* flowers density. Similar (yellow & symmetric) flowers could benefit more from the “magnet effect” of *S. canadensis* flowers, or be more directly in competition with *S. canadensis* flowers. Finally, we expected the different groups of pollinators to show different responses to *S. canadensis* density because they adapt their foraging strategies depending on their ability to perceive certain types of resources in different contexts (vegetation structure, abundance of *S. canadensis* and native species flowers).

2.1 Explanatory context variables

The invader pressure per sitation context was defined by the vegetative and floral density of *S. canadensis*, estimated by the number of shoots per square meter and the number of inflorescences per 10m-transect, respectively.

The local context was assessed for each transect visit and included three elements. First, the temporal context, which was defined as the date and hour of the sampling (corrected for variations in day length and centered on 12:00), to account for differences in species phenology and behavior across time (CaraDonna et al. 2017). Second, the meteorological context, which was defined by temperature, wind speed (measured with an anemometer) and cloud coverage (estimated in % of sky cover above the site), because these variables are known to affect insect behavior (Bergman et al. 1996). Third, the native floral context was defined by the flower species richness, and the total flower surface on the transect (Table S1). These two variables accounted for the global attractiveness of native flowers on the transect, and were calculated without *S. canadensis* flowers. In the insect-viewpoint models, we also included the proportion of the flower surface corresponding to each morphotype, because insects tend to forage on the patches with the more diverse and abundant resources (Rathcke 1983; Ghazoul 2006; Bennett et al. 2014).

2.2 Response variables in plant-viewpoint models

We designed the plant-viewpoint models to investigate whether *S. canadensis* affected native plant reproduction success (Q1). Plant reproduction success is the amount of offspring produced per individual, and *S. canadensis* may influence it by modifying either the investment in seed production, and/or pollination efficiency (i.e. the amount of conspecific pollen received which results from the total amount of pollen received and the proportion of conspecific pollen it contains). Even though seed production and amount of conspecific pollen received are difficult quantities to measure for each native plant, we propose to estimate them with the following indices (measured for each transect visit): (i) flower production, (ii) flower visitation rate, and (iii) flower received fidelity.

(i) Flower production (FP) is expected to be an indicator of seed production (ref), and was measured as the number of floral units of the focal plant species. (ii) Flower's visitation rate (VR) is expected to be an indicator of the total amount of pollen received (Santiago-Hernandez et al. 2019), and was measured as the number of visits received per floral unit. (iii) Flower received fidelity (RF) was defined as the mean insect fidelity to the focal plant (i.e., the proportion of the insect species interaction that corresponds to the focal plant) weighted by the number of the insect species interactions with this plant, and is expected to be an indicator of the proportion of conspecific pollen received, and was defined as the mean insect fidelity to the focal plant (i.e., the proportion of the insect species interaction that corresponds to the focal plant) weighted by the number of the insect species interactions with this plant. The fidelity observed during one transect visit (10min) could mis-represent the true insect fidelity for the focal plant specie due to too few observations. To overcome this problem, we defined a potential value by combining all observations into a meta-network and calculating the probability of each insect species to interact

with each flower species. For each transect visit, we then estimated – given the transect visit floral composition and the meta-network – the local probability of each insect species to forage on each flower species as: the expected probability for the insect to visit the flower divided by its expected probability to visit (any flower) of the transect. Finally, we defined for each flower species its received fidelity as the mean of insects' probability to interact with its flowers, weighted by the number of observed interactions between the insect and flower species. RF ranges from 0 to 1 and represents the probability of an insect visiting the flower species to previously visit another flower of the same species (and thus to carry conspecific pollen).

We expected FP to decrease with the density of *S. canadensis* due to *S. canadensis* competitive impact on the native species [Grange et al. 2020]. We also expected it to increase or decrease due to an inter-annual effect of *S. canadensis* flowers (competition vs facilitation) on VR and RF. Here, we had two contrasting hypotheses: as *S. canadensis* produces large patches of colorful and odorant flowers, it may attract more insects to forage on the plot and increase the visitation rate of less dense or attractive (from afar) flowers. However, this facilitating effect could occur only during *S. canadensis* flowering, and the attractivity of *S. canadensis* flowers may conversely lead pollinators to concentrate on this resource and ignore native flowers or decrease their RF.

These three indices should vary considerably between species because some plants tended to be more abundant or to produce more flowers than others, and some flowers were more attractive than others. To enable the comparison of multiple species within the same model, we re-scaled all indices for each plant species to obtain values varying between 0 (the lowest value observed for this species) and 1 (the highest value observed for this species).

2.3 Response variables in insect-viewpoint models

The insect-viewpoint models aim at investigating whether the invader effects on the components of native plant reproduction success we studied is due to direct and/or indirect (mediated by flower composition and/or insects attracted to the plot) alterations of insect preferences toward three flower morphotypes: yellow & symmetric (analogous to the invader morphotype), not-yellow & symmetric, not-yellow & not-symmetric (Q2). *S. canadensis* can affect pollinator behavior on the transects through three mechanisms: (i) by changing the floral resources available (e.g., an insect will act as a generalist if the available flowers are equally attractive to i.e., it will visit each flower species according to their abundance), (ii) by changing the community of insects attracted to the plot (e.g., attracting species specialized in yellow and symmetric flowers), and/or (iii) by changing the behavior of the pollinators on the plot (e.g., *S. canadensis* flowers may compete with yellow symmetric flowers but not with other morphotypes, reducing insect preference for yellow symmetric flowers and increasing their preference for other morphotypes when considering only natives).

To disentangle these mechanisms, we propose three novel indices (estimated for each transect * visit) to capture three facets of insect preferences for the different flower morphotypes (M): (i) *pref.fl_M*, (ii) *pref.in_M*, and (iii) *pref.obs_M*. (i) *Pref.fl_M* represents the potential attractiveness of each morphotype in the floral patch (independently from the insect identity). We calculated it as the expected preference of insects for each morphotype given the observed local floral composition and the metanetwork. (ii) *pref.in_M* represents the potential preference of insects attracted to the plot for the different flower morphotypes. We calculated it as the expected preference of insects for each morphotype given the observed set of insects prospecting on the transect visit and the meta-network. (iii) Finally, *pref.obs_M*

integrates the attractiveness of the flowers present on the transect, the a priori preferences of the insects prospecting on the transect and the local variations of their behavior. We defined it as the observed preference of insects for the different morphotypes (detailed calculation of indices in appendix)

By modifying the floral pool, *S. canadensis* vegetative density could influence *pref.fl_M* (i) by selecting species of this morphotype with more attractive flowers (e.g., through allometry), or (ii) by creating a floral context in which this morphotype is more attractive to insects (e.g., this morphotype is dominant). If insects were attracted to the plot by *S. canadensis* flowers, they are expected to also prefer native flowers of the same morphotype (ie. yellow symmetric), leading to an increase in *pref.in_M* for the yellow - symmetric morphotype with *S. canadensis* floral density, and to a respective decrease for other morphotypes. We had two opposite hypotheses concerning the effect of *S. canadensis* on *pref.obs_M*: we expected *S. canadensis* flowers to compete for pollinator visits more strongly with yellow & symmetric native flowers, thus decreasing *pref.obs_M*, but we also considered the possibility that due to the high quality and abundance of pollen and nectar provided by *S. canadensis* flowers, insects would label similar flowers as good resources, increasing their preference for yellow & symmetric flowers. Finally, we also hypothesized that the vegetative density of *S. canadensis* could alter insect foraging behavior and ability to perceive certain flowers, leading to changes in *pref.obs_M*.

To disentangle the mechanisms underlying the effects of *S. canadensis* on insect preferences (*pref.obs_M*), we used structural equation models (SEM, (Shipley 2009; Lefcheck 2016)). SEM models are particularly interesting when considering multiple response variables, intermediate variables (potential indirect effects) and context variables affecting these intermediate variables. Using these models, we were able to disentangle direct and

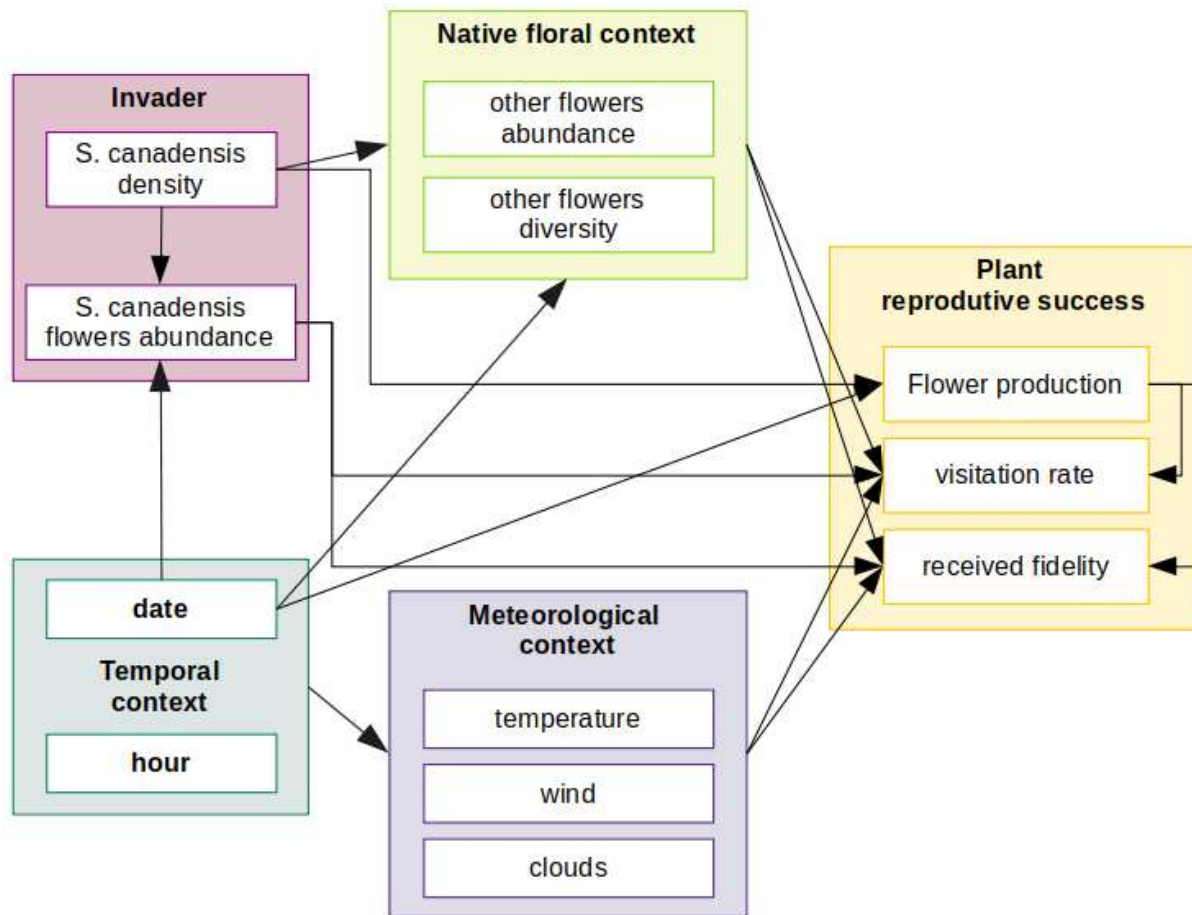


Figure 1: A priori structure of plant-viewpoint structural equation models. Arrows represent directed links (causal relationships). When an arrow points from a variable to a compartment (large colored box), the variable is an explanatory variable for all variables in the compartment. Conversely, when an arrow points from a compartment to a variable, all variables of the compartment are explanatory variables to the pointed variable.

indirect impacts of *S. canadensis* on each of our response variables through different pathways, i.e., through different mechanisms. The models included separate paths from *S. canadensis* vegetative or floral density to `pref.obs_M` in three categories (Figure 2). The paths passing by native vegetation composition of `pref.fl_M` corresponded to *S. canadensis* indirect impacts through the modification of the native vegetation. Paths passing by `pref.in_M` corresponded to *S. canadensis* indirect impacts through the modification of the insect community composition. Finally, paths going directly from *S. canadensis* to `pref.obs_M`

corresponded to *S. canadensis* direct impact on insects behavior.

2.4 SEM structure and stepwise selection

For each of the 72 SEM models (54 plant- and 18 insect-viewpoint models), we followed the same procedure. First, we defined the model initial structure (i.e. links between variables) following our ecological hypotheses (see annexes and figures), and identified a list of “permitted” links corresponding to secondary hypotheses that could be added to the model during model selection. Permitted links corresponded to links that make sense biologically, but that we did not expect to be the

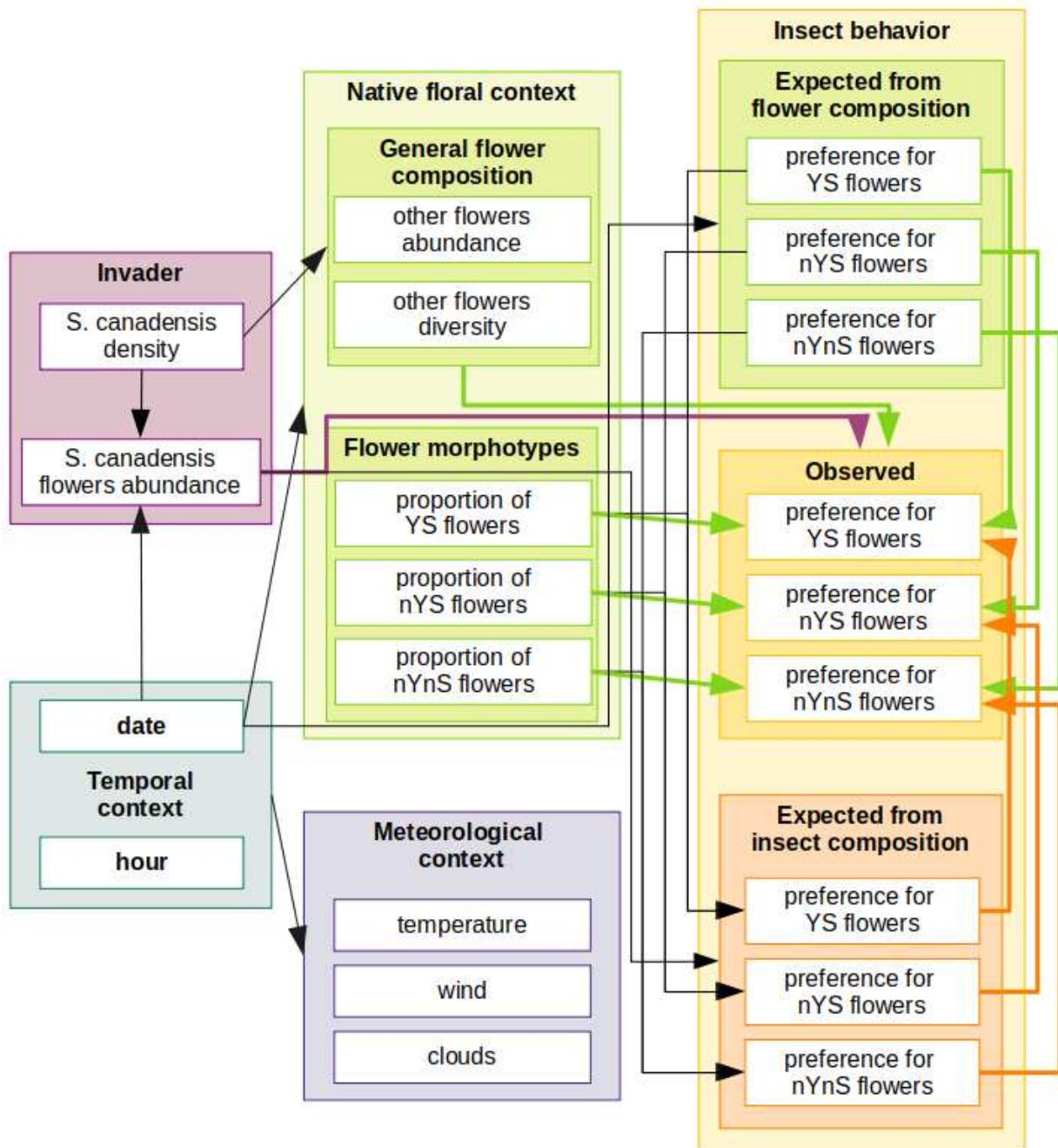


Figure 2: A priori structure of insect-viewpoint structural equation models. Arrows represent directed links (causal relationships). When an arrow points from a variable to a compartment, the variable is an explanatory variable for all variables in the compartment. Conversely, when an arrow points from a compartment to a variable, all variables of the compartment are explanatory variables to the pointed variable. Green arrows represent the paths by which *S. canadensis* can impact insect preferences via the modification of the native flowers composition; Orange arrows the paths of impacts through the modification of the composition of the insects attracted to prospect on the transect. Finally, purple arrows represent the paths of direct impacts (*S. canadensis* impact insect behavior within the patch).

main drivers of plant reproduction success or insect preferences in the context of our study.. The a priori and authorized links, as well as the hypotheses behind each of these links are described in Annexe.

Second, we ran our initial models, and we simplified and improved them following a two-step procedure. We (i) iteratively added interactions between variables when independence claims were not supported by the test of directed separation (p-value <0.05). If the interaction was part of the a priori or authorized links, it was added as a link, else, it was added as a correlation. Next, we (ii) iteratively removed links and correlations that were not significant (p-value > 0.05) (Grace et al. 2015). We repeated these two steps until the model was stabilized.

2.5 Estimation of *S. canadensis* direct and indirect impacts

The effects of *S. canadensis* on a response variable (Q1- plant reproductive success or Q2- insect preferences) can be direct and/or indirect (i.e. through a path including mediating variables). *S. canadensis* effect through one path is calculated as the product of all estimates on this path, and its total effect on a response variable as the sum of the paths linking *S. canadensis* to this variable. For models including both *S. canadensis* vegetative and flower density, we calculated their effects separately. For insect-viewpoint models, we also separated the paths in three categories: direct effects of *S. canadensis*, paths mediated by insect composition and paths mediated by floral context but not insect composition, corresponding to the three hypothesized types of *S. canadensis* impact mechanisms.

Results

We recorded a total of 91 plant species, 256 insect species and 117 non identified morphotypes. We observed 9 679 interactions, respectively 1610, 967 and 7102 during the growing, pre-blooming and flowering phases of *S. canadensis* [meta-network visualization in Annex x]. 32% of the interactions were from

honeybees, 19% from wild hymenoptera, 22% from diptera, 19% from coleoptera and 9% from hemiptera. All models structures were valid (p-value of the Fisher C test > 0.05) and the portion of the variables of interest explained by the models ranged from 2% to 100% for FP, 3% to 28% for VR, 53% to 86% for RF, 54% to 99% for pref.obs_YS, 55% et 58% for pref.obs_nYS and 38% to 61% for pref.obs_nYnS.

1 Plants point of view

We found that native plants with flowers similar to *S. canadensis* flowers (yellow and symmetric) were more abundant (FP), received more visites (VR) and fidelity (RF) during *S. canadensis* flowering, while the other morphotypes were less abundant and received less fidelity (non yellow asymmetric flowers) or were less visited (non yellow symmetric flowers) during the same period (Figure 4). Even though these effects were detected only during the flowering phase of *S. canadensis*, they were mainly driven by its vegetative density rather than by its flower density. Results by insect group tend to follow the same pattern, but with high variability between groups (Annexe).

2 Insect point of view

Similarly to what we found in the plant-viewpoint models, insect preference for flowers similar to *S. canadensis* increased with *S. canadensis* vegetative density. This effect occurs only during *S. canadensis* flowering, when the biomass of *S. canadensis* on invaded plots is the highest (it flowers when its vegetative growth ends). It is driven by the direct effect of *S. canadensis* vegetative density on insect behavior (ie. insects locally prefer flowers that are yellow and symmetric) (Figure 5). *S. canadensis* vegetative density also increased insect preference for not yellow & symmetric flowers, but through the flower community composition. We also found that *S. canadensis* flower density had a direct impact on insect behavior by decreasing their preference for native flowers

Chapitre 5 – Invasive *Solidago canadensis* mainly modifies pollinator’s behavior and native plants reproductive success through its vegetative density

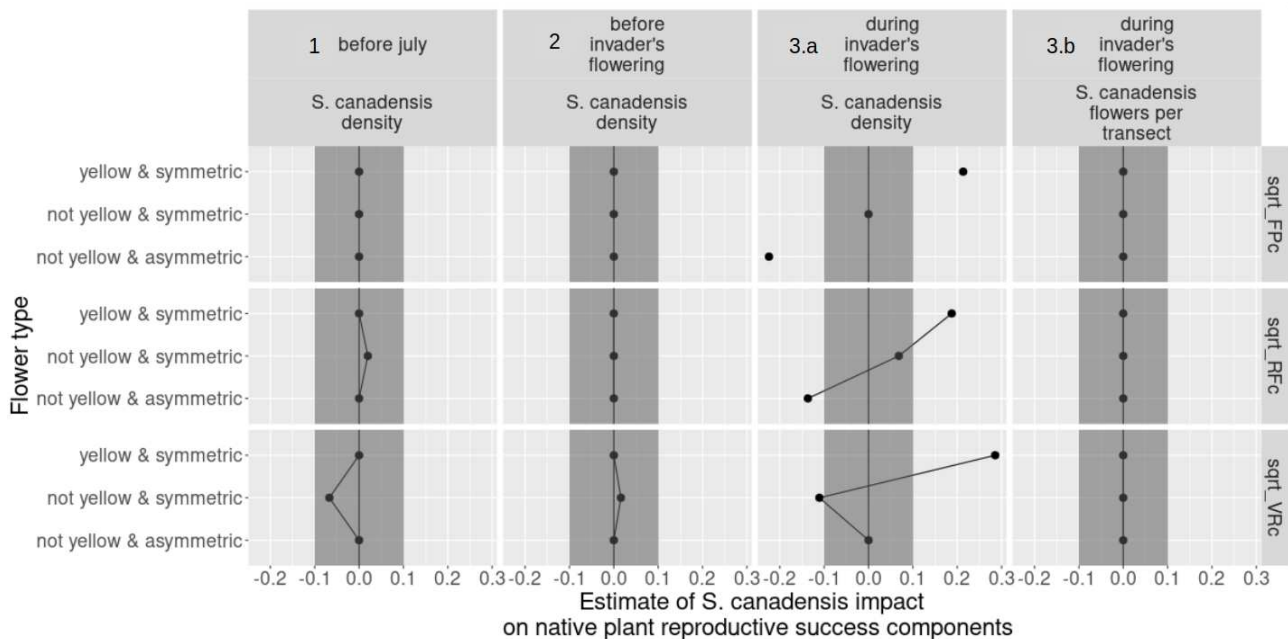


Figure 3: Results of plant viewpoint models. Each point represents the total impact of *S. canadensis* vegetative (1,2,3a) or floral (3b) density on the flower production (FP), visitation rate (VR) and received fidelity (RF) of the different native flower morphotypes during the growing (1), pre-flowering (2) and flowering (3a,3b) phases of *S. canadensis*. For clarity, we presented only the results for all insects together. Results by insect group are presented in Annexe.

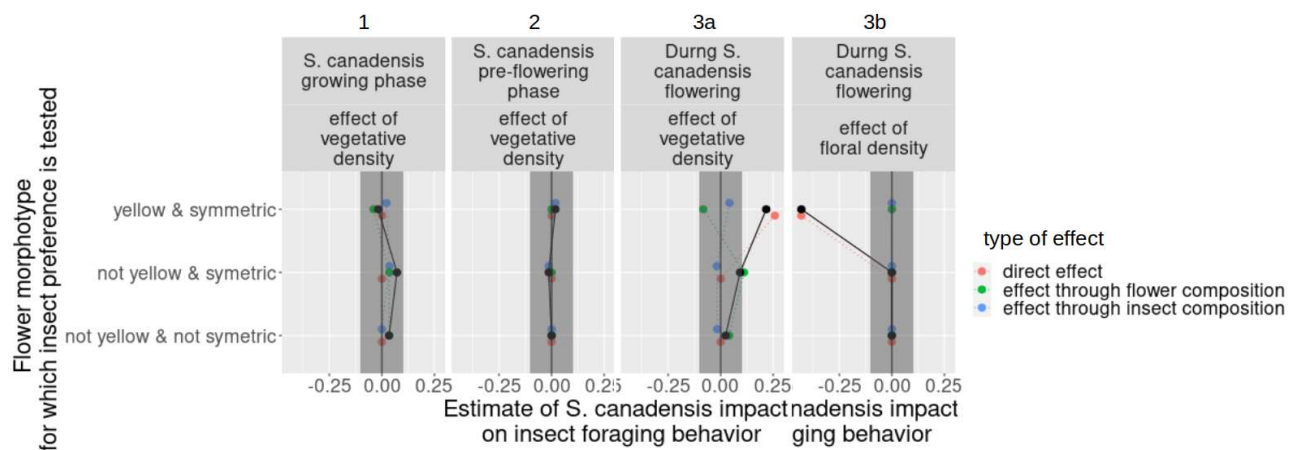


Figure 4: Results of insect viewpoint models. Each point represents the total impact of *S. canadensis* vegetative (1,2,3) or floral (4) density on insect preferences for the different native flower morphotypes during the growing (1), pre-flowering (2) and flowering (3,4) phases of *S. canadensis*. Black dots correspond to the total effect of *S. canadensis* that can be decomposed into three different mechanisms: impact through the modification of flower composition (green dots), impact through the modification of the insect prospecting on the plot (blue dots) and direct impact on insects local behavior (red points). For clarity, we presented only the results for all insects together. Results by insect group are presented in Annexe.

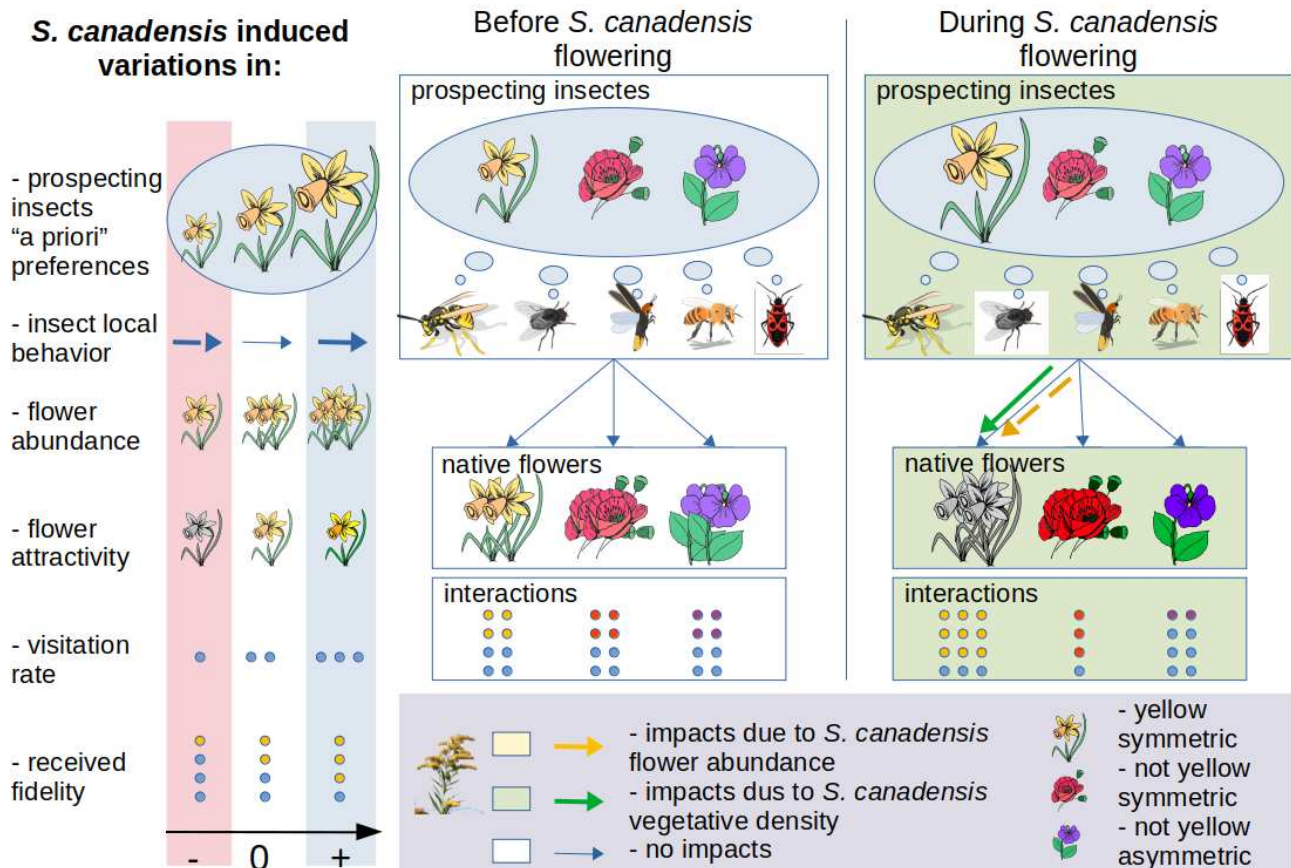


Figure 5: Summary of the results. In the first row, flower size represent the insects a priori preference for them in presence of *S. canadensis* (compared with patches with no *S. canadensis*, M1), and the arrows represent the realized preference of the insects (compared with patches with no *S. canadensis*, M1). In the lower panels, flowers number represent their abundance and their color intensity represent their attractivity (compared with patches with no *S. canadensis*, M2). Points represent the amount of pollen received and colored ones correspond to the proportion of conspecific pollen (compared with patches with no *S. canadensis*, M2).

that are similar to *S. canadensis*, while other morphotypes are not significantly affected.

Discussion

In this paper, we propose an original framework to study the impacts of an invasive plant with attractive flowers on native plant-pollinator interactions and how they vary over the growing season. It enabled us to estimate (i) the invader impacts on native plant reproduction success, and (ii) the direct and indirect mechanisms underlying them, at the whole community scale, and using metrics based on observed plant-insect networks.

Q1 - *S. canadensis* impacts on the reproductive success of native species depends on how close their flowers are to *S. canadensis* ones and varies during the season

We found that *S. canadensis* invasion potentially increases the reproductive success of native plants with flowers similar to those of *S. canadensis*: they produce more flowers (FP), these flowers are more visited (VR) and are more likely to be visited by insects carrying pollen from the same species (RF). Conversely, *S. canadensis* invasion decreases the reproductive success of native plants with flowers dissimilar to those of *S. canadensis*. The

magnitude of this impact increases with this dissimilarity: not yellow & symmetric flowers only experience a slight decrease in visitation rate (VR), while not yellow & asymmetric flowers experience a decrease in their flower abundance (FP, directly linked to their ability to produce seeds), and in the proportion of conspecific pollen they receive (RF, directly linked with pollen competition).

According to our models, *S. canadensis* affects plants reproductive success during its flowering period only. Surprisingly, the driver of these impacts is not *S. canadensis* flower density but its vegetative density. This result is robust: (i) during *S. canadensis* flowering, *S. canadensis* vegetative density and floral density are correlated to only 56% and (ii) our models are robust to the model a priori structure (no impact of flower abundance appeared when we tested to remove the vegetative density of the model). Furthermore, we can say it is not the result of an inter-annual effect of flower abundance because we observe no effect on FP before *S. canadensis* flowering. If *S. canadensis* flower density impact on native plants reproductive success at year N was strong enough to affect their population size (i.e. to have an inter-annual impact), we would detect this impact on flower production at year N+1, before *S. canadensis* flowering. Indeed, FP is directly linked to population size and *S. canadensis* blooming occurs late in the season i.e. after the flowering peak of most native species. This result has two implications: (i) SC effect on VR and RF is due to the modification of the vegetation structure (only one species present the same architecture in the meadow we studied: *Erigeron annuus*, an other invasive species from north America) and (ii) at the moment *S. canadensis* impacts are not strong enough to generate detectable inter-annual effect: we found no signal indicating an impact on native vegetation dynamics. This last point has to be carefully considered because our study sites are not favorable for the detection of inter-annual effects. The fact that we can't detect them does not mean they do not exist. Indeed, a

difficulty of studying impacts of invasions on native communities in natura is their own spatial and temporal dynamics (Jackson and Sax 2010; Bagaria et al. 2015; Rumpf et al. 2019). In the meadows we studied, *S. canadensis* forms relatively small patches (<300m²), making it easy for native plants to maintain a high propagule pressure through source-sink dynamics, even if the reproductive success of individuals within the patch is low (colonization credit). Moreover, the vegetation of these meadows is mostly composed of perennial species able to reproduce locally via vegetative processes, leading to a potentially important lag time between when impacts of *S. canadensis* begin to occur and when their consequences on native populations become detectable (extinction debt).

During its flowering, *S. canadensis* vegetative density had a positive impact on species flower production for yellow & symmetric flowers, and a negative one for not yellow & not symmetric flowers. *S. canadensis* could impact FP through two mechanisms: by affecting the population size and by modifying individuals investment in sexual reproduction. Both mechanisms rely on direct competition for resources and space, but how native plants are affected by this competition highly depends on their traits (Grange et al. 2022). However, because we observed no effect on FP before *S. canadensis* flowering, we can exclude the hypothesis of *S. canadensis* impact on population size. The observed variations of FP are thus due to individuals investment in reproduction. Species directly affected by *S. canadensis* competition see their population and their ability to invest in reproduction decrease (species with not yellow and asymmetric), while other species might show a positive response to *S. canadensis* density because they experience a competition release if their population growth is limited by species highly affected by *S. canadensis* induced competition. Species with yellow & symmetric flowers may be less affected by *S. canadensis* induced competition than the rest of the community and benefit from

the diminution of other species' populations. Conversely, not yellow & asymmetric flowers might correspond to the species most affected by this competition.

Regarding visitation rates and received fidelity, *S. canadensis* vegetative density had a positive impact on species with similar to *S. canadensis* flowers, and a negative or neutral one for dissimilar flowers. These indices may be influenced by both FP and insect preferences, that are driven by flower composition, vegetation structure, identity of insects attracted to the patch and their foraging behavior within the patch.

Q2 - Variations in insect foraging behavior are driven by the direct effects of *S. canadensis* flowers density and the modification of the vegetation structure by *S. canadensis* vegetative density on insect preferences for the different native flower morphotypes.

Our results suggest that *S. canadensis* and species with similar flowers (yellow & symmetric) are directly in competition for pollinators. The observed preference of insects for *S* flowers decrease with the abundance of *S. canadensis* flowers, while we observed no variation due to the attractiveness of these flowers or to the a priori preferences of insects prospecting on the transects. We also found that *S. canadensis* vegetative density increased insect preference for yellow & symmetric flowers. This effect occurs during *S. canadensis* flowering, i.e., when its shoots are fully grown, suggesting a threshold effect linked to *S. canadensis* height, through some ability to modify the vegetation 3D structure or to hide some flowers from pollinators. This might be due to an effect of the vegetation structure on tradeoffs between insects prospecting strategies. For example, *S. canadensis* tends to favor insect predators (Dudek et al. 2016; Bauer et al. 2021), making it more dangerous for pollinators to visit flowers within the vegetation patch (lower flowers). The vegetation structure could also affect insects' ability to detect certain types of

resources (McCall and Primack 1992; Klecka et al. 2018). These two mechanisms (competition and modification of the vegetation structure) might explain Sun et al. (2013) contrasting results on the impacts of *S. canadensis* on two yellow & symmetric flowers pollination and reproductive success. They found that the proximity of *S. canadensis* flowers limited insects visitation to *Ixeris chinensis* while increasing insect visitation to *Sonchus arvensis* but decreased the probability for insects to visit their flowers twice in a row (this metric correspond to our received fidelity metric). In the case of *I. chinensis*, *S. canadensis* competitive effect was predominant, while in the case of *S. arvensis*, the facilitative effect was predominant (it acted as a magnet species). This suggests that, according to our results, both competition and facilitation occurs for yellow & symmetric flowers, and that while we found that facilitation was the predominant mechanism at the community scale, this can vary depending on the considered species. In the case of Sun et al (2013) study, this difference may be linked to the spatial location of the flowers: *I. chinensis* (0.18m) is way lower than *S. canadensis* (0.18m), while *S. arvensis* has a similar height (0.94m).

To a lesser extent, *S. canadensis* affected native flowers composition in a way that made not yellow & symmetric flowers more attractive than other morphotypes, leading to a slight increase of insect preference for these flowers. This might be due to the selection of more attractive species within not yellow & symmetric flowers through allometric constraints (Weiner 2004). It is possible that the species with the most attractive not yellow & symmetric flowers also appear to be, within our meadows, the less affected by *S. canadensis* competition among the species with not yellow & symmetric flowers. Alternatively, *S. canadensis* could affect the composition of the floral community, in terms of morphotypes, via its competitive abilities. Some insects tend to optimize their foraging by identifying abundant flowers with good rewards (Goulson et al.

1998). A higher proportion of one flower morphotype in the community could thus motivate insects to visit this morphotype more often.

Like in plant point of view models, *S. canadensis* affects insect preferences for the different flower morphotypes only during its flowering period. However, these impacts were driven by both *S. canadensis* flower and vegetative density, while only the vegetative density impacts appear to be repercutated in plant point of view models. This suggests that the impact of *S. canadensis* vegetative (not floral) density drove the impacts on the flower point of view metrics, even though the impact of *S. canadensis* flower density on insect preferences was more important than that of its vegetative density in the insect point of view models. This might be explained by the impact of flower production – which can not be impacted by *S. canadensis* flower density – on visitation rate and received fidelity. Some insects tend to focus their foraging activity on the most abundant flowers, all the most as they have to learn how to use these resources (Lavery 1994; Makino and Sakai 2004). The fidelity received by a flower species mechanically increases with its abundance: because the probability of an insect to visit this species is linearly linked to the proportion of the flowers it represents. There might also be a sampling bias toward the most abundant species (23 out of the 91 recorded) in the plant point of view models because this approach required species that were present at different densities of *S. canadensis*. These species are the ones that are able to maintain a population under high densities of *S. canadensis*, and they may also correspond to the flowers able to compete with *S. canadensis* (in attracting pollinators). Interestingly, we found no impact of *S. canadensis* on insects' preference for not yellow & asymmetric flowers. The impact of *S. canadensis* vegetative density on the fidelity received by this morphotype highlighted in plant point of view models could be the result of this morphotype flower abundance only. Consistently, we found no

effect on visitation rate that was independent of flower production.

Limits and perspectives

We can formulate four main limits to our results: (i) Because of fieldwork constraints, we had to stop our observations in mid-August, failing to reach the peak of *S. canadensis* blooming in some meadows. However, this point was (almost) met in 4 out of 6 meadows, and the native vegetation blooming peak was already terminated for almost all native flowers (Annexe). The impact of *S. canadensis* on native plants reproduction success after our fieldwork session is thus probably marginal compared to the impacts we quantified. (ii) We categorized flower species in three morphotypes, using their color in the human visible spectrum and symmetry. However, other flower traits may be equally important for insects to identify and recognize a flower type (e.g., inflorescence structure, flower fragrance, size, UV colors, pollen and nectar nutritional compound). The variations of these traits within our morphotypes could blur the impacts of *S. canadensis*. Using more precise morphotypes would probably enable us to detect more impacts of *S. canadensis* on insect preferences, but this could not be done for plant point of view models due to the limited number of species meeting the requirement in terms of spatial distribution to enter the analyses (23 out of 91). (iii) When considering insect groups (Annexe), results varied a lot, indicating that *S. canadensis* impacts may vary locally depending on the composition of the insect community. The final impact on plants' reproductive success also depends on the ability of the visiting insects to transfer pollen from one flower to the other. An easy way to detect the big differences of pollen carrying capacity of insect species in this type of survey would be to standardize the quantity of alcohol in insect vials and classify the species according to the turbidity of the liquid that should be linked to the amount of free pollen present on their body. Weighting our VR and RF indices by this ability to transport free pollen

would probably significantly improve the accuracy of our predictions on plants' reproductive success. Still, taking into consideration the received fidelity already significantly improved our analyses compared to studies usually only considering visitation rates. (iv) Our results on RF and meta-network based insect preferences and flower attractiveness rely on the assumption that insect behavior is constant throughout the year. However, insect communities vary a lot in terms of composition and needs depending on the period of the year (Bonoan et al. 2018; Hendriksma et al. 2019). A way to improve these indices (RF, pref.fl_M and pref.in_M) would be to estimate a priori insect preferences and flower attractiveness based not on the meta-network but on sub-meta-networks corresponding to the different periods studied. This would require more observations, but could be achieved for studies repeated over years.

Conclusion

Overall, we found that the major effect of *S. canadensis* on native plants reproductive success was due to its vegetative density and only occurred at the end of the growing season, i.e., when *S. canadensis* has reached its final size and begins to bloom. Most of the impacts were on flowers similar to *S. canadensis* ones (Figure 6). At high vegetative densities of *S. canadensis*, they were more abundant and benefited from *S. canadensis* (i) attracting insects that were more specialized in yellow & symmetric flowers, and (ii) increasing their preference for this morphotype, resulting in an (iii) increased visitation rate and (iv) received fidelity. Conversely, *S. canadensis* vegetative density increased the attractiveness of not yellow & symmetric flowers and decreased the abundance of not yellow & asymmetric flowers. Counter-intuitively, this resulted in not yellow & symmetric flowers being less visited, while not yellow & asymmetric flowers were visited the same, but with a lower received fidelity. We also found that *S. canadensis* flowers are in competition with yellow symmetric native

flowers for pollinators, but this had no impact on flowers' visitation rate nor received fidelity.

Invasion impacts are mediated by complex mechanisms with negative impacts on some species but also positive impacts on others (here, yellow & symmetric flowers) (Vimercati et al. 2022, see annexe Chapter 1), which should not be overlooked. However, the observed beneficial effects can (i) be detrimental in the long run for the whole community dynamic (e.g. selection of a small group of species and loss of all others), and (ii) be allowed by the small size of the *S. canadensis* patches in this study (e.g. source sink dynamics and border effects) and may be lost if *S. canadensis* patch area increase enough to affect the insect species pool (Morón et al. 2018). In this case, the system could reach a tipping point where the positive impact we observed would turn into a negative one because of the lack of pollinators, leading to an important shift in the vegetation by filtering out all insect pollinated species (cascading effect) (López-Núñez et al. 2017). To be able to understand these dynamics, impacts of global changes on communities dynamics should (i) be studied along gradients, i.e., not only comparing perturbed vs non perturbed sites, (ii) consider as many different trophic groups as possible, and (iii) consider variations in species behavior and their repercussions on the population dynamic of the species they interact with.

Our results also call for a better understanding of vegetation structure on insect foraging behavior. Such research is difficult to perform in nature, as insects adapt their foraging behavior based not only on vegetation structure, but also on the local resources, weather, previous experiences and landscape characteristics (Bartareau 1996; Peat and Goulson 2005; Beyer et al. 2022). However, semi-controlled experiments can be used to test the preference of insects for different resource types in different strata of the vegetation depending on the vegetation height and structure (Klecka et al. 2018).

Chapitre 6 : Synthèse et discussion générale

Chapitre 6 – Synthèse et discussion générale

Dans cette thèse, j'ai cherché à identifier (i) les mécanismes d'impact, directs et indirects de l'espèce invasive *S. canadensis* sur la végétation native, (ii) les groupes fonctionnels les plus sensibles à chacun de ces mécanismes et (iii) les conséquences globales pour les communautés végétales natives. Pour ce faire, nous avons mené une campagne d'échantillonnage ambitieuse (Chap 2), qui nous a permis de tester l'importance de différentes pratiques d'échantillonnage des réseaux de pollinisation sur la qualité des données obtenues (Chap 3). Puis, nous avons utilisé ces données pour étudier l'influence de *S. canadensis* sur la végétation native à travers trois contraintes majeurs liées à sa présence (Chap 4) : l'augmentation de la compétition pour la lumière, les nutriments du sol et les interactions avec les champignons mycorhiziens arbusculaires. Enfin, nous nous sommes concentrés sur les impacts de *S. canadensis* sur le succès de reproduction de la végétation native via la modification des préférences des insectes pollinisateurs (Chap 5).

Les résultats obtenus ont permis de mettre en lumière la diversité des mécanismes par lesquels *S. canadensis* impacte la végétation native (Figure 6.1). Nous avons notamment pu mettre en avant la complexité de ces mécanismes, dont la nature et l'intensité varient au cours de la saison de végétation et entre groupes fonctionnels natifs.

6.1 Synthèse transversale des impacts observés de *S. canadensis* sur la végétation native

6.1.1 Une large diversité des mécanismes d'impact de *S. canadensis*

Nous avons identifié trois mécanismes de compétition directe (pour la lumière, les ressources du sol et les mycorhizes) et deux mécanismes indirects (via la perturbation des interactions avec un groupe mutualiste) par lesquels *S. canadensis* diminue les populations des espèces de plantes natives ou les exclut. Ces mécanismes réduisent la disponibilité et/ou l'accès des espèces natives à des ressources importantes pour leur fitness: la lumière et les nutriments du sol, nécessaires au développement des individus, mais aussi le transfert de pollen dont dépendent les espèces entomogames pour assurer leur reproduction. Ils étaient liés à trois caractéristiques de *S. canadensis*: (i) la densité des populations formées qui modifient la structure de la végétation, (i) la densité de son système racinaire produisant des composés allélopathiques, et (iii) l'attractivité de ses fleurs.

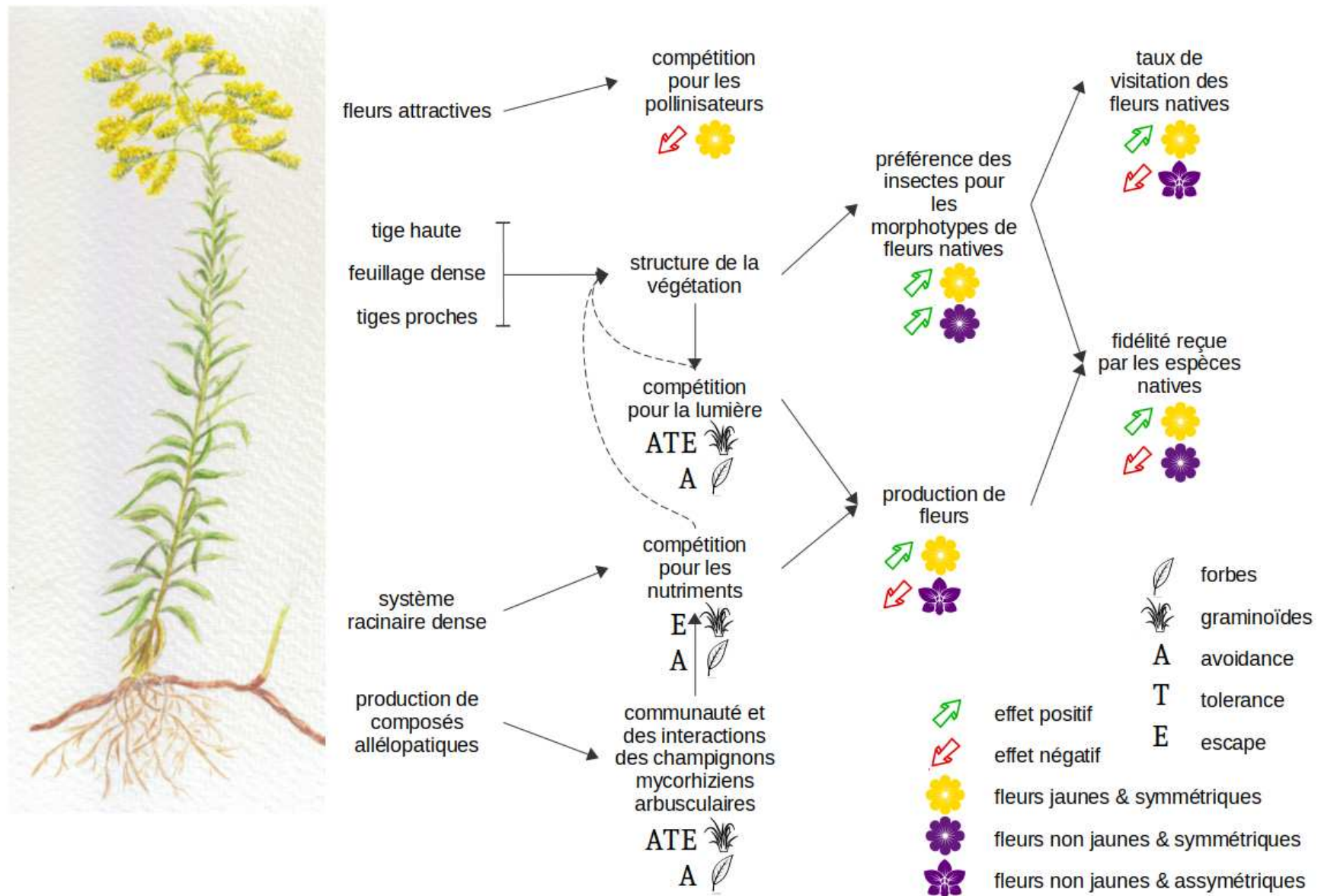


Figure 6.1 : Vision globale des impacts de *S. canadensis* mis en évidence dans la thèse et des mécanismes sous-jacents. Les flèches pleines correspondent aux liens mis en évidence dans le cadre de la thèse et les flèches en pointillés à des liens plausibles mais non testés. Les mécanismes en gris correspondent à des mécanismes intermédiaires inférés dans le cadre de la thèse mais non testés directement. Les symboles sous les mécanismes correspondent aux groupes fonctionnels affectés et à leur réponse.

