

Les plantes exotiques envahissantes et leurs impacts

Pierre MEERTS⁽¹⁾, Nicolas DASSONVILLE⁽¹⁾, Sonia VANDERHOEVEN⁽¹⁾,
Lydie CHAPUIS-LARDY⁽¹⁾, Lydie-Stella KOUTIKA⁽¹⁾ & Anne-Laure
JACQUEMART⁽²⁾

⁽¹⁾ Laboratoire de Génétique et Écologie végétales
Université Libre de Bruxelles
Chaussée de Wavre, 1850
1160 BRUXELLES

⁽²⁾ Unité d'Écologie et de Biogéographie
Université catholique de Louvain
Place Croix du Sud, 5
1348 LOUVAIN-LA-NEUVE

pmeerts@ulb.ac.be
jacquemart@ecol.ucl.ac.be

Les organismes exotiques envahissants

Les organismes exotiques envahissants représentent la seconde cause d'érosion de la biodiversité à l'échelle mondiale, après la destruction des habitats naturels (Simberloff, 2003). Au cours des dix dernières années, la biologie des invasions a émergé comme une discipline à part entière, au carrefour de l'écologie, la biogéographie et la biologie évolutive.

Si elles ont incontestablement moins de succès dans les médias que les invasions par des animaux exotiques, les invasions botaniques représentent pourtant un enjeu économique considérable. Ainsi, en Amérique du Nord, le fardeau économique de l'invasion par la Salicaire (*Lythrum salicaria*) est évalué à 45 millions de dollars par an ! (Pimentel *et al.*, 2000).

Le présent article n'a pas pour ambition de constituer une revue de tous les aspects de la problématique des plantes envahissantes. Il met simplement en lumière un certain nombre de directions qu'a prise récemment la recherche en biologie des invasions, en particulier :

- quels caractères prédisposent une espèce à devenir envahissante ?
- quels caractères rendent un écosystème vulnérable aux invasions ?
- pourquoi les espèces ayant la capacité de devenir envahissantes ne le deviennent-elles effectivement qu'en dehors de leur aire d'indigénat ?

- quels sont les impacts des invasions sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes ?

Les exemples concerneront les écosystèmes terrestres et seront pris de préférence parmi les plantes exotiques envahissantes en Europe, ou parmi les plantes de la flore européenne qui sont devenues envahissantes sur d'autres continents. Enfin, nous présenterons brièvement les premiers résultats originaux concernant l'impact des plantes exotiques envahissantes sur les écosystèmes de nos régions.

Un peu de terminologie

Le concept même de plante envahissante est un sujet de controverse. Le présent article suivra en cette matière la très récente mise au point de Pysek *et al.* (2004). Celle-ci admet comme étant envahissante (anglais : invasive) une espèce *non indigène* (anglais : alien), naturalisée, montrant une dynamique d'extension rapide dans son territoire d'introduction. On notera que cette définition exclut explicitement les espèces *indigènes* dont l'aire de distribution est en expansion. Nous verrons plus loin qu'il existe de bonnes raisons de penser qu'une invasion par une espèce exotique et l'expansion d'aire d'une espèce indigène ne mettent pas en œuvre les mêmes processus écologiques. Parmi les espèces envahissantes, celles qui ont un impact significatif sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes sont appelées par Pysek *et al.* (2004) « transformatrices » (anglais : transformers).

Le processus d'invasion

Un consensus s'est dégagé au cours des dernières années pour reconnaître qu'une invasion nécessite la rencontre d'une espèce prédisposée et d'un écosystème vulnérable.

L'aptitude d'une espèce à devenir envahissante (anglais : invasiveness)

Toutes les espèces n'ont pas la même capacité de devenir envahissantes. Un effort de recherche important a été consacré à l'identification des attributs prédisposant une espèce à devenir envahissante. La question n'a pas qu'un intérêt académique. D'un point de vue appliqué, l'identification de caractères-clés pourrait orienter des mesures de prévention des invasions vers la surveillance d'espèces « à risque ».

La tâche est complexe, comme on peut s'en convaincre en considérant la diversité des types biologiques et des modes de dispersion de quelques espèces parmi les plus envahissantes en Belgique : géophyte rhizomateux (Renouée du Japon (*Fallopia japonica*)), phanérophyte zoochore (Cerisier tardif (*Prunus serotina*)), hémicryptophyte anémochore (Séneçon sud-africain (*Senecio inaequidens*)), thérophyte ballochore (Balsamine géante (*Impatiens glandulifera*)), etc. Le naturaliste européen sera sans doute surpris d'apprendre qu'une des plantes les plus envahissantes dans les semi-déserts californiens est une petite graminée annuelle, le Brome des toits (*Bromus tectorum*), et que la modeste Épervière piloselle (*Hieracium pilosella*) est devenue une des principales espèces envahissantes des herbages de Nouvelle-Zélande.

La flore indigène et la flore introduite dans une région donnée présentent souvent des compositions taxonomiques très différentes (Cadotte & Lovett-Doust, 2001). Il en découle

que la comparaison directe des caractères d'espèces envahissantes et non envahissantes pose d'épineux problèmes d'échantillonnage et d'analyse statistique (biais phylogénétiques, etc.), sur lesquels nous ne nous attarderons pas ici.

Intuitivement, une capacité reproductive élevée semble un caractère important. Ceci a été confirmé pour le genre *Pinus*. Les espèces de pin qui sont devenues envahissantes à l'un ou l'autre endroit de la surface de la terre, ont, en moyenne, des graines plus légères et un âge à la reproduction plus précoce que les pins qui ne sont devenus envahissants nulle part (Rejmanek & Richardson, 1996). La combinaison de ces deux caractères peut expliquer une démographie plus dynamique et une capacité de propagation plus rapide chez les espèces envahissantes. La reproduction végétative (absente chez les pins) joue un rôle tout aussi important chez d'autres espèces envahissantes.

Un autre caractère, de nature écophysiological, explique une large part de la variation du comportement envahissant au sein du genre *Pinus*. Il s'agit de la surface foliaire spécifique (specific leaf area = SLA : surface foliaire par unité de masse foliaire). Ce caractère est reconnu comme un des attributs fonctionnels les plus importants des plantes (Lambers *et al.*, 1988). La surface foliaire spécifique est corrélée positivement à la teneur en eau des tissus foliaires. Avec une masse foliaire donnée, les plantes riches en eau développent une surface foliaire plus grande que les plantes pauvres en eau. En d'autres termes, le coût de fabrication des feuilles, par unité de surface, est plus faible chez les plantes à surface foliaire spécifique élevée. En assurant une plus grande interception de lumière par unité de masse foliaire, une surface foliaire spécifique élevée aboutit à une vitesse de croissance plus élevée. Ce caractère est donc avantageux dans les sites très productifs (sols fertiles). Une surface foliaire spécifique élevée est un caractère partagé par la plupart des plantes envahissantes (Rejmanek & Richardson, 1996 ; Baruch & Goldstein, 1999 ; Grottkopp *et al.*, 2002).

Une surface foliaire spécifique élevée est surtout avantageuse quand les ressources sont abondantes. D'une manière générale, la supériorité compétitive des espèces exotiques envahissantes par rapport à la flore indigène ne se manifeste pas dans toutes les conditions d'habitat; autrement dit, il n'existe pas d'envahisseur universel (Daehler, 2003). Les caractères des espèces ne suffisent donc pas à prévoir le