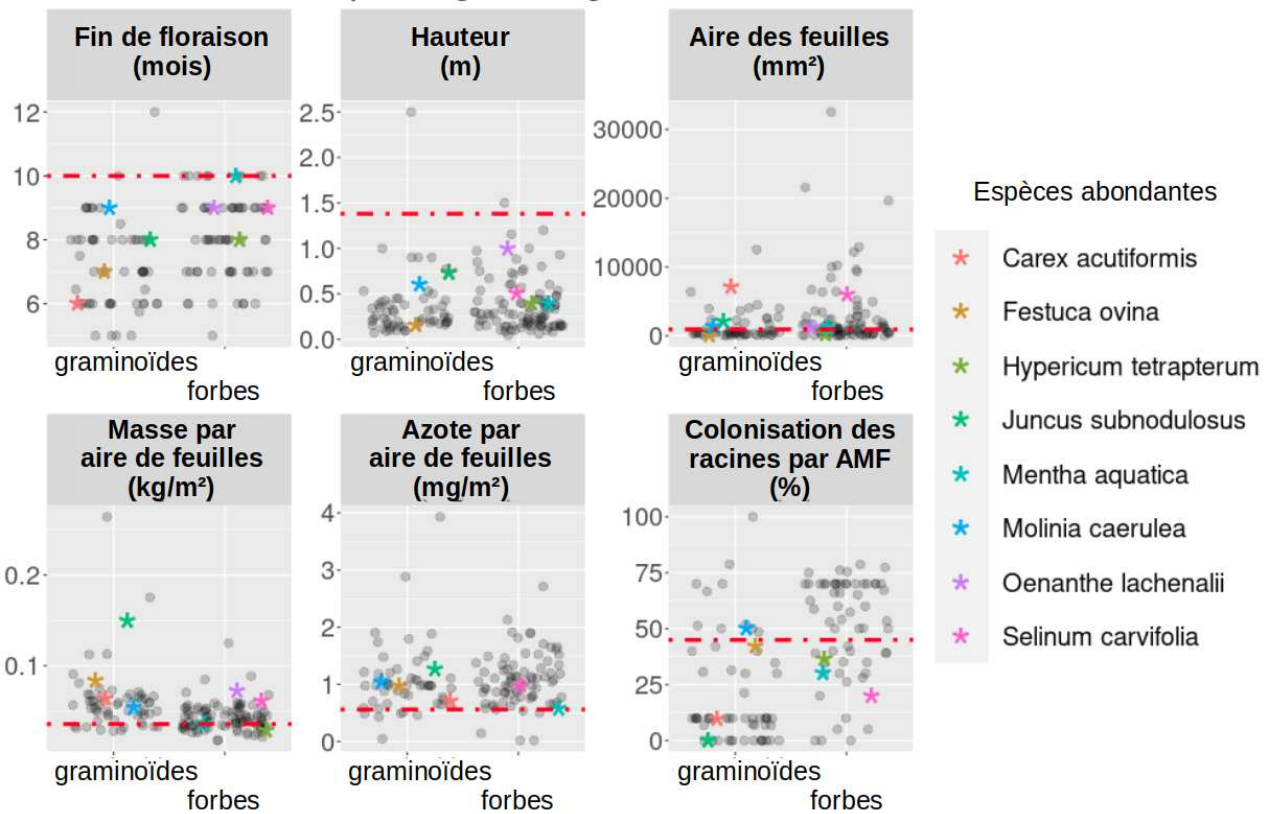


Figure 6.2 : Traits des espèces présentes sur les prairies étudiées. Les espèces les plus abondantes dans les quadrats végétation et en fleurs sur les transectes sont en couleur. les tirets rouges représentent la valeur des traits pour *S. canadensis*.

S. canadensis est une espèce de grande taille comparée à la végétation native (Figure 6.2). Son feuillage est réparti de façon dense et est présent tout le long de sa tige jusqu'à son inflorescence. De plus, du fait de l'importance de la reproduction végétative de chaque clone et de la structure de ses rhizomes, ses tiges peuvent former des patches très denses (une tige tous les 5-10 cm) (Werner et al. 1980; Weber 2000). Ces caractéristiques permettent à *S. canadensis* d'intercepter une grande quantité de lumière et donc d'en réduire directement l'accès pour les autres espèces, dès que l'élongation de ses tiges est assez avancée pour atteindre la canopée locale (entre avril et juin dans les prairies étudiées) [Chap 4]. La densité des patches de *S. canadensis* a aussi un effet important sur la structure 3D de la végétation, car sa morphologie diffère nettement de celle des espèces natives (tiges longues, denses, non branchées et feuillées sur toute leur longueur). Mes travaux ont montrés que cette modification de structure de végétation affecte la stratégie de prospection des insectes pollinisateurs, et en particulier leur préférence pour les fleurs jaunes &

symétriques [Chap 5]. Les mécanismes exacts derrière ce dernier effet restent à déterminer. La structure et la densité de la végétation pourraient impacter les insectes dans (i) leur perception de certains types de fleurs (e.g. les fleurs jaunes pourraient former un contraste plus important avec une végétation plus sombre et donc être plus facilement perçues par les pollinisateurs), (ii) leur capacité à se déplacer à l'intérieur du patch (e.g. fleurs jaunes & symétriques situées plus haut dans la végétation et donc plus accessible (Figure 6.3)), ou encore (iii) leur perception du risque de prédation (e.g. il est plus risqué de prospecter dans les strates basses, (Dudek et al. 2016; Bauer et al. 2021)).

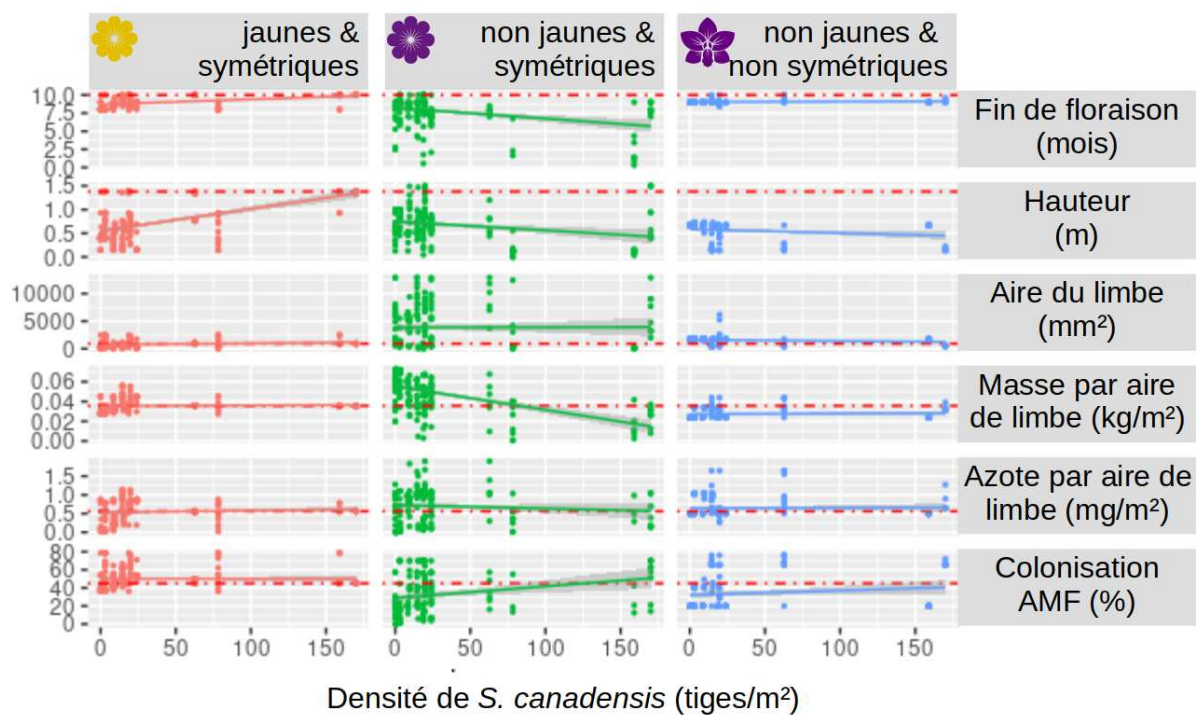


Figure 6.3 : Moyenne pondérée par l'abondance florale des espèces en fleur sur les placettes par visite pendant la floraison de *S. canadensis*. Les traits pointillés représentent la valeur des traits pour *S. canadensis*.

La densité du système rhizomateux et racinaire de *S. canadensis* dans les 20 premiers centimètres de sol lui permet de préempter les ressources du sol, notamment les nutriments (Werner et al. 1980; Yu and He 2021). Les racines de *S. canadensis* libèrent des composés allélopathiques qui modifient la composition des champignons mycorhiziens arbusculaires et leur affinité pour les espèces natives. La capacité des espèces natives à échapper à la rhizosphère de *S. canadensis* pour se procurer des nutriments hors de la zone de compétition accrue par son réseau racinaire dense est alors diminuée (Zhang et al. 2007; Zubek et al. 2016, Chap 4).

Enfin, les fleurs de *S. canadensis* sont abondantes et produisent de grandes quantités de pollen et de nectar (Weber 2000). Ces caractéristiques leur permettent d’attirer des insectes pollinisateurs qui en son absence iraient visiter les fleurs d’espèces natives [Chap 5].

Contrairement aux précédentes études, nous n’avons trouvé aucun effet de la densité de *S. canadensis* sur la composition du sol (humidité, [N], [C], pH, MO) (Zhang et al. 2009; Scharfy et al. 2009; mais voir Klimek et al. 2020). Cela s’explique probablement par la gestion des prairies étudiées en fauche avec exportation: les feuilles et tiges de solidages n’étant pas laissées sur place, elles n’intègrent pas la litière. Cependant, *S. canadensis* est aussi connu pour produire des métabolites secondaires qui affectent les micro-organismes et donc la composition chimique des sols (Liao et al. 2011; Zhang et al. 2016; Zhang et al. 2019; Liu et al. 2021). L’absence d’effet du solidage sur les sols de notre zone d’étude pourrait s’expliquer par le fait que la production et l’activité des composés secondaires peut dépendre de facteurs locaux tels que l’humidité, la température (Einhellig 1996; Chaves Lobón et al. 2002), ou la composition initiale de la communauté microbienne (Meiners et al. 2017). Ces métabolites secondaires pourraient aussi tout simplement être lessivés du fait des mouvements d’eau dans les prairies humides et ne pas s’accumuler en quantités suffisantes pour avoir un effet déterminant sur l’activité du sol (Tongma et al. 1999).

Les travaux réalisés dans le cadre de ma thèse ont permis d’améliorer la connaissance et la compréhension des mécanismes d’impact de *S. canadensis* en milieu naturel. La capacité de *S. canadensis* à agir comme un compétiteur envers les autres espèces végétales, entravant notamment leur germination et leur croissance, est largement connue (Abhilasha et al. 2008; Yuan et al. 2013; Fenesi, Geréd, et al. 2015). Cependant, les mécanismes exacts et les ressources impliquées n’avaient jamais été testées (à ma connaissance) en conditions naturelles et à l’échelle de la communauté. De même, la production de composés allélopathiques par *S. canadensis* est bien documentée, et leurs effets, via la modification de la communauté de champignons mycorhiziens et de leurs interactions ont été testés sur des plantes cibles (Zhang et al. 2007; Zubek et al. 2016; Řezáčová et al. 2021). Cependant, aucun indice permettant de tester la modification de ces interactions en conditions naturelles et sur l’ensemble de la communauté végétale n’avait été proposé. Les impacts de *S. canadensis* sur la composition du sol ont été bien décrits, mais varient d’une étude à l’autre, ce qui suggère qu’une part importante de la réponse est liée aux conditions initiales du milieu envahi et à sa dynamique naturelle de perturbations (Hawkes and Keitt 2015),

mais nous ne les avons pas retrouvés sur nos prairies. Enfin, la modification de la composition et de l'abondance des communautés de pollinisateurs ainsi que de leurs interactions avec les fleurs natives par *S. canadensis* avait déjà été documentée, mais sans être liée aux impacts de ces modifications sur le succès reproducteur des espèces natives en conditions réelles (Morón et al. 2009; Sun et al. 2013; Fenesi, Vágási, et al. 2015).

6.1.2 Des groupes fonctionnels qui répondent différemment à l'invasion par le solidage

Toutes les espèces natives ne sont pas affectées de la même façon par le solidage. Leur sensibilité à différentes pressions de compétition dépend de leurs traits, et peut être mise en lumière grâce à l'utilisation de groupes fonctionnels (forbes ou graminoides, fleurs jaunes & symétriques vs. pas jaunes & asymétriques).

Parmi les mécanismes testés, les graminoides ne sont sensibles qu'à la compétition pour la lumière, dont certaines espèces parviennent à minimiser l'impact via l'une des trois stratégies de résistance. Certaines espèces évitent cette compétition (espèces grandes, "à égalité" avec *S. canadensis*), d'autres la tolèrent (espèces petites avec des feuilles petites et légères adaptées à des environnements peu lumineux), et un troisième groupe y échappe (espèces finissent leur cycle tôt, avant que *S. canadensis* ne restreigne leur accès à la lumière). Cette compétition pour la lumière a trois types d'impacts pour les graminoides : elle diminue la richesse spécifique, modifie la répartition des espèces dans l'espace des traits, et diminue la productivité des sites envahis.

A l'inverse, les forbes sont sensibles aux trois types de compétition testés: pour la lumière, pour les nutriments du sol et pour les interactions avec les champignons mycorhiziens. Seules les espèces capables d'éviter la compétition avec *S. canadensis* - c'est-à-dire étant au moins aussi compétitives que *S. canadensis* pour les ressources testées (grande taille et interactions fortes et abondantes avec les champignons mycorhiziens arbusculaires) - parviennent à résister à de fortes densités de *S. canadensis*. Leur richesse spécifique et leur productivité n'est pas affectée par la densité de *S. canadensis*, mais la régularité de leur répartition en termes taxonomique et fonctionnelle diminue. Cela signifie que les espèces les plus petites ou avec moins de mycorhizes sont en train de disparaître, mais que les espèces plus grandes avec beaucoup de mycorhizes profitent de la disparition des premières et sont donc plutôt favorisées dans l'environnement modifié par *S. canadensis*.

Au sein des forbes, on peut encore séparer les espèces en fonction du morphotype de leurs fleurs, qui détermine l'impact de *S. canadensis* sur leur succès reproducteur. Les espèces à fleurs jaunes et symétriques, comme celles de *S. canadensis*, voient leur production de fleurs, ainsi que leur taux de visites et la qualité de ces visites augmenter avec la densité de *S. canadensis*. Elles reçoivent donc plus de pollen homospécifique et sont à même de produire plus de graines. À l'inverse, les espèces à fleurs très différentes de celles du solidage (non jaunes & asymétriques) produisent moins de fleurs et reçoivent une proportion plus importante de pollen heterospécifique. Elles sont donc en mesure de produire moins de graines qu'en l'absence de *S. canadensis* et plus susceptibles de subir de la compétition pollinique. Les différences entre les morphotypes de fleurs observées peuvent aussi se lire à la lumière des traits végétatifs des espèces qui les composent (Figure 6.3). Dans les placettes à forte densité de *S. canadensis*, les fleurs jaunes & symétriques correspondent à des espèces plus hautes, donc peu contraintes par *S. canadensis* dans leur accès à la lumière. À l'inverse, les fleurs non jaunes & non symétriques correspondent à des espèces plus petites et ayant moins d'interactions mycorhiziennes mais une forte concentration d'azote foliaire, donc des besoins élevés en azote. Ces espèces sont donc plus contraintes dans leur accès à la lumière et aux nutriments du sol par *S. canadensis*, ce qui explique un investissement moins important dans la production de fleurs.

Nous avons détecté des mécanismes d'impact de *S. canadensis* sur le succès reproducteur des espèces natives. Cependant, nous n'avons pas détecté d'impact sur la dynamique des populations natives étudiées. Si la densité de *S. canadensis* avait un impact sur le succès reproducteur des espèces natives assez important pour modifier la dynamique de leur population, on observerait une modification de l'abondance des individus, et donc du nombre d'inflorescences produites par transect. Cette modification serait alors détectable dès la période "pre-flowering" (juillet), car les pics de floraison des espèces natives ont presque tous lieu avant la floraison de *S. canadensis* (Figure 6.4). Cela ne veut pas nécessairement dire que le succès reproducteur des espèces natives n'est pas vraiment impacté par *S. canadensis*. En effet, les populations des espèces natives à l'intérieur des patches envahis ne sont pas isolées du reste de la prairie : les patches les plus importants n'excèdent pas un rayon de 20m, ce qui est une distance relativement courte en termes de dispersion par graines (Nathan 2006). La pluie de graines provenant des zones non envahies affecte donc aussi la dynamique des populations des espèces natives à l'intérieur des patches et peut leur permettre de garder un taux de recrutement constant même si la production de graines diminue à l'intérieur du patch. L'absence d'impact observable sur la dynamique des populations natives

pourrait aussi s'expliquer par leur phénologie plus précoce que celle de *S. canadensis*. Les effets de *S. canadensis* sur la visitation des fleurs natives ne sont détectables que pendant sa floraison. Or, le pic de floraison – et donc de reproduction – des espèces natives a lieu avant cette floraison (Figure 6.4). La part de la production de graine par les espèces natives affectées par l'invasion est donc potentiellement négligeable dans la dynamique de leur population. Cette hypothèse est d'autant plus crédible que les prairies étudiées sont fauchées mi-août pour éviter la dispersion des graines de *S. canadensis*. Les graines issues d'interactions réalisées pendant la floraison de *S. canadensis* ont donc peu de chances d'arriver à maturité et de se disperser avant la fauche et sont alors exportées hors des prairies avec le reste de la fauche. Leur composition ne peut donc pas affecter la dynamique des populations natives.

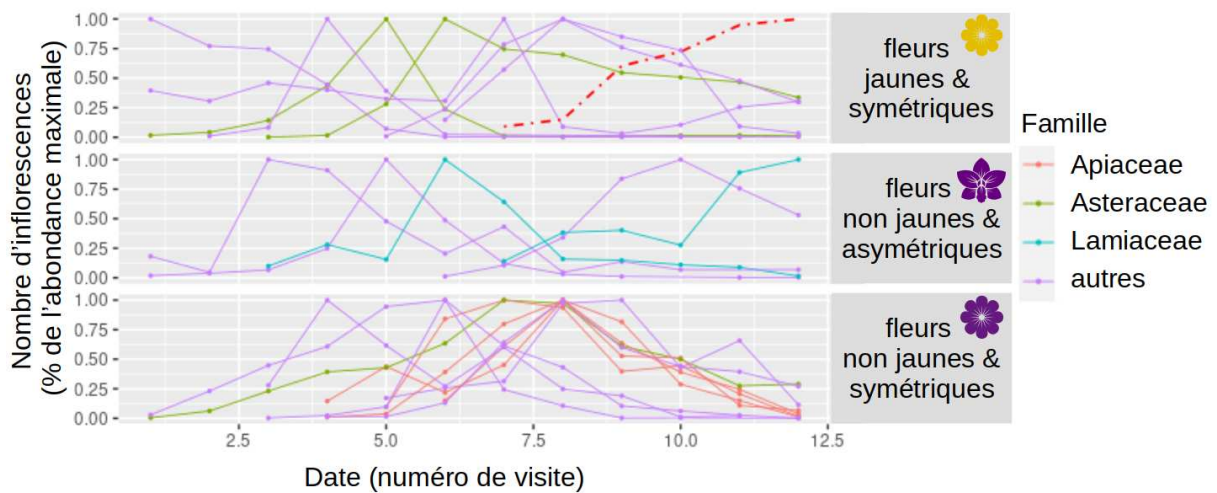


Figure 6.4 : Visualisation de la phénologie de floraison des espèces natives sélectionnées pour les modèles point de vue plantes. Le nombre d'inflorescences est agrégé sur l'ensemble des prairies par numéro de visite. Les lignes pleines représentent des espèces natives et la ligne pointillée rouge représente *S. canadensis*.

Dans une review de 20 études, [Mason et al. \(2009\)](#) ont trouvé de grandes variations de l'importance des effets des plantes invasives sur la diversité spécifique en fonction du groupe fonctionnel considéré. Nos résultats illustrent pour la première fois cette conclusion dans le cas de *S. canadensis*. Ils confirment l'importance d'utiliser divers groupes fonctionnels (en fonction du type d'interaction considéré, comme la compétition ou la pollinisation) pour quantifier la capacité des espèces natives à persister au long du processus d'invasion.

6.1.3 Des impacts du solidage concentrés en fin de saison de végétation

Nous avons montré que *S. canadensis* affecte significativement le succès reproducteur des plantes et la préférence des insectes natifs uniquement durant sa floraison (Chapitre 5). Les mécanismes d'impact sont liés à (i) la compétition entre les fleurs de *S. canadensis* et les fleurs natives jaunes & symétriques et (ii) à la modification de la structure de la végétation par les tiges de *S. canadensis*. L'impact des fleurs ne peut bien sûr pas être effectif avant la période de floraison, mais le fait que l'impact de la densité végétative de *S. canadensis* ne soit détecté que pendant sa floraison mérite d'être discuté. En effet, le début de la floraison marque la fin de la croissance végétative de *S. canadensis*, et donc le moment où il atteint sa taille maximale. Il est alors logique que l'effet le plus important de la densité végétative de *S. canadensis* sur le succès reproducteur des espèces natives correspond à cette période. Cependant, *S. canadensis* atteint déjà une hauteur au moins comparable à celle de la végétation native pendant la période "pré-floraison" (juillet), et on s'attendrait à ce que les effets observés pendant la floraison se retrouvent, même partiellement, pendant cette période. De plus, nous avons montré que la part des variations du nombre d'interactions totales recensées expliquée par la densité végétative de *S. canadensis* est similaire avant et pendant sa floraison (Chapitre 3), ce qui tend à confirmer cette attente. Cependant, cette interprétation est à nuancer pour deux raisons. (i) Lorsque l'on s'intéresse au nombre d'interactions par groupe taxonomique (Lamiaceae, Apiaceae et Asteraceae) on ne retrouve l'effet densité végétative de *S. canadensis* que pour les Asteraceae, et il reste inférieur à celui pendant la floraison de *S. canadensis* (Chapitre 3), ce qui correspond mieux avec les résultats du Chapitre 5. (ii) Bien que les deux analyses soient basées sur les mêmes données, elles les exploitent différemment : les variables étudiées et les échelles auxquelles elles sont calculées varient entre les deux analyses. Le nombre d'interactions reçues par une famille de fleurs est bien le résultat du produit de la quantité de fleurs produites et de leur taux de visitation. Cependant, (i) les morphotypes considérés dans le Chapitre 5 ne correspondent pas aux familles du Chapitre 3, et (ii) le nombre d'interactions est calculé à l'échelle de la famille (Ch. 3) alors que la quantité de fleurs produites et leur taux de visite sont calculés à l'échelle de l'espèce (Ch. 5). De plus, aucune variable du Chapitre 3 ne correspond à notre mesure de fidélité reçue (Ch. 5), ni à la préférence des insectes pour les différents morphotypes, ce qui limite la comparaison des résultats entre ces deux chapitres.

Il est plus difficile de tester les variations temporelles des effets de *S. canadensis* sur la végétation via les mécanismes de compétition pour la lumière, les nutriments et les interactions

mycorhiziennes. L'étude de la répartition des traits fonctionnels le long des gradients de *S. canadensis* permet de détecter les contraintes à l'œuvre en se basant sur le fait que ces contraintes impactent la dynamique des populations natives et donc la structure de la communauté végétale. La dynamique des populations végétales n'étant perceptible qu'à l'échelle de l'année, cette méthode ne permet pas de détecter des variations de ces contraintes au cours de l'année. On peut tout de même avancer que les prairies étudiées sont fauchées, ce qui empêche *S. canadensis* d'impacter l'accès à la lumière des autres espèces au début de la saison de végétation puisque l'élongation de ses tiges ne commence qu'en avril. De plus, l'existence d'une stratégie d'échappement chez les graminoides comme chez les forbes va dans le sens de l'existence d'une période pendant laquelle les contraintes induites par l'invasion sont moins fortes.

6.2 Limites et perspectives

6.2.1 Diversité et dynamiques spatio-temporelles des espèces natives

Les populations de *S. canadensis* présentes dans nos prairies forment des patches visuellement denses (jusqu'à 170 tiges/m²), mais cette densité reste relative si on la compare à celles observées dans d'autres zones envahies non gérées, par exemple suite à une déprise agricole, qui peuvent atteindre les 300 tiges/m² (Weber 2000). Cela signifie que le gradient que nous avons étudié est incomplet: la densité de *S. canadensis* peut encore augmenter. Les impacts des mécanismes identifiés dans cette thèse sont donc susceptibles de s'intensifier, et d'autres mécanismes pourraient apparaître à des densités plus élevées (e.g., des modifications de la composition chimique du sol).

De plus, dans les prairies étudiées, *S. canadensis* est présent sous forme de patches, comme on peut l'observer dans son aire de répartition originelle (Werner et al. 1980), et non sous forme de "prairies" avec un couvert de plus de 90% sur plusieurs hectares comme on peut l'observer, en Europe de l'Est et en Asie (Fenesi et al. 2015; Mikeladze and Bolkvadze 2021, Figure 6.5). Cette répartition en patches peut avoir un impact important sur la dynamique des populations des espèces natives. Les espèces natives étant présentes autour des patches envahis (rayon maximal des patches de 20 m), elles peuvent exercer une forte pression de propagules à l'intérieur de ces patches. La densité et la dynamique des espèces natives ne dépendent donc pas uniquement des conditions à l'intérieur du patch. En effet, même si les individus à l'intérieur du patch ne sont pas en mesure de se reproduire, les propagules arrivant dans le patch peuvent ralentir l'effondrement des populations (Bagaria et al. 2015; Rumpf et al. 2019). On appelle ce phénomène *crédit de colonisation* (Tilman

1982). Si à terme, les populations des espèces concernées vont diminuer, cette dynamique sera d'autant plus rapide que le patch de *S. canadensis* est grand.



Figure 6.5 : Photo d'une zone envahie par *S. canadensis* en Géorgie suite à l'abandon de champs de maïs. Photo extraite de Mikeladze and Bolkvadze (2021).

Une autre caractéristique de notre site est l'abondance d'espèces pérennes et à reproduction végétative importante. Les espèces pérennes peuvent subsister dans le patch même si les conditions ne leur sont plus favorables. Ces espèces disposent d'avantages importants pour résister à l'augmentation de la compétition induite par *S. canadensis*. Les espèces pérennes peuvent subsister dans le patch même si les conditions ne leur sont plus favorables: une diminution de la population ne sera observable que quand les individus commenceront à mourir, potentiellement plusieurs années après avoir atteint le point où les nouveaux individus ne peuvent plus se développer. Les espèces ayant une reproduction végétative importante sont à même d'augmenter leur population, même si les conditions pour la germination de leurs graines et les premiers stades de croissance ne sont plus réunies (e.g., compétition trop forte, composés allélopathiques trop concentrés). Les nouveaux clones profitent des ressources de la plante mère pour passer ces premiers stades délicats.

Une population clonale peut ainsi se maintenir, même si de nouveaux individus ne peuvent pas s'installer. On appelle ce phénomène la dette d'extinction: une espèce est toujours présente dans le patch, mais les nouveaux individus ne peuvent pas s'y développer et la population finira par diminuer, mais cette diminution ne sera détectable qu'avec un décalage (temps de latence) (Bagaria et al. 2015; Rumpf et al. 2019).

6.2.2 Variabilité intra-spécifique, plasticité phénologique et traits fonctionnels

Le Chapitre 5 de ma thèse repose sur l'utilisation de traits fonctionnels issus de bases de données (Fitter and Peat 1994; Knevel et al. 2003; Kühn et al. 2004; Kattge et al. 2020; Androsace Functional traits database). L'utilisation de ces traits nous a permis d'analyser d'un point de vue fonctionnel les réponses de la végétation native à l'invasion par *S. canadensis*. Il aurait été intéressant de mesurer les traits utilisés pour chacune des 116 espèces ou morpho-espèce de plantes recensées sur chaque placette pour suivre leur évolution le long du gradient de *S. canadensis* (Albert et al. 2011). Malheureusement ces mesures de variabilité intra-spécifiques n'étaient pas faisables dans le cadre de ma thèse (nombre d'individus à mesurer trop important (Hulshof and Swenson 2010)).

Notre approche à l'échelle des espèces présente cependant des limites qu'il convient d'explicitier, car les traits d'une espèce végétale présentent une grande diversité intra-spécifique entre individus et entre populations (Cordlandwehr et al. 2013). Cette diversité est liée à la diversité génétique intra- et inter-population et à la plasticité phénotypique des individus, c'est-à-dire, leur capacité à adapter leur développement, leur morphologie et l'allocation de leurs ressources en fonction de leur environnement immédiat (Weiner 2004). Les traits utilisés n'ayant pas été mesurés dans notre zone d'étude, on peut s'attendre à ce que leur valeur réelle soit différente de celle présente dans les bases de données. De plus, la présence de *S. canadensis* a aussi un impact important sur les contraintes locales. On peut donc s'attendre à ce que les individus de certaines espèces s'adaptent à ces conditions (e.g., se développent plus en hauteur ou développent des feuilles plus grandes pour accéder à un maximum de lumière), entraînant des variations potentiellement importantes de valeur des traits le long du gradient de *S. canadensis*. L'adaptation des espèces à la présence de *S. canadensis*, que ce soit par la sélection d'individus portant certains traits ou par plasticité phénologique, fait partie de la réponse de la végétation à un changement environnemental (ici, l'invasion) et devrait dans l'idéal être prise en compte (Albert et al. 2011; Lei et al. 2014; Gilbert and Medina 2016). En utilisant des traits issus de bases de données, nous avons

probablement sous-estimé les impacts de *S. canadensis* et peut-être manqué certains mécanismes. Il faut toutefois nuancer cette limite car les espèces de notre zone d'étude présentent des variations importantes inter-spécifiques des traits utilisés [Figure 6.2]. Si la variabilité intra-spécifique, qu'elle soit liée à une pression de sélection ou à la plasticité phénologique peut être importante, elle reste en moyenne inférieure à la variabilité inter-spécifique: *Potentilla erecta* sera toujours plus petite que *Ranunculus acris*. De plus, à mesure que la densité de *S. canadensis* augmente, l'adaptation par la variation intra-spécifique se révèle probablement insuffisante pour la plupart des espèces (Auld et al. 2010).

Une autre limite à l'utilisation des traits issus de bases de données est leur disponibilité. Pour pouvoir utiliser un trait pour décrire la communauté, il doit être disponible pour plus de 80% de la biomasse de la communauté (Pakeman and Quested 2007). Dans le Chapitre 4, nous avons voulu tester un maximum de mécanismes dans les mêmes modèles, car ces mécanismes, et leurs impacts, ne sont pas indépendants les uns des autres. Par exemple, la compétition pour les nutriments du sol ne peut pas être considérée indépendamment de la compétition pour les interactions mycorhiziennes car ces dernières peuvent constituer une stratégie pour éviter la compétition pour les nutriments en allant le chercher hors de la rhizosphère de *S. canadensis*. Cependant, nous avons été limités dans le choix des mécanismes à tester par la disponibilité des traits. Par exemple, l'effet allélopathique des composés secondaires relâchés dans le sol par *S. canadensis* sur la germination et le développement végétatif des espèces natives et les pathogènes du sol sont potentiellement une dimension importante de ses effets sur la végétation native (Abhilasha et al. 2008; S. Zhang et al. 2009; Mozdzeń et al. 2020). Aucun trait disponible ne renseigne la sensibilité des espèces natives à ces composés et nous n'avons donc pas pu prendre en compte ces mécanismes dans nos analyses.

6.2.3 Utilisation de données issues d'observations de terrain

Utiliser des données issues d'observation sur le terrain, plutôt que d'expériences d'invasion en conditions contrôlées permet de détecter les mécanismes qui ont réellement cours en conditions naturelles. Cependant, cette méthode présente des défis importants (i) en termes de choix des variables à relever (difficultés logistiques) et (ii) en termes de traitement des facteurs environnementaux dans les analyses (difficultés méthodologiques). De plus, elle ne peut se passer des approches expérimentales qui permettent (iii) en amont, d'identifier des mécanismes cibles et (iv) en aval, d'affiner la compréhension des mécanismes détectés *in natura*.

Dans le Chapitre 3, nous avons mis en évidence l'importance des choix méthodologiques, et de la qualité des données environnementales relevées sur le terrain. Ces choix impactent directement les résultats des analyses dans les quels les données récoltées sont utilisées, et les hypothèses qui peuvent être testées. Ces limites s'appliquent aussi à nos données. Nous avons mené une campagne de terrain ambitieuse, qui nous a permis d'obtenir des données sur l'évolution de la composition du sol, la végétation native et le réseau de pollinisation le long d'un gradient d'invasion par *S. canadensis*. Les protocoles et le plan d'échantillonnage ont été préparés avec soin avant la session de terrain. Cependant, certaines données récoltées n'ont pas été utilisées, alors que d'autres auraient pu être récoltées facilement et améliorer de façon significative notre compréhension du système. Par exemple, les insectes récoltés à l'aide du protocole Westphal (dans le but de représenter les communautés d'insectes prospectant sur les placettes) ont été triés, mais n'ont pas été déterminés (problèmes logistiques du fait du contexte sanitaire), et les données issues de ce protocole n'ont donc pas pu être utilisées. A l'inverse, la caractérisation des réseaux de pollinisation aurait pu être améliorée en stockant les insectes dans des flacons d'alcool pré-remplis de façon homogène. La concentration de pollen dans les flacons aurait pu être estimée visuellement en plusieurs catégories (e.g. quantité de pollen portée faible, moyenne, élevée) et directement liée à la capacité de pollinisation des insectes.

L'approche observationnelle comporte par essence des limites liées au nombre de facteurs extérieurs à ceux testés qui peuvent influencer la végétation (e.g., l'histoire des parcelles, de leur gestion et des perturbations). Ces facteurs peuvent entraîner des biais ou de mauvaises interprétations si ils ne sont pas pris en compte, en particulier si ils sont corrélés à une ou plusieurs variables d'intérêt. On peut classer ces facteurs en deux groupes : (i) ceux qui peuvent être caractérisés par des variables mesurées sur le terrain ou sont disponibles dans la littérature ou des bases de données (e.g., variables pédoclimatiques), et (ii) ceux dont la caractérisation est impossible car les données ne sont ni mesurables ni disponibles dans la littérature (e.g., historique des perturbations, ou communauté de pollinisateurs). La première catégorie de facteurs et leurs interactions avec les autres variables du modèle peuvent être prises en compte grâce à l'utilisation de modèles appropriés comme les modèles d'équations structurelles (SEM). La deuxième catégorie de facteurs ne peut pas être incluse de façon explicite dans les modèles, mais certains d'entre eux peuvent néanmoins être inclus sous forme d'effets aléatoires (dans des modèles mixtes) lorsqu'ils sont liés à la localisation des placettes dans des prairies différentes.

La plupart de nos hypothèses sont issues d'articles rapportant les résultats d'expérimentations en conditions contrôlées. La quantité de données pouvant être récoltées lors d'une saison de terrain étant limitée pour des raisons techniques, financières et temporelles, il est important de savoir quels mécanismes sont susceptibles d'être à l'œuvre pour utiliser les ressources disponibles de façon optimale. Inversement, lorsque l'analyse des données de terrain révèle que des mécanismes pas encore décrits dans la littérature (e.g., l'impact de *S. canadensis* sur le comportement des pollinisateurs via la structure de la végétation) ont un impact important, il est nécessaire de les explorer plus en détail en conditions expérimentales pour mieux les comprendre. Par exemple, la structure de la végétation a-t-elle un effet sur la visibilité des fleurs ou sur le comportement de recherche de nourriture des pollinisateurs ? Ces effets varient-ils linéairement en fonction de la densité, de la hauteur et de la verticalité des structures végétales ?

6.2.4 Autres conséquences de l'invasion par *S. canadensis*

Dans ce travail de thèse, nous nous sommes concentrés sur les impacts de *S. canadensis* sur la végétation native. Dans cette optique, nous avons aussi intégré certaines réponses d'autres compartiment de l'écosystème - comme le sol ou les pollinisateurs -, mais ces compartiments, et d'autres - comme la litière (Zhang et al. 2016; Ye et al. 2019), les micro-organismes du sol (S. Zhang et al. 2009; Liao et al. 2011; Krüzselyi et al. 2021), les herbivores (Kim and Underwood 2015) et leurs prédateurs (Dudek et al. 2016; Bauer et al. 2021) - mériteraient d'être étudiés de façon plus approfondie. Cela permettrait de proposer une vision plus globale et intégrative des impacts de *S. canadensis* sur l'écosystème et de détecter les effets en cascade probables dans le réseau trophique. Cette meilleure compréhension des processus et des conséquences de l'invasion à l'échelle de l'écosystème pourrait améliorer notre capacité à (i) adapter les mesures de gestions pour la protection des écosystèmes et (ii) à prédire les impacts de ces invasions en termes de contributions de ces écosystèmes aux sociétés humaines. Un tel projet est difficile (mais pas impossible) à mettre en place, et pourrait dans un premier temps se baser sur une approche de simulation des réseaux d'interaction (e.g., compétition, pollinisation) en fonction des traits fonctionnels des espèces dominantes.

6.3 Le solidage, une espèce à classer sur liste noire en France et en Europe

6.3.1 Risques liés à la propagation de *S. canadensis* en France

Dans les prairies étudiées, les effets négatifs vérifiés du solidage sont restraints à la diminution de la diversité des graminées et des forbes, de la biomasse des graminées, et de la production de fleurs non junes & asymétriques et de façon générale du succès reproducteur des espèces à fleurs non jaunes ou asymétriques (Chap 4 et 5). On observe même un effet potentiel positif sur le succès reproducteur des espèces jaunes & symétriques (Chap 5). Cependant, nous n'avons pas testé l'impact de *S. canadensis* sur la composition de la communauté végétale en termes d'espèces rares, menacées ou d'intérêt communautaire. Ces espèces peuvent être remplacées par des espèces moins sensibles au cours de l'invasion et cette menace devrait être testée directement pour compléter la liste des impacts de *S. canadensis* sur la végétation native. De plus, il est important de prendre en compte, avant de généraliser les résultats de cette thèse, que ces prairies sont gérées (par la fauche) de façon à éviter la prolifération de *S. canadensis* et à minimiser ses impacts. Les populations de *S. canadensis* y sont maintenues à des densités sur des surfaces relativement réduites et dispersées au sein de chaque prairie. Cette disposition permet son intégration au paysage comme une composante supplémentaire de la mosaïque d'habitats disponible pour les espèces natives et limite donc ses impacts. En l'absence de cette gestion, *S. canadensis* serait probablement capable d'envahir l'ensemble des prairies de façon homogène et à des densités plus élevées. Ses impacts négatifs sur les espèces natives pourraient alors être nettement plus importants et atteindre un point de basculement vers des populations dominant la végétation sur des surfaces de plusieurs hectares et modifiant la succession "naturelle" des écosystèmes locaux (Gusev 2015; Fenesi, Vágási, et al. 2015; Mikeladze and Bolkvadze 2021). Un tel scénario représente un risque important pour la biodiversité en France, où *S. canadensis* est toujours vendu en jardinerie, exposé dans les jardins botaniques, et utilisé par les communes dans l'espace public, ce qui augmente la pression de propagules de *S. canadensis* dans le milieu naturels et participe à la création de nouvelles populations (Dawson et al. 2008; van Kleunen et al. 2018). Ce risque est d'autant plus important que d'autres composantes du changement global sont aussi susceptibles de favoriser la propagation et le développement de populations de *S. canadensis* dans de nouvelles zones et habitats (Yu et al. 2016; Cao et al. 2018).

6.3.2 Vers la production d'indicateurs de risques et de préconisations de gestion

La liste des plantes invasives considérées comme problématiques en Europe par le ISSG¹ comporte 213 espèces (Global Invasive Species Database (2022)). Parmi ces espèces, seulement 36 sont réglementées à l'échelle de l'Europe, et *S. canadensis*, pourtant présent dans toute l'Europe et sur liste noire dans plusieurs pays n'en fait pas partie (List of Invasive Alien Species of Union concern - European Commission; Listes et fiches d'information - InfoFlora; Solidago canadensis L. - Gbif). Pourtant, la probabilité qu'une espèce invasive quelque part sur le territoire européen le devienne à l'échelle du continent est importante (Williamson 1999), et on sait que le coût liés à la prévention des invasions est nettement inférieur à celui généré par les invasions (Leung et al. 2002; Tollington et al. 2017). Une première mesure simple à appliquer pour ces espèces serait d'interdire leur commerce, utilisation par des entités publiques et relachage dans la nature. Cette mesure devrait s'accompagner d'une campagne d'information et de sensibilisation du grand public et des acteurs concernés (e.g., apiculteurs, communes, jardinerie et jardins botaniques), afin de changer leur vision de *S. canadensis* et de les inclure dans la lutte contre cette espèce invasive. Des alternatives peuvent être proposées à ces acteurs comme l'utilisation d'espèces locales [<https://www.ofb.gouv.fr/utiliser-des-vegetaux-sauvages-et-locaux>] pour fleurir les villes et ouvrir de nouveaux débouchés aux jardinerie, ou la plantation de haies diversifiées dont les espèces à floraison tardive comme le lierre peuvent soutenir les ruches (Vezza et al. 2006; Timberlake et al. 2021). Dans le cas de *S. canadensis* ces premières mesures est nécessaires, mais non suffisantes car cette espèce est déjà présente sur une grande partie du territoire (Solidago canadensis L. - Gbif). Les populations installées servent donc de réservoir de propagules et lui permettent d'étendre son aire de répartition sans intervention humaine. Il est donc nécessaire, en parallèle, de donner aux gestionnaires d'aires naturelles les outils pour (i) gérer de façon optimale les populations de *S. canadensis* existantes, et (ii) réagir de façon optimale lors de l'apparition de nouvelles populations. Déterminer le risque d'implantation de *S. canadensis* et ses effets potentiels sur le site concerné, dans l'idéal, avant l'implantation de *S. canadensis* sur le site est un défi majeur pour les gestionnaires. En effet, ils doivent concilier la lutte contre les espèces invasives avec d'autres objectifs (e.g., apiculture et tourisme), et leurs moyens d'action sont limités (temps disponible et financement des actions). Ils ont donc besoin de prioriser (i) les zones à surveiller pour détecter et éradiquer le plus tôt possible les individus isolés de *S. canadensis*, (ii) et les zones à traiter spécifiquement pour limiter le développement des populations de *S. canadensis*. Pour déterminer le

1 Invasive Species Specialist Group

risque d'invasion et estimer les risques d'impact qui y sont liés, il est nécessaire de combiner deux informations: (i) la densité que peut atteindre *S. canadensis* dans la zone d'intérêt, sachant les conditions biotiques et abiotiques, et (ii) la réponse des différents groupes trophiques présents à cette densité, sachant leur composition fonctionnelle. C'est sur ce dernier point que nous avons concentré nos efforts. Cependant, avant de pouvoir proposer des outils de prédictions aux gestionnaires, plusieurs étapes sont encore nécessaires. Il faudrait continuer ce travail en affinant les groupes fonctionnels étudiés – dans l'idéal, jusqu'à obtenir des groupes répondant de façon homogène à la densité de *S. canadensis*. Il faudrait aussi considérer, de façon explicite, un maximum de groupes trophiques (e.g., insectes, micro-organismes du sol) et leurs interactions. Combiner ces informations permettrait de proposer un modèle mécanistique capable de déduire l'évolution des communautés natives en fonction de la densité attendue de *S. canadensis* et de l'abondance de groupes fonctionnels déterminés. Enfin, l'importance des impacts potentiels sur le site et les opportunités d'aides à la dispersion depuis ce site (berges de rivières, bordures de trains...) devraient aussi être pris en compte dans la priorisation des zones sur lesquelles intervenir.

Un tel projet est ambitieux, mais pas inatteignable. Des approches semblables ont déjà été utilisées en écologie de la conservation pour déterminer les effets potentiels du changement climatique sur les écosystèmes et les services qu'ils rendent aux sociétés humaines.

6.4 Conclusions générales

- L'étude des réseaux plantes-pollinisateurs pourrait tirer profit de la définition de protocoles standardisés, qui amélioreraient la reproductibilité des études dans le temps et l'espace. Selon nous, une attention particulière devrait être portée à la description des conditions météorologiques, de la surface de fleurs disponibles, et des interactions non capturées.
- *S. canadensis* modifie la composition de la végétation native, et diminue sa diversité et sa production de biomasse. Ces effets sont détectables sur des prairies gérées pour promouvoir la diversité et limiter la prolifération et les impacts de *S. canadensis*, avec des populations sous forme de patches de densité deux fois moins importante que dans d'autres zones envahies.
- Les impacts de *S. canadensis* sur la dynamique des populations natives sont liés à deux mécanismes de compétition (pour la lumière et les nutriments du sol) et à l'altération par allélopathie des interactions mutualistes entre plantes natives et champignons mycorhiziens arbusculaires.
- Les forbes et les graminoides répondent différemment aux contraintes dues à l'invasion par *S. canadensis* en termes de diversité, de biomasse et de stratégies de résistance. Parmi les forbes, les espèces à fleurs jaunes symétriques voient leur production de fleurs augmenter avec la densité de *S. canadensis*, alors que celles à fleurs non jaunes et asymétriques la voient diminuer.
- *S. canadensis* affecte aussi la préférences des insectes pour différents types de fleurs, avec des répercussions sur le taux de visites et le taux de pollen homospécifique potentiellement reçu. Ces modifications sont positives pour les espèces à fleurs jaunes et symétriques, et négatives pour les autres, mais ne semblent pas se répercuter sur la dynamique de leurs populations.

Chapitre 6 – Synthèse et discussion générale

Références

- 17 nouvelles espèces inscrites sur la liste des exotiques envahissantes préoccupantes pour l'Union européenne. Portail Tech OFB [Internet]. [accessed 2022 Jan 3]. <https://professionnels.ofb.fr/fr/article/17-nouvelles-especes-inscrites-liste-exotiques-envahissantes-preoccupantes-lunion>
- Abhilasha D, Quintana N, Vivanco J, Joshi J. 2008. Do allelopathic compounds in invasive *Solidago canadensis* s.l. restrain the native European flora? *J Ecol.* 96(5):993–1001. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01413.x>
- Aerts R. 2003. The Role of Various Types of Mycorrhizal Fungi in Nutrient Cycling and Plant Competition. In: van der Heijden MGA, Sanders IR, editors. *Mycorrhizal Ecol* [Internet]. Berlin, Heidelberg: Springer; p. 117–133. https://doi.org/10.1007/978-3-540-38364-2_5
- Albert CH, Grassein F, Schurr FM, Vieilledent G, Violle C. 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspect Plant Ecol Evol Syst.* 13(3):217–225. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.04.003>
- Albrecht M, Padrón B, Bartomeus I, Traveset A. 2014. Consequences of plant invasions on compartmentalization and species' roles in plant–pollinator networks. *Proc R Soc B Biol Sci* <https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rspb.2014.0773>
- Albrecht M, Ramis MR, Traveset A. 2016. Pollinator-mediated impacts of alien invasive plants on the pollination of native plants: the role of spatial scale and distinct behaviour among pollinator guilds. *Biol Invasions.* 18(7):1801–1812. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1121-6>
- Androsace Functional traits database. [accessed 2021 Oct 1]. <https://originalps.osug.fr/login>
- Arianoutsou M, Bazos I, Christopoulou A, Kokkoris Y, Zikos A, Zervou S, Delipetrou P, Cardoso AC, Deriu I, Gervasini E, Tsiamis K. 2021. Alien plants of Europe: introduction pathways, gateways and time trends. *PeerJ.* 9:e11270. <https://doi.org/10.7717/peerj.11270>
- Auld JR, Agrawal AA, Relyea RA. 2010. Re-evaluating the costs and limits of adaptive phenotypic plasticity. *Proc R Soc B Biol Sci.* 277(1681):503–511. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1355>
- Bagaria G, Helm A, Rodà F, Pino J. 2015. Assessing coexisting plant extinction debt and colonization credit in a grassland-forest change gradient. *Oecologia.* 179(3):823–834. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3377-4>
- Bal B, Erba P, Panchaud F. 2011. Réserve Naturelle du bout du lac d'Annecy, Plan de gestion 2010-2019.
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GOU, Swartz B, Quental TB, Marshall C, McGuire JL, Lindsey EL, Maguire KC, et al. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature.* 471(7336):51–57. <https://doi.org/10.1038/nature09678>
- Bartareau T. 1996. Foraging Behaviour of *Trigona Carbonaria* (Hymenoptera: Apidae) at Multiple-Choice Feeding Stations. *Aust J Zool.* 44(2):143–153. <https://doi.org/10.1071/zo9960143>

- Bartomeus I, Vilà M, Santamaría L. 2008. Contrasting effects of invasive plants in plant–pollinator networks. *Oecologia*. 155(4):761–770. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0946-1>
- Bartoń K. 2020. MuMIn: Multi-Model Inference [Internet]. [accessed 2021 Sep 30]. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bascompte J, Jordano P. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. 38(1):567–593. <https://doi-org.inee.bib.cnrs.fr/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>
- Baskett CA, Emery SM, Rudgers JA. 2011. Pollinator Visits to Threatened Species Are Restored Following Invasive Plant Removal. *Int J Plant Sci*. 172(3):411–422. <https://doi.org/10.1086/658182>
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S, Christensen RHB, Singmann H, Dai B, Scheipl F, Grothendieck G, Green P, et al. 2021. lme4: Linear Mixed-Effects Models using “Eigen” and S4 [Internet]. [accessed 2021 Sep 30]. <https://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Baude M, Leloup J, Suchail S, Allard B, Benest D, Mériguet J, Nunan N, Dajoz I, Raynaud X. 2011. Litter inputs and plant interactions affect nectar sugar content. *J Ecol*. 99(3):828–837. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01793.x>
- Bauer T, Bäte DA, Kempfer F, Schirmel J. 2021. Differing impacts of two major plant invaders on urban plant-dwelling spiders (Araneae) during flowering season. *Biol Invasions* [Internet]. [accessed 2021 Feb 8]. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02452-w>
- Benedetti Y, Morelli F. 2017. Spatial mismatch analysis among hotspots of alien plant species, road and railway networks in Germany and Austria. *PLOS ONE*. 12(8):e0183691. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0183691>
- Bennett JA, Gensler GC, Cahill JF. 2014. Small-scale bee patch use is affected equally by flower availability and local habitat configuration. *Basic Appl Ecol*. 15(3):260–268. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.03.004>
- Bergman P, Molau U, Holmgren B. 1996. Micrometeorological Impacts on Insect Activity and Plant Reproductive Success in an Alpine Environment, Swedish Lapland. *Arct Alp Res*. 28(2):196–202. <https://doi.org/10.1080/00040851.1996.12003166>
- Beyer N, Gabriel D, Westphal C. 2022. Landscape composition modifies pollinator densities, foraging behavior and yield formation in faba beans. *Basic Appl Ecol*. 61:30–40. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.03.002>
- Bjerknes A-L, Totland Ø, Hegland SJ, Nielsen A. 2007. Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species? *Biol Conserv*. 138(1):1–12. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.04.015>
- Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, Carlton JT, Duncan RP, Jarošík V, Wilson JR, Richardson DM. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol*. 26(7):333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Blew RD. 1996. On the Definition of Ecosystem. *Bull Ecol Soc Am*. 77(3):171–173. <https://doi-org.inee.bib.cnrs.fr/10.2307/20168067>

- Blondel J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*. 100(2):223–231. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12152.x>
- Bocci G. 2020. TR8: A Tool for Downloading Functional Traits Data for Plant Species . [accessed 2021 Sep 30]. <https://CRAN.R-project.org/package=TR8>
- Bodner G, Nakhforoosh A, Kaul H-P. 2015. Management of crop water under drought: a review. *Agron Sustain Dev*. 35(2):401–442. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0283-4>
- Bongaarts J. 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. *Popul Dev Rev*. 45(3):680–681. <https://doi.org/10.1111/padr.12283>
- Bonoan RE, O'Connor LD, Starks PT. 2018. Seasonality of honey bee (*Apis mellifera*) micronutrient supplementation and environmental limitation. *J Insect Physiol*. 107:23–28. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2018.02.002>
- Bowman WD, Theodose TA, Fisk MC. 1995. Physiological and production responses of plant growth forms to increases in limiting resources in alpine tundra: implications for differential community response to environmental change. *Oecologia*. 101(2):217–227. <https://doi.org/10.1007/BF00317287>
- Bråthen KA, Hagberg O. 2004. More efficient estimation of plant biomass. *J Veg Sci*. 15(5):653–660. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02307.x>
- Callaway RM, Brooker RW, Choler P, Kikvidze Z, Lortie CJ, Michalet R, Paolini L, Pugnaire FI, Newingham B, Aschehoug ET, et al. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*. 417(6891):844–848. <https://doi.org/10.1038/nature00812>
- Campbell DR, Bischoff M, Lord JM, Robertson AW. 2010. Flower color influences insect visitation in alpine New Zealand. *Ecology*. 91(9):2638–2649. <https://doi.org/10.1890/09-0941.1>
- Cañedo-Argüelles M, Kefford BJ, Piscart C, Prat N, Schäfer RB, Schulz C-J. 2013. Salinisation of rivers: An urgent ecological issue. *Environ Pollut*. 173:157–167. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2012.10.011>
- Cao Y, Xiao Y, Zhang S, Hu W. 2018. Simulated warming enhances biological invasion of *Solidago canadensis* and *Bidens frondosa* by increasing reproductive investment and altering flowering phenology pattern. *Sci Rep*. 8(1):16073. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-34218-9>
- Cardinale BJ, Srivastava DS, Emmett Duffy J, Wright JP, Downing AL, Sankaran M, Jouseau C. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*. 443(7114):989–992. <https://doi.org/10.1038/nature05202>
- Carvallo GO, Medel R. 2016. Heterospecific pollen transfer from an exotic plant to native plants: assessing reproductive consequences in an Andean grassland. *Plant Ecol Divers*. 9(2):151–157. <https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1140243>

- Castro-Díez P, Pauchard A, Traveset A, Vilà M. 2016. Linking the impacts of plant invasion on community functional structure and ecosystem properties. Kühn I, editor. *J Veg Sci.* 27(6):1233–1242. <https://doi.org/10.1111/jvs.12429>
- Cavieres LA. 2021. Facilitation and the invasibility of plant communities. *J Ecol.* 109(5):2019–2028. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13627>
- Ceballos G, Ehrlich PR, Dirzo R. 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proc Natl Acad Sci.* 114(30):E6089–E6096. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114>
- Centre de ressources espèces exotiques envahissantes – Centre de ressources. [accessed 2020 Aug 31]. <http://especies-exotiques-envahissantes.fr/centre-de-ressources-especies-exotiques-envahissantes/>
- Chaves Lobón N, Alias Gallego JC, Sosa Diaz T, Escudero Garcia JC. 2002. Allelopathic potential of *Cistus ladanifer* chemicals in response to variations of light and temperature. *CHEMOECOLOGY.* 12(3):139–145. <https://doi.org/10.1007/s00012-002-8339-0>
- Chesson P. 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annu Rev Ecol Syst.* 31:343–366. <https://doi-org.inee.bib.cnrs.fr/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343>
- Chuang TY, Ko WH. 1981. Propagule size: Its relation to population density of microorganisms in soil. *Soil Biol Biochem.* 13(3):185–190. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(81\)90018-3](https://doi.org/10.1016/0038-0717(81)90018-3)
- Clarkson BR, Ausseil A-GE, Gerbeaux P. 2013. Wetland ecosystem services. In: *Ecosyst Serv New Zeland– Cond Trends.* Dymond JR.: Manaaki Whenua Press; p. 192–202.
- Clavero M, Brotons L, Pons P, Sol D. 2009. Prominent role of invasive species in avian biodiversity loss. *Biol Conserv.* 142(10):2043–2049. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.03.034>
- Clavero M, García-Berthou E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends Ecol Evol.* 20(3):110. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.003>
- Colossi Brustolin M, Nagelkerken I, Moitinho Ferreira C, Urs Goldenberg S, Ullah H, Fonseca G. 2019. Future ocean climate homogenizes communities across habitats through diversity loss and rise of generalist species. *Glob Change Biol.* 25(10):3539–3548. <https://doi.org/10.1111/gcb.14745>
- Cordlandwehr V, Meredith RL, Ozinga WA, Bekker RM, van Groenendael JM, Bakker JP. 2013. Do plant traits retrieved from a database accurately predict on-site measurements? *J Ecol.* 101(3):662–670. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12091>
- Craine JM, Dybzinski R. 2013. Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Funct Ecol.* 27(4):833–840. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12081>
- Dainese M, Aikio S, Hulme PE, Bertolli A, Prosser F, Marini L. 2017. Human disturbance and upward expansion of plants in a warming climate. *Nat Clim Change.* 7(8):577–580. <https://doi.org/10.1038/nclimate3337>
- Davis ES, Kelly R, Maggs CA, Stout JC. 2018. Contrasting impacts of highly invasive plant species on flower-visiting insect communities. *Biodivers Conserv.* 27(8):2069–2085. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1525-y>

- Dawson W, Mndolwa AS, Burslem DFRP, Hulme PE. 2008. Assessing the risks of plant invasions arising from collections in tropical botanical gardens. *Biodivers Conserv*. 17(8):1979–1995. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9345-0>
- Denny P. 1994. Biodiversity and wetlands. *Wetl Ecol Manag*. 3(1):55–611. <https://doi.org/10.1007/BF00177296>
- Díaz S, Pascual U, Stenseke M, Martín-López B, Watson RT, Molnár Z, Hill R, Chan KMA, Baste IA, Brauman KA, et al. 2018. Assessing nature’s contributions to people. *Science*. 359(6373):270–272. <https://doi.org/10.1126/science.aap8826>
- Dietz H, Edwards PJ. 2006. Recognition That Causal Processes Change During Plant Invasion Helps Explain Conflicts in Evidence. *Ecology*. 87(6):1359–1367. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1359:RTCPCD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1359:RTCPCD]2.0.CO;2)
- Díaz S, Cabido M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends Ecol Evol*. 16(11):646–655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Doherty TS, Glen AS, Nimmo DG, Dickman CR. 2016. Invasive predators and global biodiversity loss. *PNAS*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602480113>
- Dong L-J, Ma L-N, He W-M. 2021. Arbuscular mycorrhizal fungi help explain invasion success of *Solidago canadensis*. *Appl Soil Ecol*. 157:103763. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103763>
- Dong L-J, Yu H-W, He W-M. 2015a. What determines positive, neutral and negative impacts of *Solidago canadensis* invasion on native plant species richness? *Sci Rep*. 5(1):16804. <https://doi.org/10.1038/srep16804>
- Dong L-J, Yu H-W, He W-M. 2015b. What determines positive, neutral and negative impacts of *Solidago canadensis* invasion on native plant species richness? *Sci Rep*. 5(1):16804. <https://doi.org/10.1038/srep16804>
- Dudek K, Michlewicz M, Dudek M, Tryjanowski P. 2016. Invasive Canadian goldenrod (*Solidago canadensis* L.) as a preferred foraging habitat for spiders. *Arthropod-Plant Interact*. 10(5):377–381. <https://doi.org/10.1007/s11829-016-9455-7>
- Dullinger I, Wessely J, Bossdorf O, Dawson W, Essl F, Gatttringer A, Klöner G, Kreft H, Kuttner M, Moser D, et al. 2017. Climate change will increase the naturalization risk from garden plants in Europe. *Glob Ecol Biogeogr*. 26(1):43–53. <https://doi.org/10.1111/geb.12512>
- Einhellig FA. 1996. Interactions Involving Allelopathy in Cropping Systems. *Agron J*. 88(6):886–893. <https://doi.org/10.2134/agronj1996.00021962003600060007x>
- Fenesi A, Geréd J, Meiners SJ, Tóthmérész B, Török P, Ruprecht E. 2015. Does disturbance enhance the competitive effect of the invasive *Solidago canadensis* on the performance of two native grasses? *Biol Invasions*. 17(11):3303–3315. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0954-8>
- Fenesi A, Vágási CI, Beldean M, Földesi R, Kolcsár L-P, Shapiro JT, Török E, Kovács-Hostyánszki A. 2015. *Solidago canadensis* impacts on native plant and pollinator communities in different-aged old fields. *Basic Appl Ecol*. 16(4):335–346. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.03.003>

- Fitter AH, Peat HJ. 1994. The Ecological Flora Database. *J Ecol.* 82(2):415–425. <https://doi.org/10.2307/2261309>
- Flacher F, Raynaud X, Hansart A, Geslin B, Motard E, Verstraet S, Bataille M, Dajoz I. 2020. Below-ground competition alters attractiveness of an insect-pollinated plant to pollinators. *AoB PLANTS.* 12(4):plaa022. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plaa022>
- Flory SL, Clay K. 2010. Non-native grass invasion suppresses forest succession. *Oecologia.* 164(4):1029–1038. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1697-y>
- Freschet GT, Violle C, Bourget MY, Scherer-Lorenzen M, Fort F. 2018. Allocation, morphology, physiology, architecture: the multiple facets of plant above- and below-ground responses to resource stress. *New Phytol.* 219(4):1338–1352. <https://doi.org/10.1111/nph.15225>
- Fryxell PA. 1957. Mode of reproduction of higher plants. *Bot Rev.* 23(3):135–233. <https://doi.org/10.1007/BF02869758>
- Gallien L, Carboni M. 2017. The community ecology of invasive species: where are we and what's next? *Ecography.* 40(2):335–352. <https://doi.org/10.1111/ecog.02446>
- Ghazoul J. 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. *J Ecol.* 94(2):295–304. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01098.x>
- Ghilarov AM. 2000. Ecosystem functioning and intrinsic value of biodiversity. *Oikos.* 90(2):408–412. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900222.x>
- Gilbert ME, Medina V. 2016. Drought Adaptation Mechanisms Should Guide Experimental Design. *Trends Plant Sci.* 21(8):639–647. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.03.003>
- Gioria M, Osborne BA. 2014. Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs. *Front Plant Sci.* <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00501>
- Glenn-Lewin DC, Peet RK, Veblen TT. 1992. *Plant Succession: Theory and prediction*: Springer Science & Business Media.
- Global Invasive Species Database (2022). [accessed 2022 Jun 24]. <http://www.iucngisd.org/gisd/search.php> on 09-07-2022.
- Goodell K, Parker IM. 2017. Invasion of a dominant floral resource: effects on the floral community and pollination of native plants. *Ecology.* 98(1):57–69. <https://doi.org/10.1002/ecy.1639>
- Goodwin BJ, McAllister AJ, Fahrig L. 1999. Predicting Invasiveness of Plant Species Based on Biological Information. *Conserv Biol.* 13(2):422–426. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.013002422.x>
- Gordon DR. 1998. Effects of Invasive, Non-Indigenous Plant Species on Ecosystem Processes: Lessons from Florida. *Ecol Appl.* 8(4):975–989. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1998\)008\[0975:EOINIP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1998)008[0975:EOINIP]2.0.CO;2)
- Goulson D, Stout JC, Hawson SA, Allen JA. 1998. Floral display size in comfrey, *Symphytum officinale* L. (Boraginaceae): relationships with visitation by three bumblebee species and subsequent seed set. *Oecologia.* 113(4):502–508. <https://doi.org/10.1007/s004420050402>

- Grace JB, Scheiner SM, Schoolmaster DR. 2015. Structural equation modeling: building and evaluating causal models. In: *Ecol Stat Contemp Theory Appl*. First Edition. Gordon A. Fox, Simoneta Negrete-Yankelevich, and Vinicio J. Sosa. © Oxford University Press; p. 168–199. <https://doi-org.inee.bib.cnrs.fr/10.1007/s10705-017-9879-1>
- Greipsson S, DiTommaso A. 2006. Invasive Non-native Plants Alter the Occurrence of Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Benefit from This Association. *Ecol Restor.* 24(4):236–241. <https://doi.org/10.3368/er.24.4.236>
- de Groot M, Kleijn D, Jogan N. 2007. Species groups occupying different trophic levels respond differently to the invasion of semi-natural vegetation by *Solidago canadensis*. *Biol Conserv.* 136(4):612–617. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.01.005>
- Gusev AP. 2015. The impact of invasive Canadian goldenrod (*Solidago canadensis* L.) on regenerative succession in old fields (the Southeast of Belarus). *Russ J Biol Invasions.* 6(2):74–77. <https://doi.org/10.1134/S2075111715020034>
- Hainzelin E. 2019. Risks of irreversible biodiversity loss. *Food Syst Risk New Trends Chall* [Internet]. [accessed 2022 Jul 1]. <https://doi.org/10.19182/agritrop/00093>
- Hastings A. 1997. *Population Biology: Concepts and Models*. USA: Springer.
- Haubrock PJ, Turbelin AJ, Cuthbert RN, Novoa A, Taylor NG, Angulo E, Ballesteros-Mejia L, Bodey TW, Capinha C, Diagne C, et al. 2021. Economic costs of invasive alien species across Europe. *NeoBiota.* 67:153–190. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.58196>
- Hawkes CV, Keitt TH. 2015. Resilience vs. historical contingency in microbial responses to environmental change. *Ecol Lett.* 18(7):612–625. <https://doi.org/10.1111/ele.12451>
- Hawkins CL, Bacher S, Essl F, Hulme PE, Jeschke JM, Kühn I, Kumschick S, Nentwig W, Pergl J, Pyšek P, et al. 2015. Framework and guidelines for implementing the proposed IUCN Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT). *Divers Distrib.* 21(11):1360–1363. <https://doi.org/10.1111/ddi.12379>
- Hejda M, Hanzelka J, Kadlec T, Štrobl M, Pyšek P, Reif J. 2017. Impacts of an invasive tree across trophic levels: Species richness, community composition and resident species' traits. *Divers Distrib.* 23(9):997–1007. <https://doi.org/10.1111/ddi.12596>
- Hendriksma HP, Toth AL, Shafir S. 2019. Individual and Colony Level Foraging Decisions of Bumble Bees and Honey Bees in Relation to Balancing of Nutrient Needs. *Front Ecol Evol.* <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fevo.2019.00177>
- Hermoso V, Clavero M, Blanco-Garrido F, Prenda J. 2011. Invasive species and habitat degradation in Iberian streams: an analysis of their role in freshwater fish diversity loss. *Ecol Appl.* 21(1):175–188. <https://doi.org/10.1890/09-2011.1>
- Hill MO. 1973. Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology.* 54(2):427–432. <https://doi.org/10.2307/1934352>
- Hobbs RJ, Higgs E, Harris JA. 2009. Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends Ecol Evol.* 24(11):599–605. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.05.012>

- Huang L, Xue W, Herben T. 2019. Temporal niche differentiation among species changes with habitat productivity and light conditions. Roxburgh S, editor. *J Veg Sci.* 30(3):438–447. <https://doi.org/10.1111/jvs.12741>
- Hulshof CM, Swenson NG. 2010. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Funct Ecol.* 24(1):217–223. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01614.x>
- Hunter MD, Price PW. 1992. Playing Chutes and Ladders: Heterogeneity and the Relative Roles of Bottom-Up and Top-Down Forces in Natural Communities. *Ecology.* 73(3):724–732. <https://doi-org.inee.bib.cnrs.fr/10.2307/1940152>
- Inderjit. 2005. Soil microorganisms: An important determinant of allelopathic activity. *Plant Soil.* 274(1/2):227–236.
- Jachuła J, Denisow B, Wrzesień M, Ziółkowska E. 2022. The need for weeds: Man-made, non-cropped habitats complement crops and natural habitats in providing honey bees and bumble bees with pollen resources. *Sci Total Environ.*:156551. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156551>
- Jackson ST, Sax DF. 2010. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends Ecol Evol.* 25(3):153–160. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.10.001>
- Jakobsson A, Padrón B, Ågren J. 2015. Distance-dependent effects of invasive *Lupinus polyphyllus* on pollination and reproductive success of two native herbs. *Basic Appl Ecol.* 16(2):120–127. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.12.005>
- Jax K. 2010. *Ecosystem Functioning.* Cambridge University Press. <https://doi-org.inee.bib.cnrs.fr/10.1017/CBO9780511781216>
- Jonasson S. 1988. Evaluation of the Point Intercept Method for the Estimation of Plant Biomass. *Oikos.* 52(1):101–106. <https://doi.org/10.2307/3565988>
- Jost L, DeVries P, Walla T, Greeney H, Chao A, Ricotta C. 2010. Partitioning diversity for conservation analyses. *Divers Distrib.* 16(1):65–76. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00626.x>
- Kattge J, Bönisch G, Díaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Tautenhahn S, Werner GDA, Aakala T, Abedi M, et al. 2020. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Glob Change Biol.* 26(1):119–188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
- Keane RM, Crawley MJ. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol Evol.* 17(4):164–170. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02499-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02499-0)
- Kim TN, Underwood N. 2015. Plant neighborhood effects on herbivory: damage is both density and frequency dependent. *Ecology.* 96(5):1431–1437. <https://doi.org/10.1890/14-1097.1>
- Klecka J, Hadrava J, Koloušková P. 2018. Vertical stratification of plant–pollinator interactions in a temperate grassland. *PeerJ.* 6:e4998. <https://doi.org/10.7717/peerj.4998>
- van Kleunen M, Bossdorf O, Dawson W. 2018. The Ecology and Evolution of Alien Plants. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 49(1):25–47. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062654>

- Klimek B, Jaźwa M, Gołębiewski M, Sikora M, Deja-Sikora E. 2020. No apparent effect of invasive alien goldenrod on soil microbial communities or soil fauna feeding activity. *Acta Oecologica*. 109:103669. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103669>
- Knevel I c., Bekker R m., Bakker J p., Kleyer M. 2003. Life-history traits of the Northwest European flora: The LEDA database. *J Veg Sci*. 14(4):611–614. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02188.x>
- Krüzelyi D, Bakonyi J, Ott PG, Darcsi A, Csontos P, Morlock GE, Móricz ÁM. 2021. Goldenrod Root Compounds Active against Crop Pathogenic Fungi. *J Agric Food Chem* [Internet]. [accessed 2021 Oct 26]. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.1c03676>
- Kühn I, Durka W, Klotz S. 2004. BiolFlor: A New Plant-Trait Database as a Tool for Plant Invasion Ecology. *Divers Distrib*. 10(5/6):363–365. <https://doi-org.inee.bib.cnrs.fr/10.1111/j.1366-9516.2004.00106.x>
- Kuznetsova A, Brockhoff PB, Christensen RHB, Jensen SP. 2020. lmerTest: Tests in Linear Mixed Effects Models. [accessed 2021 Sep 30]. <https://CRAN.R-project.org/package=lmerTest>
- Laverty TM. 1994. Bumble bee learning and flower morphology. *Anim Behav*. 47(3):531–545. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1077>
- Lavorel S, Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct Ecol*. 16(5):545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- LeBuhn G, Droege S, Connor E, Gemmill-Herren B, Azzu N. 2016. Protocol to direct and monitor communities, guidance for practitioners.
- Lefcheck JS. 2016. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods Ecol Evol*. 7(5):573–579. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12512>
- Lefeuvre J-C. 2013. Les invasions biologiques, un danger pour la biodiversité. Buchet-Chasetel.
- Lei L, Xiang-yi L, Xin-wen X, Li-sha L, Fan-jiang Z, Feng-li C. 2014. Assimilative branches and leaves of the desert plant *Alhagi sparsifolia* Shap. possesses a different adaptation mechanism to shade. *Plant Physiol Biochem*. 74:239–245. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.11.009>
- Lenda M, Skórka P, Kuszewska K, Moroń D, Bełcik M, Kwinta RB, Janowiak F, Duncan DH, Vesk PA, Possingham HP, Knops JMH. 2020. Misinformation, internet honey trading and beekeepers drive a plant invasion. *Ecol Lett*. <https://doi.org/10.1111/ele.13645>
- Leung B, Lodge DM, Finnoff D, Shogren JF, Lewis MA, Lamberti G. 2002. An ounce of prevention or a pound of cure: bioeconomic risk analysis of invasive species. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*. 269(1508):2407–2413. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2179>
- Levine JM, Vilà M, Antonio CMD, Dukes JS, Grigulis K, Lavorel S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*. 270(1517):775–781. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2327>
- Levitt J. 2015. Water, Radiation, Salt, and Other Stresses. Elsevier.

- Liao M, Xie X, Peng Y, Ma A. 2011a. Changes of Soil Microbiological Characteristics After *Solidago canadensis* L. Invasion. *Agric Sci China*. 10(7):1064–1071. [https://doi.org/10.1016/S1671-2927\(11\)60095-3](https://doi.org/10.1016/S1671-2927(11)60095-3)
- Liao M, Xie X, Peng Y, Ma A. 2011b. Changes of Soil Microbiological Characteristics After *Solidago canadensis* L. Invasion. *Agric Sci China*. 10(7):1064–1071. [https://doi.org/10.1016/S1671-2927\(11\)60095-3](https://doi.org/10.1016/S1671-2927(11)60095-3)
- Light T, Marchetti MP. 2007. Distinguishing between Invasions and Habitat Changes as Drivers of Diversity Loss among California's Freshwater Fishes. *Conserv Biol*. 21(2):434–446. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00643.x>
- Lindo Z. 2020. Transoceanic dispersal of terrestrial species by debris rafting. *Ecography*. 43(9):1364–1372. <https://doi.org/10.1111/ecog.05155>
- List of Invasive Alien Species of Union concern - European Commission. [accessed 2022 Jul 9]. https://ec.europa.eu/environment/nature/invasivealien/list/index_en.htm
- Listes et fiches d'information - InfoFlora. [accessed 2022 Jun 27]. <https://www.infoflora.ch/fr/neophytes/listes-et-fiches.html>
- Litt AR, Cord EE, Fulbright TE, Schuster GL. 2014. Effects of Invasive Plants on Arthropods. *Conserv Biol*. 28(6):1532–1549. <https://doi.org/10.1111/cobi.12350>
- Liu N, Song M, Sun Yulin, Yang F, Yu H, Wu C, Sun Yilin, Chang W, Ge D, Zhang H. 2021. Antifungal and Allelopathic Activities of Sesquiterpenes from *Solidago canadensis*. *Curr Org Chem*. 25(21):2676–2682. <https://doi.org/10.2174/1385272825666210728100713>
- Lopez BE, Allen JM, Dukes JS, Lenoir J, Vilà M, Blumenthal DM, Beaury EM, Fusco EJ, Laginhas BB, Morelli TL, et al. 2022. Global environmental changes more frequently offset than intensify detrimental effects of biological invasions. *Proc Natl Acad Sci*. 119(22):e2117389119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2117389119>
- López-Núñez FA, Heleno RH, Ribeiro S, Marchante H, Marchante E. 2017. Four-trophic level food webs reveal the cascading impacts of an invasive plant targeted for biocontrol. *Ecology*. 98(3):782–793. <https://doi.org/10.1002/ecy.1701>
- MacArthur R, Wilson E. 1967. The theory of island biogeography. NJ Princeton University Press. <https://doi-org.inee.bib.cnrs.fr/10.1023/A:1016393430551>
- Mack RN, Simberloff D, Mark Lonsdale W, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. 2000. Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. *Ecol Appl*. 10(3):689–710. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0689:BICEGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2)
- Makino TT, Sakai S. 2004. Findings on spatial foraging patterns of bumblebees (*Bombus ignitus*) from a bee-tracking experiment in a net cage. *Behav Ecol Sociobiol*. 56(2):155–163. <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0773-x>
- Maltby E, Barker T. 2009. The Wetlands Handbook, 2 Volume Set. John Wiley & Sons.
- Marschner H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2nd edition. Great Britain.

- Mason TJ, French K, Lonsdale WM. 2009. Do graminoid and woody invaders have different effects on native plant functional groups? *J Appl Ecol.* 46(2):426–433. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01607.x>
- McCall C, Primack RB. 1992. Influence of Flower Characteristics, Weather, Time of Day, and Season on Insect Visitation Rates in Three Plant Communities. *Am J Bot.* 79(4):434–442. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1992.tb14571.x>
- McCann KS, Gellner G. 2020. Theoretical ecology, concepts and applications. Oxford: Oxford University press.
- Meiners SJ, Phipps KK, Pendergast TH, Canam T, Carson WP. 2017. Soil microbial communities alter leaf chemistry and influence allelopathic potential among coexisting plant species. *Oecologia.* 183(4):1155–1165. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3833-4>
- Midgley G f., Hannah L, Millar D, Rutherford M c., Powrie L w. 2002. Assessing the vulnerability of species richness to anthropogenic climate change in a biodiversity hotspot. *Glob Ecol Biogeogr.* 11(6):445–451. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2002.00307.x>
- Mikeladze I, Bolkvadze G. 2021. New data about the distribution of canadian goldenrod (*Solidago canadensis* L.) from Achara (Georgia) floristic region. <https://doi.org/10.24412/9215-0365-2021-67-3-17-22>
- Mitsch WJ. 1994. *Global Wetlands*. Elsevier. Amsterdam.
- Mitsch WJ, Bernal B, Hernandez ME. 2015. Ecosystem services of wetlands. *Int J Biodivers Sci Ecosyst Serv Manag.* 11(1):1–4. <https://doi.org/10.1080/21513732.2015.1006250>
- Moles AT, Gruber MAM, Bonser SP. 2008. A new framework for predicting invasive plant species. *J Ecol.* 96(1):13–17. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01332.x>
- Morales CL, Traveset A. 2008. Interspecific Pollen Transfer: Magnitude, Prevalence and Consequences for Plant Fitness. *Crit Rev Plant Sci.* 27(4):221–238. <https://doi.org/10.1080/07352680802205631>
- Morales CL, Traveset A. 2009. A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecol Lett.* 12(7):716–728. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01319.x>
- Moroń D, Lenda M, Skórka P, Szentgyörgyi H, Settele J, Woyciechowski M. 2009. Wild pollinator communities are negatively affected by invasion of alien goldenrods in grassland landscapes. *Biol Conserv.* 142(7):1322–1332. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.12.036>
- Moroń D, Skórka P, Lenda M. 2018. Disappearing edge: the flowering period changes the distribution of insect pollinators in invasive goldenrod patches. *Insect Conserv Divers* [Internet]. [accessed 2019 Jan 29] 0(0). <https://doi.org/10.1111/icad.12305>
- Możdżeń K, Barabasz-Krasny B, Zandi P, Kliszcz A, Puła J. 2020. Effect of Aqueous Extracts from *Solidago Canadensis* L. Leaves on Germination and Early Growth Stages of Three Cultivars of *Raphanus Sativus* L. Var. *Radicula Pers.* *Plants.* 9(11):1549. <https://doi.org/10.3390/plants9111549>

- Münkemüller T, Gallien L, Lavergne S, Renaud J, Roquet C, Abdulhak S, Dullinger S, Garraud L, Guisan A, Lenoir J, et al. 2014. Scale decisions can reverse conclusions on community assembly processes. *Glob Ecol Biogeogr.* 23(6):620–632. <https://doi.org/10.1111/geb.12137>
- Najberek K, Solarz W. 2021. Control method that may limit an invasive plant in a protected area: Stem breaking decreases alien goldenrod performance and enhances pest attack. *Glob Ecol Conserv.* 30:e01785. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01785>
- Nathan R. 2006. Long-Distance Dispersal of Plants. *Science.* 313(5788):786–788. <https://doi.org/10.1126/science.1124975>
- Neuschulz EL, Mueller T, Schleuning M, Böhning-Gaese K. 2016. Pollination and seed dispersal are the most threatened processes of plant regeneration. *Sci Rep.* 6(1):29839. <https://doi.org/10.1038/srep29839>
- Odum EP, Finn JT, Franz EH. 1979. Perturbation Theory and the Subsidy-Stress Gradient. *BioScience.* 29(6):349–352. <https://doi.org/10.2307/1307690>
- Osipova E, Shadie P, Zwahlen C, Osti M, Shi Y, Kormos C, Bertzky B, Murai M, van Merm R, Badman T. 2017. IUCN World Heritage Outlook 2: A conservation assessment of all natural World Heritage sites. International Union for Conservation of Nature. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2017.17.en>
- Pakeman RJ, Quested HM. 2007. Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Appl Veg Sci.* 10(1):91–96. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2007.tb00507.x>
- Parmesan C, Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature.* 421(6918):37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Pascual U, Balvanera P, Díaz S, Pataki G, Roth E, Stenseke M, Watson RT, Başak Dessane E, Islar M, Kelemen E, et al. 2017. Valuing nature’s contributions to people: the IPBES approach. *Curr Opin Environ Sustain.* 26–27:7–16. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2016.12.006>
- Peat J, Goulson D. 2005. Effects of experience and weather on foraging rate and pollen versus nectar collection in the bumblebee, *Bombus terrestris*. *Behav Ecol Sociobiol.* 58(2):152–156. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0916-8>
- Petchey OL, Gaston KJ. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecol Lett.* 9(6):741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Pimentel D, Zuniga R, Morrison D. 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecol Econ.* 52(3):273–288. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002>
- Pointereau P, Coulon F. 2006. La haie en France et en Europe : évolution ou régression, au travers des politiques agricoles.
- Pyšek P, Jarošík V, Hulme PE, Pergl J, Hejda M, Schaffner U, Vilà M. 2012. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species’ traits and environment. *Glob Change Biol.* 18(5):1725–1737. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x>

Pyšek P, Lambdon PW, Arianoutsou M, Kühn I, Pino J, Winter M. 2009. Alien Vascular Plants of Europe. In: Handb Alien Species Eur [Internet]. Vol. 3. Dordrecht: Springer Netherlands; [accessed 2019 Mar 13]; p. 43–61. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8280-1_4

Queiroz A de. 2005. The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends Ecol Evol.* 20(2):68–73. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.11.006>

Qu'est-ce qu'une espèce exotique envahissante (invasive

- Rumpf SB, Hülber K, Wessely J, Willner W, Moser D, Gattringer A, Klonner G, Zimmermann NE, Dullinger S. 2019. Extinction debts and colonization credits of non-forest plants in the European Alps. *Nat Commun.* 10(1):4293. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12343-x>
- Rusterholz H-P, Küng J, Baur B. 2017. Experimental evidence for a delayed response of the above-ground vegetation and the seed bank to the invasion of an annual exotic plant in deciduous forests. *Basic Appl Ecol.* 20:19–30. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.02.004>
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Jodie S. DM, Molofsky J, With, KA, Baughman S, Cabin RJ, Cohen JE, Ellstrand NC, et al. 2001. The population biology of invasive species. *Annu Rev Ecol Syst.* <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037>
- Sampson BJ, Cane JH. 1999. Impact of enhanced ultraviolet-B radiation on flower, pollen, and nectar production. *Am J Bot.* 86(1):108–114. <https://doi.org/10.2307/2656959>
- Scharfy D, Eggenschwiler H, Olde Venterink H, Edwards PJ, Güsewell S. 2009. The invasive alien plant species *Solidago gigantea* alters ecosystem properties across habitats with differing fertility. *J Veg Sci.* 20(6):1072–1085. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01105.x>
- Scharfy D, Güsewell S, Gessner MO, Venterink HO. 2010. Invasion of *Solidago gigantea* in contrasting experimental plant communities: effects on soil microbes, nutrients and plant–soil feedbacks. *J Ecol.* 98(6):1379–1388. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01722.x>
- Schweiger O, Biesmeijer JC, Bommarco R, Hickler T, Hulme PE, Klotz S, Kühn I, Moora M, Nielsen A, Ohlemüller R, et al. 2010. Multiple stressors on biotic interactions: how climate change and alien species interact to affect pollination. *Biol Rev.* 85(4):777–795. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00125.x>
- Secrétariat de la Convention de Ramsar. Fiche Ramsar : Services écosystémiques des zones humides–introduction. [accessed 2019 Feb 14]. https://www.ramsar.org/sites/default/files/documents/library/services_00_f.pdf
- Seebens H, Bacher S, Blackburn TM, Capinha C, Dawson W, Dullinger S, Genovesi P, Hulme PE, van Kleunen M, Kühn I, et al. 2021. Projecting the continental accumulation of alien species through to 2050. *Glob Change Biol.* 27(5):970–982. <https://doi.org/10.1111/gcb.15333>
- Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, Genovesi P, Hulme PE, Jeschke JM, Pagad S, Pyšek P, Winter M, Arianoutsou M, et al. 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nat Commun.* 8(1):14435. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Shea K, Chesson P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol.* 17(4):170–176. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02495-3)
- Shipley B. 2009. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology.* 90(2):363–368. <https://doi.org/10.1890/08-1034.1>
- Simao MCM, Flory SL, Rudgers JA. 2010. Experimental plant invasion reduces arthropod abundance and richness across multiple trophic levels. *Oikos.* 119(10):1553–1562. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18382.x>

- Skokanová K, Šingliarová B, Španiel S, Hodálová I, Mere P. 2020. Tracking the expanding distribution of *Solidago canadensis* (Asteraceae) in Europe and first records from three countries within the Carpathian region. *BioInvasions Rec.*:15. <https://doi.org/10.3391/bir.2020.9.4.02>
- Solidago canadensis* L. - Gbif.. [accessed 2022 Jul 9]. <https://www.gbif.org/fr/species/5389029>
- Stefanic E, Puskadija Z, Stefanic I, Bubalo D. 2003. Goldenrod: a valuable plant for beekeeping in north-eastern Croatia. *Bee World*. 84(2):88–92. <https://doi.org/10.1080/0005772X.2003.11099581>
- Stein LY, Klotz MG. 2016. The nitrogen cycle. *Curr Biol*. 26(3):R94–R98. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.12.021>
- Stotz GC, Gianoli E, Cahill JF. 2019. Biotic homogenization within and across eight widely distributed grasslands following invasion by *Bromus inermis*. *Ecology*. 100(7):e02717. <https://doi.org/10.1002/ecy.2717>
- Strzałkowska M. 2005. Nawłóć – cenna roślina pożytkowa. Abstracts of XLII Naukowa Konferencja Pszczelarska. Puławy.:116–117.
- Strzepek K, Yohe G, Neumann J, Boehlert B. 2010. Characterizing changes in drought risk for the United States from climate change. *Environ Res Lett*. 5(4):044012. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/5/4/044012>
- Sugiyama S, Bazzaz FA. 1998. Size dependence of reproductive allocation: the influence of resource availability, competition and genetic identity. *Funct Ecol*. 12(2):280–288. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00187.x>
- Sun S-G, Montgomery BR, Li B. 2013. Contrasting effects of plant invasion on pollination of two native species with similar morphologies. *Biol Invasions*. 15(10):2165–2177. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0440-0>
- Szymura M, Swierszcz S, Szymura TH. 2022. Restoration of ecologically valuable grassland on sites degraded by invasive *Solidago*: lessons from a 6-year experiment. *Land Degrad Dev*. <https://doi.org/10.1002/ldr.4278>
- Tamisier A, Grillas P. 1994. A review of habitat changes in the camargue: An assessment of the effects of the loss of biological diversity on the wintering waterfowl community. *Biol Conserv*. 70(1):39–47. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)90297-6](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90297-6)
- Theoharides KA, Dukes JS. 2007. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytol*. 176(2):256–273. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02207.x>
- Thijs KW, Brys R, Verboven HAF, Hermy M. 2012. The influence of an invasive plant species on the pollination success and reproductive output of three riparian plant species. *Biol Invasions*. 14(2):355–365. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0067-y>
- Tilman D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press.
- Timberlake TP, Vaughan IP, Baude M, Memmott J. 2021. Bumblebee colony density on farmland is influenced by late-summer nectar supply and garden cover. *J Appl Ecol*. 58(5):1006–1016. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13826>

- Tollington S, Turbé A, Rabitsch W, Groombridge JJ, Scalera R, Essl F, Shwartz A. 2017. Making the EU Legislation on Invasive Species a Conservation Success. *Conserv Lett.* 10(1):112–120. <https://doi.org/10.1111/conl.12214>
- Tongma S, Kobayashi K, Usui K. 1999. Allelopathic activity and movement of water leachate from Mexican sunflower [*Tithonia diversifolia* (Hemsl.) A. Gray] leaves in soil. *J Weed Sci Technol.* 44(1):51–58. <https://doi.org/10.3719/weed.44.51>
- Totland Ø, Nielsen A, Bjerknes A-L, Ohlson M. 2006. Effects of an exotic plant and habitat disturbance on pollinator visitation and reproduction in a boreal forest herb. *Am J Bot.* 93(6):868–873. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.6.868>
- Traveset A, Richardson DM. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends Ecol Evol.* 21(4):208–216. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.01.006>
- Valéry L, Fritz H, Lefeuvre J-C, Simberloff D. 2008. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biol Invasions.* 10(8):1345–1351. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9209-7>
- Valladares F, Niinemets Ü. 2008. Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 39(1):237–257. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- Vanbergen AJ, Espíndola A, Aizen MA. 2018. Risks to pollinators and pollination from invasive alien species. *Nat Ecol Evol.* 2(1):16–25. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0412-3>
- Veza M, Nepi M, Guarnieri M, Artese D, Rascio N, Pacini E. 2006. Ivy (*Hedera helix* L.) Flower Nectar and Nectary Ecophysiology. *Int J Plant Sci.* 167(3):519–527. <https://doi.org/10.1086/501140>
- Vilà M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE, Jarošík V, Maron JL, Pergl J, Schaffner U, Sun Y, Pyšek P. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol Lett.* 14(7):702–708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos.* 116(5):882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Rejmánek M, Westbrooks R. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *N Z J Ecol.* 21(1):16.
- Volaire F. 2018. A unified framework of plant adaptive strategies to drought: Crossing scales and disciplines. *Glob Change Biol.* 24(7):2929–2938. <https://doi.org/10.1111/gcb.14062>
- Wang C, Wu B, Jiang K, Zhou J, Du D. 2019. Canada goldenrod invasion affect taxonomic and functional diversity of plant communities in heterogeneous landscapes in urban ecosystems in East China. *Urban For Urban Green.* 38:145–156. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2018.12.006>
- Weber E. 1998. The dynamics of plant invasions: a case study of three exotic goldenrod species (*Solidago* L.) in Europe. *J Biogeogr.* 25(1):147–154. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1998.251119.x>

- Weber E. 2000. Biological flora of Central Europe: *Solidago altissima* L. Flora. 195(2):123–134. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30960-X](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30960-X)
- Weber E. 2001. Current and Potential Ranges of Three Exotic Goldenrods (*Solidago*) in Europe. Conserv Biol. 15(1):122–128. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2001.99424.x>
- Weiner J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. Perspect Plant Ecol Evol Syst. 6(4):207–215. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00083>
- Wells MJ, Poynton RJ, Balsinhas AA, Musil KJ, Joffe H, Van Hoepen E, Abbott SK. 1986. The history of introduction of invasive alien plants to southern Africa. In: Ecol Manag Bi- Ological Invasions South Afr. Macdonald, I.A.W., Kurger, F.J., Ferrar, A.A. Cape Town: Oxford University press; p. 21–35.
- Werner PA, Gross RS, Bradbury IK. 1980. The biology of canadian weeds.: 45. *Solidago canadensis* L. Can J Plant Sci. 60(4):1393–1409. <https://doi.org/10.4141/cjps80-194>
- Westphal C, Bommarco R, Carré G, Lamborn E, Morison N, Petanidou T, Potts SG, Roberts SPM, Szentgyörgyi H, Tscheulin T, et al. 2008. Measuring Bee Diversity in Different European Habitats and Biogeographical Regions. Ecol Monogr. 78(4):653–671. <https://doi.org/10.1890/07-1292.1>
- White EM, Wilson JC, Clarke AR. 2006. Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. Divers Distrib. 12(4):443–455. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00265.x>
- Williamson M. 1999. Invasions. Ecography. 22(1):5–12. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00449.x>
- Williamson M, Fitter A. 1996. The Varying Success of Invaders. Ecology. 77(6):1661–1666. <https://doi.org/10.2307/2265769>
- Wilson GW, Hartnett DC. 1998. Interspecific variation in plant responses to mycorrhizal colonization in tallgrass prairie. Am J Bot. 85(12):1732–1738. PMID: 21680333.
- Yang R, Zhou G, Zan S, Guo F, Su N, Li J. 2014. Arbuscular mycorrhizal fungi facilitate the invasion of *Solidago canadensis* L. in southeastern China. Acta Oecologica. 61:71–77. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2014.10.008>
- Ye X-Q, Yan Y-N, Wu M, Yu F. 2019. High Capacity of Nutrient Accumulation by Invasive *Solidago canadensis* in a Coastal Grassland. Front Plant Sci. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00575>
- Yıldırım K, Kaya Z. 2017. Gene regulation network behind drought escape, avoidance and tolerance strategies in black poplar (*Populus nigra* L.). Plant Physiol Biochem. 115:183–199. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.03.020>
- Yu H-W, He W-M. 2021. Plant invaders outperform congeneric natives on amino acids. Basic Appl Ecol. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.04.009>
- Yu H-W, Yang J-X, Gao Y, He W-M. 2016. Soil organic nitrogen endows invasive *Solidago canadensis* with greater advantages in low-phosphorus conditions. Ecosphere. 7(3):e01254. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1254>

- Yuan Y, Tang J, Leng D, Hu S, Yong JWH, Chen X. 2014. An Invasive Plant Promotes Its Arbuscular Mycorrhizal Symbioses and Competitiveness through Its Secondary Metabolites: Indirect Evidence from Activated Carbon. PLOS ONE. 9(5):e97163. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097163>
- Yuan Y, Wang B, Zhang S, Tang J, Tu C, Hu S, Yong JWH, Chen X. 2013. Enhanced allelopathy and competitive ability of invasive plant *Solidago canadensis* in its introduced range. J Plant Ecol. 6(3):253–263. <https://doi.org/10.1093/jpe/rts033>
- Zedler JB, Kercher S. 2004. Causes and Consequences of Invasive Plants in Wetlands: Opportunities, Opportunists, and Outcomes. Crit Rev Plant Sci. 23(5):431–452. <https://doi.org/10.1080/07352680490514673>
- Zhang CB, Wang J, Qian BY, Li WH. 2009. Effects of the invader *Solidago canadensis* on soil properties. Appl Soil Ecol. 43(2):163–169. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.07.001>
- Zhang L, Ma X, Wang H, Liu S, Siemann E, Zou J. 2016. Soil Respiration and Litter Decomposition Increased Following Perennial Forb Invasion into an Annual Grassland. Pedosphere. 26(4):567–576. [https://doi.org/10.1016/S1002-0160\(15\)60066-2](https://doi.org/10.1016/S1002-0160(15)60066-2)
- Zhang P, Li B, Wu J, Hu S. 2019. Invasive plants differentially affect soil biota through litter and rhizosphere pathways: a meta-analysis. Ecol Lett. 22(1):200–210. <https://doi.org/10.1111/ele.13181>
- Zhang Q, Yao LJ, Yang RY, Yang XY, Tang JJ, Chen X. 2007. Potential allelopathic effects of an invasive species *Solidago canadensis* on the mycorrhizae of native plant species. Allelopathy J. 20(1):71–78. 0971-4693
- Zhang S, Jin Y, Tang J, Chen X. 2009. The invasive plant *Solidago canadensis* L. suppresses local soil pathogens through allelopathy. Appl Soil Ecol. 41(2):215–222. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.11.002>
- Zhang S, Zhu W, Wang B, Tang J, Chen X. 2011. Secondary metabolites from the invasive *Solidago canadensis* L. accumulation in soil and contribution to inhibition of soil pathogen *Pythium ultimum*. Appl Soil Ecol. 48(3):280–286. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.04.011>
- Zubek S, Majewska ML, Błaszczowski J, Stefanowicz AM, Nobis M, Kapusta P. 2016. Invasive plants affect arbuscular mycorrhizal fungi abundance and species richness as well as the performance of native plants grown in invaded soils. Biol Fertil Soils. 52(6):879–893. <https://doi.org/10.1007/s00374-016-1127-3>

Annexe A1 : Introduction

Annexe A1 – Introduction

Intransitive competition, can it truly influence coexistence in the real world?

Laure GALLIEN (1;  [ID: 0000-0003-4882-1580](https://orcid.org/0000-0003-4882-1580)); Maude CAVALIERE (1); Marie Charlotte GRANGE (1;  [ID: 0000-0003-1900-0126](https://orcid.org/0000-0003-1900-0126); mariegrange.p@gmail.com), François MUNOZ (1,2;  [ID: 0000-0001-8776-4705](https://orcid.org/0000-0001-8776-4705)) & Tamara MÜNKEMÜLLER (1;  [ID: 0000-0001-9743-1322](https://orcid.org/0000-0001-9743-1322))

1. Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR 5553 CNRS - Univ. Grenoble Alpes FR-38041 Grenoble, France
2. Laboratoire Interdisciplinaire de Physique, UMR 5588 CNRS - Univ. Grenoble Alpes FR-38041 Grenoble, France

Abstract

Intransitive competition has received much attention over the past decade. Indeed, this cyclic arrangement of species interactions within a community has the potential to promote and stabilise species coexistence. This theoretical expectation has been tested and supported, to some extent, in several 3-species empirical systems. However, the importance of intransitive interactions to real-world species-rich communities remains unknown. Can we expect intransitive loops to have a significant stabilising effect on their constituent species while many other species interact with them?

Here, using simulations, we explore the behaviour of intransitive loops when they interact with other competitors, as would be expected in real-world communities. Our results show that dominant competitors have a strong impact on the dynamics of inferior intransitive loops. A single competitor acting on a single species of the loop will generally lead to the extinction of at least one species of the loop (thereby breaking the loop), unless competition between all (dominant AND loop) species is very mild. Increasing the number of dominant competitors or increasing the length of the loops amplifies their destabilisation.

Our results call for caution when inferring beneficial effects of intransitivity on species coexistence. Although intransitive loops can be a frequent motif in competition networks, their positive effects may not be as important for species coexistence as previously thought. Additionally, our results highlight the fact that some specific properties of a sub-network - such as stabilisation by intransitive loops - should not be interpreted outside of the overall network context. Indeed, the outcome of species interactions can be altered, and sometimes reverted, when neglecting other network compartments (e.g. dominant competitors, but also probably other types of interactions such as predation, parasitism and facilitation).

Key words: community stability, cyclic competition, non-transitive interactions, rock-paper-scissors

Running title: Intransitive cycles are often powerless.

Annexe A1 – Introduction

Introduction

Understanding the mechanisms by which multiple species interact and coexist is one of the central quests of ecologists. In recent decades, our focus moved from the study of pairs of species to the study of species rich communities with complex direct and indirect interactions. In this context, one specific type of indirect interaction has (re)gained much attention: intransitive competition.

Intransitive competition, sometimes also called cyclic competition, emerges when there is no strict hierarchy among competitors and when dominance between species forms a loop, as in the famous rock-paper-scissors game (rock beats scissors beats paper beats rock). The mechanisms underlying intransitive competition and its potential consequences for species coexistence have been explored in theoretical models. It has notably been shown that intransitivity can stabilise coexistence in loops containing an odd number of species. Indeed, in an odd-loop, each member of a group of competitors regulates the abundance of the others and thus indirectly its own, thereby creating a mechanism of negative frequency dependence. On the contrary, similar cyclic interactions will destabilise coexistence in even-loops (Alesina & Levine 2011, Vandermeer 2011). In systems that contain multiple intransitive loops nested within each other their overall effects for coexistence can be highly variable and hard to predict (Gallien et al 2017). In the end, most of what we know about the effects of intransitive competition comes from the study of (often short) individual loops, independently of their interactions with the rest of the community (but see Vandermeer 2011).

But how do theoretical expectations translate to real world communities? The theoretical expectations of single loop behaviours have been tested and supported, to some extent, in several 3-species empirical systems (reviewed in Gallien 2017). But in species-rich real-world systems little is known. It has been proposed that since species-rich systems are mechanically harbouring large numbers of interaction loops,

these loops must have a general stabilisation effect for community richness and persistence (Vandermeer, Soliveres, Wootton, etc but see Godoy). And that the more loops there are in the system the more stable it is. Yet, these propositions remain to be tested.

Do intransitive loops have a significant stabilising effect on their constituent species when other species interact with them? In fact, when a species within an intransitive loop suffers competition from a species outside of the loop (“outer” species in the following), this may alter the negative frequency dependence stabilisation by dampening the oscillations of species abundances over time. But should the competition imposed by the outer species be strong to have an influence on intransitive dynamics, or can mild interaction also interfere? And what happens when not only one species of the intransitive loop is affected but also several ones, do outer species have additive negative effects or do they counteract each other?

We propose to test the influence of outer competitors (i.e. species of the community but not part of the intransitive loop) on the stabilising effects of intransitive loops. Specifically, we investigate whether and how intransitive stabilisation is affected by: the strength of species competition (within and outside of the loop), the number loop-species suffering competition by outer competitors, and the length of the intransitive loops.

Using theoretical simulations of competitive interactions we show that intransitive loops are very sensitive to external competition. Indeed, a single outer competitor imposing moderate competition on a single species in the loop is sufficient to negate all the stabilising benefit of strong intransitive loops. This result has far reaching consequences because it shows that to assess the effect of intransitive competition on species coexistence one should not only identify the number of intransitive loops, but also obtain information on the complete network of competitive interactions between species of the community. The complete network of interactions is here exemplified with

competitive interactions (outer competitors), but translated into the following 3 questions: (1)

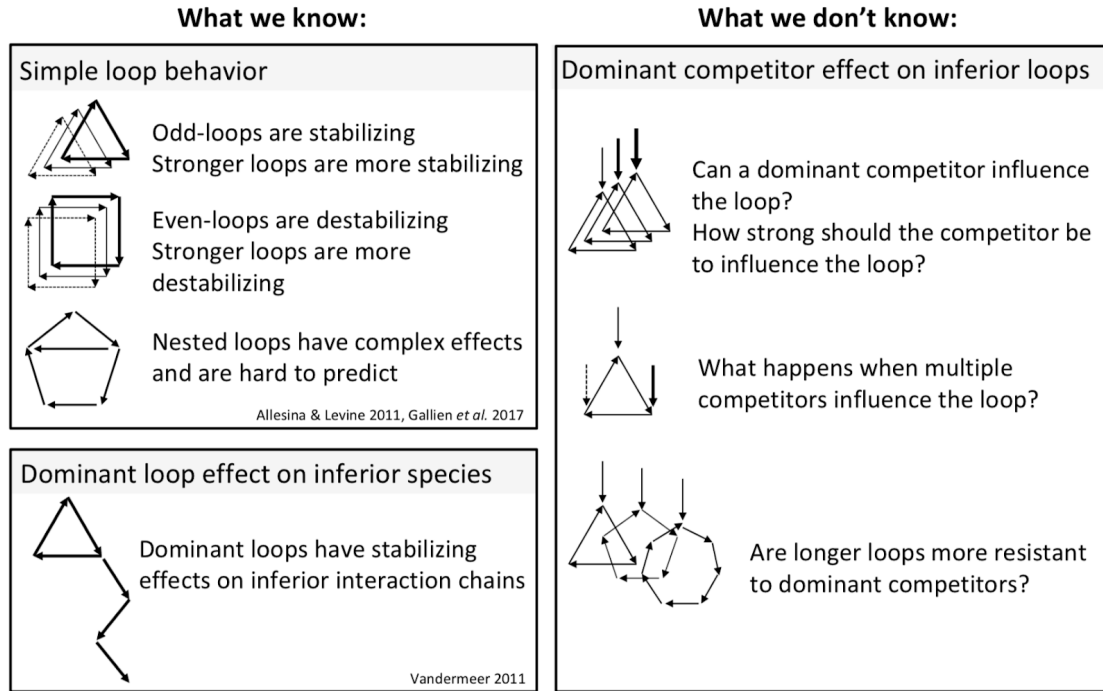


Figure 1: What we know and what we don't know about intransitive loop effects on coexistence.

similar results can be expected if a similar pressure is imposed by species from other trophic levels (e.g. generalist predators, parasites, etc).

Figure 1. What we know and what we don't know about intransitive loop effects on coexistence.

Simulations

We tested whether intransitive competition loops that stabilize coexistence (i.e. odd-loops) can be altered, and even interrupted, by the arrival of dominant competitors. We decomposed the influence of outer competitors on the stabilising effects of intransitive loops into 3 components: the strength of species competition (within and outside of the loop), the number loop-species suffering competition by outer competitors, and the length of the intransitive loops. These components can be

How strong should a dominant competitor be to influence an intransitive loop? (2) What happens when multiple competitors influence the loop? (3) Are longer loops more resistant to dominant competitors than smaller ones? (Fig. 1) In order to answer these questions we (i) simulated species abundance dynamics and (ii) evaluated the stability of species coexistence (iii) under different scenarios of “outer” competition.

1 The simulation model:

We simulated the temporal abundance dynamics of given sets of competing species (with various combinations of intransitive loops and dominant competitors, see scenarios below) based on Lotka-Volterra (LV) equations. In a LV competition model, the growth rate of species i

can be expressed as:

$$\frac{dN_i}{dt} = \lambda_i N_i \left(1 - \alpha_{ii} N_i - \sum_{j \neq i} \alpha_{ij} N_j \right)$$

where λ_i is the intrinsic growth rate of species i , N_i and N_j are the abundances of species i and species j respectively, α_{ii} is the intraspecific competition coefficient, while α_{ij} is

the interspecific competition coefficient describing the per capita effect of species j on species i .

2 The stability measure:

We then analysed the results of these simulations and quantified how coexistence is enhanced or reduced by intransitive competition with Mean_Delta_ri, an index tailored for this purpose (Gallien et al. 2017). Delta_ri measures the difference between the invasion growth rate of a focal species i when all other species of the intransitive loop (the ‘residents’) are present and equilibrated, and the invasion growth rate of the same focal species when all residents except for one are present and equilibrated. With the first invasion growth rate, the focal species can benefit (or be harmed) by the intransitivity, while in the second, the intransitivity is broken by the removal of a species in the loop, and thus the difference of these growth rates (when averaged over the removal of each resident) provides a measure of the importance of the intransitivity for a given focal species. Averaging over the Delta_ri of each resident species, Mean_Delta_ri shows the average change in invasion growth rate following the extinction of any one resident species. Positive values of Mean_Delta_ri indicate that intransitivity contributes to coexistence. In other words, the pairwise fitness differences present in the community are arranged in such a way that removing a resident from the community will actually hurt rare species. Conversely, negative values indicate that any positive effect of intransitivity is smaller than the traditional effects of niche overlap: removing a resident helps the rare species.

3 The network scenarios:

We build 3 types of scenarios to answer our research questions.

3.1 Scenario 1 - How strong should a dominant competitor be to influence an intransitive loop?

In this scenario, we focus on the response of a single 3-species intransitive loop to the

interaction with a single outer competitor (impacting only one species of the loop). Two main features can influence the outcome of this interaction: the strength of competition between species of the loop (as stronger loops are known to be more stabilising; Fig. 1), and the strength of competition between the outer competitor and the species of the loop. We thus varied independently the strength of competition within the loop, and between the outer competitor and the species of the loop.

We simulated the abundance dynamics of a 3-species loop community until equilibration, then added our outer competitor and followed all abundance dynamics until re-equilibration of the system. We repeated these simulations along a gradient of increasing strength of competition between the species of the loop. To ensure comparability across simulations we kept all pairwise niche overlaps constant (measured as

$$\sqrt{\frac{\alpha_{ij}\alpha_{ji}}{\alpha_{jj}\alpha_{ii}}} \text{ and set to } =0.5), \text{ and only increased the}$$

average fitness difference (measured as $\sqrt{\frac{\alpha_{ii}\alpha_{jj}}{\alpha_{ij}\alpha_{ji}}}$, Chesson 2012) in each pairwise interaction driving the loop rotation. The fitness differences ranged from a minimum of 1 (all pairwise interactions between species of the loop are symmetric) to a maximum of 3 (strong asymmetry in competition between species), and a value of 2 is the threshold separating pairwise coexistence (fitness difference < 2) from pairwise competitive exclusion (fitness difference > 2). Similarly, the strength of competition between the outer competitor and one species of the loop was varied so that its fitness difference ranged from 1 (symmetric competition) to 3 (strong competitive exclusion).

Note that we simulated and illustrated the results with communities starting with only the loop-species, and then added the outer competitor. These results are identical to those that would be obtained by starting the simulations with all species together (except under the situations when heteroclinic cycles are

reached, as there are no stable equilibrium points then).

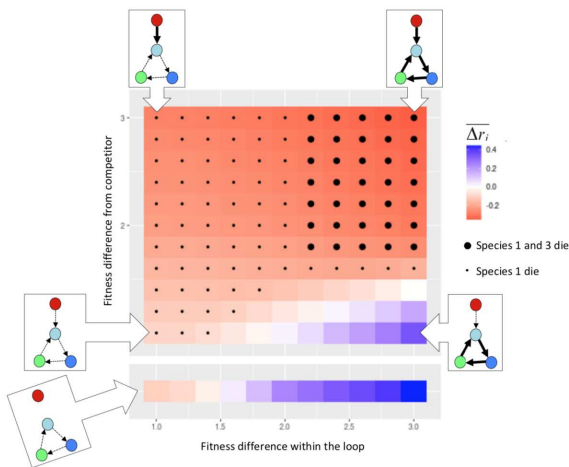


Figure 2: Influence of one outer competitor on intransitive loop dynamics. The intransitive loop is composed of three species (light blue > dark blue > green > light blue), and the outer competitor (red) is only affecting the light blue species (red > light blue). The direction of pairwise interactions is indicated by arrows pointing toward the weaker competitors, and competition strength is indicated by the type of arrow (plain arrows when pairwise coexistence is impossible: strong competition, dashed arrows when pairwise coexistence is possible: mild competition). The colours gradient show the mean ΔR_i of the loop species (blue > 0 indicating stabilisation of the loop on species coexistence; white = 0 indicating no effect of the loop; red < 0 indicating destabilisation of the loop on species coexistence). The dots indicate the number of loop species reaching extinction: small dots indicating 1 species death, larger dots indicating 2 species death (dead species are highlighted with stripes on the right figure).

Conclusion:

The loop is easily destabilised by one outer competitor (large red areas):

A strong outer competitor (=pairwise coex impossible = fitness diff > 2) is always breaking the loop (always red + dots).

The competitor does not need to have a strong pairwise fitness difference to break the

positive effects of the loops (lots of red for fitness diff < 2, meaning that even if pairwise coexistence is possible between the outer competitor and the recipient loop species the loop can be broken and the recipient species die → cf black dots in point (1,1)!! I double checked and it is correct!!)

To keep being beneficial for species coexistence the loop must be strong (=pairwise coexistence within the loop is impossible) and the outer competitor must be weak (=pairwise coexistence possible and fitness diff < 2; blue area).

If the loop is not strong (bottom left corner) and the competitor weak, then the influence of the outer competitor is dampened along the loop (i.e. direct effect on spc1 >> indirect effect on spc3).

3.2 Scenario 2 - What happens when multiple competitors influence intransitive loops?

In this scenario, we focus on the response of a single 3-species intransitive loop to the interaction with 1, 2, or 3 outer competitors (each outer competitor impacting only one species of the loop; which is equivalent to one outer competitor impacting 1, 2, or 3 species of the loop). Similarly to Scenario 1, we varied independently the strength of competition within the loop, and between the outer competitor(s) and the species of the loop. It can be noted that for simplicity the outer competitors do not interact with each other.

(Important: dans la zone bleue du panel c) il y a des points → c'est en fait pas des vrai "morts" mais l'apparition de cycles heteroclyniques.. Du coup c'est assez mauvais pour la stabilité du système au final! :))

⇒ To Do: replace dots by stars when heteroclinic cycles or chaos are reached. [measured with simulations: see package "dyncomp"? Or deviations from means?

https://math.libretexts.org/Bookshelves/Scientific_Computing_Simulations_and_Modeli

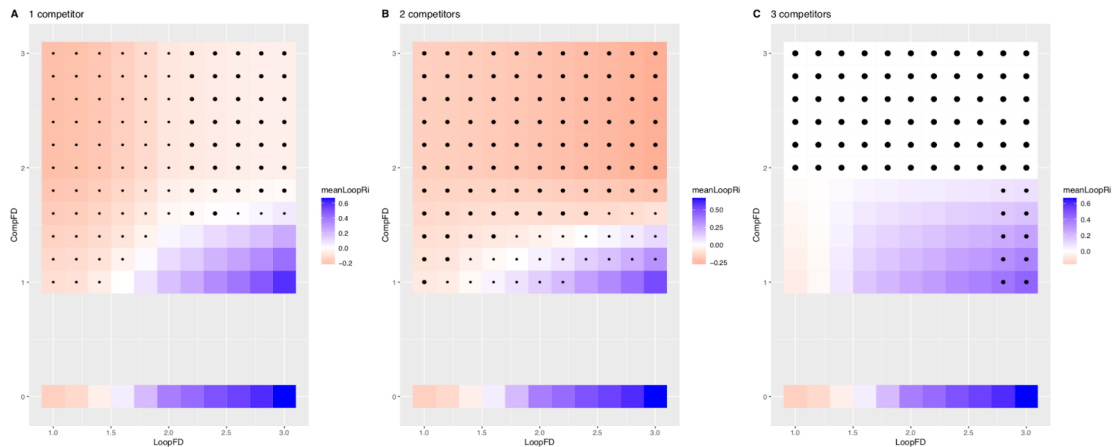


Figure 3: Influence of the number of outer competitors on intransitive loop dynamics. The intransitive loop is composed of 3 species, and the number of competitors varies between 1 (panel a), 2 (panel b) and 3 (panel c). The strength of species interactions is measured with fitness difference (given the fixed niche overlap across all species) and varies between 1 to 3. Mean DeltaRi represents the effect of intransitive interactions on the stability of species coexistence. The colours gradient show the meanDeltaRi of the loop species (blue>0 indicating stabilisation of the loop on species coexistence; white=0 indicating no effect of the loop; red<0 indicating destabilisation of the loop on species coexistence). The dots indicate the number of loop species reaching extinction: small dots indicating 1 species death, medium dots indicating 2 species death, large dots indicating that all loop species are dead.

ng/Book

%3A_Introduction_to_the_Modeling_and_Analysis_of_Complex_Systems_(Sayama)/

07%3A_ContinuousTime_Models_II__Analysis/

7.05%3A_Linear_Stability_Analysis_of_Nonlinear_Dynamical_Systems

https://cran.r-project.org/web/packages/cxr/vignettes/V3_Coexistence_metrics.html

⇒ note that panel a) is the same as in scenario 1, and will replace it as here simulation time is longer and I have corrected a small error in the meanDeltaRi calculation.

Conclusion:

Adding a second competitor has clear negative effect on stability of the loop species (more red, more mortality)

Adding a third species can have opposite effects depending on the strength of competition within the loop and between the outer competitors and the loop species. (i) When the competitors have strong competitive interactions (fitness difference > 2) then all

species of the loop die. (ii) When the competitors have mild competitive interactions (fitness difference < 2), and interactions within the loop are also moderate, then the competitors improve the stabilisation of the loop species (probably because by regulating the loop species abundances they also reduce their negative influence on each other). (iii) When the competitors have mild competitive interactions (fitness difference < 2), and interactions within the loop are very strong (fitness difference > 2.6), then the system becomes unstable (with heteroclinic cycles), leading some species of the to near extinction for longer periods over time (and thus are likely to actually get extinct with just little real world demographic stochasticity).

3.3 Scenario 3 - Are longer loops more resistant to dominant competitors than smaller loops?

In this scenario, we look at the influence of one dominant competitor on intransitive loops

of increasing lengths. As explained above, here we only focus on odd-loops, and thus choose loops of 3, 5, 7, 15, 25, and 45 species. Similarly to Scenario 1, we varied independently the strength of competition within the loop, and between the outer competitor and the species of the loop. Note that to avoid confounding effects related to species numbers we always keep the community size constant to 46 species (which includes the longest possible loop size and the outer competitor), and that the species which are not included in the studied loops nor being the competitor will not be interacting with the other species ($\alpha_{ij}=\alpha_{ji}=0$).

Figure 3. Influence of dominant competitors on intransitive loops impacts for species coexistence. In each panel the Δ_{ri} is represented as a function of the intensity of competition for the species in the intransitive loop (fitness difference ranging from 1 to 3, where a value < 2 indicates pairwise coexistence, and a value > 2 indicate pairwise competitive exclusion). The length of the intransitive loops is indicated with colours, blue shades for odd loop lengths, and red shades for even loop lengths. The different panel on the top row represent invader species interacting with increasing strength: (a) symmetric competition, (b) low, (c) medium, and (d) high levels of fitness differences. The panels of the bottom row show the differences of Δ_{ri} between the scenarios where the invader is a better competitor to the native species (panels b-c-d) and where the invader interacts with the native species in a symmetric fashion (panel a). There, a positive value indicates that the invader has a stabilising effect, and a negative value that it has a destabilising effect (compared to its reference effect with symmetric competition). On the lower row, the panels e-f-g represent the difference between invaders interacting with the native species with asymmetric (panels b-c-f respectively) vs. symmetric competition (panel a).

Conclusion:

- The reference panel (a), with symmetric competition between invader and native species, is equivalent to what was found in Gallien et al 2017: longer odd-loops have more stabilizing effects on species coexistence (blue shades).

- Once the invader is a better competitor than one native species of the loop (panels b-c-d) then it has a destabilizing effect on the stable odd-length loops (blue shades), and a stabilizing effect on the non-stable even-length loops (red shades). This is seen by comparing the panels b-c-d to the panel a. This invader effect increases in intensity with invader fitness difference (increasing from left to right panels), up to the point when $\text{inv-nat} = 2 \times \text{nat-nat}$ (Fig.3d) that the intransitive loop offers no positive effect for species coexistence. It is worth observing that adding the invader does NOT increase the length of the loops, as the invader is set to be dominant and not be affected significantly by any native (ie. he is not entering the loop).

- Importantly, the longer the loop, the greater is the effect of the invader on its (in)stability (see Figure 3e-f-g).

Summary of the results

Dominant competitors always have strong impacts on the dynamics of inferior intransitive loops. One invader acting on a single species of the loop will lead to the extinction of at least one species of the loop (thereby breaking the loop), unless competition between all species (dominant AND loop species) are very mild. Increasing the number of dominant competitors leads to increasingly stronger detrimental effects for species coexistence (in terms of species abundances and coexistence stability). Increasing the length of the loops leads to increasing destabilization by dominant invaders (for odd-length loops).

Comparing with literature results

1 Changing the position of the loop in the network:

Here we show that the intransitive loop is affected by top competitors (ie. dominant species), but the loops can also be at intermediate positions in the network (i.e. impacted by dominants, and impacting lesser species), or at the top (just impacting other

species; see Vandermeer 2011 EcoComplex SIMULS showing stabilizing effects of loops on lower species). One question might be what happens when the loop is at the middle of the hierarchy (with one better invader and one worst competitor), do we see intermediate effect of intransitivity on the whole network or not? [see also Alcantara et al 2017 TE SIMULS: distinguish in-component, core-intransitive component, out-component sub-networks (interesting terminology?) + they have a counter intuitive result that: “species of the core and the out-component (one of the transitive components of the network) have much higher probability of persisting than species of the in-component”]

→ I don't see what would be really interesting to investigate there (regarding the rest of the analyses), so maybe just worth mentioning in the discussion? (maybe adding that the stabilizing effect of intransitive loops on lesser species found by Vandermeer would probably be dampened by the presence of dominant competitors to the loop).

2 Most empirical studies probably over-estimate intransitive effects:

Most current empirical studies on intransitive competition either (i) estimate a mean level of intransitivity at the community scale (e.g. with number of reversals, or Ulrich method), or (ii) identify and count the number of loops in the community (Godoy etc), but do not integrate information about dominant competitors. We believe that both these approaches can over-estimate the importance of intransitive loops in a system, as they ignore the dampening effect of dominant competitor(s), which have the potential to cancel all beneficial intransitive effects on community stability.

Conclusion

Therefore, identifying the presence of intransitive loops is not enough to be able to assess their effect on species coexistence. This

is especially true in species rich communities where it is unlikely that a group of species interact in an intransitive fashion without interference from the other species of the community (or the trophic network).

Putting past results together with the present one: (i) intransitivity only stabilises coexistence in odd-numbered loops, (ii) intransitivity effects are highly variable when multiple loops are intertwined, and (iii) intransitive loops are highly vulnerable to competition from outer competitors.

Together those conclusions call for a lot more caution when inferring the beneficial (or negative) effects of intransitivity on species coexistence. Most likely, intransitive loops are a very frequent motif in competition networks, but their positive or negative effects remain extremely difficult to quantify. We propose that intransitive loops are generating a lot of stochasticity to species dynamics – as the loops are very sensitive to outer competition – and thus they may not be as important for species coexistence as previously thought.

Overall, it is not sufficient to identify the number or proportion of intransitive loops in the system (see Feng et al 2019 MEE for comparison of indices), but we need to know their length and their strength (Gallien 2017EL; see Kinlock 2021JOE for a nice empirical demonstration), AND their position in the network (top, intermediate, bottom), to be able to infer their impacts on species coexistence and biodiversity maintenance.

This finding brings the broader question of how the outcome of species interactions can be changed (and sometimes reverted) when neglecting other sub-network compartments (e.g. upper competitors) or other types of interactions (e.g. predator, parasite, etc facilitation??).

Acknowledgements

Thanks to Florian C. Boucher for his help with multiplications (and divisions) and square roots :)

Annexe A1.2: The EICAT+ framework enables classification of positive impacts of alien taxa on native biodiversity

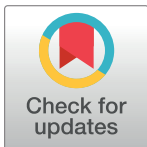
(Accepted in PLOS Biology, DOI:10.1371/journal.pbio.3001729)

Annexe A1 – Introduction

CONSENSUS VIEW

The EICAT+ framework enables classification of positive impacts of alien taxa on native biodiversity

Giovanni Vimercati^{1*}, Anna F. Probert¹, Lara Volery¹, Ruben Bernardo-Madrid², Sandro Bertolino³, Vanessa Céspedes⁴, Franz Essl⁵, Thomas Evans^{6,7,8,9}, Belinda Gallardo¹⁰, Laure Gallien¹¹, Pablo González-Moreno¹², Marie Charlotte Grange¹¹, Cang Hui^{13,14}, Jonathan M. Jeschke^{7,8,9}, Stelios Katsanevakis¹⁵, Ingolf Kühn^{16,17,18}, Sabrina Kumschick^{19,20}, Jan Pergl²¹, Petr Pyšek^{21,22}, Loren Rieseberg²³, Tamara B. Robinson¹⁹, Wolf-Christian Saul^{7,8,9}, Cascade J. B. Sorte²⁴, Montserrat Vilà^{2,25}, John R. U. Wilson^{19,20}, Sven Bacher¹



OPEN ACCESS

Citation: Vimercati G, Probert AF, Volery L, Bernardo-Madrid R, Bertolino S, Céspedes V, et al. (2022) The EICAT+ framework enables classification of positive impacts of alien taxa on native biodiversity. *PLoS Biol* 20(8): e3001729. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001729>

Published: August 16, 2022

Copyright: © 2022 Vimercati et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: This research was funded through the 2017–2018 Belmont Forum and BIODIVERSA joint call for research proposals, under the BiodivScen ERANet COFUND program, through the InvasiBES (<http://elabs.ebd.csic.es/web/invasibes>) and AlienScenarios (<https://alien-scenarios.org/>) projects, with the funding organisations: Spanish State Research Agency (MCI/AEI/FEDER, UE, PCI2018-092939 and PCI2018-092986 to RBM, VC, BG and MV), Swiss National Science Foundation (SNSF grant numbers 31003A_179491 and 31BD30_184114 to GV, AFP, LV, and SBa), Austrian Fonds zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung (FWF project no I 4011-B32 to FE), German Bundesministerium für Bildung und Forschung (BMBF, 16LC1803A to JMW and W-CS, and 01LC1807C to IK), French National Research Agency (ANR, ANR-18-EBI4-0001-06 to

1 Department of Biology, University of Fribourg, Fribourg, Switzerland, 2 Department of Integrated Biology, Estación Biológica de Doñana (EBD), CSIC, Sevilla, Spain, 3 Department of Life Sciences and Systems Biology, University of Turin, Torino, Italy, 4 Laboratory of Aquatic Ecology, Estación Biológica de Doñana (EBD), CSIC, Sevilla, Spain, 5 Bioinvasions, Global Change, Macroecology-Group, Department of Botany and Biodiversity Research, University of Vienna, Vienna, Austria, 6 Ecologie Systématique et Evolution, Université Paris-Saclay, Gif-sur-Yvette, France, 7 Institute of Biology, Freie Universität Berlin, Berlin, Germany, 8 Leibniz Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries (IGB), Berlin, Germany, 9 Berlin-Brandenburg Institute of Advanced Biodiversity Research (BBIB), Berlin, Germany, 10 Instituto Pirenaico de Ecología (IPE), CSIC, Zaragoza, Spain, 11 Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LECA, Grenoble, France, 12 Department of Forest Engineering, University of Córdoba, Córdoba, Spain, 13 Centre for Invasion Biology, Department of Mathematical Sciences, Stellenbosch University, Stellenbosch, South Africa, 14 Biodiversity Informatics Unit, African Institute for Mathematical Sciences, Cape Town, South Africa, 15 Department of Marine Sciences, University of the Aegean, Mytilene, Greece, 16 Department Community Ecology, Helmholtz Centre for Environmental Research—UFZ, Halle, Germany, 17 Department of Geobotany and Botanical Garden, Martin Luther University Halle-Wittenberg, Halle, Germany, 18 German Centre for Integrative Biodiversity Research (iDiv) Halle-Jena-Leipzig, Leipzig, Germany, 19 Centre for Invasion Biology, Department of Botany and Zoology, Stellenbosch University, Stellenbosch, South Africa, 20 Kirstenbosch Research Centre, South African National Biodiversity Institute, Cape Town, South Africa, 21 Department of Invasion Ecology, Institute of Botany, Czech Academy of Sciences, Průhonice, Czech Republic, 22 Department of Ecology, Faculty of Science, Charles University, Prague, Czech Republic, 23 Department of Botany and Biodiversity Research Centre, University of British Columbia, Vancouver, Canada, 24 Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, Irvine, California, United States of America, 25 Department of Plant Biology and Ecology, University of Sevilla, Sevilla, Spain

* gvimercati@outlook.com

Abstract

Species introduced through human-related activities beyond their native range, termed alien species, have various impacts worldwide. The IUCN Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT) is a global standard to assess negative impacts of alien species on native biodiversity. Alien species can also positively affect biodiversity (for instance, through food and habitat provisioning or dispersal facilitation) but there is currently no standardized and evidence-based system to classify positive impacts. We fill this gap by proposing EICAT+, which uses 5 semiquantitative scenarios to categorize the magnitude of positive impacts, and describes underlying mechanisms. EICAT+ can be applied to all alien taxa at different spatial and organizational scales. The application of EICAT+ expands our

LG and MCG) and the US National Science Foundation (ICER-1852060 to CS). RBM was also supported by MICINN through the European Regional Development Fund (SUMHAL, LIFEWATCH-2019-09-CSIC-13, POPE 2014-2020). JR UW and SKu thank the South African Department of Forestry, Fisheries and the Environment (DFFE) for funding noting that this publication does not necessarily represent the views or opinions of DFFE or its employees. SKu also thanks the DSI-NRF Centre of Excellence for Invasion Biology for funding. TE acknowledges funding from the Alexander von Humboldt Foundation. CH was supported by the National Research Foundation of South Africa (NRF grant 89967), the Australian Research Council Discovery Project (DP200101680) and the Natural Environment Research Council (through the UK CEH project “GLITRS”, NE/V007548/1). SKa was supported by the Hellenic Foundation for Research and Innovation (H.F.R.I.) - Project Number: HFRI-FM17-1597 (“ALAS”; ‘ALiEms in the Aegean—a Sea under siege’). PP and JP were supported by EXPRO grant no. 19-28807X (Czech Science Foundation), project “DivLand” (SS02030018; Technology Agency of the Czech Republic) and long-term research development project RVO 67985939 (Czech Academy of Sciences). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

Abbreviations: DD, Data Deficient; EICAT, Environmental Impact Classification for Alien Taxa; EICAT+, positive Environmental Impact Classification for Alien Taxa; IUCN, International Union for Conservation of Nature.

understanding of the consequences of biological invasions and can inform conservation decisions.

Introduction

Taxa introduced beyond the limits of their native range (termed alien taxa) are a primary driver of global environmental change [1,2]. Once introduced to new areas, alien taxa can cause changes to their recipient ecosystems [3,4] (Box 1, Supporting information A in S1 File). These changes, called environmental impacts [3], are generally estimated by quantifying how certain attributes (i.e., measurable features or components; Box 1) of the recipient ecosystem vary due to the presence and abundance of alien taxa [4]. Increases or decreases in specific ecosystem attributes (e.g., in population size of a native species) can thus be described from a value-free perspective as positive or negative impacts, respectively (Box 1). In addition, the same alien taxon can have negative impacts on certain attributes of native biodiversity and positive impacts on others, with different levels of magnitude and underlying mechanisms [3,5].

Considerable effort has been devoted to study the direction, magnitude, and mechanisms underlying impacts of alien taxa on ecosystems [3,6]. This effort has been driven primarily by the urgent need to limit the harm that certain alien taxa cause to various entities of interest within recipient ecosystems, such as native species or habitats [7,8] (Supporting information A and B in S1 File). Various cultural value systems and motivations, however, determine which entities we are interested in, whether negative or positive changes in biodiversity attributes are perceived as harmful or beneficial [4,8,9] (Box 1, Supporting information B in S1 File), and, consequently, how alien taxa should be managed (Supporting information B in S1 File). Some people might want to primarily protect taxa in their native range [10,11], rescue range-contracting taxa through translocations [12], uphold ecosystem functions [13] or improve biodiversity indicators regardless of species origin [14]. Others will evaluate conservation actions in terms of the suffering caused, e.g., to sentient taxa [15], rather than in utilitarian terms [16]. Alien taxa can therefore be opposed, tolerated, or even promoted as a function of specific environmental and sociocultural contexts (Supporting information B in S1 File). Such a variety of approaches in conservation is not surprising, given that conservation targets are usually defined in accordance with different values and motivations [17–19]. Once these values and

Box 1. Glossary of impact-related terms.

Biodiversity attribute: any feature or component of biological diversity that can be measured, quantified, and compared, such as the taxonomic richness, phylogenetic diversity, and functional diversity of a community or the abundance, total biomass, and average body size of individuals in a population. In EICAT and EICAT+, the biodiversity attributes to quantify impacts caused by alien taxa on native taxa are performance of individuals, population size, and area of occupancy [10,24,25,117].

- **Individual performance:** any measurable trait that affects the capacity of an individual organism to survive, gather resources, grow, or reproduce. Examples include body mass or size, number of offspring or seeds, physiological rates (such as rates of growth, respiration, calcification, etc.), and immunocompetence [23]. Note that changes in performance do not necessarily lead to changes in population size.

- **Population size:** the number of mature individuals—i.e., individuals known, estimated or inferred to be capable of reproduction [23]—in a population. Note that changes in population size do not necessarily lead to changes in area of occupancy.
- **Area of occupancy:** the area occupied by a certain taxon within its native range, excluding cases of vagrancy [58,59]. Area of occupancy can decrease as a consequence of local extinctions (negative impact on area of occupancy) and increase as a consequence of local reestablishment (positive impact on area of occupancy).

Impact: any change caused by an alien taxon to the recipient system. Impacts are generally quantified by measuring how certain attributes of the recipient system (such as the amount of nitrogen or the number of fish in a lake) change due to the introduction of the alien taxon. In EICAT+, only impacts on the individual performance, population size, and area of occupancy of a native species are considered.

- **Beneficial/harmful impact:** any change caused by an alien taxon to the recipient system that is perceived by humans as favorable/unfavorable for an entity of interest (e.g., a native species, a sentient individual, or a protected ecosystem; see also Supporting information A in [S1 File](#)) in accordance with specific values/interests/motivations [9] (Supporting information A and B in [S1 File](#)). The words “beneficial” and “harmful” are thus used here regardless of whether the impact involves an increase (“positive impact”; see definition below) or a decrease (“negative impact”; see definition below) in the measured attribute. In this sense, a positive impact on a certain biodiversity attribute is not necessarily valued as beneficial, and a negative impact is not necessarily valued as harmful. Note that harmful impacts are also termed as deleterious impacts by some authors [8,10].
- **Positive/negative impact:** any increasing/decreasing change caused by an alien taxon to one of the selected biodiversity attributes of the recipient system [3,4,8,9,60]. As “increasing change” we herein consider relative changes. So, for example, if the size of a native population would have decreased, or decreased to a greater extent, if an alien species had not been introduced (see also Supporting information C in [S1 File](#) for more details), then that alien species has caused a (relative) increase in native biodiversity. Unlike beneficial/harmful impacts, positive/negative impacts describe quantitative and directional variations that can be objectively and consistently measured, regardless of ethical values (value-free classification of impact [8]).

Impact mechanism: the way in which alien taxa cause changes in attributes of the recipient system. Examples of mechanisms include “predation” and “parasitism” in EICAT and “provisions of trophic resources” and “dispersal facilitation” in EICAT+ (see below and Supporting information D and E in [S1 File](#)).

motivations are openly recognized, conservation-related disciplines such as invasion science can adopt standardized and systematic approaches to measure the degree to which specific entities of interest are affected by certain drivers of change (e.g., alien taxa), so that informed and coherent management decisions (e.g., prioritization) can be made. However, the majority of impact assessment frameworks developed and applied in invasion science do not consider the ways of assessing increases to native biodiversity [8], and the field has been criticized for focusing on, and overemphasizing, the harmful impacts of alien taxa [20–22].

The International Union for Conservation of Nature (IUCN) Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT) framework was developed to categorize and assess negative impacts caused by alien taxa to native biodiversity at different levels of organization [10,23–26] (i.e., decreases in performance of individuals, population size, and area of occupancy through local population extinction). EICAT relies on the premise that the biogeographic origin of species matters in conservation. A clear distinction between native and alien taxa is justified by multiple conceptual and practical arguments associated with, for example, coevolutionary histories, ecological functions, or human responsibilities for nature [11,27,28]. Accordingly, EICAT entities of interest are native taxa, whose attributes recorded prior to the introduction or in the absence of an alien taxon are used as a baseline to assess impacts (Fig 1). Changes

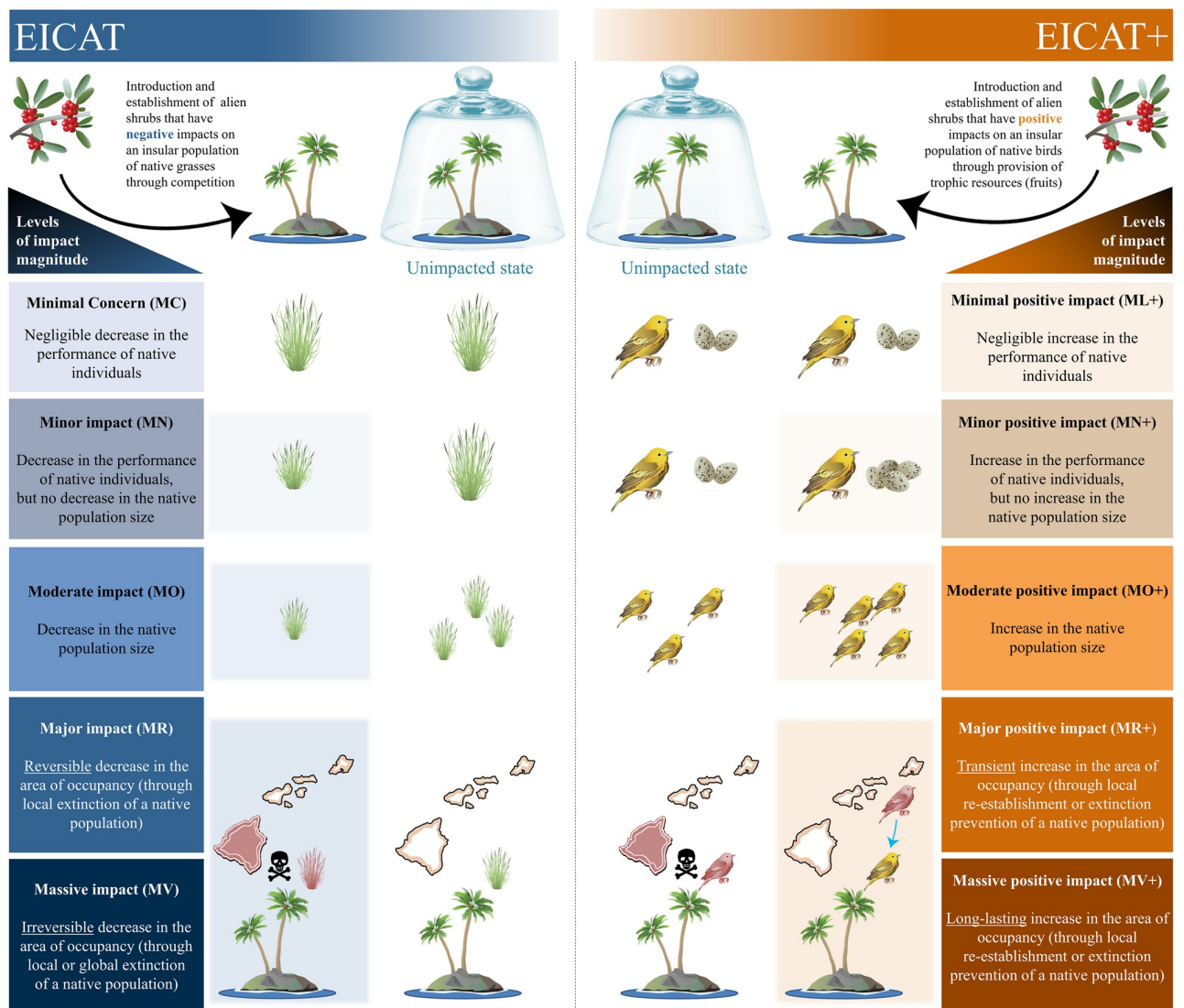


Fig 1. Illustration of EICAT and EICAT+ scenarios. Conceptual scheme for the 5 semiquantitative scenarios used in EICAT and EICAT+ to assess negative impacts (on the left) and positive impacts (on the right) caused by a focal alien taxon (here, a shrub species) on native taxa of interest (a grass species and a bird species). Black arrows indicate the introduction and establishment of the alien taxon into a recipient ecosystem. The blue arrow indicates the reestablishment or extinction prevention of a native taxon due to an alien taxon (see also Fig 2). Shaded red figures indicate locations unoccupied by the native taxon (e.g., because of local extinctions in EICAT). Symbols were courtesy of the Integration and Application Network, University of Maryland Center for Environmental Science (ian.umces.edu/media-library).

<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001729.g001>

caused by alien taxa to abiotic ecosystem attributes, such as soil nitrogen content or water chemistry, are considered under the EICAT framework only if such changes lead to a decrease in attributes of native biodiversity. EICAT has been used to compare impact magnitudes of alien taxa across geographic regions and taxonomic groups [26,29–30] and to support evidence-based prioritization and other management decisions [31–33]. EICAT is conceptually and structurally related to the IUCN Red List of Threatened Species, with the Red List categorizing a focal native species based on its risk of extinction, and EICAT categorizing a focal alien taxon based on the degree to which it has negatively impacted native taxa [34].

Identifying which (and how) alien taxa decrease certain native biodiversity attributes does not fully capture the multifaceted environmental changes induced by the introduction of alien species; in particular, such attributes can also increase. For instance, an alien taxon may increase the performance of individuals or the size of a population of a native taxon by providing additional trophic resources or creating novel habitats that are suitable for the native taxon [5,35–37] (Fig 1). Clear and transparent evaluation of all impacts, negative and positive, on native taxa will help to achieve a better understanding of the dynamics and mechanisms of impacts. Such increased understanding would benefit scientists, managers, policymakers, and the general public; for example, it may enable the identification of societal or nature conservation conflicts associated with alien taxa and provide an objective evidence base to underpin discussions and debates [16,38]. The identification of conflicts between different conservation targets is particularly important when alien taxa harm certain native taxa while benefiting others, enabling robust and appropriate management interventions to reach conservation goals. We see 3 main reasons for developing a framework compatible with EICAT that assesses positive environmental impacts [8]:

1) Improving our understanding of interactions between alien and native taxa

The assessment of positive impacts of alien taxa on native biodiversity attributes can improve the understanding of transient and stable interactions between native and alien taxa [39]. Better understanding of multidirectional changes induced by alien taxa will shed light on how such interactions affect ecological and ecosystem dynamics [40], and provide valuable insights for adaptive management. For instance, the use of a common scheme to compare the outcomes of novel mutualistic interactions between alien and native taxa—e.g., the interaction between an alien plant and native arbuscular fungi [41], or between alien plants and native pollinators [42]—can help to identify which native taxa facilitate the establishment, or hamper the removal, of certain alien taxa. Similarly, a systematic assessment of the antagonistic interactions between alien taxa and their native consumers can help to identify which native species promote biotic resistance against established alien taxa [43,44] and might also be used in biological control [45,46].

2) Informing predictions of indirect, and potentially adverse, effects of alien taxa management

Improving the understanding of the positive impacts that an alien taxon causes on native biodiversity attributes can help to identify possible undesired effects that its removal might have on native communities [47]. For instance, the removal of aliens may release herbivorous pests or meso-predators controlled by alien predators [48], decrease the density of predators feeding on alien preys [49], or reduce the availability of predator-free refugia provided by an alien plant and exploited by endangered species [50].

3) Improving our understanding of the interactions between alien taxa and other drivers of global change

The assessment of positive environmental impacts can clarify the degree to which already established alien populations mitigate adverse effects of other global anthropogenic stressors, such as habitat loss and alteration [51] or climate change and pollution [52], on native taxa

and ecosystem functioning. This seems particularly important for alien taxa that have been intentionally introduced to restore ecological functions [53,54] or to act as biological control agents against native or alien pests [55]. Similar considerations can be made for thermophilic alien species securing ecological functions that would have been lost otherwise due to sea warming-induced declines or extinctions of key native species, as, for example, in the eastern Mediterranean Sea [56,57].

To fill this current gap, in this Consensus View, we propose a framework for assessing the degree to which alien taxa positively affect native biodiversity: the positive Environmental Impact Classification for Alien Taxa, or EICAT+. The framework structurally resembles EICAT, using 5 semiquantitative scenarios to describe the magnitude of observed positive impacts of alien taxa on native biodiversity attributes (specifically, increases in individual performance, population size, and area of occupancy). In EICAT+, the highest levels of impact magnitude are assigned to alien taxa increasing the area of occupancy of native taxa through local population reestablishment or preventing local extinction. The framework also describes the underlying impact mechanisms by which alien taxa can increase native biodiversity attributes, such as through food and habitat provision, dispersal facilitation, or disease reduction. To illustrate the functionality and utility of the proposed framework, we apply EICAT+ to case studies reporting positive impacts of alien taxa on native biodiversity across different taxonomic groups and ecosystems. Advantages and applications, as well as limits and potential misuses of the scheme, are also discussed.

Development process and structure of EICAT+

The development of EICAT+ involved a 4-stage process of expert elicitation. At stage 1, a core panel of experts who had previously contributed to develop and improve EICAT [10,24,25,61] and were familiar with its application across various invasion contexts formulated a preliminary version of EICAT+. At stage 2, multiple experts from the invasion science community, many of which contributed to the development of the EICAT framework [10], were contacted and asked to provide input and feedback toward the core concepts of the framework under development. These experts were selected due to their extensive knowledge regarding the impacts of alien species and mechanisms through which these impacts are generated. At stage 3, and once a general consensus was reached between the experts, the core panel led the writing of the first and subsequent drafts of a manuscript regarding EICAT+. Several versions of the manuscript were produced, and, at each round, the experts involved were asked to provide substantial input into ideas, text, and figures. Importantly, experts also provided and reviewed real-world examples of positive impacts caused by alien species based on their taxonomic and ecological expertise; such examples were critical for testing the applicability of EICAT+ across various invasion contexts (see Supporting information D and E in [S1 File](#)). At stage 4, the final version of the framework and related manuscript were finalized and approved by all experts involved in this Consensus View.

Overall, we have structured the novel framework to align with EICAT using semiquantitative scenarios to assign an alien taxon to one of 5 ascending categories of impact magnitude. The EICAT+ scenarios describe how alien taxa can increase native biodiversity attributes at different levels of biological organization. The scenarios are thus hierarchically organized to describe all observed positive impacts. In accordance with EICAT, EICAT+ (a) considers impacts at the level of individuals (Minimal and Minor) and populations (Moderate, Major, and Massive) of a native taxon ([Fig 1](#)); (b) distinguishes between Major and Massive impacts on the basis of the reversibility of an impact after the disappearance of the alien taxon from its recipient system ([Fig 2](#)); (c) assigns a confidence score for each recorded impact to provide an

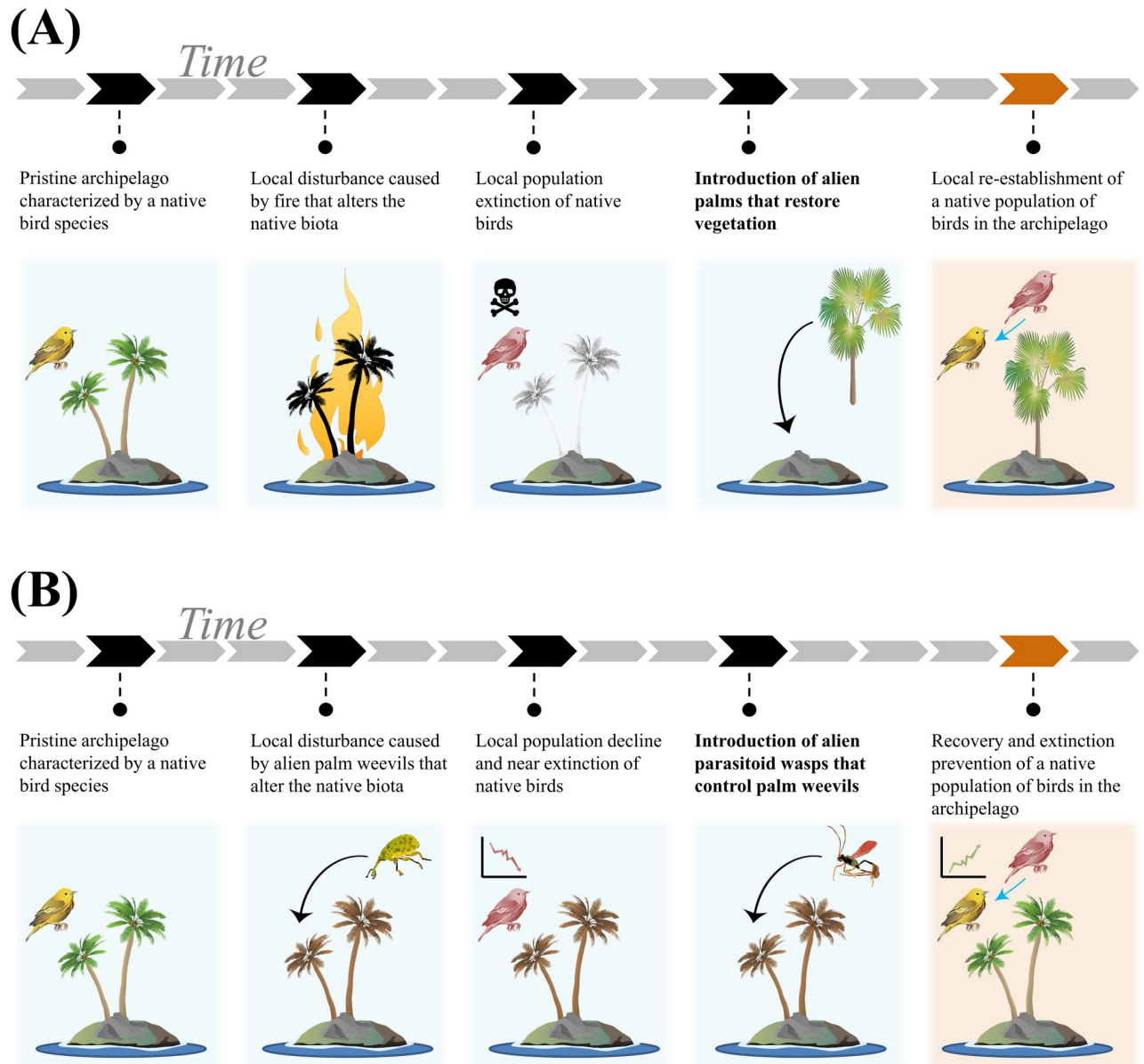


Fig 2. Examples of Major positive impacts under EICAT+. Hypothetical examples of Major positive impacts (MR+) caused by an alien palm (A) and an alien parasitoid wasp (B) on a local population of a native bird species (taxon of interest) on an archipelago. (A) The alien palm causes the local reestablishment of the native bird species, e.g., via natural dispersal of birds across the archipelago. (B) The alien parasitoid wasp acts as a classical biocontrol agent against alien palm weevils and prevents the extinction of the bird population. Note that under EICAT+, the impact is classified as Major regardless of whether the palm weevil is alien or native (see also submechanisms 10.1 and 10.2 in Fig 3), as the indirect positive impact is caused by an alien taxon (the parasitoid wasp). Since it can be assumed that the newly established population (A) or the recovered population (B) would not persist if the alien taxon causing the positive impact was no longer present on the island, the impacts should not be classified as Massive (MV+), i.e., the alien palm or wasp must continue to be present on the island for the native bird species to survive. Black arrows indicate introduction and establishment of alien taxa into a recipient ecosystem. Blue arrows indicate the reestablishment (A) and extinction prevention (B) of a native taxon due to an alien taxon. Symbols were courtesy of the Integration and Application Network, University of Maryland Center for Environmental Science (ian.umces.edu/media-library).

<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001729.g002>

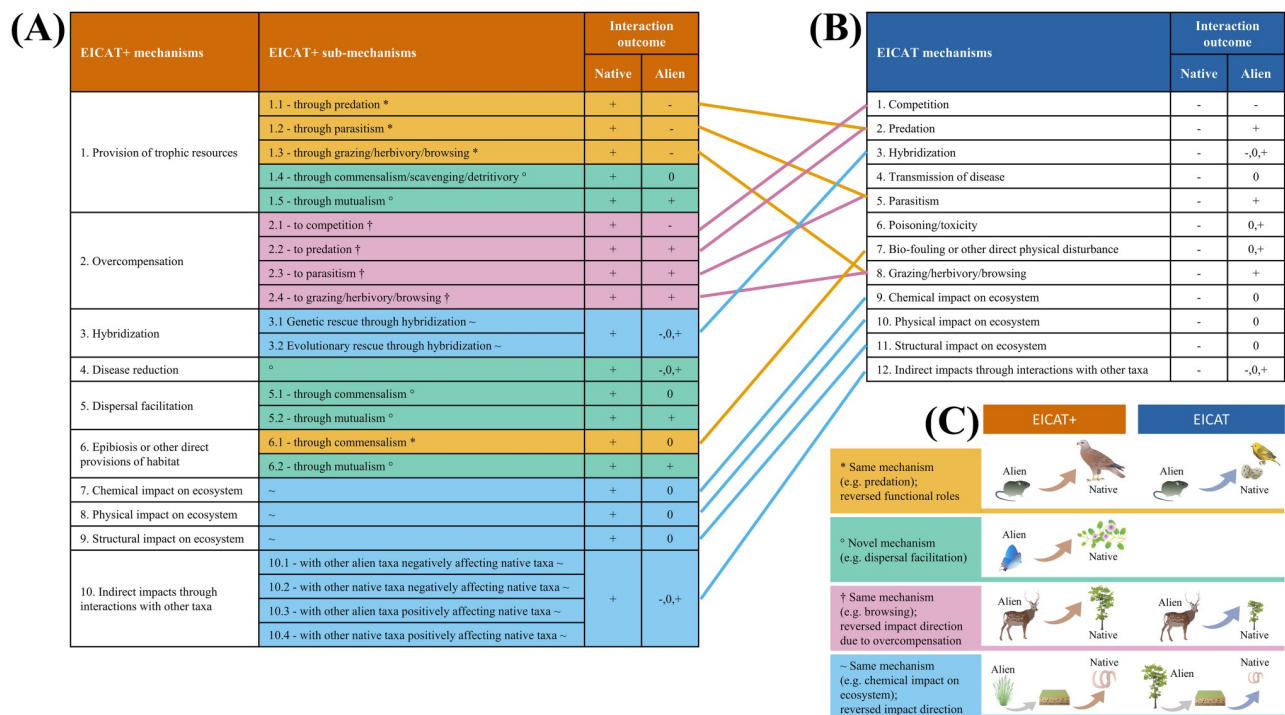


Fig 3. EICAT+ and EICAT mechanisms and submechanisms. List of EICAT+ mechanisms and submechanisms (A) and EICAT mechanisms (B). EICAT+ and EICAT mechanisms and submechanisms are also compared to each other (C) based on the outcome of the interaction for native and alien taxa. Colors of rows and connecting lines reflect different rationales behind the formulation of the EICAT+ mechanisms and submechanisms, with the different colors and symbols that indicate [yellow and asterisks “*”] mechanisms present in both EICAT+ and EICAT but in which the functional roles of alien and native taxa are reversed (e.g., in EICAT+, the alien taxon is the prey, whereas in EICAT, the alien is the predator); [green and degree signs “°”] mechanisms that are unique to EICAT+ (e.g., dispersal facilitation through pollination); [pink and daggers “†”] mechanisms present in both EICAT+ and EICAT but in which impact direction is reversed because of overcompensation (e.g., in EICAT+, the alien taxon increases growth of the native taxon through browsing-mediated overcompensation, whereas in EICAT, the alien taxon decreases growth of the native taxon through browsing); [blue and tildes “~”] mechanisms present in both EICAT+ and EICAT but in which impact direction is reversed (e.g., in EICAT, the alien taxon decreases a biodiversity attribute by impacting the chemistry of the ecosystem, and in EICAT+, the alien taxon increases a biodiversity attribute by impacting the chemistry of the ecosystem). The symbols +, -, 0 indicate positive, negative, and neutral outcomes of interactions between a native and an alien taxon. In C, arrows indicate impacts of an alien to a native taxon (orange arrow: positive impact; blue arrow: negative impact). Symbols were courtesy of the Integration and Application Network, University of Maryland Center for Environmental Science (ian.umces.edu/media-library).

<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001729.g003>

estimate of uncertainty; (d) describes the different mechanisms by which alien taxa can impact native individuals and populations (Fig 3); and (e) performs the global assessment of a taxon by collecting evidence of impact from the taxon’s entire alien range and classifying the taxon based on the highest criterion level met anywhere in the alien range and across any of the impact mechanisms [24]. It should be noted that an alien taxon can be assessed under EICAT+ as having a positive impact on 1 native taxon and under EICAT as having a negative impact on another native taxon or different impacts on the same taxon but at different locations or in different contexts.

Magnitude of positive impacts

The 5 scenarios used in EICAT+ to assign alien taxa to impact categories structurally resemble those reported in EICAT (Table 1 and Fig 1).

The first EICAT+ scenario, Minimal positive impact (ML+), describes negligible increases in the individual performance of native taxa. Minimal positive impacts describe cases in which the alien and native interact through one of the mechanisms that can potentially lead to a

Table 1. Scenarios used in EICAT and EICAT+ to assign alien taxa to impact categories. Detailed description of the 5 semiquantitative scenarios used in EICAT [24] and EICAT+ to assess negative and positive impacts caused by alien taxa on native taxa at different levels of organization. The scenarios are used in EICAT and EICAT+ to assign alien taxa to one of 5 ascending categories of impact magnitude. Note that when there is no or inadequate information to classify an alien taxon to one of the 5 impact categories, the taxon should be classified as Data Deficient (DD).

EICAT (Environmental Impact Classification for Alien Taxa)	EICAT+ (positive Environmental Impact Classification for Alien Taxa)
Minimal Concern (MC) A taxon is considered to have impacts of Minimal Concern when it causes negligible levels of impacts, but no reduction in performance of individuals in the native biota. Note that all alien taxa have impacts on the recipient environment at some level, for example, by altering species diversity or community similarity (e.g., biotic homogenization), and for this reason, there is no category equating to “no impact.” Only taxa for which changes in the individual performance of natives have been studied but not detected are assigned an MC category. Taxa that have been evaluated under the EICAT process but for which impacts have not been assessed in any study should not be classified in this category, but rather should be classified as Data Deficient.	Minimal positive impact (ML+) A taxon is considered to have Minimal positive impacts when it interacts with at least 1 native taxon through a mechanism that can lead to positive impacts but causes only a negligible increase in the performance of individuals of the native taxon. Note that although alien taxa are often thought to cause positive impacts on native taxa—for instance, by serving as a food source for native consumers—these impacts should be considered minimal if the alien simply fulfills a functional role already held by other taxa without increasing the performance of individuals of the native taxon. Only alien taxa for which positive changes in the individual performance of native taxa have been studied but not detected are assigned an ML+ category. Alien taxa that have been evaluated under the EICAT+ process but for which impacts have not been assessed in any study should not be classified in this category, but rather should be classified as Data Deficient.
Minor impact (MN) A taxon is considered to have Minor impacts when it causes reductions in the performance of individuals in the native biota, but no declines in native population sizes, and has no impacts that would cause it to be classified in a higher impact category.	Minor positive impact (MN+) A taxon is considered to have Minor positive impacts when it causes increases (or prevents/mitigates decreases) in the performance of individuals of at least 1 native taxon, but no increases in native population sizes, and has no positive impacts that would cause it to be classified in a higher impact category.
Moderate impact (MO) A taxon is considered to have Moderate impacts when it causes declines in the population size of at least 1 native taxon, but has not been observed to lead to local extinction of a native taxon.	Moderate positive impact (MO+) A taxon is considered to have Moderate positive impacts when it causes increases (or prevents/mitigates decreases) in the population size of at least 1 native taxon but has not been observed to promote local population reestablishment, or to prevent local population extinction, of a native taxon.
Major impact (MR) A taxon is considered to have Major impacts when it causes community changes through the local or subpopulation extinction (or presumed extinction) of at least 1 native taxon, which would be reversible if the alien taxon was no longer present. Its impacts do not lead to irreversible local population, subpopulation, or global taxon extinctions.	Major positive impact (MR+) A taxon is considered to have Major positive impacts when it causes transient increases (or prevents transient decreases) in species occupancy through local or subpopulation reestablishment (or extinction prevention) of at least 1 native taxon, which would be reversed if the alien taxon was no longer present.
Massive impact (MV) A taxon is considered to have Massive impacts when it causes irreversible community changes through local, subpopulation, or global extinction (or presumed extinction) of at least 1 native taxon.	Massive positive impact (MV+) A taxon is considered to have Massive positive impacts when it causes long-lasting increases (or prevents long-lasting decreases) in species occupancy through local or subpopulation reestablishment (or extinction prevention) of at least 1 native taxon, which would remain even if the alien taxon was no longer present.

<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3001729.t001>

positive impact (Fig 3), but no increase in performance (or higher-level impact) has been detected. This may occur when alien taxa simply fulfill the same functional role of other taxa without increasing the performance of native individuals [35]. For instance, alien plants can provide pollen and nectar to native pollinators [42,62,63], or alien fish can become a food

source for native predatory fish [64,65], but there is no detectable evidence that these interactions improve the survival, growth, or body size of the native consumers. Note that taxa classified as Minimal positive under EICAT+ should not be confused with those classified as Data Deficient (DD), i.e., when no information is available to measure an impact or there are methodological issues with the evidence available such that it is not sufficiently reliable to classify the positive impact magnitude (see dedicated paragraph below). Note also that taxa classified as Minimal positive under EICAT+ should also not be confused with those classified as Minimal Concern under EICAT, i.e., when the alien and native taxa interact through one of the mechanisms that can lead to a negative impact (e.g., competition; Fig 3), but no decrease in the performance of the native taxa has been detected (Table 1 and Fig 1).

The second EICAT+ scenario, Minor positive impacts (MN+), describes increases in the performance of native individuals caused by alien taxa (Table 1 and Fig 1), such as increases in rates of growth, fecundity, photosynthesis, or hunting success of the native organisms, but no increase in the population size of the native taxon, due to the alien taxon, is detected. Examples of MN+ impacts include the following: an alien plant increasing the growth rate of a native plant (here the taxon of interest) through the production of allelochemicals suppressing pathogenic fungi [66]; an alien plant improving the hunting success of native spiders by providing foraging habitats [67]; an alien fish decreasing the abundance of a competitively dominant native fish, thus indirectly increasing the juvenile growth rate of competitively subordinate native fish [68] (here the entity of interest); or an alien plant increasing pollen availability in a native plant by attracting pollinators to the location (magnet species effect), thus increasing the reproductive success of the native plant [69].

The third EICAT+ scenario, Moderate positive impacts (MO+), describes cases in which an alien taxon increases the population size of at least 1 native taxon (or prevents/mitigates an ongoing population decline) (Table 1 and Fig 1). MO+ examples include the following: increases in the abundance of native frugivorous birds due to the provision of fleshy fruits from alien shrubs [70]; increases in the abundance of a native mayfly due to epibiosis on the surface of an alien bivalve [71]; increases in the abundance of mussels due to enhanced recruitment and survival caused by an alien green alga through the creation of a novel microhabitat on breakwaters [72]; or increases in the abundance of multiple native ground-dwelling invertebrates from different feeding guilds in the litter under alien plants [73].

The fourth and fifth EICAT+ scenarios, Major positive impacts (MR+) and Massive positive impacts (MV+), respectively, refer to increases in species occupancy of at least 1 native taxon through local reestablishment of native populations (or extinction prevention; see Supporting information C in S1 File) within their native ranges (Table 1 and Fig 1). Alien taxa may contribute to native taxa reestablishment that could not have occurred in their absence. To be considered in EICAT+, such reestablishment may occur via natural colonization or reintroduction by humans (either accidental or deliberate). Reintroductions that lead to reestablishment will be considered in EICAT+ only if no additional conservation effort to reintroduce native individuals has been made since the introduction of the alien taxon, i.e., if reintroductions occurred at rates similar to those before the alien was introduced [24] and if there is a clear evidence that reestablishment would not be successful in the absence of the alien taxon (i.e., any extra conservation effort to recolonize would be necessary but not sufficient). Impacts are not classified in EICAT+ when an alien taxon renders areas outside the native range of the native taxon suitable to the latter, e.g., when the alien would allow a species to expand beyond its range (a so-called “neonative” [74]; Supporting information A in S1 File). The distinction between Major and Massive impacts for EICAT+ is in their reversibility. When evidence indicates that the reestablished native population, or the native population whose extinction was prevented, would go extinct if the alien taxon

was no longer present, the positive impact is only transient and would be classified as Major (MR+). If the reestablished native population, or the native population whose extinction was prevented, would persist even if the alien taxon was no longer present, the positive impact is long lasting and would be classified as Massive (MV+). Because all populations go extinct eventually and population trajectories can only be reliably forecasted for the near future, positive impacts are classified as Massive only if the reestablished native population, or the native population whose extinction was prevented, would persist for at least 10 years or 3 generations (whichever is longer) after the disappearance/removal of the alien taxon. Such practical time intervals are analogous to the intervals chosen in EICAT to judge the reversibility of local extinctions caused by the alien and distinguish between Major and Massive negative impacts [24].

Conceptual examples of Major positive impacts promoted by an alien taxon through local reestablishment or extinction prevention can be found in Fig 2. Cases reported in the literature are as follows: the return of a native bird into areas within its native range from which it temporarily disappeared and where the bird now uses fledging sites provided by an alien plant [75] or the reestablishment of native plants caused by changes to the chemical, physical, and structural soil properties caused by an alien tree [51]. Additionally, alien taxa might prevent the extinction of native populations that were observed to be in decline before the introduction of the alien taxon. MR+ examples in which alien taxa might have prevented the extinction of native species include the following: the provision of roosting sites by an alien tree to a native butterfly that lost its historical roosting sites due to logging and habitat alteration [62]; the provision of refugia by an alien plant to 3 critically endangered and protected native snails suffering from alien rat predation [50]; or the mutualism established by alien zooxanthellae with bleached native corals, thus preventing the disappearance of photosynthetic corals under climate change-induced thermal stress [76,77].

Massive positive impacts (MV+) can be caused by the demographic rescue effect (i.e., populations persist due to a boost in population size [78]) that an alien producer might have on the population of a native consumer previously trapped in an extinction vortex. Other real-world examples can include the following: the long-lasting impact that an alien biocontrol beetle had on a declining endemic plant by eradicating an alien scale pest [79,80]; and the genetic or evolutionary rescue induced by alien individuals on native populations through hybridization [81,82]. In these examples, the positive impacts of the alien taxa on the native populations would persist even if the alien taxa are removed or disappear naturally from the area.

Note that as in EICAT, if there is no or inadequate information to classify an alien taxon to one of the 5 categories of impact magnitude, the taxon should be classified as DD [24,25]. As a consequence, studies reporting mechanisms by which an alien taxon may cause positive impacts on native taxa, but that do not measure, or provide information on, changes in biodiversity attributes relevant to EICAT+ (e.g., performance of individuals), do not contribute information that would allow an impact to be scored, implying a DD classification. However, we strongly recommend that when available such information still be reported (e.g., in supplementary materials), to document research gaps which might inspire future studies around positive impacts of alien species (see Supporting information E in S1 File).

Analogous to EICAT, EICAT+ assigns confidence scores (high, medium, low) to each impact record depending on how confident the assessor is that the assigned impact magnitude reflects the true situation [25,83]. A general discussion about why and how to account for uncertainty when assessing alien species impacts can be found in Probert and colleagues [83], while more detailed explanations of how to assign confidence can be found in the Supporting information F in S1 File.

Mechanisms of positive impacts

The mechanisms through which alien taxa increase native biodiversity attributes are grouped similarly to the mechanisms described in EICAT [24,25], facilitating high consistency and comparability between both assessment schemes. Note that not all mechanisms that occur in EICAT also exist in EICAT+; positive impacts may also be caused through facilitative interactions [35,37,39,84,85] that have no negative equivalent in EICAT. In Fig 3, we provide a list of mechanisms (and submechanisms) describing all interactions through which an alien taxon (A) can positively impact a native taxon (N). The alien taxon itself can either be positively (mutualistic interactions; N+/A+), negatively (antagonistic interaction N+/A-), or neutrally (commensalistic interactions; N+/A0) impacted by such interactions. Additional details around the rationale behind the formulation of the EICAT+ mechanisms and submechanisms can be found in Fig 3 and Supporting information G in S1 File. Real-world examples of positive impacts caused by alien taxa through different EICAT+ mechanisms and submechanisms can be found in the Supporting information D and E in S1 File.

Practicality of EICAT+

Comprehensive and holistic understanding of the multiple changes caused by alien taxa on native biodiversity requires considering and quantifying both negative and positive impacts. However, to date, no standardized and evidence-based framework has been available to assess positive impacts [8]. EICAT+ provides such a framework, and, together with the global standard EICAT, can help improve theoretical and practical understanding on whether, and to what degree, alien taxa positively and negatively impact native taxa and to translate such improved knowledge into practical solutions. Since the framework can be applied to all taxonomic groups, and at different spatial scales, from local to global, EICAT+ allows objective comparisons across taxa and regions. For instance, EICAT+ can inform efforts to restore native biodiversity that historically characterized certain protected areas by ranking taxonomically diverse alien taxa in accordance with their positive impacts, so that taxa found to have minimal positive impacts (through EICAT+) but harmful impacts (through EICAT) can be targeted for removal without causing “unforeseen” negative consequences on native biodiversity. Alternatively, EICAT+ can be used to rank closely related alien taxa across regions and habitats, such as insect species introduced for biological control, so that taxa causing the highest positive impacts on native biodiversity are transparently and rigorously identified. Rank orders obtained through comparisons based on EICAT+ might also be tested against life history traits, climate variables, or habitat types, to investigate factors correlating with magnitude and type of positive impacts (for analogous investigations on negative impacts, see, for instance, Evans and colleagues [30] and Kesner and Kumschick [86]). Below, we identify some specific cases in which the application of EICAT+ could generate practical recommendations and support evidence-based management decisions for nature conservation and restoration. In addition, we explore the limits of EICAT+ and briefly discuss under which conditions the scheme should (and should not) be used.

EICAT+ helps to forecast unwanted consequences of alien taxa control

Alien taxa are often ranked in priority lists according to the degree to which they harm certain entities of interest such as species or ecosystems. Such lists can be used to inform which species should be prevented, contained, or eradicated and how management efforts should be allocated to mitigate deleterious impacts [87]. Often, however, taxa that are prioritized for management because of their negative impacts, and which might be perceived as

unwanted, also cause positive impacts, which might be perceived as favorable (Fig 1) (see also Milanović and colleagues [88]). For instance, in a review of impacts by alien marine taxa on biodiversity and ecosystem services, out of 87 high-impact taxa, only 17 had exclusively negative and 7 exclusively positive impacts, whereas 63 had both negative and positive impacts [5]. High-impact taxa can also have negative effects on biodiversity within 1 trophic level, e.g., through antagonistic interactions (competition and predation), but positive effects on higher trophic levels, e.g., through habitat and food provisioning [89,90] or predator release [91]. Given such multidirectional impacts, the EICAT+ assessment will have practical utility (especially when used in combination with EICAT) for managers, policymakers, and the public, as it allows forecasting whether, and how, alien taxa management may yield unwanted consequences for native biodiversity [47]. For example, the eradication of alien cats (*Felis catus*) on Macquarie Island in the South Pacific to lessen their predation pressure on native seabirds led to an increase in the abundance of alien rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) and, consequently, caused the local disappearance of native large-leaved herbs and grasses [92]. Similarly, the removal of alien trees, *Casuarina* spp., on the Japanese Ogasawara Islands led to the local disappearance of endangered snail species that found refugia from predatory alien rats (*Rattus rattus*) in the *Casuarina* litter [50]. In both cases, it would have been useful to promptly report and systematically assess indirect positive impacts caused by the target species so that countermeasures could have been implemented to avoid or mitigate undesirable outcomes.

More generally, an EICAT+ assessment will provide stakeholders (including managers, policymakers, and the public) with evidence-based information that can guide the implementation of adequate countermeasures and avoid or minimize undesirable outcomes in 2 principal ways. First, the benefits of removing a certain deleterious alien species can be compared to the costs that the removal imposes on other native species [49,54,93,94]. The necessity of conducting such a cost–benefit analysis has been recently stressed by Rees and colleagues [95], who suggested that the choice of removing dingoes (*Canis lupus dingo*) in some parts of Australia should be assessed case by case, as these apex predators increase the abundance of native small mammal species and a native owl species by suppressing 2 alien mesopredators (*Vulpes vulpes* and *F. catus*). Similar considerations have been made by Gomes and colleagues [96], who noted the need for careful evaluation of management decisions regarding alien jackfruit trees (*Artocarpus heterophyllus*) in a secondary forest of Brazil, where these plants contribute to the maintenance of frugivore populations and promote seed rain and seedlings of native plants. Second, the identification of alien taxa that mitigate the harmful impacts of other alien taxa can be used to design adaptive management strategies with a specific removal order. In the above examples, the removal of alien cats and *Casuarina* trees should be preceded by, or carried out in tandem with, the removal of alien rabbits [92] and rats [50], respectively. Mapping alien–alien antagonistic interactions and their effect on native taxa has been proven to be useful in several cases, for instance, in designing an adaptive eradication program for alien rats on a tropical Pacific island [97]. Here, since data from different trophic levels showed that the rats competed with alien mice and consumed an alien plant species, rats and mice were removed simultaneously and only after the alien plant eradication, so that unwanted cascading effects on the insular ecosystem could be prevented.

EICAT+ helps to assess functional restoration and biological control

Only a subset of alien animals, plants, and microorganisms cause severe harmful impacts on biodiversity [7,98], and while many alien taxa are inconsequential, some might even facilitate restoration. Many populations have disappeared, or are currently heading toward extinction,

within their native range as a consequence of various anthropogenic stressors such as climate change, alien taxa, pollution, habitat loss, and habitat degradation [99,100]. Certain species have been deliberately introduced to restore lost ecological functions, while others have been tolerated due to their capacity to counterbalance or mitigate environmental stressors or disturbance. Examples are as follows: an alien tortoise species (*Aldabrachelys gigantea*) introduced to the Mascarene Islands east of Madagascar to restore seed-dispersal functions of recently extinct species promoted seedling patches of endangered trees through endozoochory [101]; males from a subspecies of boobook owl (*Ninox novaeseelandiae novaeseelandiae*) introduced to Norfolk Island rescued another subspecies of boobook owl from extinction [82]; or an alien oyster (*Crassostrea gigas*) increased water clarity, provided substrate and shelter, and acted as a food source for native species in deteriorated and heavily modified ecosystems in the Netherlands [102]. In addition, the use of alien taxa as classical biological control agents to limit or suppress introduced weeds and pests and protect native biodiversity has been carried out on multiple occasions [55,103]. For instance, an alien predatory lady beetle (*Hyperaspis pantherine*) was used in successful biological control of an alien scale insect on St. Helena Island in the South Atlantic, thus preventing the extinction of a native endemic gumwood tree [80]. Analogously, the introduction of an alien weevil (*Cyrtobagous salviniae*) has been advocated to suppress an alien floating aquatic fern and, therefore, to promote the recovery of native aquatic algae and macroinvertebrates in South Africa [104]. Each biocontrol release requires extensive research on host specificity, a comprehensive evaluation of potential and actual impacts, and post-release monitoring to track the impacts (both positive and negative) [105]. EICAT+ promises to be a powerful and transparent means to quantify to what degree restoration and biocontrol programs based on alien species offer positive outcomes to native biodiversity conservation. Quantifying positive impacts will be instrumental in indicating which of these management programs should be maintained or enhanced and on the contrary, which should be revised or even avoided in the future. Alien taxa used in restoration and biocontrol that score high with EICAT+ (i.e., having positive impacts at the population level that can be classified as Moderate, or higher), and without relevant negative impacts, could also be subjected to specific conservation actions (for instance, see the mitigation strategies proposed to reduce the effects of climate change on rewilded populations of tortoises [106]), so that their positive impacts on native biodiversity are maintained in the future.

EICAT+ facilitates the distinction between real and unproven positive impacts

As opposed to negative impacts, positive impacts of alien species are claimed to often be described only anecdotally or not rigorously [20,107]. In many cases, the literature describes the existence of mechanisms by which alien taxa might cause positive impacts, for instance, by acting as a food source for native taxa [108,109], but fails (or avoids) measuring the actual consequences they have on native taxa (Supporting information E in [S1 File](#)). EICAT+ identifies such information gaps and flags the need to explicitly measure relevant biodiversity attributes (e.g., population size) so that inconsequential impacts (e.g., Minimal positive) and relevant, but currently unreported impacts (e.g., Minor positive, or higher), can be distinguished. A lack of in-depth knowledge may result in positive impacts being overlooked, and also in the erroneous classification of negative impacts as positive. For example, laboratory trials and field surveys showed that a native trout species readily consumed an alien New Zealand snail species in North America, although individuals feeding upon alien snails had lower growth and body condition than those which did not consume any alien snails [110]. Similarly, multiple native butterflies lay their eggs on alien plants in the US, although their larvae rapidly die because of

the toxicity of the plants [58]. Although at first glance the impacts above seemed positive, they turned out to have negative consequences for native taxa due to eco-evolutionary traps, i.e., maladaptive responses made regardless of the availability of better options [111,112]. These examples indicate that positive impacts should not be automatically inferred from the mechanisms—as the latter could underlie negative impacts that can be assessed under EICAT, not EICAT+. Therefore, EICAT+ can be a useful guide to identify true positive impacts.

EICAT+ is not a framework to assess value-laden beneficial impacts and should not be used to offset or understate negative impacts

While it may be tempting to discount negative EICAT with positive EICAT+ scores for an alien taxon in an attempt to “offset” negative impacts with positive ones, this would be simplistic and even misleading for management decisions. Positive impacts assessed under EICAT+ should not be confused with beneficial impacts, i.e., impacts that are perceived as favorable or desirable in accordance with certain values and motivations (Box 1). Indeed, a large part of the positive impacts assessed under EICAT+ can be seen by some as harmful, for instance, by those who consider all changes caused by an alien taxon to the recipient ecosystem as unwanted alterations of its state. Under this conservation standpoint, an alien shrub species that simultaneously decreases and increases the population size in a native grass species and in a native bird species, respectively (as in Fig 1), would be considered harmful in both cases. Moreover, many positive impacts caused by alien taxa on native taxa can have cascading harmful effects on protected native taxa or human communities. For instance, local reestablishment of a native predatory bird favored by an alien taxon might put additional pressures on endangered native prey species, while increases in the abundance of a dominant native grass species might threaten rare subordinate species. Increases in the population size of a native weed species can hamper agricultural productivity or lead to acute allergic reactions, while deleterious consequences for human well-being can also be expected when native pests, such as wild boar, mosquitoes, or bark beetles, become more abundant. In the above examples, EICAT+ would assess the positive impacts of alien taxa on the native predatory bird, grass, weed, or pest species with value-free criteria, i.e., without evaluating whether such impacts are favorable or unfavorable from a certain perspective or for different stakeholders [8]. Such evaluation can be undertaken at a later stage by weighting or selecting EICAT+ data in accordance with specific values, motivations, or perceptions [113]. For instance, the conceptual framework proposed by Kumschick and colleagues [9], which combines objectively measured impacts with their importance for affected stakeholders, was developed to produce weighted impact scores and facilitate prioritization. Value-weighted scores can also help to identify societal or nature conservation conflicts associated with alien taxa [114,115] and inform risk analysis [31] or management decisions [8,116]. Future research should explore ways to link people’s perceptions with impact assessments generated under both EICAT and EICAT+, so that changes caused by alien taxa can be understood in their full complexity.

Concluding remarks

In this Consensus View, we presented EICAT+, a framework to assess positive impacts caused by alien taxa on native biodiversity. The framework can be applied to all alien taxa, from plants to animals, fungi, and even microorganisms, and at different spatial and organizational scales. EICAT+ fills a critical gap in the invasion science community, as it provides a standardized and evidence-based framework for the assessment of positive impacts that was not available before. While relying on the premise that a distinction between native and alien taxa is well grounded in conservation [11], EICAT+ recognizes that certain alien taxa increase native

biodiversity attributes and provides an objective scientific base to evaluate how these taxa may contribute to conservation objectives [36]. When used alone, or in combination with other assessment schemes such as EICAT, the IUCN global standard for reporting the negative impacts of alien taxa, EICAT+ will provide systematic and transparent data regarding the multiple changes caused by alien taxa on native taxa. Structured assessment of all impacts on native biodiversity can enrich our understanding of the consequences of biological invasions and improve nature conservation.

Supporting information

S1 File. Supporting information. Supporting information A in S1 File. Glossary of additional key terms. Supporting information B in S1 File. Table reporting contrasting arguments and approaches used to define how alien taxa are considered and should be managed in accordance with different conservation values/motivations. As multiple values/motivations exist and determine which entities we are interested in (see also Supporting information A), distinct conservation targets can be identified. Note that here, we only consider conservation values/motivations that are expressed regardless of any nature's instrumental (utilitarian) value, i.e., regardless of nature's contributions to human well-being (see "nature for itself" framing [9]). Also, note that such contrasting arguments and approaches are not necessarily mutually exclusive and have been occasionally combined to find a middle ground to achieve broader conservation goals [10–13]. **Supporting information C in S1 File. Circumstances under which the prevention/mitigation of a decreasing change is considered as a positive change under EICAT+.** In EICAT+, we also consider as positive impacts (i.e., increasing changes) cases in which an alien species prevents/mitigates decreasing changes, e.g., when the performance of a native individual, the size of a native population, or the occupancy of a native species would have decreased, or decreased to a greater extent, if the alien species had not been introduced. Although some of these positive impacts can be inferred, the prevention of a decreasing change should be assessed under EICAT+ only when there is convincing evidence that a certain biodiversity attribute (e.g., population size) would have decreased, or decreased to a greater extent, in the absence of the alien species. In the case of extinction prevention, for instance, it must be clear that (i) the population was locally heading toward extinction before the introduction of the alien; and (ii) the alien taxon prevented, through a specific impact mechanism, an extinction that would have occurred in its absence [41,42] (Fig 2b). Other cases where an alien species may prevent or mitigate decreasing changes are, for instance, those in which the abundance (i.e., a proxy for population size) of a native species declined in the uninvaded (i.e., control) plots but not, or to a lesser extent, in the plots invaded by the alien. Note that positive impacts associated with the prevention/mitigation of a decreasing change will generally be more difficult to study and identify than those associated with actual increasing changes, as the former require extensive data regarding the temporal trend of individual performance, population size, or area of occupancy. **Supporting information D in S1 File. EICAT+ mechanisms and submechanisms by which an alien taxon can cause positive impacts on native biodiversity attributes and examples of positive impacts sourced from the literature and assessed under EICAT+ (ML+ = Minimal positive impact, MN+ = Minor positive impact, MO+ = Moderate positive impact, MR+ = Major positive impact, MV+ = Massive positive impact).** Rationales behind the formulation of the mechanisms and submechanisms can be found in the main text and in Supporting information G, H, and J. **Supporting information E in S1 File. Table reporting examples sourced from the literature and classified as information that cannot be classified under EICAT+, but that contain information about mechanisms and might set the stage for future studies.** Although these

studies described the existence of mechanisms by which alien taxa may cause positive impacts on native taxa, such literature is considered as nonrelevant, as it did not measure, or provide information on, biodiversity attributes used in EICAT+ (e.g., performance of individuals or population size). Rationales behind the formulation of the mechanisms and submechanisms can be found in the main text and in Supporting information G, H, and J. **Supporting information F in S1 File. How to attribute a confidence score in EICAT+. Supporting information G in S1 File. Additional information around the rationale behind the formulation of the EICAT+ mechanisms and submechanisms. Supporting information H in S1 File. Additional information about how alien species can cause positive impacts on native biodiversity through overcompensation. Supporting information J in S1 File. Additional information about how alien species can cause positive impacts on native biodiversity through hybridization. Supporting information K in S1 File. References used in the Supporting information.**

(DOCX)

Acknowledgments

We thank Mario Coiro, Leon Strotz, and Helen E. Roy for feedback that improved the framework.

References

1. Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*. 1997; 277:494–499. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494>
2. Ricciardi A. Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conserv Biol*. 2007; 21:329–336. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00615.x> PMID: 17391183
3. Ricciardi A, Hoopes MF, Marchetti MP, Lockwood JL. Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecol Monogr*. 2013; 83:263–282. <https://doi.org/10.1890/13-0183.1>
4. Jeschke JM, Bacher S, Blackburn TM, Dick JTA, Essl F, Evans T, et al. Defining the impact of non-native species. *Conserv Biol*. 2014; 28:1188–1194. <https://doi.org/10.1111/cobi.12299> PMID: 24779412
5. Katsanevakis S, Wallentinus I, Zenetos A, Leppäkoski E, Çınar ME, Öztürk B, et al. Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: A pan-European review. *Aquat Invasions*. 2014; 9:391–423. <https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.4.01>
6. Kumschick S, Gaertner M, Vilà M, Essl F, Jeschke JM, Pyšek P, et al. Ecological impacts of alien species: Quantification, scope, caveats, and recommendations. *Bioscience*. 2015; 65:55–63. <https://doi.org/10.1093/biosci/biu193>
7. Pyšek P, Richardson DM, Pergl J, Jarošík V, Sixtová Z, Weber E. Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends Ecol Evol*. 2008; 23:237–244. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.002> PMID: 18367291
8. Vimercati G, Kumschick S, Probert A, Volery L, Bacher S. The importance of assessing positive and beneficial impacts of alien species. *NeoBiota*. 2020; 65:525–545. <https://doi.org/10.3897/neobiota.62.52793>
9. Kumschick S, Bacher S, Dawson W, Heikkilä J, Sendek A, Pluess T, et al. A conceptual framework for prioritization of invasive alien species for management according to their impact. *NeoBiota*. 2012; 15:69–100. <https://doi.org/10.3897/neobiota.15.3323>
10. Blackburn TM, Essl F, Evans T, Hulme PE, Jeschke JM, Kühn I, et al. A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude of their Environmental Impacts. *PLoS Biol*. 2014; 12:e1001850. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001850> PMID: 24802715
11. Pauchard A, Meyerson LA, Bacher S, Blackburn TM, Brundu G, Cadotte MW, et al. Biodiversity assessments: Origin matters. *PLoS Biol*. 2018; 16:8–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2006686> PMID: 30422976
12. Hoegh-Guldberg O, Hughes L, McIntyre S, Lindenmayer DB, Parmesan C, Possingham HP, et al. Ecology: Assisted colonization and rapid climate change. *Science*. 2008; 321:345–346. <https://doi.org/10.1126/science.1157897> PMID: 18635780

13. Hobbs RJ, Higgs E, Harris JA. Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends Ecol Evol.* 2009; 24:599–605. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.05.012> PMID: [19683830](#)
14. Schlaepfer MA. Do non-native species contribute to biodiversity? *PLoS Biol.* 2018; 16 (4):e2005568. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2005568> PMID: [29664943](#)
15. Wallach AD, Bekoff M, Batavia C, Nelson MP, Ramp D. Summoning compassion to address the challenges of conservation. *Conserv Biol.* 2018; 32:1255–1265. <https://doi.org/10.1111/cobi.13126> PMID: [29700860](#)
16. Latombe G, Lenzner B, Schertler A, Dullinger S, Glaser M, Jarić I, et al. What is valued in conservation? A framework to compare ethical perspectives. *NeoBiota.* 2022; 72:45–80. <https://doi.org/10.3897/neobiota.72.79070>
17. Salafsky N, Margoluis R, Redford KH, Robinson JG. Improving the practice of conservation: A conceptual framework and research agenda for conservation science. *Conserv Biol.* 2002; 16:1469–1479. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01232.x>
18. Souto T, Deichmann JL, Núñez C, Alonso A. Classifying conservation targets based on the origin of motivation: Implications over the success of community-based conservation projects. *Biodivers Conserv.* 2014; 23:1331–1337. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0659-9>
19. Pearson RG. Reasons to Conserve Nature. *Trends Ecol Evol.* 2016; 31:366–371. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.005> PMID: [26936225](#)
20. Goodenough A. Are the ecological impacts of alien species misrepresented? A review of the “native good, alien bad” philosophy. *Community Ecol.* 2010; 11:13–21. <https://doi.org/10.1556/ComEc.11.2010.1.3>
21. Boltovskoy D, Sylvester F, Paolucci EM. Invasive species denialism: Sorting out facts, beliefs, and definitions. *Ecol Evol.* 2018; 8:11190–11198. <https://doi.org/10.1002/ece3.4588> PMID: [30519436](#)
22. Guerin GR, Martín-Forés I, Sparrow B, Lowe AJ. The biodiversity impacts of non-native species should not be extrapolated from biased single-species studies. *Biodivers Conserv.* 2018; 27:785–790. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1439-0>
23. Hawkins CL, Bacher S, Essl F, Hulme PE, Jeschke JM, Kühn I, et al. Framework and guidelines for implementing the proposed IUCN Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT). *Divers Distrib.* 2015; 21:1360–1363. <https://doi.org/10.1111/ddi.12379>
24. IUCN. IUCN EICAT Categories and Criteria. The Environmental Impact Classification for Alien Taxa. IUCN EICAT Categories and Criteria: first edition. 2020. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2020.05.en>
25. IUCN. Guidelines for using the IUCN Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT). Categories and Criteria. 2020;1.
26. Volery L, Jatavallabhula D, Scillitani L, Bertolino S, Bacher S. Ranking alien species based on their risks of causing environmental impacts: A global assessment of alien ungulates. *Glob Chang Biol.* 2021; 27:1003–1016. <https://doi.org/10.1111/gcb.15467> PMID: [33289257](#)
27. Simberloff D, Souza L, Núñez MA, Barrios-Garcia MN, Bunn W. The natives are restless, but not often and mostly when disturbed. *Ecology.* 2012; 93:598–607. <https://doi.org/10.1890/11-1232.1> PMID: [22624214](#)
28. Richardson DM, Ricciardi A. Misleading criticisms of invasion science: A field guide. *Divers Distrib.* 2013; 19:1461–1467. <https://doi.org/10.1111/ddi.12150>
29. Kumschick S, Vimercati G, De Villiers FA, Mokhatla MM, Davies SJ, Thorp CJ, et al. Impact assessment with different scoring tools: How well do alien amphibian assessments match? *NeoBiota.* 2017:3353–3366. <https://doi.org/10.3897/neobiota.33.10376>
30. Evans T, Kumschick S, Şekercioğlu ÇH, Blackburn TM. Identifying the factors that determine the severity and type of alien bird impacts. *Divers Distrib.* 2018; 24:800–810. <https://doi.org/10.1111/ddi.12721>
31. Kumschick S, Wilson JRU, Foxcroft LC. A framework to support alien species regulation: the Risk Analysis for Alien Taxa (RAAT). *NeoBiota.* 2020; 62:213–239. <https://doi.org/10.3897/neobiota.62.51031>
32. Kumschick S, Bacher S, Bertolino S, Blackburn TM, Evans T, Roy HE, et al. Appropriate uses of EICAT protocol, data and classifications. *NeoBiota.* 2020; 62:193–212. <https://doi.org/10.3897/neobiota.62.51574>
33. Rockwell-Postel M, Laginhas BB, Bradley BA. Supporting proactive management in the context of climate change: prioritizing range-shifting invasive plants based on impact. *Biol Invasions.* 2020; 22:2371–2383. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02261-1>
34. Van der Colff D, Kumschick S, Foden W, Wilson JRU. Comparing the IUCN's EICAT and Red List to improve assessments of the impact of biological invasions. *NeoBiota.* 2020; 62:509–523. <https://doi.org/10.3897/neobiota.62.52623>

35. Rodriguez LF. Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biol Invasions*. 2006; 8:927–939. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-5103-3>
36. Schlaepfer MA, Sax DF, Olden JD. The potential conservation value of non-native species. *Conserv Biol*. 2011; 25:428–437. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01646.x> PMID: 21342267
37. Thomsen MS, Wernberg T, Altieri A, Tuya F, Gulbrandsen D, McGlathery KJ, et al. Habitat cascades: The conceptual context and global relevance of facilitation cascades via habitat formation and modification. *Integr Comp Biol*. 2010; 50:158–175. <https://doi.org/10.1093/icb/icq042> PMID: 21558196
38. Shackleton RT, Vimercati G, Probert AF, Bacher S, Kull CA, Novoa A. Consensus and controversy in the discipline of invasion science. *Conserv Biol*. 2022; In press. <https://doi.org/10.1111/cobi.13931> PMID: 35561048
39. Bruno JFJ, Fridley JD, Bromberg KD, Bertness MD. Insights into biotic interactions from studies of species invasions. *Species invasions: insights into ecology, evolution, and biogeography*. 2005. p. 13–40. Available from: <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Insights+into+biotic+interactions+from+studies+of+species+invasions#0>.
40. Hui C, Richardson DM. *Invading Ecological Networks*. Cambridge, UK: Cambridge University Press; 2022. <https://doi.org/10.1017/9781108778374>
41. Zhang Q, Yang R, Tang J, Yang H, Hu S, Chen X. Positive feedback between mycorrhizal fungi and plants influences plant invasion success and resistance to invasion. *PLoS ONE*. 2010;5. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012380> PMID: 20808770
42. Vilà M, Bartomeus I, Dietzsch AC, Petanidou T, Steffan-Dewenter I, Stout JC, et al. Invasive plant integration into native plant-pollinator networks across Europe. *Proc R Soc B Biol Sci*. 2009; 276:3887–3893. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1076> PMID: 19692403
43. Parker JD, Hay ME. Biotic resistance to plant invasions? Native herbivores prefer non-native plants. *Ecol Lett*. 2005; 8:959–967. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00799.x> PMID: 34517680
44. Pintor LM, Byers JE. Do native predators benefit from non-native prey? *Ecol Lett*. 2015; 18:1174–1180. <https://doi.org/10.1111/ele.12496> PMID: 26303824
45. Symondson WOC, Sunderland KD, Greenstone MH. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annu Rev Entomol*. 2002; 47:561–594. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145240> PMID: 11729085
46. van Lenteren JC. The state of commercial augmentative biological control: Plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl*. 2012; 57:1–20. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9395-1>
47. Pearson DE, Clark TJ, Hahn PG. Evaluating unintended consequences of intentional species introductions and eradications for improved conservation management. *Conserv Biol*. 2022; 36:1–10. <https://doi.org/10.1111/cobi.13734> PMID: 33734489
48. Zavaleta E. It's often better to eradicate, but can we eradicate better? In: Veitch CR, Clout M, editors. *Turning the tide: the eradication of invasive species*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN SSC Invasive Species Specialist Group; 2002. p. 393–403.
49. Travers T, Lea MA, Alderman R, Terauds A, Shaw J. Bottom-up effect of eradications: The unintended consequences for top-order predators when eradicating invasive prey. *J Appl Ecol*. 2021; 58:801–811. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13828>
50. Chiba S. Invasive non-native species' Provision of refugia for endangered native species. *Conserv Biol*. 2010; 24:1141–1147. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01457.x> PMID: 20184648
51. Lugo AE. The outcome of alien tree invasions in Puerto Rico. *Front Ecol Environ*. 2004; 2:265–273. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0265:TOOATI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0265:TOOATI]2.0.CO;2)
52. Castro-Díez P, Vaz AS, Silva JS, van Loo M, Alonso Á, Aponte C, et al. Global effects of non-native tree species on multiple ecosystem services. *Biol Rev*. 2019; 94:1477–1501. <https://doi.org/10.1111/brev.12511> PMID: 30974048
53. D'Antonio C, Meyerson LA. Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration: A synthesis. *Restor Ecol*. 2002; 10:703–713. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2002.01051.x>
54. Ewel JJ, Putz FE. A place for alien species in ecosystem restoration. *Front Ecol Environ*. 2004; 2:354–360.
55. Van Driesche RG, Carruthers RI, Center T, Hoddle MS, Hough-Goldstein J, Morin L, et al. Classical biological control for the protection of natural ecosystems. *Biol Control*. 2010; 54:S2–S33. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.03.003>
56. Rilov G, Frascchetti S, Gissi E, Pipitone C, Badalamenti F, Tamburello L, et al. A fast-moving target: achieving marine conservation goals under shifting climate and policies. *Ecol Appl*. 2020; 30:1–14. <https://doi.org/10.1002/eap.2009> PMID: 31549453

57. Albano PG, Steger J, Bošnjak M, Dunne B, Guifarro Z, Turapova E, et al. Native biodiversity collapse in the eastern Mediterranean. *Proc R Soc Lond*. 2021; 288:20202469. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2469> PMID: 33402072
58. IUCN. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second. International Union for the Conservation of Nature SSC, editor. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN: IUCN; 2012. <https://portals.iucn.org/library/node/10315>.
59. IUCN. Glossary of definitions. IUCN Definitions ENGLISH [Internet]. 2021 [cited 2021 Aug 17]. https://www.iucn.org/sites/dev/files/iucn-glossary-of-definitions_en_2021.05.pdf
60. Pyšek P, Jarošík V, Hulme PE, Pergl J, Hejda M, Schaffner U, et al. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: The interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Glob Chang Biol*. 2012; 18:1725–1737. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x>
61. Volery L, Blackburn TM, Bertolino S, Evans T, Genovesi P, Kumschick S, et al. Improving the Environmental Impact Classification for Alien Taxa (EICAT): a summary of revisions to the framework and guidelines. *NeoBiota*. 2020; 62:547–567. <https://doi.org/10.3897/neobiota.62.52723>
62. Graves SD, Shapiro AM. Exotics as host plants of the California butterfly fauna. *Biol Conserv*. 2003; 110:413–433. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00233-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00233-1)
63. Drossart M, Michez D, Vanderplanck M. Invasive plants as potential food resource for native pollinators: A case study with two invasive species and a generalist bumble bee. *Sci Rep*. 2017; 7:1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-16054-5> PMID: 29176720
64. Liversage K, Nurkse K, Kotta J, Järv L. Environmental heterogeneity associated with European perch (*Perca fluviatilis*) predation on invasive round goby (*Neogobius melanostomus*). *Mar Environ Res*. 2017; 132:132–139. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.10.017> PMID: 29132920
65. Behrens JW, van Deurs M, Puntilla-Dodd R, Florin A-B. Round goby—a threat or a new resource? 2019. <https://doi.org/10.6027/no2019-037>
66. Schittko C, Wurst S. Above- and belowground effects of plant-soil feedback from exotic *Solidago canadensis* on native *Tanacetum vulgare*. *Biol Invasions*. 2014; 16:1465–1479. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0584-y>
67. Dudek K, Michlewicz M, Dudek M, Tryjanowski P. Invasive Canadian goldenrod (*Solidago canadensis* L.) as a preferred foraging habitat for spiders. *Arthropod Plant Interact*. 2016; 10:377–381. <https://doi.org/10.1007/s11829-016-9455-7>
68. Kindinger TL. Invasive predator tips the balance of symmetrical competition between native coral-reef fishes. *Ecology*. 2018; 99:792–800. <https://doi.org/10.1002/ecy.2173> PMID: 29490107
69. da Silva EM, King VM, Russell-Mercier JL, Sargent RD. Evidence for pollen limitation of a native plant in invaded communities. *Oecologia*. 2013; 172:469–476. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2513-7> PMID: 23129400
70. Gleditsch JM, Carlo TA. Fruit quantity of invasive shrubs predicts the abundance of common native avian frugivores in central Pennsylvania. *Divers Distrib*. 2011; 17:244–253. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00733.x>
71. Werner S, Rothhaupt KO. Effects of the invasive bivalve *Corbicula fluminea* on settling juveniles and other benthic taxa. *J North Am Benthol Soc*. 2007; 26:673–680. <https://doi.org/10.1899/07-017R.1>
72. Bulleri F, Airoldi L, Branca GM, Abbiati M. Positive effects of the introduced green alga, *Codium fragile* ssp. *tomentosoides*, on recruitment and survival of mussels. *Mar Biol*. 2006; 148:1213–1220. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0181-4>
73. Bassett IE. Impacts on invertebrate fungivores: A predictable consequence of ground-cover weed invasion? *Biodivers Conserv*. 2014; 23:791–810. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0634-5>
74. Essl F, Dullinger S, Genovesi P, Hulme PE, Jeschke JM, Katsanevakis S, et al. A Conceptual Framework for Range-Expanding Species that Track Human-Induced Environmental Change. *Bioscience*. 2019; 69:908–919. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz101>
75. Jones ZF, Bock CE. The Botteri's Sparrow and exotic Arizona grasslands: An ecological trap or habitat regained? *Condor*. 2005; 107:731–741. <https://doi.org/10.1650/7741.1>
76. LaJeunesse TC, Smith RT, Finney J, Oxenford H. Outbreak and persistence of opportunistic symbiotic dinoflagellates during the 2005 Caribbean mass coral “bleaching” event. *Proc R Soc B Biol Sci*. 2009; 276:4139–4148. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1405> PMID: 19740874
77. Pettay D, Wham D, Smith RT, Iglesias-Prieto R, LaJeunesse TC. Microbial invasion of the Caribbean by an Indo-Pacific coral zooxanthella. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2015; 112:7513–7518. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502283112> PMID: 26034268
78. Brown JH, Kodric-Brown A. Turnover Rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction. *Ecology*. 1977; 58: 445–449. Available from: <http://www.jstor.org/stable/1935620>.

79. Cronk QCB. Extinction and survival in the endemic vascular flora of ascension island. *Biol Conserv.* 1980; 17:207–219. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(80\)90056-7](https://doi.org/10.1016/0006-3207(80)90056-7)
80. Fowler SV. Biological control of an exotic scale, *Orthezia insignis* Browne (Homoptera: Ortheziidae), saves the endemic gumwood tree, *Commidendrum robustum* (Roxb.) DC. (Asteraceae) on the island of St. Helena *Biol Control.* 2004; 29:367–374. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2003.06.002>
81. Pimm SL, Dollar L, Bass OL. The genetic rescue of the Florida panther. *Anim Conserv.* 2006; 9:115–122. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2005.00010.x>
82. Garnett ST, Olsen P, Butchart SHM, Hoffmann AA. Did hybridization save the Norfolk Island boobook owl *Ninox novaeseelandiae undulata*? *Oryx.* 2011; 45:500–504. <https://doi.org/10.1017/S0030605311000871>
83. Probert AF, Volery L, Kumschick S, Vimercati G, Bacher S. Understanding uncertainty in the Impact Classification for Alien Taxa (ICAT) assessments. *NeoBiota.* 2020; 62:387–405. <https://doi.org/10.3897/neobiota.62.52010>
84. Stachowicz JJ. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *Bioscience.* 2001; 51:235–246. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0235:MFATSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0235:MFATSO]2.0.CO;2)
85. Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol Evol.* 2003; 18:119–125. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)00045-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)00045-9)
86. Kesner D, Kumschick S. Gastropods alien to South Africa cause severe environmental harm in their global alien ranges across habitats. *Ecol Evol.* 2018; 17:8273–8285. <https://doi.org/10.1002/ece3.4385> PMID: 30250702
87. Ruesink JL, Parker IM, Groom MJ, Kareiva PM. Reducing the risks of nonindigenous species introductions. Guilty until proven innocent. *Bioscience.* 1995; 45:465–477. <https://doi.org/10.2307/1312790>
88. Milanović M, Knapp S, Pyšek P, Kühn I. Linking traits of invasive plants with ecosystem services and disservices. *Ecosyst Serv.* 2020; 42:101072. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2020.101072>
89. Thomsen MS, Byers JE, Schiel DR, Bruno JF, Olden JD, Wernberg T, et al. Impacts of marine invaders on biodiversity depend on trophic position and functional similarity. *Mar Ecol Prog Ser.* 2014; 495:39–47. <https://doi.org/10.3354/meps10566>
90. Gallardo B, Clavero M, Sánchez MI, Vilà M. Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Glob Chang Biol.* 2016; 22:151–163. <https://doi.org/10.1111/gcb.13004> PMID: 26212892
91. Shine R. The ecological impact of invasive cane toads (*Bufo marinus*) in Australia. *Q Rev Biol.* 2010; 85: 253–291. Available from: <http://www.jstor.org/stable/10.1086/655116>. <https://doi.org/10.1086/655116> PMID: 20919631
92. Bergstrom DM, Lucieer A, Kiefer K, Wasley J, Belbin L, Pedersen TK, et al. Indirect effects of invasive species removal devastate World Heritage Island. *J Appl Ecol.* 2009; 46:73–81. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01601.x>
93. Zavaleta ES, Hobbs RJ, Mooney HA. Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends Ecol Evol.* 2001; 16:454–459. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02194-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02194-2)
94. Norton DA. Species invasions and the limits to restoration: learning from the New Zealand experience. *Science.* 2009; 325:569–571. <https://doi.org/10.1126/science.1172978> PMID: 19644109
95. Rees JD, Rees GL, Kingsford RT, Letnic M. Indirect commensalism between an introduced apex predator and a native avian predator. *Biodivers Conserv.* 2019; 28:2687–2700. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01787-8>
96. Gomes M, Cazetta E, Bovendorp R, Faria D. Jackfruit trees as seed attractors and nurses of early recruitment of native plant species in a secondary forest in Brazil. *Plant Ecol.* 2021; 222:1143–1155. <https://doi.org/10.1007/s11258-021-01167-9>
97. Caut S, Angulo E, Courchamp F. Avoiding surprise effects on Surprise Island: Alien species control in a multitrophic level perspective. *Biol Invasions.* 2009; 11:1689–1703. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9397-9>
98. Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA, et al. The Population Biology of Invasive Species. *Annu Rev Ecol Syst.* 2001; 32: 305–332. Available from: <http://www.jstor.org/stable/2678643>.
99. Wiens JJ. Climate-Related Local Extinctions Are Already Widespread among Plant and Animal Species. *PLoS Biol.* 2016; 14:1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2001104> PMID: 27930674
100. Brondizio ES, Settele J, Díaz S, Ngo HT. Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Bonn; 2019.
101. Griffiths CJ, Hansen DM, Jones CG, Zuñel N, Harris S. Resurrecting extinct interactions with extant substitutes. *Curr Biol.* 2011; 21:762–765. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.03.042> PMID: 21514155

102. Verbrugge LNH, de Hoop L, Aukema R, Beringen R, Creemers RCM, van Duinen GA, et al. Lessons learned from rapid environmental risk assessments for prioritization of alien species using expert panels. *J Environ Manage*. 2019; 249:109405. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109405> PMID: [31454639](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/31454639/)
103. Schwarzländer M, Hinz HL, Winston RL, Day MD. Biological control of weeds: an analysis of introductions, rates of establishment and estimates of success, worldwide. *BioControl*. 2018; 63:319–331. <https://doi.org/10.1007/s10526-018-9890-8>
104. Motitsoe SN, Coetzee JA, Hill JM, Hill MP. Biological control of *Salvinia molesta* (D.S. Mitchell) drives aquatic ecosystem recovery. *Diversity*. 2020;12. <https://doi.org/10.3390/D12050204>
105. Bale J. Harmonization of regulations for invertebrate biocontrol agents in Europe: Progress, problems and solutions. *J Appl Entomol*. 2011; 135:503–513. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2011.01611.x>
106. Falcón W, Hansen DM. Island rewilding with giant tortoises in an era of climate change. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*. 2018; 373. <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0442> PMID: [30348869](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/30348869/)
107. Vilà M, Basnou C, Pyšek P, Josefsson M, Genovesi P, Gollasch S, et al. How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Front Ecol Environ*. 2010; 8:135–144. <https://doi.org/10.1890/080083>
108. Tulp I, Craeymeersch J, Leopold M, van Damme C, Fey F, Verdaat H. The role of the invasive bivalve *Ensis directus* as food source for fish and birds in the Dutch coastal zone. *Estuar Coast Shelf Sci*. 2010; 90:116–128. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.07.008>
109. Rodríguez J, Cordero-Rivera A, González L. Impacts of the invasive plant *Carpobrotus edulis* on herbivore communities on the Iberian Peninsula. *Biol Invasions*. 2021; 23:1425–1441. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02449-5>
110. Vinson MR, Baker MA. Poor Growth of Rainbow Trout Fed New Zealand Mud Snails *Potamopyrgus antipodarum*. *North Am J Fish Manag*. 2008; 28:701–709. <https://doi.org/10.1577/m06-039.1>
111. Robertson BA, Richard LH. A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. *Ecology*. 2006; 87:1075–1085. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1075:affuet\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1075:affuet]2.0.co;2) PMID: [16761584](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16761584/)
112. Schlaepfer MA, Runge MC, Sherman PW. Ecological and evolutionary traps. *Trends Ecol Evol*. 2002; 17:474–480. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02580-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02580-6)
113. Shackleton RT, Richardson DM, Shackleton CM, Bennett B, Crowley SL, Dehnen-Schmutz K, et al. Explaining people's perceptions of invasive alien species: A conceptual framework. *J Environ Manage*. 2019; 229:10–26. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.04.045> PMID: [30077400](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/30077400/)
114. Estévez RA, Anderson CB, Pizarro JC, Burgman MA. Clarifying values, risk perceptions, and attitudes to resolve or avoid social conflicts in invasive species management. *Conserv Biol*. 2015; 29:19–30. <https://doi.org/10.1111/cobi.12359> PMID: [25155068](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25155068/)
115. Crowley SL, Hinchliffe S, McDonald RA. Invasive species management will benefit from social impact assessment. *J Appl Ecol*. 2017; 54:351–357. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12817>
116. García-díaz P, Montti L, Ana Powell P, Phimister E, Cristóbal Pizarro J, Fasola L, et al. Identifying Priorities, Targets, and Actions for the Long-term Social and Ecological Management of Invasive Non-Native Species. *Environ Manage*. 2022; 69:140–153. <https://doi.org/10.1007/s00267-021-01541-3> PMID: [34586487](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/34586487/)
117. Vimercati G, Probert AF, Volery L, Bernardo-Madrid R, Bertolino S, Céspedes V, et al. The EICAT+ framework enables classification of positive impacts of alien taxa on native biodiversity. *PLoS Biol*. 2022.

Annexe A2 : Présentation du travail de terrain et des données obtenues

Annexe A2.1 : Chemins d'accès aux placettes.



Annexe A2.2 : Protocole relevés de végétation par points-contact.

Matériel

- ✓ 2 quadras de 50*50cm
- ✓ 2 tiges métalliques
- ✓ fiches des espèces connues sur la réserve
- ✓ flores
- ✓ sacs congélation (échantillons) et étiquettes (date*placette*quadra*sp)

Protocole

Dans les quatre quadrats végétation (proches de la placette, mais à au minimum 1,5m du transect le plus proche) :

- Placer le quadra à 50*50cm de la fin du transect (Figure 3)
- Placer la tige métallique au milieu de chaque sous-quadra de 25*25cm et relever le nombre de touches par espèce(fiches préremplies d'après le relevé de Braun-Blanquet). Les espèces non identifiées sont indiquées comme sp1, sp2...
- Prélever pour chaque espèce non identifiée un ou plusieurs spécimens à conserver dans un sac congélation avec étiquette (date*placette*quadra*sp).
- Répéter le protocole 4 fois afin de couvrir le m² voulu.

[illegible]

Annexe A2.4 : Protocole Westphal.

Matériel

- ✓ 60 coupelles en plastic
- ✓ 60 tuteurs en bambou
- ✓ masse
- ✓ 60 colliers de suspension perforés
- ✓ 60 écrous
- ✓ peinture fluo (jaune et bleu)
- ✓ lessive
- ✓ 4 bidons d'eau (18 litres au total)
- ✓ 40 flacons de conservation grands
- ✓ 40 étiquettes (prairie*densité*couleur)
- ✓ 4l alcool à 70°

Protocole

Pendant la 3ème semaine de chaque session, lorsque la météo indique une absence de pluie et de vent pendant 2 jours :

- Placer 3 bambous équipés chacun d'un colier de suspension preforé au centre de chaque placette
- Installer une coupelle de chaque couleur (blanche, jaune et bleue) dans les coliers
- Remplir les coupelles d'eau (300ml) et ajouter un peu de lessive (pour réduire la tension de surface)
- Revenir après 24h puis après 48h pour prélever tous les individus, les individus des coupelles blanches et bleu peuvent être mélangés (individus qui patrouillaient à la recherche de fleurs autresque le solidage)

En aval :

- Identification des syrphes au genre (à l'espèce si possible)
- Identification des lépidoptères à l'espèce si possible
- Envoi des spécimens aux spécialistes pour identification à l'espèce

Annexe A2.5 : Fiche de terrain protocole Westphal.

Fiche protocole Westphal

Collecteur 1 :

Collecteur 2 :

n° prairie :

n° placette :

Remarques :

Date de pose :

Heure de pose :

Date de relevé 1 :

Heure de relevé 1 :

Date de relevé 2 :

Heure de relevé 2 :

Nombre d'individus	bleu	blanc	jaune
Hyménoptères			
dont apidae			
Diptères			
dont syrphes			
Colléoptères			
Autres			
Lépidoptères*			

*correspondance lépidoptères : 1 id = (« photo dorsale » / « photo ventrale »)

Annexe A2.6 : Protocole transectes de pollinisation

Matériel

Installation des transectes :

- ✓ 120 piquets amovibles
- ✓ 2 ficelles de 10m

Visitation des transectes :

- ✓ 3 filets
- ✓ 3 glacières de terrain
- ✓ 3 chronomètres
- ✓ 1 chaise
- ✓ 1 glacière
- ✓ 300 flacons individuels marqués (petits et très grands pour les lépidoptères)
- ✓ 60 sachets zip congélation (avec étiquettes des transects)
- ✓ 720 fiches terrain
- ✓ flores
- ✓ 12l alcool à 70°
- ✓ Anémomètre / thermomètre

Protocole

- Comptage du nombre d'unités florales de chaque espèce végétale (indiquer le type d'inflorescence relevé (F pour fleurs, O pour ombelle...))
- Un transect peut commencer si les conditions de vol sont propices :
 - le vent n'excède pas 3bf sur l'échelle de BEaufort (i.e, les feuilles et les plus petites branches bougent mais ne plient pas et les poussières ne volent pas)
 - la température de l'air à 1m du sol à l'ombre est supérieure à 17° C ou entre 15 et 17° C avec un ensoleillement total de la prairie
- Réaliser un aller-retour de 10 minutes sur le transect en relevant les interactions de pollinisation.
 - Les trois observateurs commencent simultanément.

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

- Le scribe note les conditions météo et l'heure de début de transect puis enclenche les chronomètres.
- Pour s'assurer que ce temps soit respecté, le scribe vérifie à la fin de l'aller que la cadence correspond et indique si il faut accélérer ou ralentir sur le retour.
- Les trois observateurs marchent lentement le long du transect en prenant garde à regarder toutes les inflorescences, y compris celles moins visibles ou sur les strates inférieures.
- Quand un insecte est observé sur une fleur en vue, i.e à moins de 1m de l'observateurs,
 - l'observateur annonce la fleur et le scribe stop le chronomètre correspondant
 - l'observateur attrape l'insecte au filet et le transfère dans un flacon (ou l'attrape directement avec le flacon)
 - l'observateur donne le numéro du flacon au scribe qui l'inscrit sur la ligne de la fleur (si l'observateur ne parvient pas à attraper l'insecte, il note la description la plus précise qu'il peut lui fournir)
 - l'observateur place le flacon dans la glacière portable
 - le scribe relance le chronomètre et l'observateur recommence à avancer sur le transect jusqu'au prochain insecte
- Si plusieurs insectes au même moment et qu'il n'est pas possible de les attraper en même temps, toujours prélever le plus proche et en cas de doute, celui dont aucun individu similaire n'a été prélevé sur le transect : priorité à l'identification des interactions plutôt qu'à leur quantification
- A la fin de l'aller-retour, le scribe note l'heure de fin du transect et les conditions météo durant le transect
- L'observateur prend les lépidoptères en photo (face dorsale et ventrale des ailes) et si possible les identifie sur place (bien noter le numéro de photo correspondant au flacon)
- Si des abeilles domestiques ont été capturées, on note leur identification et on les relâche
- L'observateur rassemble les insectes capturés sur le transect dans un sac congélation dans lequel on place une étiquette avec la référence du transect (PxTxTxVx)
- A la fin de la journée, placer les insectes au congélateur pour minimum deux heures
- Trie des insectes
 - Préparer les flacons d'alcool

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

- On place dans chaque flacon une étiquette avec l'identifiant du transect suivi du numéro de l'ordre dans lequel apparaît le flacon sur la feuille de terrain (Px DxTxVxIx). L'ordre suivi est aussi indiqué sur la feuille de terrain.
- Transférer les insectes correspondant dans les flacons à alcool, en étiquetant les flacons avec la gommette correspondant à l'ordre.
- Pendant ce temps, une autre personne entre dans le même ordre le groupe de l'insecte dans la base de données.
- Prendre en photo les feuilles de terrain régulièrement

En aval :

- trie des insectes par groupe
- identification des syrphes au genre (à l'espèce si possible)
- envoi des spécimens aux spécialistes pour identification à l'espèce

Annexe A2.7 : Fiche de terrain transectes de pollinisation.

[illegible]

Annexe A2.8 : Protocole sol et biomasse.

Matériel

- ✓ 2 quadras de 50*50cm
- ✓ 2 sécateurs ou tondeuses de terrain
- ✓ 2 plantoirs à bulbe
- ✓ 2 tamis à 2mm
- ✓ 2 bassines
- ✓ 2 balances avec précision au gramme
- ✓ 80 sacs poubelle (20 grands et 60 petits)
- ✓ 80 sachets de conservation de 125ml

Protocole

Sur chaque placette :

- mesurer la hauteur maximum de la végétation dans les 8 quadra et compter les tiges de *S.canadensis*
- récolter de la biomasse aérienne sur les 8 quadra dans les grands sacs poubelle
- prélever à la bêche une motte à l'aide du plantoir à bulbe au centre de 4 quadras dans les petits sacs poubelle

Au gîte :

- peser la biomasse aérienne totale
- couper, mélanger et prélever un échantillon de 500g de biomasse aérienne
- séparer de l'échantillon en parties vertes et parties jaunes, peser les échantillons obtenus et les garder dans des sachet de conservation
- tamiser le sol pour séparer le sol, les éléments grossiers et les racines
- peser le sol, les éléments grossiers et les racines
- mélanger le sol et prélever un échantillon de 100g
- couper, mixer, mélanger et prélever un échantillon de ~300g de biomasse souterraine
- faire sécher les échantillons (prévoir une table / pièce dédiée !)

Au labo :

- sécher les échantillon en étuve à 55° pendant 48h

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

- peser les échantillons secs
- broyer les échantillons
- passer les échantillons au CHN

Annexe A2.9 : Liste des espèces végétales identifiées dans les quadrats végétation et nombre de touches correspondant.

Espèce	Nombre total de contacts relevés
<i>Solidago canadensis</i>	1423
<i>Carex</i> grp tall	1116
<i>Juncus subnodulosus</i>	868
<i>Carex</i> grp flava	672
<i>Molinia caerulea</i>	615
<i>Festuca ovina</i>	583
<i>Mentha aquatica</i>	302
<i>Bromus hordeaceus</i>	259
<i>Valeriana dioica</i>	247
<i>Dactylis glomerata</i>	233
<i>Lathyrus pratensis</i>	230
<i>Phragmites australis</i>	216
<i>Carex acutiformis</i>	191
<i>Lysimachia vulgaris</i>	188
<i>Holcus lanatus</i>	172
<i>Filipendula ulmaria</i>	151
<i>Poa trivialis</i>	123
<i>Festuca rubra</i>	118
<i>Galium palustre</i>	109
<i>Poa pratensis</i>	107
<i>Agrostis canina</i>	96
<i>Vicia cracca</i>	94
<i>Galium mollugo</i>	92

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

<i>Galium uliginosum</i>	87
<i>Potentilla erecta</i>	87
<i>Aegopodium podagraria</i>	79
<i>Schedonorus arundinaceus</i>	76
<i>Agrostis capillaris</i>	71
<i>Brachypodium pinnatum</i>	68
<i>Juncus bufonius</i>	66
<i>Schedonorus pratensis</i>	64
<i>Bromopsis erecta</i>	59
<i>Potentilla reptans</i>	59
<i>Carex panicea</i>	57
<i>Allium carinatum</i>	56
<i>Carex</i> grp small	56
<i>Lythrum salicaria</i>	55
<i>Daucus carota</i>	42
<i>Taraxacum officinale</i>	40
<i>Convolvulus sepium</i>	39
<i>Ajuga reptans</i>	36
<i>Allium oleraceum</i>	36
<i>Poa compressa</i>	36
<i>Carex flava</i>	34
<i>Trifolium pratense</i>	31
<i>Ranunculus acris</i>	29
<i>Galium aparine</i>	28
<i>Caltha palustris</i>	26
<i>Cirsium palustre</i>	26
<i>Galium</i> sp	26

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

<i>Pimpinella major</i>	24
<i>Prunella vulgaris</i>	24
<i>Carex lepidocarpa</i>	23
<i>Cerastium fontanum</i>	23
<i>Erigeron annuus</i>	23
<i>Selinum carvifolia</i>	21
<i>Carex paniculata</i>	19
<i>Colchicum autumnale</i>	18
<i>Trisetum flavescens</i>	16
<i>Lotus maritimus</i>	15
<i>Menyanthes trifoliata</i>	15
<i>Hypericum maculatum</i>	14
<i>Leucanthemum vulgare</i>	13
<i>Epipactis palustris</i>	12
<i>Orchid sp</i>	12
<i>Equisetum palustre</i>	11
<i>Mentha longifolia</i>	11
<i>Viola sp</i>	10
<i>Symphytum officinale</i>	10
<i>Anisantha sterilis</i>	9
<i>Calamagrostis epigejos</i>	9
<i>Juncus acutiflorus</i>	9
<i>Juncus inflexus</i>	9
<i>Veronica chamaedrys</i>	9
<i>Galium verum</i>	8
<i>Stachys palustris</i>	8
<i>Trifolium repens</i>	8

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

<i>Vicia sativa</i>	8
<i>Calamagrostis</i> sp	7
<i>Taraxacum</i> sp	7
<i>Carex davalliana</i>	7
<i>Plantago lanceolata</i>	7
<i>Poa annua</i>	7
<i>Carex flacca</i>	6
<i>Oenanthe lachenalii</i>	6
<i>Poa</i> sp	5
<i>Euphorbia</i> sp	4
<i>Achillea millefolium</i>	4
<i>Euphorbia platyphyllos</i>	4
<i>Iris pseudacorus</i>	4
<i>Medicago lupulina</i>	4
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	3
<i>Hypericum tetrapterum</i>	3
<i>Lotus corniculatus</i>	3
<i>Bromus</i> sp	2
<i>Calystegia</i> sp	2
<i>Myosotis</i> sp	2
<i>Betonica officinalis</i>	2
<i>Carex hirta</i>	2
<i>Lapsana communis</i>	2
<i>Thalictrum aquilegiifolium</i>	2
<i>Tragopogon pratensis</i>	2
<i>Cerastium</i> sp	1
<i>Carduus</i> sp	1

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

<i>Hieracium</i> sp	1
<i>Agrostis stolonifera</i>	1
<i>Cirsium rivulare</i>	1
<i>Fragaria vesca</i>	1
<i>Neottia ovata</i>	1
<i>Ophrys apifera</i>	1
<i>Phleum pratense</i>	1
<i>Prunella grandiflora</i>	1
<i>Vicia</i> sp	1

Annexe A2.10 : Liste des espèces florales identifiées sur les transectes et surface de fleurs correspondant.

Espèce	Couleur	Symetrie	Famille	Surface totale (équivalent inflorescence de <i>S. canadensis</i>)
<i>Achillea millefolium</i>	blanc	yes	Asteraceae	684,60
<i>Aegopodium podagraria</i>	blanc	yes	Apiaceae	172,00
<i>Agrimonia eupatoria</i>	jaune	yes	Rosaceae	0,40
<i>Ajuga reptans</i>	violet	no	Lamiaceae	5,90
<i>Allium carinatum</i>	violet	yes	Amaryllidaceae	5,55
<i>Allium oleraceum</i>	violet	yes	Amaryllidaceae	0,05
<i>Apiaceae</i>	blanc	yes	Apiaceae	20,50
<i>Asteraceae</i>	jaune	yes	Asteraceae	1,98
<i>Berula erecta</i>	blanc	no	Betulaceae	0,75
<i>Caltha palustris</i>	jaune	yes	Ranunculaceae	3,45
<i>Campanula trachelium</i>	violet	yes	Campanulaceae	0,30
<i>Cerastium fontanum</i>	blanc	yes	Caryophyllaceae	2,40
<i>Cirsium oleraceum</i>	blanc	yes	Asteraceae	0,15
<i>Cirsium palustre</i>	violet	yes	Asteraceae	31,74
<i>Convolvulus sepium</i>	blanc	yes	Convolvulaceae	39,00
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	violet	no	Orchidaceae	0,08
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	violet	no	Orchidaceae	33,90
<i>Dactylorhiza maculata</i>	violet	no	Orchidaceae	0,60
<i>Dactylorhiza majalis</i>	violet	no	Orchidaceae	0,68
<i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	violet	no	Orchidaceae	0,15
<i>Daucus carota</i>	blanc	yes	Apiaceae	338,50
<i>Dianthus armeria</i>	violet	yes	Caryophyllaceae	0,02
<i>Epilobium hirsutum</i>	violet	no	Onagraceae	1,38
<i>Epilobium parviflorum</i>	violet	no	Onagraceae	0,75
<i>Epipactis palustris</i>	blanc	no	Orchidaceae	3,28
<i>Erigeron annuus</i>	jaune	yes	Asteraceae	327,89
<i>Eupatorium cannabinum</i>	violet	yes	Asteraceae	10,45
<i>Euphorbia platyphyllos</i>	verte	yes	Euphorbiaceae	248,50

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

<i>Filipendula ulmaria</i>	blanc	yes	Apiaceae	160,75
<i>Fragaria vesca</i>	blanc	yes	Rosaceae	0,01
<i>Galium album</i>	blanc	yes	Rubiaceae	1578,34
<i>Galium aparine</i>	blanc	yes	Ranunculaceae	4,39
<i>Galium mollugo</i>	blanc	yes	Ranunculaceae	107,26
<i>Galium palustre</i>	blanc	yes	Ranunculaceae	32,24
<i>Galium uliginosum</i>	blanc	yes	Ranunculaceae	17,10
<i>Galium verum</i>	jaune	yes	Ranunculaceae	269,50
<i>Gymnadenia conopsea</i>	violet	no	Orchidaceae	0,60
<i>Hypericum maculatum</i>	jaune	yes	Hypericaceae	58,30
<i>Hypericum tetrapterum</i>	jaune	yes	Hypericaceae	388,10
<i>Inula helvetica</i>	jaune	yes	Asteraceae	0,18
<i>Iris pseudacorus</i>	violet	no	Iridaceae	0,40
<i>Knautia arvensis</i>	violet	yes	Caprifoliaceae	2,75
<i>Lapsana communis</i>	jaune	yes	Asteraceae	0,75
<i>Lathyrus pratensis</i>	jaune	no	Fabaceae	101,20
<i>Leontodon hispidus</i>	jaune	yes	Asteraceae	0,53
<i>Leucanthemum vulgare</i>	jaune	yes	Asteraceae	83,10
<i>Linum catharticum</i>	blanc	yes	Linaceae	2,81
<i>Liparis loeselii</i>	jaune	no	Orchidaceae	0,04
<i>Lotus corniculatus</i>	jaune	no	Fabaceae	69,90
<i>Lotus maritimus</i>	jaune	no	Fabaceae	5,09
<i>Lychnis flos-jovis</i>	violet	yes	Caryophyllaceae	33,68
<i>Lysimachia vulgaris</i>	jaune	yes	Primulaceae	80,65
<i>Lythrum salicaria</i>	violet	no	Lythraceae	79,05
<i>Medicago lupulina</i>	jaune	no	Fabaceae	4,20
<i>Mentha aquatica</i>	violet	no	Lamiaceae	339,42
<i>Mentha aquatica</i>	violet	no	Lamiaceae	339,44
<i>Mentha longifolia</i>	violet	no	Lamiaceae	47,65
<i>Myosotis scorpioides</i>	violet	yes	Boraginaceae	14,56
<i>Neottia ovata</i>	blanc	no	Orchidaceae	0,10
<i>Oenanthe lachenalii</i>	blanc	yes	Apiaceae	945,00
<i>Ophrys apifera</i>	violet	no	Orchidaceae	0,05
<i>Orchis militaris</i>	violet	no	Orchidaceae	2,55

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

<i>Parnassia palustris</i>	blanc	yes	Celastraceae	5,15
<i>Plantago lanceolata</i>	verte	yes	Plantaginaceae	0,55
<i>Plantago media</i>	blanc	yes	Plantaginaceae	0,05
<i>Platanthera bifolia</i>	blanc	no	Orchidaceae	1,90
<i>Polygala amara</i>	violet	no	Polygalaceae	0,45
<i>Polygala comosa</i>	violet	no	Polygalaceae	15,25
<i>Potentilla erecta</i>	jaune	yes	Rosaceae	41,48
<i>Potentilla reptans</i>	jaune	yes	Rosaceae	6,42
<i>Prunella vulgaris</i>	violet	no	Lamiaceae	21,85
<i>Ranunculus acris</i>	jaune	yes	Ranunculaceae	38,18
<i>Ranunculus bulbosus</i>	jaune	yes	Ranunculaceae	0,17
<i>Rhinanthus alectorolophus</i>	jaune	no	Orobanchaceae	7,55
<i>Rhinanthus minor</i>	jaune	no	Orobanchaceae	0,25
<i>Rubus caesius</i>	blanc	no	Rosaceae	0,42
<i>Rumex acetosa</i>	verte	no	Polygonaceae	0,75
<i>Scutellaria galericulata</i>	violet	no	Lamiaceae	0,16
<i>Selinum carvifolia</i>	blanc	yes	Apiaceae	921,00
<i>Solidago canadensis</i>	jaune	yes	Asteraceae	5783,00
<i>Sonchus arvensis</i>	jaune	yes	Asteraceae	0,05
<i>Stachys palustris</i>	violet	yes	Lamiaceae	61,55
<i>Symphytum officinale</i>	violet	no	Boraginaceae	19,00
<i>Taraxacum</i>	jaune	yes	Asteraceae	0,10
<i>Thalictrum flavum</i>	blanc	yes	Ranunculaceae	4,20
<i>Tragopogon pratensis</i>	jaune	yes	Asteraceae	0,18
<i>Trifolium arvense</i>	violet	no	Fabaceae	0,38
<i>Trifolium pratense</i>	violet	no	Fabaceae	29,73
<i>Trifolium repens</i>	violet	no	Fabaceae	4,10
<i>Valeriana dioica</i>	blanc	yes	Caprifoliaceae	13,85
<i>Veronica chamaedrys</i>	violet	yes	Plantaginaceae	0,04
<i>Veronica serpyllifolia</i>	violet	yes	Plantaginaceae	0,03
<i>Vicia cracca</i>	violet	no	Fabaceae	37,15

Annexe A2.11 : Liste des espèces d'insectes identifiées sur les transectes et nombre d'interactions correspondant.

Ordre	Famille	Genre	Espèce ou morpho- espèce	Nombre d'observations
Araneae				72
Coleoptera	Buprestidae		34	1
			38	1
	Cantaridae		20	2
	Cantharidae		8	155
	Cerambycidae		2	11
			3	20
			10	1
			15	2
			16	2
			17	5
	Chrysomelidae		33	2
			34	4
			37	1
			40	3
			45	21
			47	4
	Cleridae		41	2
	Coccinellidae		25	7
			27	3
			28	2
			autre	2
	Curculionoidae			2
	Curculionidae		30	9
			48	3
			49	3
			50	19
			119	1
			120	1

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

Dasytidae	32	1
Elateridae	44	2
Latridiidae	42	18
	43	14
	46	1
Melyridae	39	10
	51	12
	52	3
	53	1
Mordelidae		326
Mordellidae	54	481
Nitidulidae	31	2
Oedemeridae	4	108
	6	130
	7	35
	9	7
	13	29
	14	1
	22	7
	23	1
Scarabaeidae	1	35
	29	1
autre	2	2
	4	9
	8	15
	15	3
	36	2
	55	4
	56	2
	57	1
	58	1
	59	1
	60	6

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

			61	1
			115	1
			116	1
			117	1
			121	1
			autre	328
Diptera	Agromizidae			1
	Agromyzidae	Ophiomyia	Ophiomyia galii (Hering, 1937)	1
		autre		1
	Anthomyiidae	Anthomyia	Anthomyia liturata (Robineau-Desvoidy, 1830)	1
		Botanophila	Botanophila striolata (Fallén, 1824)	1
		autre		1
	Bombyliidae	Bombylius		3
		Exoprosopa	Exoprosopa jacchus (Fabricius, 1805)	1
		autre		6
	Calliphoridae	autre		7
		Eggisops	Eggisops pecchiolii (Rondani, 1862)	3
		Lucilia	Lucilia richardsi (Collin, 1926)	3
			Lucilia sericata (Meigen, 1826)	1
			Lucilia silvarum (Meigen, 1826)	2
		Melinda	Melinda gentilis (Robineau-Desvoidy, 1830)	22
		Pollenia	Pollenia amentaria (Scopoli, 1763)	7
			Pollenia griseotomentosa (Jacentkovsky, 1944)	2
			Pollenia rudis (Fabricius,	38

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

		1794)	
		Pollenia vagabunda (Meigen, 1826)	2
Chironomidae	autre		1
Chloropidae	autre		2
	Dicraeus	Dicraeus fennicus (Duda, 1933)	1
	Oscinella	Oscinella frit (Linnaeus, 1758)	5
	Polyodaspis	Polyodaspis ruficornis (Macquart, 1835)	13
	Trachysiphonella	Trachysiphonella scutellata (von Roser, 1840)	2
Conopidae	autre		1
	Conops	Conops flavipes (Linnaeus, 1758)	4
	Thecophora	Thecophora atra (Fabricius, 1775)	1
		Thecophora distincta (Wiedemann in Meigen, 1824)	1
	Zodion	Zodion cinereum (Fabricius, 1794)	1
Lauxaniidae	Calliopum	Calliopum simillimum (Collin, 1933)	1
	autre		1
Milichiidae	Milichia	Milichia ludens (Wahlberg, 1847)	68
Muscidae	Haematobosca	Haematobosca stimulans (Meigen, 1824)	2
	Limnophora	Limnophora triangula (Fallén, 1825)	1
	Musca	Musca autumnalis (De Geer, 1776)	11
		Musca domestica (Linnaeus, 1758)	3
		Musca osiris Wiedemann,	1

1830			
	autre		1
	Neomyia	Neomyia cornicina (Fabricius, 1781)	4
		Neomyia viridescens (Robineau-Desvoidy, 1830)	1
	Phaonia	Phaonia steinii (Strobl, 1898)	1
	Thricops	Thricops nigrifrons (Robineau-Desvoidy, 1830)	1
Mycetophilidae	autre		2
Phoridae	autre		1
Rhagionidae	Chrysopilus	Chrysopilus cristatus (Fabricius, 1775)	1
Rhiniidae	Stomorhina	Stomorhina lunata (Fabricius, 1805)	74
Rhinophoridae	Melanophora	Melanophora roralis (Linnaeus, 1758)	1
	Paykullia	Paykullia maculata (Fallén, 1815)	1
	Phyto	Phyto discrepans Pandellé, 1896	9
	Rhinophora	Rhinophora lepida (Meigen, 1824)	37
Sarcophagidae	Blaesoxipha	Blaesoxipha laticornis (Meigen, 1826)	1
	Nyctia	Nyctia halterata (Panzer, 1798)	1
	Sarcophaga	Sarcophaga albiceps Meigen, 1826	1
		Sarcophaga anaces Walker, 1849	1
		Sarcophaga carnaria (Linnaeus, 1758)	4
		Sarcophaga depressifrons Zetterstedt, 1845	2

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

		Sarcophaga jeanleclercqi Lehrer, 1975	1
		Sarcophaga lehmanni Müller, 1922	3
		Sarcophaga pumila Meigen, 1826	3
		Sarcophaga rondaniana (Rohdendorf, 1937)	1
		Sarcophaga schineri Bezzi, 1891	3
		Sarcophaga sinuata Meigen, 1826	2
		Sarcophaga uliginosa Kramer, 1908	1
		Sarcophaga variegata (Scopoli, 1763)	13
	autre		23
Sciaridae	autre		3
Sciomyzidae	Limnia	Limnia unguicornis (Scopoli, 1763)	2
	Pherbellia	Pherbellia griseicollis (Becker, 1900)	1
Sepsidae	autre		1
	Sepsis	Sepsis flavimana Meigen, 1826	1
		Sepsis fulgens Meigen, 1826	3
Stathophagidae	autre		1
Stratiomyidae	Odontomyia	Odontomyia angulata (Panzer, 1798)	7
Syphidae	autre		6
Syrphidae	Cheilosia	Cheilosia albitarsis (Meigen, 1822)	1
		Cheilosia barbata Loew, 1857	1
		Cheilosia longula (Zetterstedt, 1838)	2
		Cheilosia pagana	5

	(Meigen, 1822)	
Chrysogaster	Chrysogaster solstitialis (Fallén, 1817)	10
Chrysotoxum	Chrysotoxum bicinctum (Linnaeus, 1758)	3
	Chrysotoxum elegans (Loew, 1841)	1
	Chrysotoxum festivum (Linnaeus, 1758)	7
	Chrysotoxum verralli Collin, 1940	2
Epistrophe	Epistrophe melanostoma (Zetterstedt, 1843)	1
	Epistrophe nitidicollis (Meigen, 1822)	1
Episyrphus	Episyrphus balteatus (De Geer, 1776)	5
Eristalinus	Eristalinus aeneus (Scopoli, 1763)	4
Eristalis	Eristalis abusiva Collin, 1931	5
	Eristalis arbustorum (Linnaeus, 1758)	17
	Eristalis nemorum (Linnaeus, 1758)	2
	Eristalis pertinax (Scopoli, 1763)	1
	Eristalis similis (Fallén, 1817)	5
	Eristalis tenax (Linnaeus, 1758)	103
Eumerus	Eumerus ornatus (Meigen, 1822)	1
Eupeodes	Eupeodes bucculatus (Rondani, 1857)	1
	Eupeodes latifasciatus (Macquart, 1829)	1
	Eupeodes luniger (Meigen, 1822)	1

Helophilus	Helophilus pendulus (Linnaeus, 1758)	2
	Helophilus trivittatus (Fabricius, 1805)	3
Melanostoma	Melanostoma mellinum (Linnaeus, 1758)	4
Merodon	Merodon constans (Rossi, 1794)	3
Microdon	Microdon devius (Linnaeus, 1760)	1
Myathropa	Myathropa florea (Linnaeus, 1758)	5
Neoascia	Neoascia meticulosa (Scopoli, 1763)	10
	Neoascia podagrica (Fabricius, 1775)	1
	Neoascia tenur (Harris, 1780)	117
Orthonevra	Orthonevra brevicornis (Loew, 1843)	1
	Orthonevra nobilis (Fallén, 1817)	1
Paragus	Paragus haemorrhous Meigen, 1822	1
	Paragus pecchiolii Rondani, 1857	1
	Paragus quadrifasciatus Meigen, 1822	1
Pipiza	Pipiza noctiluca (Linnaeus, 1758)	1
Pipizella	Pipizella viduata (Linnaeus, 1758)	1
Platycheirus	Platycheirus albimanus (Fabricius, 1781)	1
	Platycheirus clypeatus (Meigen, 1822)	1
Scaeva	Scaeva pyrastris (Linnaeus, 1758)	1
Sphaerophoria	Sphaerophoria interrupta	31

		(Fabricius, 1805)	
		Sphaerophoria scripta (Linnaeus, 1758)	228
		Sphaerophoria taeniata (Meigen, 1822)	36
	Syritta	Syritta pipiens (Linnaeus, 1758)	46
	autre		70
	Syrphus	Syrphus ribesii (Linnaeus, 1758)	1
	Temnostoma	Temnostoma bombylans (Fabricius, 1805)	1
	Tropidia	Tropidia scita (Harris, 1780)	60
	Volucella	Volucella bombylans (Linnaeus, 1758)	1
		Volucella inanis (Linnaeus, 1758)	12
		Volucella pellucens (Linnaeus, 1758)	4
		Volucella zonaria (Poda, 1761)	1
Tachinidae	Actia	Actia crassicornis (Meigen, 1824)	1
		Actia nigroscutellata (Stein, 1927)	1
	Admontia	Admontia seria (Meigen, 1824)	1
	Bithia	Bithia modesta (Meigen, 1824)	2
	Cylindromyia	Cylindromyia bicolor (Olivier, 1812)	5
		Cylindromyia brassicaria (Fabricius, 1775)	2
	Dionaea	Dionaea aurifrons (Meigen, 1824)	1
	Ectophasia	Ectophasia crassipennis (Fabricius, 1794)	10

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

	Eloceria	Eloceria delecta (Meigen, 1824)	2
	Gymnosoma	Gymnosoma clavatum (Rohdendorf, 1947)	2
		Gymnosoma costatum (Panzer, 1800)	2
		Gymnosoma dolycoridis Dupuis, 1961	24
		Gymnosoma rotundatum (Linnaeus, 1758)	2
	Linnaemya	Linnaemya comta (Fallén, 1810)	3
		Linnaemya rossica (Zimin, 1954)	3
	Nowickia	Nowickia ferox (Panzer, 1809)	1
	Peleteria	Peleteria iavana (Wiedemann, 1819)	27
	Phasia	Phasia barbifrons (Girschner, 1887)	1
		Phasia mesnili (Draber-Monko, 1965)	14
		Phasia obesa (Fabricius, 1798)	2
		Phasia pusilla Meigen, 1824	2
	Phryxe	Phryxe magnicornis (Zetterstedt, 1838)	11
	Solieria	Solieria fenestrata (Meigen, 1824)	1
		Solieria inanis (Fallén, 1810)	11
	Tachina	Tachina fera (Linnaeus, 1760)	66
	autre		52
Tephritidae	Dioxyna	Dioxyna bidentis (Robineau-Desvoidy, 1830)	1
	Terellia	Terellia colon (Meigen,	1

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

		1826)	
Tipulidae	Nephrotoma	Nephrotoma quadrifaria (Meigen, 1804)	1
Typulidae			1
Ulidiidae	Herina	Herina frondescentiae (Linnaeus, 1758)	1
		Herina oscillans (Meigen, 1826)	4
	Physiphora	Physiphora alceae (Preyssler, 1791)	4
autre		autre	1064
		GMB	1
		GMO	20
		GMR	15
		GMV	5
		pMO	64
		pMR	7
		SA	29
		SG	3
Hemiptera	Cicadellidae	65	4
		66	2
	Pentatomidae	93	9
	Pyrrhocoridae	62	576
	autre	62	493
		64	643
		68	20
		69	5
		70	2
		71	3
		72	2
		73	1
		74	4
		75	2
		76	4

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

77	3
78	4
79	10
80	4
81	3
82	5
83	14
84	8
85	2
90	23
91	3
92	6
93	3
94	1
95	1
96	2
97	1
98	1
99	1
100	1
101	1
102	1
103	1
104	1
105	1
106	1
107	1
108	1
109	1
110	1
111	1
112	1
113	1

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

			114	1
			118	1
			Hemiptera	165
Hymenoptera	Andrenidae	Andrena	Andrena alfkenella (Perkins, 1914)	2
			Andrena fulvida (Schenck, 1853)	4
			Andrena minutula (Kirby, 1802)	6
			Andrena minutuloides (Perkins, 1914)	2
			Andrena simontornyella (Noskiewicz, 1939)	1
			Andrena subopaca (Nylander, 1848)	14
			Andrena symphyti (Schmiedeknecht, 1883)	3
		autre		1
	Apidae	Apis	Apis mellifera (Linnaeus, 1758)	6652
		autre		241
		Bombus	autre	7
			Bombus barbutellus (Kirby, 1802)	4
			Bombus hortorum (Linnaeus, 1760)	1
			Bombus lucorum (Linnaeus, 1760)	2
			Bombus pascuorum (Scopoli, 1763)	30
			Bombus pratorum (Linnaeus, 1760)	1
			Bombus ruderarius (Müller, 1776)	1
			Bombus terrestris (Linnaeus, 1758)	1
			Bombus vestalis (Geoffroy in Fourcroy,	1

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

		1785)	
Colletidae	Ceratina	Ceratina chalybea (Chevrier, 1872)	1
		Ceratina cyanea (Kirby, 1802)	16
	Eucera	Eucera nigrescens (Pérez, 1879)	1
	Colletes	Colletes similis (Schenck, 1853)	5
	autre		1
	Hylaeus	Hylaeus brevicornis (Nylander, 1852)	8
		Hylaeus communis (Nylander, 1852)	39
		Hylaeus confusus (Nylander, 1852)	8
		Hylaeus cornutus (Curtis, 1831)	2
		Hylaeus difformis (Eversmann, 1852)	6
		Hylaeus duckei (Alfken, 1904)	6
		Hylaeus gibbus (Saunders, 1850)	6
		Hylaeus gracilicornis (Morawitz, 1867)	1
		Hylaeus gredleri (Förster, 1871)	13
		Hylaeus kahri (Förster, 1871)	1
		Hylaeus pectoralis (Förster, 1871)	17
		Hylaeus pfankuchi (Alfken, 1919)	25
		Hylaeus rinki (Gorski, 1852)	3
		Hylaeus sinuatus (Schenck, 1853)	16

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

		Hylaeus styriacus (Förster, 1871)	20
		Hylaeus tyrolensis (Förster, 1871)	1
Crabronidae	Cerceris	Cerceris rybyensis (Linnaeus, 1771)	13
	Ectemnius	Ectemnius confinis (Walker, 1871)	1
		Ectemnius fossorius (Linnaeus, 1758)	1
		Ectemnius lapidarius (Panzer, 1804)	1
		Ectemnius lituratus (Panzer, 1804)	5
	Gorytes	Gorytes quinquecinctus (Fabricius, 1793)	9
	Lestica	Lestica clypeata (Schreber, 1759)	7
	Oxybelus	Oxybelus trispinosus (Fabricius, 1787)	1
Formicidae			46
Gasteruptiidae	autre		2
	Gasteruption	Gasteruption assectator (Linnaeus, 1758)	12
		Gasteruption jaculator (Linnaeus, 1758)	1
		Gasteruption merceti (Kieffer, 1904)	1
Halictidae	Halictus	Halictus maculatus (Smith, 1848)	1
		Halictus scabiosae (Rossi, 1790)	8
		Halictus simplex (Blüthgen, 1923)	7
	Lasioglossum	Lasioglossum albipes (Fabricius, 1781)	12
		Lasioglossum calceatum (Scopoli, 1763)	4

	Lasioglossum fulvicorne (Kirby, 1802)	13
	Lasioglossum interruptum (Panzer, 1798)	2
	Lasioglossum laticeps (Schenck, 1868)	51
	Lasioglossum lativentre (Schenck, 1853)	5
	Lasioglossum leucozonium (Schrank, 1781)	7
	Lasioglossum lineare (Schenck, 1868)	4
	Lasioglossum majus (Nylander, 1852)	1
	Lasioglossum malachurum (Kirby, 1802)	5
	Lasioglossum morio (Fabricius, 1793)	7
	Lasioglossum nitidulum (Fabricius, 1804)	1
	Lasioglossum pauxillum (Schenck, 1853)	57
	Lasioglossum politum (Schenck, 1853)	16
	Lasioglossum pygmaeum (Schenck, 1853)	1
	Lasioglossum sexstrigatum (Schenck, 1868)	1
	Lasioglossum villosulum (Kirby, 1802)	1
	Lasioglossum zonulum (Smith, 1848)	11
Seladonia	Seladonia subaurata (Rossi, 1792)	1
	Seladonia tumulorum (Linnaeus, 1758)	16

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

	Sphecodes	Sphecodes ephippius (Linnaeus, 1767)	3
		Sphecodes gibbus (Linnaeus, 1758)	1
		Sphecodes monilicornis (Kirby, 1802)	37
		Sphecodes reticulatus (Thomson, 1870)	1
Megachilidae	Chelostoma	Chelostoma florissomne (Linnaeus, 1758)	8
	Heriades	Heriades truncorum (Linnaeus, 1758)	15
	Hoplitis	Hoplitis leucomelana (Kirby, 1802)	1
	Megachile	Megachile centuncularis (Linnaeus, 1758)	2
		Megachile versicolor (Smith, 1844)	1
	Osmia	Osmia bicornis (Linnaeus, 1758)	1
		Osmia leaiana (Kirby, 1802)	2
	Stelis	Stelis breviscula Nylander, 1848	1
	Trachusa	Trachusa byssina (Panzer, 1798)	1
Melittidae	Macropis	Macropis europaea (Warncke, 1973)	9
Sapygidae	Sapygina	Sapygina decemguttata (Jurine, 1807)	6
Sphecidae	Isodontia	Isodontia mexicana (Saussure, 1867)	7
Tiphiidae	Tiphia	Tiphia femorata (Fabricius, 1775)	1
Vespidae	Allodynerus	Allodynerus delphinalis (Giraud, 1866)	1
	Ancistrocerus	Ancistrocerus nigricornis (Curtis, 1826)	3
	Eumenes	Eumenes papillarius	1

Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

			(Christ, 1791)	
		Euodynerus	Euodynerus notatus (Jurine, 1807)	1
		Gymnomerus	Gymnomerus laevipes (Shuckard, 1837)	2
		Polistes	Polistes atrimandibularis (Zimmermann, 1930)	1
			Polistes biglumis (Linnaeus, 1758)	1
			Polistes dominula (Christ, 1791)	64
			Polistes nimpha (Christ, 1791)	7
		autre		103
	autre		GP	12
			autre	1249
Lepidoptera	Adelidae			1
	Crambidae	Eurrhysis	Eurrhysis gutturalis (Herrich-Schäffer, 1848)	1
		Pyrausta	Pyrausta aurata (Scopoli, 1763)	4
			Pyrausta purpuralis (Linnaeus, 1758)	1
	Erebidae	Euclidia	Euclidia glyphica (Linnaeus, 1758)	3
	Geometridae	Aspitates	Aspitates ochrearia (Rossi, 1794)	1
		Chiasmia	Chiasmia clathrata (Linnaeus, 1758)	2
		autre	Aspitates ochrearia (Rossi, 1794)	1
	Hesperiidae	Carterocephalus	Carterocephalus palaemon (Pallas, 1771)	3
		Ochlodes	Ochlodes sylvanus (Esper, 1777)	13
			Ochlodes sylvanus (Esper, 1777)	9
	Lycaenidae	Cupido	Cupido minimus	4

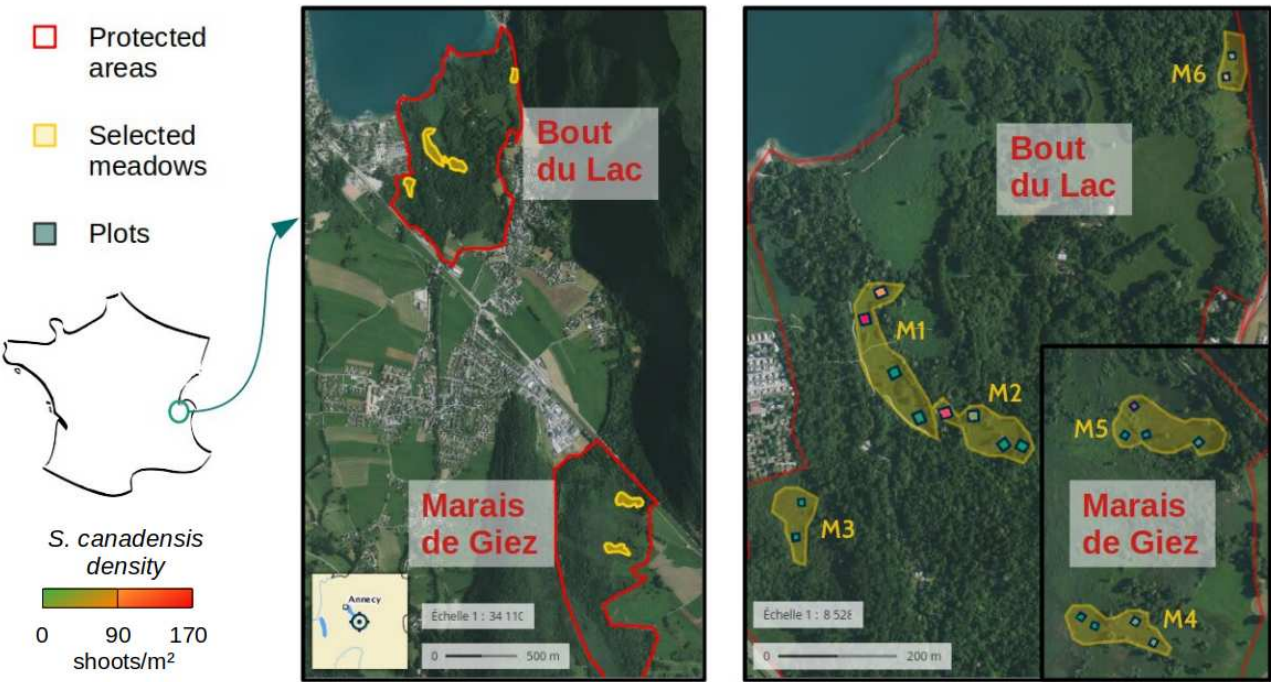
Annexe A2 – Présentation du travail de terrain et des données obtenues

		(Fuessly, 1775)	
	Plebejus	Plebejus idas (Linnaeus, 1760)	1
Nymphalidae	Aphantopus	Aphantopus hyperantus (Linnaeus, 1758)	4
	Brenthis	Brenthis ino (Rottemburg, 1775)	1
	Coenonympha	autre	1
		Coenonympha pamphilus (Linnaeus, 1758)	2
	Maniola	Maniola jurtina (Linnaeus, 1758)	12
	Melitaea	Melitaea	1
Papilionidae	Papilio	Papilio machaon (Linnaeus, 1758)	1
Pieridae	Gonepteryx	Gonepteryx rhamni (Linnaeus, 1758)	4
	Pieris	Pieris rapae (Linnaeus, 1758)	3
	Aporia	Aporia crataegi (Linnaeus, 1758)	1
Sphingidae	Macroglossum	Macroglossum stellatarum (Linnaeus, 1758)	1
		autre	22
Neuroptera	Chrysopidae	200	3
		201	3
Orthoptera			21

Annexe A3 : Designing sampling protocols for plant-pollinator interactions – timing, meteorology, flowering variations and failed captures matter

Annexe A3 – Designing sampling protocols for plant-pollinator interactions – timing, meteorology,
flowering variations and failed captures matter

Annexe A3.1 : Map of the study sites



Annexe A3.2 : List of all plant species and their associated total number of units (flower, verticil or inflorescence depending on the species) across all transects, and estimated area per floral unit.

Specie names	Total number of flower units	Estimated area of one floral unit
<i>Galium album</i>	157834	0.01
<i>Erigeron annuus</i>	32789	0.01
<i>Mentha aquatica</i>	16971	0.02
<i>Galium mollugo</i>	10726	0.01
<i>Potentilla erecta</i>	8295	0.005
<i>Achillea millefolium</i>	6846	0.1
<i>Solidago canadensis</i>	5783	1
<i>Galium verum</i>	5390	0.05
<i>Oenanthe lachenalii</i>	4725	0.2
<i>Hypericum tetrapterum</i>	3881	0.1
<i>Ranunculus acris</i>	3818	0.01
<i>Selinum carvifolia</i>	3684	0.25
<i>Galium palustre</i>	3224	0.01
<i>Cirsium palustre</i>	3174	0.01
<i>Myosotis scorpioides</i>	2912	0.005
<i>Lathyrus pratensis</i>	2024	0.05
<i>Galium uliginosum</i>	1710	0.01
<i>Lychnis flos-jovis</i>	1684	0.02
<i>Lysimachia vulgaris</i>	1613	0.05
<i>Lythrum salicaria</i>	1581	0.05
<i>Lotus corniculatus</i>	1398	0.05
<i>Daucus carota</i>	1354	0.25

Annexe A3 – Designing sampling protocols for plant-pollinator interactions – timing, meteorology, flowering variations and failed captures matter

<i>Stachys palustris</i>	1231	0.05
<i>Trifolium pratense</i>	1189	0.025
<i>Euphorbia platyphyllos</i>	994	0.25
<i>Mentha longifolia</i>	953	0.05
<i>Prunella vulgaris</i>	874	0.025
<i>Leucanthemum vulgare</i>	831	0.1
<i>Symphytum officinale</i>	760	0.025
<i>Vicia cracca</i>	743	0.05
<i>Aegopodium podagraria</i>	688	0.25
<i>Filipendula ulmaria</i>	643	0.25
<i>Hypericum maculatum</i>	583	0.1
<i>Linum catharticum</i>	561	0.005
<i>Parnassia palustris</i>	515	0.01
<i>Lotus maritimus</i>	509	0.01
<i>Cerastium fontanum</i>	479	0.005
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	452	0.075
<i>Galium aparine</i>	439	0.01
<i>Potentilla reptans</i>	321	0.02
<i>Polygala comosa</i>	305	0.05
<i>Valeriana dioica</i>	277	0.05
<i>Ajuga reptans</i>	236	0.025
<i>Medicago lupulina</i>	210	0.02
<i>Eupatorium cannabinum</i>	209	0.05
<i>Trifolium repens</i>	164	0.025
<i>Convolvulus sepium</i>	156	0.25
<i>Rhinanthus alectorolophus</i>	151	0.05

Annexe A3 – Designing sampling protocols for plant-pollinator interactions – timing, meteorology, flowering variations and failed captures matter

<i>Epilobium parviflorum</i>	149	0.005
<i>Epilobium hirsutum</i>	138	0.01
<i>Epipactis palustris</i>	131	0.025
<i>Caltha palustris</i>	115	0.03
<i>Allium carinatum</i>	111	0.05
<i>Knautia arvensis</i>	110	0.025
<i>Plantago lanceolata</i>	109	0.005
<i>Orchis militaris</i>	34	0.075
<i>Scutellaria galericulata</i>	32	0.005
<i>Lapsana communis</i>	30	0.025
<i>Rumex acetosa</i>	30	0.025
<i>Rubus caesius</i>	28	0.015
<i>Thalictrum flavum</i>	28	0.15
<i>Leontodon hispidus</i>	21	0.025
<i>Platanthera bifolia</i>	19	0.1
<i>Inula helvetica</i>	18	0.01
<i>Ranunculus bulbosus</i>	17	0.01
<i>Campanula trachelium</i>	15	0.02
<i>Trifolium arvense</i>	15	0.025
<i>Veronica chamaedrys</i>	15	0.0025
<i>Gymnadenia conopsea</i>	12	0.05
<i>Veronica serpyllifolia</i>	12	0.0025
<i>Neottia ovata</i>	10	0.01
<i>Allium oleraceum</i>	9	0.005
<i>Dactylorhiza majalis</i>	9	0.075
<i>Plantago media</i>	9	0.005

Annexe A3 – Designing sampling protocols for plant-pollinator interactions – timing, meteorology, flowering variations and failed captures matter

<i>Polygala amara</i>	9	0.05
<i>Agrimonia eupatoria</i>	8	0.05
<i>Dactylorhiza maculata</i>	8	0.075
<i>Tragopogon pratensis</i>	7	0.025
<i>Cirsium oleraceum</i>	5	0.03
<i>Rhinanthus minor</i>	5	0.05
<i>Taraxacum sp.</i>	4	0.025
<i>Berula erecta</i>	3	0.25
<i>Dianthus armeria</i>	3	0.0075
<i>Dactylorhiza traunsteineri</i>	2	0.075
<i>Fragaria vesca</i>	2	0.005
<i>Liparis loeselii</i>	2	0.02
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	1	0.075
<i>Iris pseudacorus</i>	1	0.4
<i>Ophrys apifera</i>	1	0.05
<i>Sonchus arvensis</i>	1	0.05

Annexe A3 – Designing sampling protocols for plant-pollinator interactions – timing, meteorology, flowering variations and failed captures matter

Annexe A3.3 : Results of the 18 reference regressions.

The models were built to predict pollinator *visitation density* from nine explanatory variables including four ecological drivers of interest: *invader density*, *invader flowers area*, *native flowers area*, *meadow ID* (Table S2a), and five protocol-linked covariates: *day*, *hour*, *temperature*, *wind* and *cloud* (Table S2b). The models were repeated for each of our nine measures of *visitation density* (all visits, per plant family, and per insect order) before and during *S. canadensis* flowering. The performance of these 18 models (also called *reference regressions*) was estimated with their global goodness-of-fit (model R^2) and the relative contribution of each variable.

3.3.1 Contribution of the ecological drivers of interest.

Taxonomic group	Flowering period	Model R^2	Meadow ID	Invader density	Invader flower area	Native flower area
All visits	before	0.39	12.36	7.55	NA	36.65
All visits	during	0.46	5.02	10.60	13.00	37.69
native Asteraceae	before	0.79	26.67	24.01	NA	45.76
native Asteraceae	during	0.74	45.75	32.31	6.06	2.38
Apiaceae	before	0.75	11.53	1.27	NA	44.60
Apiaceae	during	0.66	41.63	6.17	2.96	18.33
Lamiaceae	before	0.65	2.94	0.71	NA	7.66
Lamiaceae	during	0.77	66.99	9.91	7.16	6.56
wild Hymenoptera	before	0.50	12.98	8.09	NA	28.05
wild Hymenoptera	during	0.52	10.14	7.54	10.34	28.66
Diptera	before	0.16	20.76	13.19	NA	24.53
Diptera	during	0.56	11.81	10.73	15.51	20.46
Coleoptera	before	0.46	14.65	9.08	NA	24.68
Coleoptera	during	0.61	15.49	7.87	10.11	19.17

Annexe A3 – Designing sampling protocols for plant-pollinator interactions – timing, meteorology, flowering variations and failed captures matter

Hemiptera	before	0.54	12.65	12.20	NA	16.12
Hemiptera	during	0.55	14.54	9.74	11.45	20.58
honeybees	before	0.73	15.58	10.00	NA	18.95
honeybees	during	0.81	15.47	9.22	12.35	30.21

3.3.2 Contribution of the protocol-linked covariates.

Taxonomic group	Flowering period	Model R ²	day	hour	temperature	wind	cloud
All visits	before	0.39	11.92	17.16	8.15	4.59	1.63
All visits	during	0.46	5.81	13.67	9.03	3.13	2.05
native Asteraceae	before	0.79	2.95	0.39	0.15	0.05	0.02
native Asteraceae	during	0.74	4.71	5.98	1.46	1.19	0.16
Apiaceae	before	0.75	38.85	1.82	1.52	0.24	0.17
Apiaceae	during	0.66	26.45	1.33	2.65	0.47	0.03
Lamiaceae	before	0.65	59.84	15.93	9.99	2.93	0.00
Lamiaceae	during	0.77	5.31	2.09	1.53	0.36	0.09
wild Hymenoptera	before	0.50	16.05	17.51	11.86	3.96	1.49
wild Hymenoptera	during	0.52	8.63	16.66	11.70	4.29	2.04
Diptera	before	0.16	14.09	17.66	5.14	0.00	4.63
Diptera	during	0.56	7.93	16.99	9.46	5.33	1.78
Coleoptera	before	0.46	12.40	17.48	12.44	5.07	4.21
Coleoptera	during	0.61	10.49	15.29	12.61	5.89	3.08
Hemiptera	before	0.54	13.88	19.67	16.44	5.14	3.91
Hemiptera	during	0.55	7.34	14.69	13.05	5.35	3.27
honeybees	before	0.73	14.15	19.48	13.07	7.37	1.40
honeybees	during	0.81	5.95	11.36	8.76	5.07	1.61

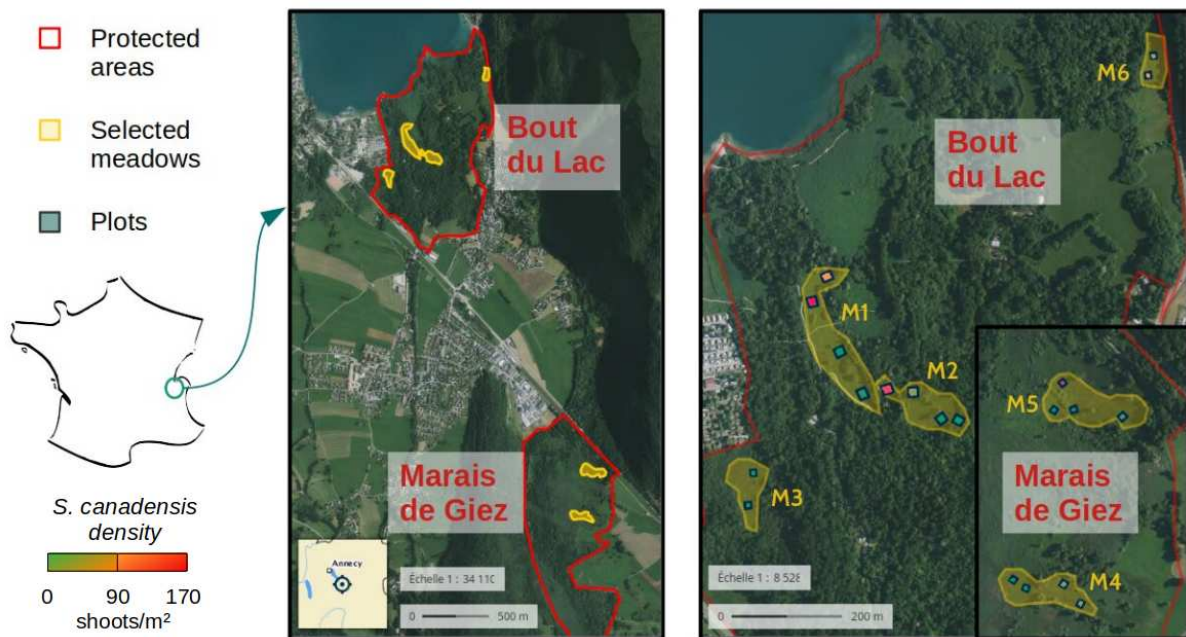
Annexe A3 – Designing sampling protocols for plant-pollinator interactions – timing, meteorology,
flowering variations and failed captures matter

Annexe A4 : Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

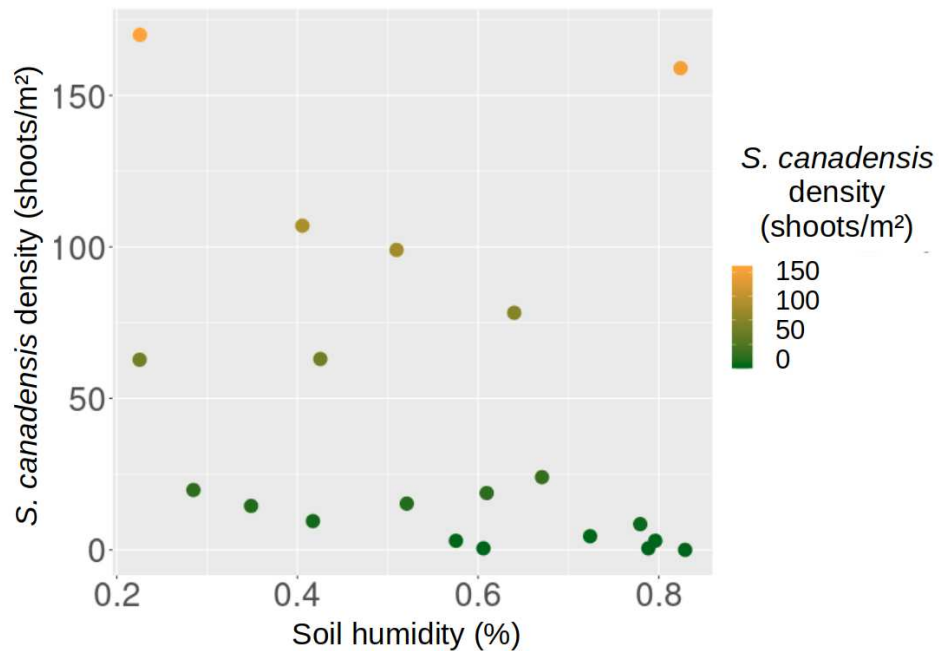
Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

Annexe A4.1 : Presentation of the study site

4.1.1 Map of the study sites.



4.1.2 Repratition of the plots along the *S. canadensis* gradient.



Annexe A4.2 : Protocols used for soil measures.

(LECA = Laboratoire d'ECologie Alpine, LANO = Laboratoire Agronomique NOrmand, MCG = Marie Charlotte Grange, CA = Cindy Arnoldi, LB = Lionel Bernard)

Soil characteristic	measured by	method and mechanical device
pH	MCG (LECA)	NF ISO 10390
humidity	MCG (LECA)	fresh and dry weight comparison
organic matter	LANO	NF ISO 14235
total C	MCG, CA & LB (LECA)	CHN analyser
total N	MCG, CA & LB (LECA)	CHN analyser

Annexe A4.3 : List of the taxonomic groups identified on the field and the number of contacts corresponding to each of them.

Specie	Total number of contacts
<i>Solidago canadensis</i>	1423
<i>Carex</i> grp tall	1116
<i>Juncus subnodulosus</i>	868
<i>Carex</i> grp flava	672
<i>Molinia caerulea</i>	615
<i>Festuca ovina</i>	583
<i>Mentha aquatica</i>	302
<i>Bromus hordeaceus</i>	259
<i>Valeriana dioica</i>	247
<i>Dactylis glomerata</i>	233
<i>Lathyrus pratensis</i>	230
<i>Phragmites australis</i>	216
<i>Carex acutiformis</i>	191
<i>Lysimachia vulgaris</i>	188
<i>Holcus lanatus</i>	172
<i>Filipendula ulmaria</i>	151
<i>Poa trivialis</i>	123
<i>Festuca rubra</i>	118
<i>Galium palustre</i>	109
<i>Poa pratensis</i>	107
<i>Agrostis canina</i>	96
<i>Vicia cracca</i>	94
<i>Galium mollugo</i>	92
<i>Galium uliginosum</i>	87

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

<i>Potentilla erecta</i>	87
<i>Aegopodium podagraria</i>	79
<i>Schedonorus arundinaceus</i>	76
<i>Agrostis capillaris</i>	71
<i>Brachypodium pinnatum</i>	68
<i>Juncus bufonius</i>	66
<i>Schedonorus pratensis</i>	64
<i>Bromopsis erecta</i>	59
<i>Potentilla reptans</i>	59
<i>Carex panicea</i>	57
<i>Allium carinatum</i>	56
<i>Carex</i> grp small	56
<i>Lythrum salicaria</i>	55
<i>Daucus carota</i>	42
<i>Taraxacum officinale</i>	40
<i>Convolvulus sepium</i>	39
<i>Ajuga reptans</i>	36
<i>Allium oleraceum</i>	36
<i>Poa compressa</i>	36
<i>Carex flava</i>	34
<i>Trifolium pratense</i>	31
<i>Ranunculus acris</i>	29
<i>Galium aparine</i>	28
<i>Caltha palustris</i>	26
<i>Cirsium palustre</i>	26
<i>Galium</i> sp	26
<i>Pimpinella major</i>	24

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

<i>Prunella vulgaris</i>	24
<i>Carex lepidocarpa</i>	23
<i>Cerastium fontanum</i>	23
<i>Erigeron annuus</i>	23
<i>Selinum carvifolia</i>	21
<i>Carex paniculata</i>	19
<i>Colchicum autumnale</i>	18
<i>Trisetum flavescens</i>	16
<i>Lotus maritimus</i>	15
<i>Menyanthes trifoliata</i>	15
<i>Hypericum maculatum</i>	14
<i>Leucanthemum vulgare</i>	13
<i>Epipactis palustris</i>	12
<i>Orchid</i> sp	12
<i>Equisetum palustre</i>	11
<i>Mentha longifolia</i>	11
<i>Viola</i> sp	10
<i>Symphytum officinale</i>	10
<i>Anisantha sterilis</i>	9
<i>Calamagrostis epigejos</i>	9
<i>Juncus acutiflorus</i>	9
<i>Juncus inflexus</i>	9
<i>Veronica chamaedrys</i>	9
<i>Galium verum</i>	8
<i>Stachys palustris</i>	8
<i>Trifolium repens</i>	8
<i>Vicia sativa</i>	8

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

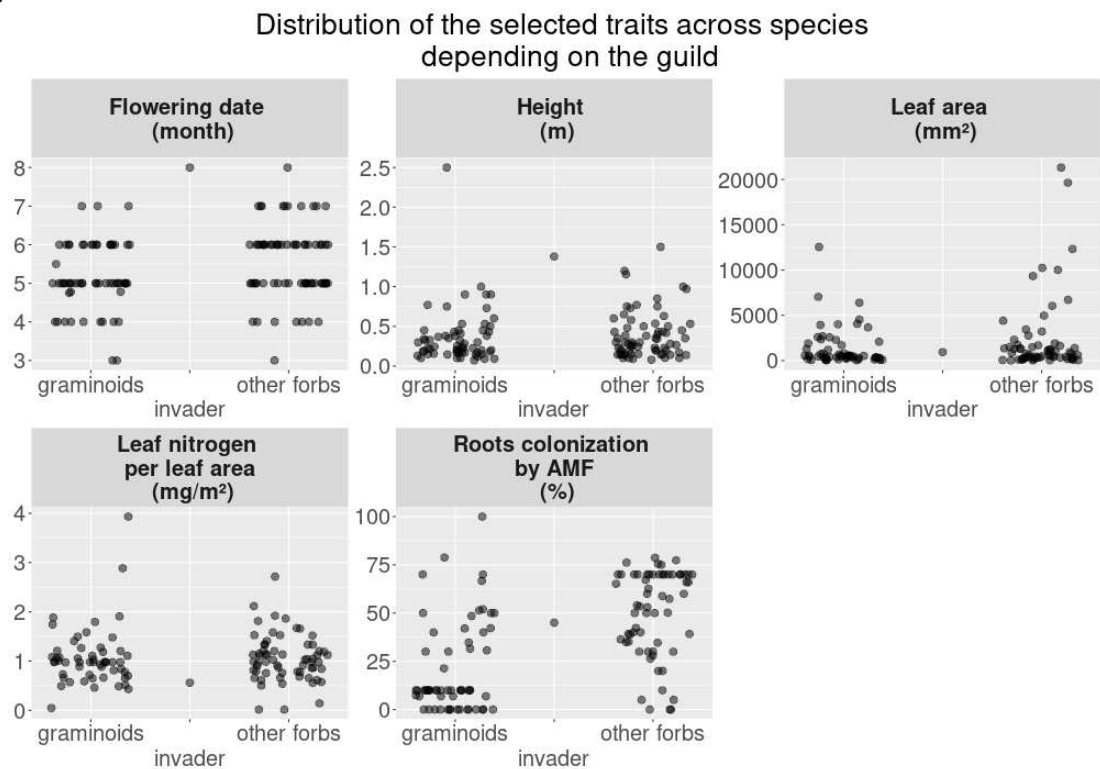
<i>Calamagrostis</i> sp	7
<i>Taraxacum</i> sp	7
<i>Carex davalliana</i>	7
<i>Plantago lanceolata</i>	7
<i>Poa annua</i>	7
<i>Carex flacca</i>	6
<i>Oenanthe lachenalii</i>	6
<i>Poa</i> sp	5
<i>Euphorbia</i> sp	4
<i>Achillea millefolium</i>	4
<i>Euphorbia platyphyllos</i>	4
<i>Iris pseudacorus</i>	4
<i>Medicago lupulina</i>	4
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	3
<i>Hypericum tetrapterum</i>	3
<i>Lotus corniculatus</i>	3
<i>Bromus</i> sp	2
<i>Calystegia</i> sp	2
<i>Myosotis</i> sp	2
<i>Betonica officinalis</i>	2
<i>Carex hirta</i>	2
<i>Lapsana communis</i>	2
<i>Thalictrum aquilegiifolium</i>	2
<i>Tragopogon pratensis</i>	2
<i>Cerastium</i> sp	1
<i>Carduus</i> sp	1
<i>Hieracium</i> sp	1

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

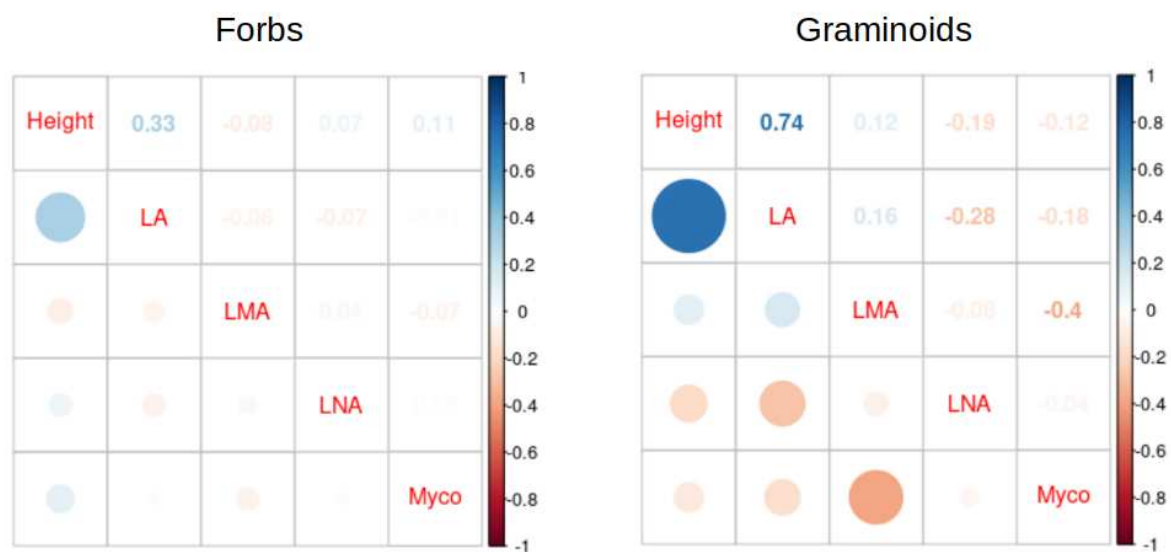
<i>Agrostis stolonifera</i>	1
<i>Cirsium rivulare</i>	1
<i>Fragaria vesca</i>	1
<i>Neottia ovata</i>	1
<i>Ophrys apifera</i>	1
<i>Phleum pratense</i>	1
<i>Prunella grandiflora</i>	1
<i>Vicia</i> sp	1

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

Annexe A4.4 : Distribution of the selected traits across species depending on the functional group.



Annexe A4.5 : Correlations between the different traits in both (a) forbs and (b) graminoids guilds.



Annexe A4.6 : Data used in regressions on the forb species (values of biomass production, and diversity indices are provided per quadrat).

plot ID	invader density	soil nitrogen	soil humidity	Biomass	Richness	Shannon exponential	Frich	Feve	Fdiv
P1D1Q1	0	12.92	0.28	19	6	3.7	0.22	0.71	0.92
P1D1Q2	0	12.92	0.28	22	7	5.7	0.26	0.78	0.66
P1D1Q3	1	12.92	0.28	40	14	11.9	0.50	0.81	0.76
P1D1Q4	5	12.92	0.28	38	9	7.7	0.24	0.72	0.60
P1D2Q1	8	10.51	0.35	65	12	8.8	0.55	0.71	0.69
P1D2Q2	0	10.51	0.35	53	6	5.0	0.19	0.85	0.61
P1D2Q3	4	10.51	0.35	27	7	6.1	0.19	0.72	0.61
P1D2Q4	0	10.51	0.35	43	14	8.9	0.47	0.69	0.71
P1D3Q1	56	11.02	0.23	31	9	3.9	0.34	0.67	0.83
P1D3Q2	33	11.02	0.23	52	10	6.1	0.46	0.59	0.76
P1D3Q3	15	11.02	0.23	78	12	9.9	0.39	0.78	0.77
P1D3Q4	47	11.02	0.23	24	7	3.2	0.20	0.67	0.88
P1D4Q1	62	10.64	0.23	26	9	3.1	0.30	0.59	0.92
P1D4Q2	25	10.64	0.23	32	8	5.6	0.14	0.79	0.80
P1D4Q3	39	10.64	0.23	29	9	4.3	0.07	0.67	0.81
P1D4Q4	113	10.64	0.23	28	10	2.4	0.23	0.62	0.91
P2D1Q1	0	13.96	0.58	5	2	2.0	0.46	0.74	0.85
P2D1Q2	0	13.96	0.58	44	9	5.8	0.48	0.57	0.90
P2D1Q3	6	13.96	0.58	14	8	6.4	0.52	0.73	0.90
P2D1Q4	2	13.96	0.58	24	6	6.3	0.39	0.92	0.73
P2D2Q1	10	12.50	0.42	15	4	4.4	0.22	0.82	0.78
P2D2Q2	3	12.50	0.42	32	9	8.6	0.46	0.93	0.64
P2D2Q3	0	12.50	0.42	34	10	8.3	0.51	0.73	0.90
P2D2Q4	0	12.50	0.42	23	5	3.8	0.17	0.90	0.85

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

P2D3Q1	40	15.07	0.52	24	8	3.9	0.32	0.71	0.89
P2D3Q2	10	15.07	0.52	34	8	5.3	0.37	0.59	0.71
P2D3Q3	6	15.07	0.52	64	7	5.5	0.29	0.73	0.64
P2D3Q4	26	15.07	0.52	42	7	5.6	0.23	0.79	0.78
P2D4Q1	41	15.74	0.51	81	13	7.6	0.33	0.67	0.77
P2D4Q2	68	15.74	0.51	34	13	3.9	0.45	0.76	0.94
P2D4Q3	64	15.74	0.51	48	10	4.6	0.32	0.73	0.85
P2D4Q4	31	15.74	0.51	86	11	7.9	0.34	0.53	0.71
P3D1Q1	0	16.62	0.61	13	3	2.2	0.12	0.50	0.89
P3D1Q2	0	16.62	0.61	7	1	1.0	0.11	0.51	0.88
P3D1Q3	0	16.62	0.61	16	4	2.8	0.13	0.66	0.79
P3D1Q4	0	16.62	0.61	21	3	1.8	0.09	0.37	0.95
P3D2Q1	0	20.96	0.72	12	3	2.9	0.02	0.77	0.72
P3D2Q2	0	20.96	0.72	39	2	1.4	0.18	0.81	0.74
P3D2Q3	0	20.96	0.72	17	6	5.1	0.26	0.84	0.61
P3D2Q4	8	20.96	0.72	28	3	3.4	0.27	0.80	0.87
P4D1Q1	0	34.79	0.83	47	7	4.1	0.32	0.67	0.84
P4D1Q2	1	34.79	0.83	22	6	5.3	0.39	0.61	0.79
P4D1Q3	0	34.79	0.83	43	6	4.1	0.33	0.40	0.81
P4D1Q4	0	34.79	0.83	47	7	2.5	0.37	0.61	0.96
P4D2Q1	0	32.33	0.78	58	7	3.9	0.36	0.62	0.59
P4D2Q2	0	32.33	0.78	45	7	4.6	0.46	0.73	0.71
P4D2Q3	10	32.33	0.78	27	9	7.9	0.46	0.83	0.83
P4D2Q4	4	32.33	0.78	41	7	4.6	0.52	0.63	0.71
P4D3Q1	7	13.39	0.64	8	4	3.8	0.27	0.76	0.80
P4D3Q2	15	13.39	0.64	9	3	2.8	0.14	0.71	0.94
P4D3Q3	29	13.39	0.64	16	5	3.0	0.52	0.57	0.81

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

P4D3Q4	28	13.39	0.64	22	5	3.5	0.50	0.71	0.69
P4D4Q1	5	15.98	0.67	11	3	3.1	0.18	0.91	0.64
P4D4Q2	21	15.98	0.67	5	1	1.6	0.29	0.82	0.73
P4D4Q3	32	15.98	0.67	8	5	2.3	0.58	0.57	0.79
P4D4Q4	26	15.98	0.67	4	3	1.7	0.10	0.98	0.75
P5D1Q1	0	27.36	0.79	32	3	2.4	0.36	0.54	0.76
P5D1Q2	0	27.36	0.79	23	2	1.2	0.22	0.71	0.67
P5D1Q3	0	27.36	0.79	44	4	3.5	0.09	0.87	0.59
P5D1Q4	0	27.36	0.79	26	2	1.3	0.22	0.71	0.67
P5D2Q1	0	31.41	0.80	37	4	2.7	0.29	0.54	0.81
P5D2Q2	0	31.41	0.80	36	5	3.1	0.55	0.50	0.80
P5D2Q3	2	31.41	0.80	28	4	2.8	0.31	0.75	0.88
P5D2Q4	1	31.41	0.80	19	1	1.2	0.38	0.60	0.83
P5D3Q1	0	21.01	0.61	43	5	4.4	0.46	0.91	0.73
P5D3Q2	28	21.01	0.61	14	5	2.8	0.66	0.57	0.74
P5D3Q3	0	21.01	0.61	28	7	5.2	0.47	0.77	0.74
P5D3Q4	21	21.01	0.61	17	4	3.2	0.29	0.82	0.89
P5D4Q1	46	35.25	0.82	12	2	1.8	0.27	0.59	0.92
P5D4Q2	62	35.25	0.82	23	4	2.4	0.33	0.57	0.92
P5D4Q3	66	35.25	0.82	9	1	1.4	0.27	0.59	0.92
P5D4Q4	55	35.25	0.82	17	4	2.3	0.20	0.60	0.91
P6D3Q1	42	13.82	0.43	48	8	5.4	0.32	0.80	0.83
P6D3Q2	5	13.82	0.43	35	7	5.6	0.19	0.69	0.76
P6D3Q3	36	13.82	0.43	38	10	4.7	0.46	0.53	0.71
P6D3Q4	13	13.82	0.43	69	9	7.0	0.40	0.70	0.67
P6D4Q1	54	13.67	0.41	56	7	4.4	0.50	0.64	0.94
P6D4Q2	57	13.67	0.41	71	8	5.0	0.35	0.66	0.76

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

P6D4Q3	3	13.67	0.41	33	7	5.4	0.30	0.75	0.90
P6D4Q4	31	13.67	0.41	87	10	5.9	0.39	0.63	0.85

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

Annexe A4.7 : Data used in regressions on graminoids: values of biomass production, diversity indexes in each quadrat.

plot ID	invader density	soil nitrogen	soil humidity	Biomass	Richness	Shannon exponential	Frich	Feve	Fdiv
P1D1Q1	0	12.92	0.28	91	7	3.8	0.23	0.69	0.83
P1D1Q2	0	12.92	0.28	84	10	5.7	0.28	0.59	0.71
P1D1Q3	1	12.92	0.28	71	9	5.3	0.25	0.65	0.89
P1D1Q4	5	12.92	0.28	74	9	5.4	0.17	0.68	0.73
P1D2Q1	8	10.51	0.35	64	4	1.5	0.16	0.15	0.26
P1D2Q2	0	10.51	0.35	88	3	2.1	0.05	0.93	0.61
P1D2Q3	4	10.51	0.35	125	5	2.3	0.13	0.21	0.98
P1D2Q4	0	10.51	0.35	88	9	4.1	0.28	0.67	0.58
P1D3Q1	56	11.02	0.23	77	10	5.0	0.22	0.56	0.61
P1D3Q2	33	11.02	0.23	110	10	5.6	0.11	0.73	0.61
P1D3Q3	15	11.02	0.23	120	5	2.5	0.12	0.26	0.64
P1D3Q4	47	11.02	0.23	105	7	5.0	0.19	0.79	0.80
P1D4Q1	62	10.64	0.23	57	8	3.7	0.21	0.60	0.84
P1D4Q2	25	10.64	0.23	57	7	5.1	0.06	0.46	0.55
P1D4Q3	39	10.64	0.23	93	9	6.8	0.23	0.75	0.77
P1D4Q4	113	10.64	0.23	40	6	4.6	0.20	0.80	0.63
P2D1Q1	0	13.96	0.58	75	5	3.9	0.07	0.59	0.65
P2D1Q2	0	13.96	0.58	60	9	3.8	0.20	0.69	0.70
P2D1Q3	6	13.96	0.58	70	6	3.9	0.04	0.72	0.89
P2D1Q4	2	13.96	0.58	54	7	2.1	0.06	0.64	0.48
P2D2Q1	10	12.50	0.42	55	6	3.3	0.09	0.33	0.55
P2D2Q2	3	12.50	0.42	38	9	7.2	0.09	0.73	0.73

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

P2D2Q3	0	12.50	0.42	87	9	4.1	0.12	0.56	0.52
P2D2Q4	0	12.50	0.42	78	14	8.3	0.29	0.64	0.73
P2D3Q1	40	15.07	0.52	75	6	3.5	0.19	0.65	0.80
P2D3Q2	10	15.07	0.52	60	8	5.0	0.22	0.69	0.59
P2D3Q3	6	15.07	0.52	79	8	5.2	0.15	0.63	0.59
P2D3Q4	26	15.07	0.52	75	7	3.7	0.19	0.62	0.73
P2D4Q1	41	15.74	0.51	52	8	6.2	0.23	0.83	0.85
P2D4Q2	68	15.74	0.51	24	7	5.7	0.12	0.75	0.72
P2D4Q3	64	15.74	0.51	37	6	4.6	0.16	0.69	0.56
P2D4Q4	31	15.74	0.51	100	7	3.4	0.23	0.46	0.58
P3D1Q1	0	16.62	0.61	66	6	4.1	0.11	0.63	0.45
P3D1Q2	0	16.62	0.61	44	6	4.1	0.16	0.88	0.42
P3D1Q3	0	16.62	0.61	75	3	2.2	0.03	0.71	0.74
P3D1Q4	0	16.62	0.61	65	6	3.7	0.13	0.55	0.58
P3D2Q1	0	20.96	0.72	27	3	2.4	0.05	0.50	0.77
P3D2Q2	0	20.96	0.72	34	4	2.9	0.08	0.73	0.63
P3D2Q3	0	20.96	0.72	72	6	3.4	0.19	0.70	0.85
P3D2Q4	8	20.96	0.72	52	3	1.9	0.05	0.32	0.81
P4D1Q1	0	34.79	0.83	37	4	2.9	0.10	0.80	0.40
P4D1Q2	1	34.79	0.83	74	7	6.0	0.12	0.84	0.73
P4D1Q3	0	34.79	0.83	46	5	3.4	0.19	0.38	0.84
P4D1Q4	0	34.79	0.83	69	8	5.8	0.29	0.70	0.62
P4D2Q1	0	32.33	0.78	65	11	7.7	0.30	0.64	0.76
P4D2Q2	0	32.33	0.78	56	9	7.0	0.20	0.79	0.82
P4D2Q3	10	32.33	0.78	48	7	5.1	0.19	0.60	0.52
P4D2Q4	4	32.33	0.78	49	7	4.8	0.24	0.83	0.58
P4D3Q1	7	13.39	0.64	77	5	3.8	0.15	0.74	0.50

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

P4D3Q2	15	13.39	0.64	58	7	4.4	0.24	0.61	0.46
P4D3Q3	29	13.39	0.64	63	6	3.7	0.18	0.55	0.55
P4D3Q4	28	13.39	0.64	63	4	2.5	0.09	0.90	0.47
P4D4Q1	5	15.98	0.67	95	4	3.8	0.08	0.96	0.70
P4D4Q2	21	15.98	0.67	104	5	3.4	0.08	0.72	0.93
P4D4Q3	32	15.98	0.67	56	5	3.7	0.19	0.77	0.66
P4D4Q4	26	15.98	0.67	78	6	3.0	0.23	0.60	0.72
P5D1Q1	0	27.36	0.79	69	6	4.1	0.22	0.49	0.72
P5D1Q2	0	27.36	0.79	85	3	2.3	0.05	0.57	0.72
P5D1Q3	0	27.36	0.79	37	4	2.7	0.15	0.85	0.39
P5D1Q4	0	27.36	0.79	53	4	3.1	0.09	0.87	0.60
P5D2Q1	0	31.41	0.80	94	6	4.0	0.08	0.77	0.80
P5D2Q2	0	31.41	0.80	160	6	3.6	0.08	0.54	0.80
P5D2Q3	2	31.41	0.80	40	3	1.8	0.05	0.74	0.62
P5D2Q4	1	31.41	0.80	47	6	3.8	0.19	0.68	0.38
P5D3Q1	0	21.01	0.61	34	5	2.6	0.03	0.54	0.30
P5D3Q2	28	21.01	0.61	20	3	2.2	0.10	0.82	0.61
P5D3Q3	0	21.01	0.61	62	9	7.2	0.12	0.84	0.60
P5D3Q4	21	21.01	0.61	129	8	4.4	0.14	0.52	0.84
P5D4Q1	46	35.25	0.82	65	8	5.4	0.26	0.70	0.71
P5D4Q2	62	35.25	0.82	83	5	3.9	0.12	0.85	0.57
P5D4Q3	66	35.25	0.82	50	6	5.1	0.19	0.72	0.64
P5D4Q4	55	35.25	0.82	80	3	1.6	0.05	0.19	0.85
P6D3Q1	42	13.82	0.43	100	8	5.6	0.19	0.60	0.70
P6D3Q2	5	13.82	0.43	151	15	9.4	0.24	0.69	0.83
P6D3Q3	36	13.82	0.43	178	9	4.4	0.20	0.64	0.73
P6D3Q4	13	13.82	0.43	186	11	7.4	0.12	0.60	0.75

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

P6D4Q1	54	13.67	0.41	124	8	5.4	0.15	0.40	0.71
P6D4Q2	57	13.67	0.41	127	9	4.0	0.07	0.54	0.89
P6D4Q3	3	13.67	0.41	155	9	5.0	0.15	0.59	0.83
P6D4Q4	31	13.67	0.41	126	9	4.5	0.21	0.67	0.87

Annexe A4.8 : Data used in regressions on the entire community: values of biomass production, diversity indexes in each quadrat.

plot ID	invader density	soil nitrogen	soil humidity	Biomass	Richness	Shannon exponential	Frich	Feve	Fdiv
P1D1Q1	0	12.92	0.28	110	13	5.9	0.02	0.65	0.82
P1D1Q2	0	12.92	0.28	106	17	9.4	0.02	0.66	0.81
P1D1Q3	1	12.92	0.28	111	23	13.8	0.04	0.76	0.82
P1D1Q4	5	12.92	0.28	112	18	11.8	0.02	0.70	0.81
P1D2Q1	8	10.51	0.35	129	16	7.7	0.03	0.67	0.58
P1D2Q2	0	10.51	0.35	141	9	5.6	0.00	0.72	0.85
P1D2Q3	4	10.51	0.35	152	12	4.6	0.01	0.55	0.80
P1D2Q4	0	10.51	0.35	131	23	9.9	0.04	0.63	0.79
P1D3Q1	56	11.02	0.23	108	19	8.7	0.02	0.64	0.78
P1D3Q2	33	11.02	0.23	162	20	11.5	0.03	0.73	0.71
P1D3Q3	15	11.02	0.23	198	17	9.1	0.03	0.68	0.81
P1D3Q4	47	11.02	0.23	129	14	8.1	0.01	0.54	0.84
P1D4Q1	62	10.64	0.23	83	17	6.5	0.03	0.69	0.94
P1D4Q2	25	10.64	0.23	89	15	10.7	0.02	0.73	0.80
P1D4Q3	39	10.64	0.23	122	18	11.1	0.03	0.64	0.88
P1D4Q4	113	10.64	0.23	68	16	4.7	0.02	0.60	0.91
P2D1Q1	0	13.96	0.58	80	7	4.8	0.00	0.76	0.76
P2D1Q2	0	13.96	0.58	104	18	9.0	0.03	0.68	0.81
P2D1Q3	6	13.96	0.58	84	14	7.5	0.03	0.64	0.84
P2D1Q4	2	13.96	0.58	78	13	5.6	0.02	0.69	0.76
P2D2Q1	10	12.50	0.42	70	10	6.7	0.01	0.73	0.85
P2D2Q2	3	12.50	0.42	70	18	15.6	0.02	0.79	0.79

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

P2D2Q3	0	12.50	0.42	121	19	9.1	0.02	0.75	0.78
P2D2Q4	0	12.50	0.42	101	19	11.8	0.02	0.66	0.81
P2D3Q1	40	15.07	0.52	99	14	7.3	0.03	0.64	0.92
P2D3Q2	10	15.07	0.52	94	16	10.1	0.02	0.81	0.80
P2D3Q3	6	15.07	0.52	143	15	10.6	0.03	0.75	0.82
P2D3Q4	26	15.07	0.52	117	14	8.9	0.02	0.63	0.91
P2D4Q1	41	15.74	0.51	133	21	13.1	0.05	0.71	0.84
P2D4Q2	68	15.74	0.51	58	20	6.8	0.03	0.76	0.93
P2D4Q3	64	15.74	0.51	85	16	8.1	0.03	0.73	0.92
P2D4Q4	31	15.74	0.51	186	18	10.6	0.03	0.59	0.87
P3D1Q1	0	16.62	0.61	79	9	5.8	0.01	0.60	0.64
P3D1Q2	0	16.62	0.61	51	7	5.0	0.00	0.71	0.70
P3D1Q3	0	16.62	0.61	91	7	3.6	0.00	0.56	0.94
P3D1Q4	0	16.62	0.61	86	9	5.4	0.02	0.51	0.66
P3D2Q1	0	20.96	0.72	39	6	4.8	0.00	0.88	0.58
P3D2Q2	0	20.96	0.72	73	6	3.9	0.00	0.68	0.65
P3D2Q3	0	20.96	0.72	89	12	6.0	0.01	0.71	0.90
P3D2Q4	8	20.96	0.72	80	6	4.8	0.01	0.70	0.79
P4D1Q1	0	34.79	0.83	84	11	7.0	0.03	0.66	0.90
P4D1Q2	1	34.79	0.83	96	13	10.0	0.03	0.72	0.78
P4D1Q3	0	34.79	0.83	89	11	7.5	0.02	0.53	0.89
P4D1Q4	0	34.79	0.83	116	15	8.1	0.04	0.60	0.88
P4D2Q1	0	32.33	0.78	123	18	11.1	0.03	0.59	0.82
P4D2Q2	0	32.33	0.78	101	16	11.6	0.02	0.72	0.81
P4D2Q3	10	32.33	0.78	75	16	12.2	0.04	0.69	0.79
P4D2Q4	4	32.33	0.78	90	14	9.3	0.05	0.64	0.85
P4D3Q1	7	13.39	0.64	85	9	5.9	0.01	0.68	0.74

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

P4D3Q2	15	13.39	0.64	67	10	7.0	0.02	0.68	0.78
P4D3Q3	29	13.39	0.64	79	11	6.7	0.04	0.56	0.78
P4D3Q4	28	13.39	0.64	85	9	5.7	0.02	0.58	0.83
P4D4Q1	5	15.98	0.67	106	7	5.6	0.00	0.84	0.85
P4D4Q2	21	15.98	0.67	109	6	4.8	0.01	0.65	0.77
P4D4Q3	32	15.98	0.67	64	10	5.9	0.03	0.58	0.76
P4D4Q4	26	15.98	0.67	82	9	4.6	0.01	0.69	0.72
P5D1Q1	0	27.36	0.79	101	9	6.5	0.03	0.52	0.73
P5D1Q2	0	27.36	0.79	108	5	3.4	0.00	0.81	0.64
P5D1Q3	0	27.36	0.79	81	8	6.3	0.01	0.84	0.67
P5D1Q4	0	27.36	0.79	79	6	4.4	0.00	0.74	0.71
P5D2Q1	0	31.41	0.80	131	10	6.5	0.01	0.78	0.90
P5D2Q2	0	31.41	0.80	196	11	5.7	0.01	0.65	0.69
P5D2Q3	2	31.41	0.80	68	7	4.3	0.02	0.51	0.84
P5D2Q4	1	31.41	0.80	66	7	5.0	0.01	0.31	0.63
P5D3Q1	0	21.01	0.61	77	10	6.9	0.01	0.78	0.76
P5D3Q2	28	21.01	0.61	34	8	4.9	0.05	0.61	0.77
P5D3Q3	0	21.01	0.61	90	16	12.1	0.02	0.81	0.73
P5D3Q4	21	21.01	0.61	146	12	7.0	0.01	0.57	0.73
P5D4Q1	46	35.25	0.82	77	10	6.4	0.01	0.55	0.88
P5D4Q2	62	35.25	0.82	106	9	6.1	0.01	0.70	0.89
P5D4Q3	66	35.25	0.82	59	7	4.7	0.01	0.64	0.95
P5D4Q4	55	35.25	0.82	97	7	3.8	0.01	0.62	0.90
P6D3Q1	42	13.82	0.43	148	16	10.9	0.01	0.56	0.77
P6D3Q2	5	13.82	0.43	186	22	14.1	0.04	0.69	0.66
P6D3Q3	36	13.82	0.43	216	19	8.3	0.02	0.53	0.67
P6D3Q4	13	13.82	0.43	255	20	13.4	0.02	0.61	0.80

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

P6D4Q1	54	13.67	0.41	180	15	9.9	0.02	0.60	0.84
P6D4Q2	57	13.67	0.41	198	17	8.9	0.02	0.64	0.76
P6D4Q3	3	13.67	0.41	188	16	8.2	0.02	0.64	0.71
P6D4Q4	31	13.67	0.41	213	19	10.2	0.07	0.60	0.75

Annexe A4.9 : Data used in SEMs: invader’s density, soil characteristics, and community weighted mean (CWM) and variance (CWV) in each quadrat for forbs.

plot ID	invader density	soil nitrogen	soil humidity	Forbs’ CWM					Forbs’ CWV				
				LA	Height	LMA	LNA	Myco	LA	Height	LMA	LNA	Myco
P1D1Q1	0	12.92	0.28	28	72	0.06	255	74	1545	1672	3.0E-04	8041	81
P1D1Q2	0	12.92	0.28	13	31	0.05	130	67	487	1109	1.6E-04	7136	87
P1D1Q3	1	12.92	0.28	28	51	0.04	181	64	1577	782	1.4E-04	4344	180
P1D1Q4	5	12.92	0.28	24	36	0.04	202	57	1747	129	4.9E-05	5762	82
P1D2Q1	8	10.51	0.35	10	26	0.04	193	59	39	517	8.6E-05	8617	96
P1D2Q2	0	10.51	0.35	9	24	0.06	150	54	47	409	4.6E-05	790	752
P1D2Q3	4	10.51	0.35	25	32	0.05	308	59	6095	437	1.8E-04	70307	236
P1D2Q4	0	10.51	0.35	15	34	0.04	170	59	715	576	1.2E-04	17622	391
P1D3Q1	56	11.02	0.23	37	53	0.05	130	62	1024	684	1.3E-04	6846	121
P1D3Q2	33	11.02	0.23	8	33	0.04	84	51	25	359	4.3E-05	4183	417
P1D3Q3	15	11.02	0.23	35	43	0.05	125	51	1742	589	1.4E-04	5832	232
P1D3Q4	47	11.02	0.23	26	31	0.04	144	63	6150	424	1.7E-04	7750	293
P1D4Q1	62	10.64	0.23	11	27	0.04	147	68	1286	255	2.9E-05	5467	317
P1D4Q2	25	10.64	0.23	35	35	0.04	182	63	2140	223	1.9E-05	4462	71
P1D4Q3	39	10.64	0.23	44	38	0.05	184	70	2219	236	1.4E-04	4769	11
P1D4Q4	113	10.64	0.23	19	43	0.04	198	67	1975	621	1.6E-04	7306	379
P2D1Q1	0	13.96	0.58	92	69	0.05	328	59	15016	2482	3.1E-04	1891	1105
P2D1Q2	0	13.96	0.58	13	48	0.04	208	52	99	1275	1.2E-04	7453	527
P2D1Q3	6	13.96	0.58	11	26	0.04	114	33	114	1048	1.8E-04	15056	1013
P2D1Q4	2	13.96	0.58	6	27	0.03	102	31	25	156	8.3E-05	3917	810
P2D2Q1	10	12.50	0.42	30	46	0.04	153	53	1033	222	3.7E-04	2999	466
P2D2Q2	3	12.50	0.42	15	59	0.03	198	59	111	1248	1.4E-04	10319	260
P2D2Q3	0	12.50	0.42	13	55	0.04	177	47	104	775	2.5E-04	10478	806
P2D2Q4	0	12.50	0.42	13	61	0.04	192	55	113	1117	2.9E-04	17126	1068

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

P2D3Q1	40	15.07	0.52	28	58	0.03	138	63	1812	727	5.6E-05	9019	80
P2D3Q2	10	15.07	0.52	11	42	0.03	149	59	1487	273	8.1E-05	11084	152
P2D3Q3	6	15.07	0.52	9	42	0.04	121	67	2157	747	1.3E-04	11777	93
P2D3Q4	26	15.07	0.52	18	61	0.04	155	63	1529	511	2.7E-04	10881	375
P2D4Q1	41	15.74	0.51	31	44	0.05	112	55	1420	573	1.0E-04	9311	520
P2D4Q2	68	15.74	0.51	46	64	0.05	191	60	1210	671	1.6E-04	7463	455
P2D4Q3	64	15.74	0.51	53	52	0.05	169	62	1576	662	1.4E-04	10018	245
P2D4Q4	31	15.74	0.51	18	52	0.05	148	54	1327	811	9.6E-05	8825	455
P3D1Q1	0	16.62	0.61	17	62	0.03	205	65	351	651	4.9E-04	10428	81
P3D1Q2	0	16.62	0.61	12	48	0.02	184	60	NA	NA	NA	NA	NA
P3D1Q3	0	16.62	0.61	9	43	0.03	158	57	107	1277	2.6E-04	13511	428
P3D1Q4	0	16.62	0.61	25	53	0.03	190	59	2319	618	3.0E-04	7185	228
P3D2Q1	0	20.96	0.72	6	49	0.04	137	45	175	1458	3.0E-04	35458	1603
P3D2Q2	0	20.96	0.72	3	50	0.04	304	71	260	1349	2.5E-04	NA	32
P3D2Q3	0	20.96	0.72	7	40	0.05	165	49	118	1294	2.6E-04	7448	769
P3D2Q4	8	20.96	0.72	13	36	0.04	79	41	1725	267	4.7E-04	255	543
P4D1Q1	0	34.79	0.83	27	29	0.04	156	30	1977	999	2.6E-04	7842	807
P4D1Q2	1	34.79	0.83	77	41	0.04	265	27	6142	814	1.6E-04	8228	863
P4D1Q3	0	34.79	0.83	77	30	0.03	266	30	6511	902	1.8E-04	16586	932
P4D1Q4	0	34.79	0.83	20	27	0.05	237	21	5844	755	1.7E-04	18294	900
P4D2Q1	0	32.33	0.78	15	21	0.06	129	56	2377	460	2.5E-04	1352	607
P4D2Q2	0	32.33	0.78	13	32	0.05	158	31	1883	1237	1.2E-04	5829	940
P4D2Q3	10	32.33	0.78	15	32	0.05	98	45	1822	604	1.6E-04	2820	776
P4D2Q4	4	32.33	0.78	10	20	0.05	132	38	2001	655	9.7E-05	509	615
P4D3Q1	7	13.39	0.64	23	66	0.04	213	63	857	1224	3.4E-04	13866	1089
P4D3Q2	15	13.39	0.64	11	59	0.04	171	59	164	1550	2.4E-04	21595	457
P4D3Q3	29	13.39	0.64	33	66	0.05	221	69	837	1240	2.3E-04	19044	1069
P4D3Q4	28	13.39	0.64	39	55	0.05	199	71	834	1023	1.1E-04	15082	143

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

P4D4Q1	5	15.98	0.67	9	39	0.03	161	55	39	375	4.3E-04	5508	1008
P4D4Q2	21	15.98	0.67	23	97	0.06	304	78	NA	NA	NA	NA	NA
P4D4Q3	32	15.98	0.67	8	47	0.03	149	46	120	984	2.6E-04	17788	1089
P4D4Q4	26	15.98	0.67	34	50	0.05	153	30	1227	800	2.8E-07	5143	1800
P5D1Q1	0	27.36	0.79	9	27	0.04	184	26	5	481	2.5E-04	NA	1250
P5D1Q2	0	27.36	0.79	11	48	0.02	184	60	64	5	7.6E-05	NA	50
P5D1Q3	0	27.36	0.79	20	37	0.03	125	32	354	1304	3.6E-04	3209	916
P5D1Q4	0	27.36	0.79	11	48	0.02	184	61	64	5	7.6E-05	NA	50
P5D2Q1	0	31.41	0.80	15	32	0.04	182	27	879	1092	3.8E-04	10774	976
P5D2Q2	0	31.41	0.80	15	31	0.04	148	30	880	823	4.3E-04	2074	748
P5D2Q3	2	31.41	0.80	10	29	0.04	218	24	77	1113	3.1E-04	7185	976
P5D2Q4	1	31.41	0.80	12	48	0.02	184	60	NA	NA	NA	NA	NA
P5D3Q1	0	21.01	0.61	8	40	0.03	137	62	403	795	3.1E-04	1939	209
P5D3Q2	28	21.01	0.61	13	33	0.03	102	42	764	1001	5.7E-04	1598	1057
P5D3Q3	0	21.01	0.61	11	38	0.03	116	53	309	604	2.3E-04	2395	602
P5D3Q4	21	21.01	0.61	29	50	0.05	93	67	1055	1107	4.0E-04	171	279
P5D4Q1	46	35.25	0.82	0	45	0.03	NA	70	NA	NA	NA	NA	NA
P5D4Q2	62	35.25	0.82	8	40	0.03	167	52	117	1163	2.8E-04	9429	332
P5D4Q3	66	35.25	0.82	23	97	0.06	304	78	NA	NA	NA	NA	NA
P5D4Q4	55	35.25	0.82	18	79	0.05	264	63	95	567	2.5E-04	4674	934
P6D3Q1	42	13.82	0.43	3	26	0.03	85	38	631	297	2.1E-04	27973	765
P6D3Q2	5	13.82	0.43	2	36	0.03	155	44	318	859	1.9E-04	30868	739
P6D3Q3	36	13.82	0.43	25	41	0.05	85	53	680	361	1.3E-04	89578	427
P6D3Q4	13	13.82	0.43	14	37	0.04	75	40	938	356	2.4E-04	28036	865
P6D4Q1	54	13.67	0.41	36	59	0.04	79	42	707	782	2.1E-04	11339	701
P6D4Q2	57	13.67	0.41	6	25	0.03	188	41	1758	784	1.2E-04	29095	788
P6D4Q3	3	13.67	0.41	58	50	0.05	112	35	2294	278	1.8E-04	11569	789
P6D4Q4	31	13.67	0.41	32	36	0.04	105	38	22449	746	2.3E-04	13413	791

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

Annexe A4.10 : Data used in SEMs: invader's density, soil characteristics, and community weighted mean (CWM) and variance (CWV) in each quadrat for graminoids.

plot ID	invader density	soil nitrogen	soil humidity	Graminoids' CWM					Graminoids' CWV				
				LA	Height	LMA	LNA	Myco	LA	Height	LMA	LNA	Myco
P1D1Q1	0	12.92	0.28	26	67	0.06	196	28	525	6441	9.0E-05	1126223	1415
P1D1Q2	0	12.92	0.28	15	52	0.06	168	31	413	4981	1.2E-04	664515	866
P1D1Q3	1	12.92	0.28	14	51	0.06	382	26	506	5942	1.7E-04	946282	765
P1D1Q4	5	12.92	0.28	15	48	0.06	130	31	143	548	1.9E-04	6031	792
P1D2Q1	8	10.51	0.35	8	64	0.06	206	51	927	11584	1.6E-04	1632269	1692
P1D2Q2	0	10.51	0.35	12	62	0.06	128	43	327	683	1.0E-04	2381	990
P1D2Q3	4	10.51	0.35	14	65	0.06	135	39	266	1110	7.4E-05	7193	575
P1D2Q4	0	10.51	0.35	12	69	0.06	287	42	522	5500	4.7E-04	929946	1407
P1D3Q1	56	11.02	0.23	19	44	0.05	146	44	444	5530	1.7E-04	743648	898
P1D3Q2	33	11.02	0.23	19	43	0.05	109	39	232	422	1.5E-04	3218	620
P1D3Q3	15	11.02	0.23	28	66	0.06	194	25	644	8727	2.0E-04	1693886	546
P1D3Q4	47	11.02	0.23	25	69	0.06	188	29	457	7643	1.0E-04	1107382	916
P1D4Q1	62	10.64	0.23	29	74	0.06	191	17	560	6313	1.8E-03	951479	1377
P1D4Q2	25	10.64	0.23	14	45	0.05	95	32	152	499	8.7E-05	1327	1008
P1D4Q3	39	10.64	0.23	20	67	0.06	381	33	505	5518	1.4E-04	858167	1240
P1D4Q4	113	10.64	0.23	21	63	0.05	359	34	586	7632	1.4E-04	1135306	858
P2D1Q1	0	13.96	0.58	17	61	0.08	180	20	228	671	9.0E-04	10293	823
P2D1Q2	0	13.96	0.58	10	55	0.05	257	16	459	5364	6.3E-04	837095	676
P2D1Q3	6	13.96	0.58	21	67	0.09	215	14	188	647	8.8E-04	9568	419
P2D1Q4	2	13.96	0.58	6	41	0.05	64	16	216	551	1.3E-04	2130	1426
P2D2Q1	10	12.50	0.42	9	47	0.05	77	15	207	542	1.2E-04	2124	1834
P2D2Q2	3	12.50	0.42	14	49	0.05	113	25	160	579	6.7E-04	6520	497

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

P2D2Q3	0	12.50	0.42	16	55	0.06	107	12	160	543	6.9E-04	8551	882
P2D2Q4	0	12.50	0.42	13	49	0.06	146	32	424	3997	1.4E-03	557520	1031
P2D3Q1	40	15.07	0.52	12	49	0.06	244	30	663	8273	8.7E-04	1307760	306
P2D3Q2	10	15.07	0.52	22	78	0.09	366	27	554	6498	7.5E-04	945228	702
P2D3Q3	6	15.07	0.52	13	54	0.07	154	25	173	584	6.7E-04	7516	1511
P2D3Q4	26	15.07	0.52	26	73	0.07	220	11	579	7384	7.7E-04	1098501	502
P2D4Q1	41	15.74	0.51	17	67	0.05	411	33	586	6733	1.4E-04	974676	1356
P2D4Q2	68	15.74	0.51	17	60	0.06	401	20	647	7710	8.4E-04	1337865	1040
P2D4Q3	64	15.74	0.51	7	43	0.07	229	25	620	8260	9.0E-04	1088175	420
P2D4Q4	31	15.74	0.51	7	42	0.05	131	22	646	7714	1.6E-04	1132121	1417
P3D1Q1	0	16.62	0.61	16	62	0.08	269	20	665	8149	8.0E-04	1306336	162
P3D1Q2	0	16.62	0.61	23	83	0.09	539	16	556	7340	6.3E-04	1609913	162
P3D1Q3	0	16.62	0.61	29	78	0.08	217	8	96	41	1.3E-03	10131	NA
P3D1Q4	0	16.62	0.61	20	71	0.06	286	9	637	8232	6.7E-04	1303046	19
P3D2Q1	0	20.96	0.72	32	91	0.08	401	7	484	9935	7.4E-04	2040164	35
P3D2Q2	0	20.96	0.72	36	108	0.08	641	7	702	9650	8.6E-04	1587217	240
P3D2Q3	0	20.96	0.72	33	92	0.07	408	13	639	8054	6.1E-04	1300086	997
P3D2Q4	8	20.96	0.72	32	83	0.08	245	8	484	9935	7.4E-04	2040164	35
P4D1Q1	0	34.79	0.83	28	87	0.09	430	9	694	10594	1.2E-03	1608293	162
P4D1Q2	1	34.79	0.83	9	44	0.07	372	26	547	7437	7.1E-04	947942	607
P4D1Q3	0	34.79	0.83	24	99	0.07	928	7	734	9942	8.2E-04	1320279	927
P4D1Q4	0	34.79	0.83	15	64	0.07	451	38	527	6157	6.2E-04	950856	971
P4D2Q1	0	32.33	0.78	12	50	0.07	267	28	433	5016	4.9E-04	666248	729
P4D2Q2	0	32.33	0.78	8	38	0.07	202	29	159	748	6.6E-04	8363	420
P4D2Q3	10	32.33	0.78	18	80	0.07	561	15	620	8176	7.3E-04	1115923	758
P4D2Q4	4	32.33	0.78	22	86	0.08	658	21	636	7780	6.0E-04	1103274	1193
P4D3Q1	7	13.39	0.64	15	72	0.08	350	42	686	8703	7.4E-04	1328945	973
P4D3Q2	15	13.39	0.64	15	67	0.08	320	46	535	6626	6.2E-04	943795	671

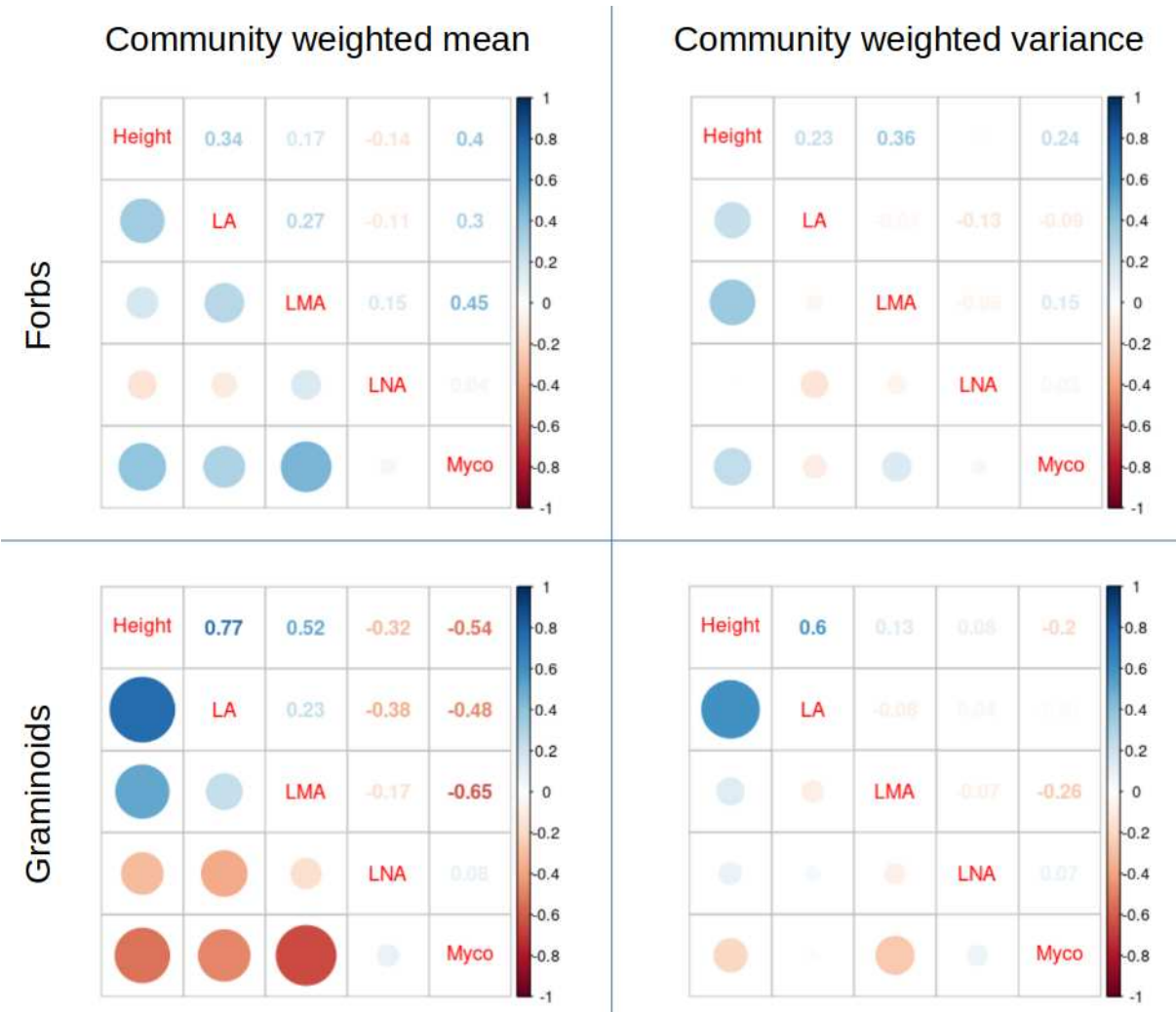
Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

P4D3Q3	29	13.39	0.64	15	75	0.08	381	38	591	7668	6.1E-04	1110747	857
P4D3Q4	28	13.39	0.64	17	69	0.09	236	41	200	333	9.3E-04	10806	556
P4D4Q1	5	15.98	0.67	14	54	0.08	170	47	233	872	8.1E-04	10896	862
P4D4Q2	21	15.98	0.67	10	53	0.06	131	48	203	716	7.4E-04	10390	817
P4D4Q3	32	15.98	0.67	22	73	0.07	223	29	639	8054	6.1E-04	1300086	997
P4D4Q4	26	15.98	0.67	12	64	0.07	186	42	589	6968	6.0E-04	1102822	835
P5D1Q1	0	27.36	0.79	23	74	0.08	353	29	613	7172	6.2E-04	1101087	1055
P5D1Q2	0	27.36	0.79	29	85	0.09	352	8	484	9935	7.4E-04	2040164	35
P5D1Q3	0	27.36	0.79	27	87	0.10	450	15	705	9381	8.8E-04	1605662	1462
P5D1Q4	0	27.36	0.79	28	82	0.07	321	8	648	8881	8.3E-04	1609913	29
P5D2Q1	0	31.41	0.80	12	51	0.08	178	57	231	808	8.3E-04	11583	1139
P5D2Q2	0	31.41	0.80	5	32	0.06	76	44	203	716	7.4E-04	10390	817
P5D2Q3	2	31.41	0.80	24	79	0.10	338	7	484	9935	7.4E-04	2040164	35
P5D2Q4	1	31.41	0.80	23	73	0.08	261	16	667	7981	8.1E-04	1317299	1040
P5D3Q1	0	21.01	0.61	22	77	0.12	438	32	710	11109	9.1E-03	2138834	1158
P5D3Q2	28	21.01	0.61	38	103	0.07	478	7	427	14098	2.5E-05	3231036	35
P5D3Q3	0	21.01	0.61	18	67	0.10	414	21	528	6473	6.1E-03	1107154	555
P5D3Q4	21	21.01	0.61	8	37	0.06	101	51	189	821	6.0E-04	10654	621
P5D4Q1	46	35.25	0.82	23	75	0.07	430	29	552	7017	6.1E-04	945367	744
P5D4Q2	62	35.25	0.82	28	83	0.08	369	17	713	10195	6.9E-04	1610549	1251
P5D4Q3	66	35.25	0.82	26	94	0.08	680	26	637	8055	8.4E-04	1102763	726
P5D4Q4	55	35.25	0.82	34	85	0.07	242	8	484	9935	7.4E-04	2040164	35
P6D3Q1	42	13.82	0.43	11	33	0.05	188	49	603	7130	2.6E-04	1273415	863
P6D3Q2	5	13.82	0.43	20	50	0.05	300	36	368	3704	1.5E-04	562233	850
P6D3Q3	36	13.82	0.43	7	30	0.05	158	55	575	6201	1.6E-04	965303	1009
P6D3Q4	13	13.82	0.43	7	29	0.05	111	48	213	419	9.2E-05	2622	570
P6D4Q1	54	13.67	0.41	4	29	0.05	226	40	610	8459	2.8E-04	1303176	842
P6D4Q2	57	13.67	0.41	3	25	0.04	145	50	198	91	1.1E-04	2905	984

Annexe A4 – Avoid, tolerate or escape? Native vegetation responses to invasion vary between functional groups

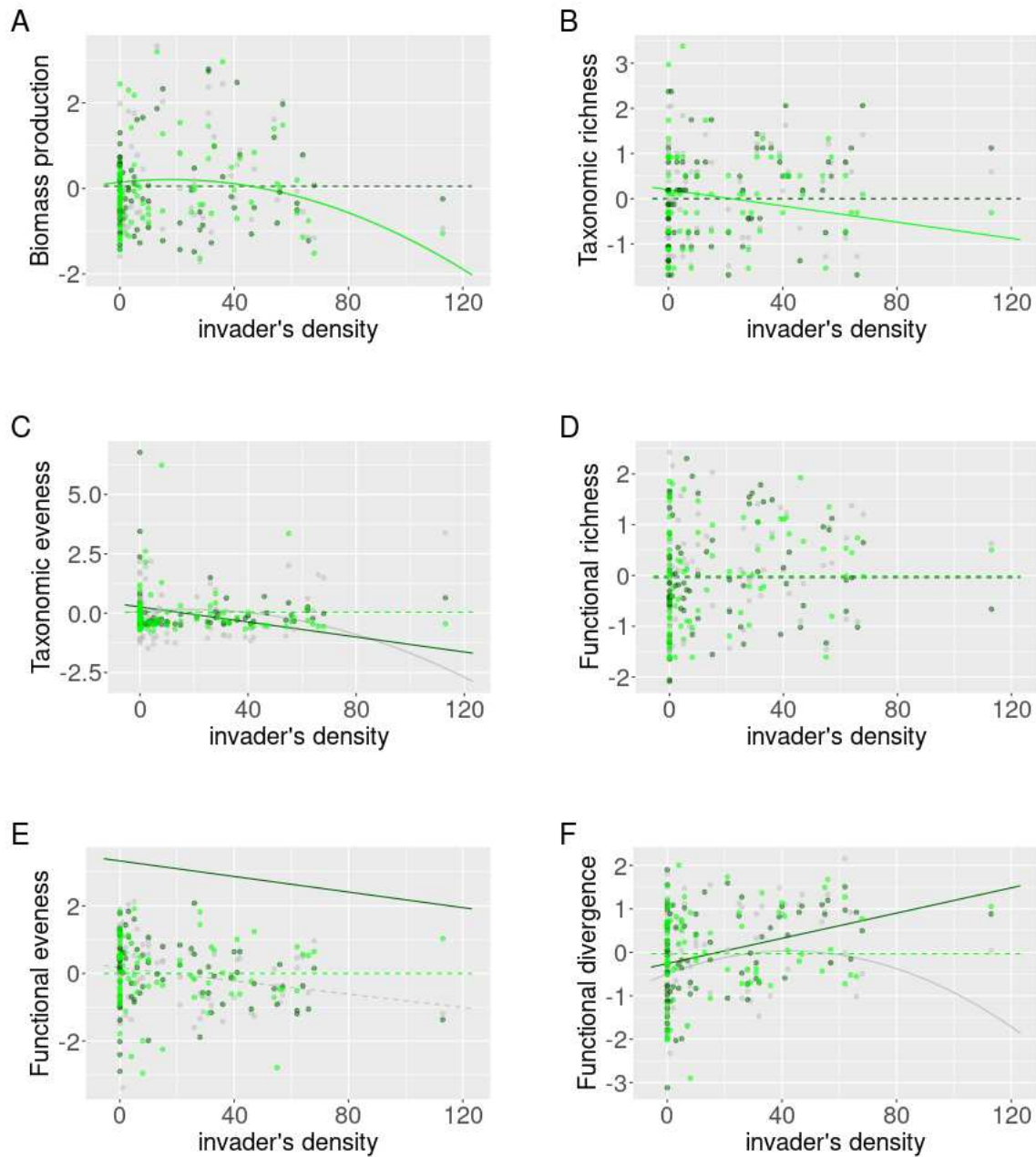
P6D4Q3	3	13.67	0.41	11	35	0.06	86	49	250	565	1.0E-04	3232	931
P6D4Q4	31	13.67	0.41	15	46	0.05	216	41	514	6066	1.6E-04	961035	887

Annexe A4.11 : Correlations between the different traits community weighted mean (CWM) and variance (CWV) in both forbs and graminoids guilds.



Annexe A4.12 : Response curves of the mixed effect models with a significant effect of *S. canadensis* (linear or quadratic effect) on the native vegetation

(A) productivity, (B) taxonomic richness, (C) taxonomic evenness, (D) functional richness, (E) functional Evenness and (F) functional divergence (whole community response in grey, forb guild in dark green and graminoid guild in light green).



Annexe A5 : Invasive *Solidago canadensis* mainly modifies pollinator's behavior and native plants reproductive success through its vegetative density

Annexe A5 – Invasive *Solidago canadensis* mainly modifies pollinator's behavior and native plants reproductive success through its vegetative density

Annexe A5.1 : List of the selected flowers

Espèce	Couleur	Symetrie	Famille	Surface totale (équivalent inflorescence de <i>S. canadensis</i>)
<i>Aegopodium podagraria</i>	blanc	yes	Apiaceae	172,00
<i>Cirsium palustre</i>	violet	yes	Asteraceae	31,74
<i>Convolvulus sepium</i>	blanc	yes	Convolvulaceae	39,00
<i>Erigeron annuus</i>	jaune	yes	Asteraceae	327,89
<i>Euphorbia platyphyllos</i>	verte	yes	Euphorbiaceae	248,50
<i>Filipendula ulmaria</i>	blanc	yes	Apiaceae	160,75
<i>Galium album</i>	blanc	yes	Rubiaceae	1578,34
<i>Galium mollugo</i>	blanc	yes	Ranunculaceae	107,26
<i>Hypericum tetrapterum</i>	jaune	yes	Hypericaceae	388,10
<i>Lathyrus pratensis</i>	jaune	no	Fabaceae	101,20
<i>Leucanthemum vulgare</i>	jaune	yes	Asteraceae	83,10
<i>Lysimachia vulgaris</i>	jaune	yes	Primulaceae	80,65
<i>Lythrum salicaria</i>	violet	no	Lythraceae	79,05
<i>Mentha longifolia</i>	violet	no	Lamiaceae	47,65
<i>Oenanthe lachenalii</i>	blanc	yes	Apiaceae	945,00
<i>Parnassia palustris</i>	blanc	yes	Celastraceae	5,15
<i>Potentilla erecta</i>	jaune	yes	Rosaceae	41,48
<i>Potentilla reptans</i>	jaune	yes	Rosaceae	6,42
<i>Prunella vulgaris</i>	violet	no	Lamiaceae	21,85
<i>Ranunculus acris</i>	jaune	yes	Ranunculaceae	38,18
<i>Selinum carvifolia</i>	blanc	yes	Apiaceae	921,00
<i>Symphytum officinale</i>	violet	no	Boraginaceae	19,00
<i>Trifolium pratense</i>	violet	no	Fabaceae	29,73

Annexe A5.2 : Indices calculation

$$RF_{f,t,v} = \frac{1}{N_{f,t,v}} * \sum_i \frac{N_{i,f,t,v} * P_{i,f,t,v}}{P_{i,t,v}}$$

$$P_{i,f,t,v} = \frac{N_{i,f} * Fl_{f,t,v}}{Fl_f}$$

$$P_{i,t,v} = \sum_p \frac{N_{i,f} * Fl_{t,v,f}}{Fl_f}$$

where:

$N_{[i,f,t,v]}$ = the number of interactions between insect i and plant f on the transect t * visit v

$P_{i,f,t,v}$ = the probability of insect i interacting with plant f on transect t * visit v (as predicted from the meta-network and transect t * visit v floral composition)

$P_{i,t,v}$ = the probability of insect i to visit any plant on the transect t * visit v (as predicted from the meta-network and transect t * visit v floral composition)

$Fl_{f,t,v}$ = plant f number of inflorescences on transect t * visit v

$$pref.obs_M = \frac{N_{i,M,t}}{N_{i,t}} - \frac{Fl_{M,t}}{Fl} t$$

$$pref.ins_M = \frac{1}{N} \sum_{i \in I} N_{(t,i)} * \left(\frac{N_{i,M}}{N_i} \right)$$

where:

$N_{t,i,f}$ = number of interactions observed on the transect * visit t (or in the metanetwork), of the insect specie i on the flower f (or morphotype M)

$S_{t,f}$ = surface of flower corresponding to the species f (or morphotype M) on the transect * visit t

I_t = set of all insect species present on the transect t

F_t = set of all plant species flowering on the transect t

Annexe A5.3 : Description of *a priori* and authorized links of the models

5.3.1 Plant point of view models

Response	Predictor	Hypothesis	Status
S. canadensis flowers abundance	S. canadensis density	The abundance of <i>S. canadensis</i> flowers is directly constrained by the number of <i>S. canadensis</i> shoots.	a priori link
S. canadensis flowers abundance	Date	The abundance of <i>S. canadensis</i> flowers vary in time with the blooming maximum occurring at the end of our fieldwork season.	a priori link
Other flowers abundance	S. canadensis density	<i>S. canadensis</i> directly impact other plant species abundance and investment in reproduction through competition	a priori link
Other flowers diversity	S. canadensis density	<i>S. canadensis</i> directly impact other plant species abundance and investment in reproduction through competition	a priori link
Focal plant flowers abundance	S. canadensis density	<i>S. canadensis</i> directly impact other plant species abundance and investment in reproduction through competition	a priori link
Other flowers abundance	Date	The abundance and composition of the floral community vary in time with the blooming maximum occurring at the end of the first session of our fieldwork season.	a priori link
Other flowers diversity	Date	The abundance and composition of the floral community vary in time with the blooming maximum occurring at the end of the first session of our fieldwork season.	a priori link
Focal plant flowers abundance	Date	The abundance and composition of the floral community vary in time with the blooming maximum occurring at the end of the first session of our fieldwork season.	a priori link
Temperature	Date	Meteorological condition vary in time during the season	a priori link
Wind	Date	Meteorological condition vary in time during the season	a priori link
Clouds	Date	Meteorological condition vary in time during the season	a priori link
Temperature	Hour	Meteorological conditions vary within a day	a priori link
Wind	Hour	Meteorological conditions vary within a day	a priori link

Annexe A5 – Invasive *Solidago canadensis* mainly modifies pollinator's behavior and native plants reproductive success through its vegetative density

Clouds	Hour	Meteorological conditions vary within a day	a priori link
Visitation rate	<i>S. canadensis</i> flowers abundance	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the floral context	a priori link
Received Fidelity	<i>S. canadensis</i> flowers abundance	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the floral context	a priori link
Visitation rate	Other flowers abundance	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the floral context	a priori link
Received Fidelity	Other flowers abundance	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the floral context	a priori link
Visitation rate	Other flowers diversity	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the floral context	a priori link
Received Fidelity	Other flowers diversity	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the floral context	a priori link
Visitation rate	Focal plant flowers abundance	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the floral context	a priori link
Received Fidelity	Focal plant flowers abundance	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the floral context	a priori link
Visitation rate	Temperature	Insect activity and behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the meteorological context	a priori link
Received Fidelity	Temperature	Insect activity and behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the meteorological context	a priori link
Visitation rate	Wind	Insect activity and behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the meteorological context	a priori link
Received Fidelity	Wind	Insect activity and behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the meteorological context	a priori link
Visitation rate	Clouds	Insect activity and behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the meteorological context	a priori link
Received Fidelity	Clouds	Insect activity and behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the meteorological context	a priori link
Visitation rate	<i>S. canadensis</i>	Insect behavior (and thus their preference for	authorized link

Annexe A5 – Invasive *Solidago canadensis* mainly modifies pollinator’s behavior and native plants reproductive success through its vegetative density

	density	the focal specie) may vary due to the high density of <i>S. canadensis</i> leaves	
Received Fidelity	<i>S. canadensis</i> density	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) may vary due to the high density of <i>S. canadensis</i> leaves	authorized link
Visitation rate	Date	Insect behavior may vary depending on their needs across the season (e.g. preparing for winter at the end of the seson)	authorized link
Received Fidelity	Date	Insect behavior may vary depending on their needs across the season (e.g. preparing for winter at the end of the seson)	authorized link
Visitation rate	Hour	Insect behavior may vary depending on the hour (e.g. foraging for itself at the beginning of the day vs for larva after that)	authorized link
Received Fidelity	Hour	Insect behavior may vary depending on the hour (e.g. foraging for itself at the beginning of the day vs for larva after that)	authorized link
Received Fidelity	Visitation rate	Flowers that are more visited may mechanicly received more fidelity	authorized link
Other flowers diversity	Other flowers abundance		authorized correlation
Focal plant flowers abundance	Other flowers abundance		authorized correlation
Focal plant flowers abundance	Other flowers diversity		authorized correlation
Wind	Temperature		authorized correlation
Clouds	Temperature		authorized correlation
Clouds	Wind		authorized correlation

5.3.2 Insect point of view models

Response	Predictor	Hypothesis	Status
S. canadensis flowers abundance	S. canadensis density	The abundance of <i>S. canadensis</i> flowers is directly constrained by the number of <i>S. canadensis</i> shoots.	a priori link
S. canadensis flowers abundance	Date	The abundance of <i>S. canadensis</i> flowers vary in time with the blooming maximum occurring at the end of our fieldwork season.	a priori link
Other flowers abundance	S. canadensis density	<i>S. canadensis</i> directly impact other plant species abundance and investment in reproduction through competition	a priori link
Other flowers diversity	S. canadensis density	<i>S. canadensis</i> directly impact other plant species abundance and investment in reproduction through competition	a priori link
Focal plant flowers abundance	S. canadensis density	<i>S. canadensis</i> directly impact other plant species abundance and investment in reproduction through competition	a priori link
Other flowers abundance	Date	The abundance and composition of the floral community vary in time with the blooming maximum occurring at the end of the first session of our fieldwork season.	a priori link
Other flowers diversity	Date	The abundance and composition of the floral community vary in time with the blooming maximum occurring at the end of the first session of our fieldwork season.	a priori link
Focal plant flowers abundance	Date	The abundance and composition of the floral community vary in time with the blooming maximum occurring at the end of the first session of our fieldwork season.	a priori link
Temperature	Date	Meteorological condition vary in time during the season	a priori link
Wind	Date	Meteorological condition vary in time during the season	a priori link
Clouds	Date	Meteorological condition vary in time during the season	a priori link
Temperature	Hour	Meteorological conditions vary within a day	a priori link
Wind	Hour	Meteorological conditions vary within a day	a priori link
Clouds	Hour	Meteorological conditions vary within a day	a priori link

Annexe A5 – Invasive *Solidago canadensis* mainly modifies pollinator's behavior and native plants reproductive success through its vegetative density

Visitation rate	<i>S. canadensis</i> flowers abundance	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the floral context	a priori link
Received Fidelity	<i>S. canadensis</i> flowers abundance	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the floral context	a priori link
Visitation rate	Other flowers abundance	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the floral context	a priori link
Received Fidelity	Other flowers abundance	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the floral context	a priori link
Visitation rate	Other flowers diversity	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the floral context	a priori link
Received Fidelity	Other flowers diversity	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the floral context	a priori link
Visitation rate	Focal plant flowers abundance	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the floral context	a priori link
Received Fidelity	Focal plant flowers abundance	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the floral context	a priori link
Visitation rate	Temperature	Insect activity and behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the meteorological context	a priori link
Received Fidelity	Temperature	Insect activity and behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the meteorological context	a priori link
Visitation rate	Wind	Insect activity and behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the meteorological context	a priori link
Received Fidelity	Wind	Insect activity and behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the meteorological context	a priori link
Visitation rate	Clouds	Insect activity and behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the meteorological context	a priori link
Received Fidelity	Clouds	Insect activity and behavior (and thus their preference for the focal specie) depend on the meteorological context	a priori link
Visitation rate	<i>S. canadensis</i> density	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) may vary due to the high density of <i>S. canadensis</i> leaves	authorized link

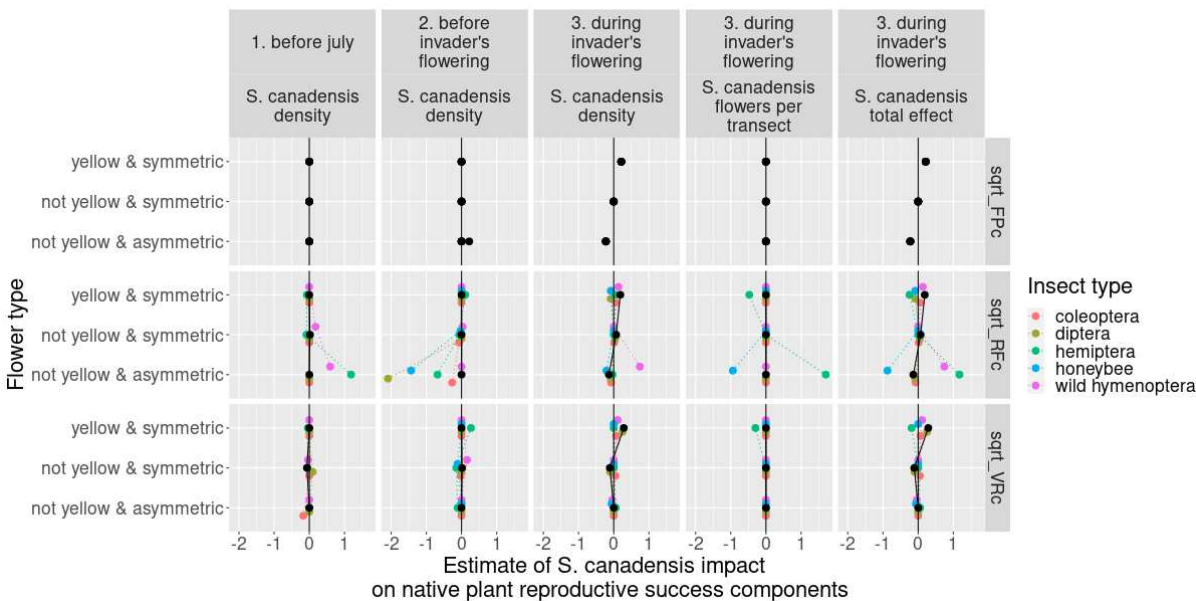
Annexe A5 – Invasive *Solidago canadensis* mainly modifies pollinator's behavior and native plants reproductive success through its vegetative density

Received Fidelity	<i>S. canadensis</i> density	Insect behavior (and thus their preference for the focal specie) may vary due to the high density of <i>S. canadensis</i> leaves	authorized link
Visitation rate	Date	Insect behavior may vary depending on their needs across the season (e.g. preparing for winter at the end of the seson)	authorized link
Received Fidelity	Date	Insect behavior may vary depending on their needs across the season (e.g. preparing for winter at the end of the seson)	authorized link
Visitation rate	Hour	Insect behavior may vary depending on the hour (e.g. foraging for itself at the beginning of the day vs for larva after that)	authorized link
Received Fidelity	Hour	Insect behavior may vary depending on the hour (e.g. foraging for itself at the beginning of the day vs for larva after that)	authorized link
Received Fidelity	Visitation rate	Flowers that are more visited may mechanicly received more fidelity	authorized link

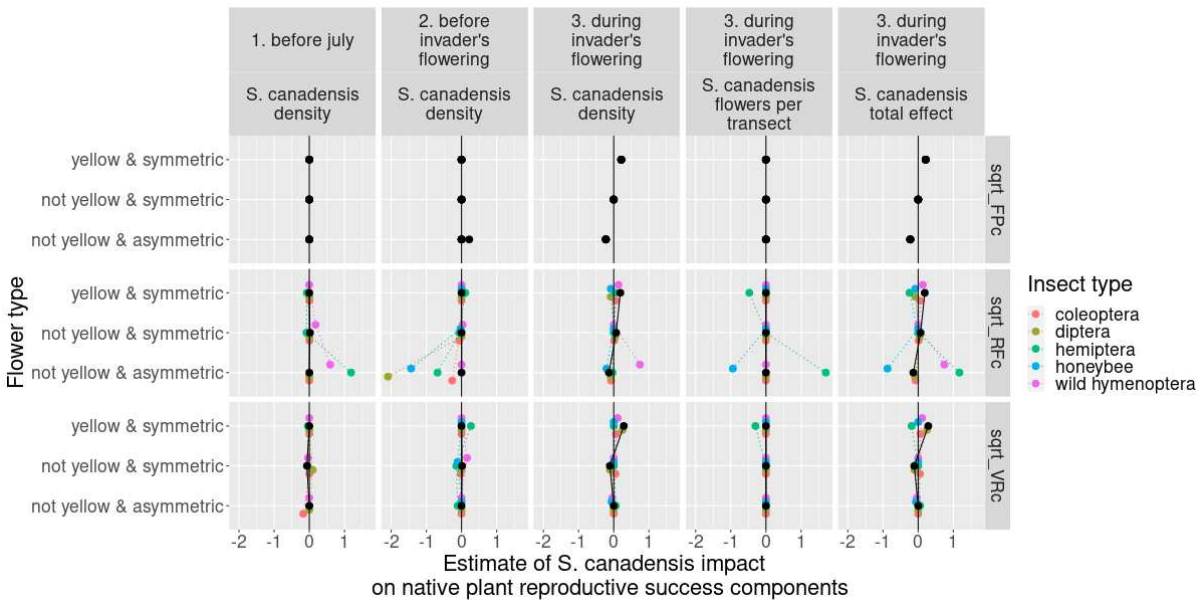
Annexe A5 – Invasive *Solidago canadensis* mainly modifies pollinator's behavior and native plants reproductive success through its vegetative density

Annexe A5.4 : Results for the different insect groups

5.4.1 Plant point of view models



5.4.2 Insect point of view models



Annexe A5 – Invasive *Solidago canadensis* mainly modifies pollinator's behavior and native plants reproductive success through its vegetative density

Annexe A5.5 : Selected species flower abundance along the sampling season

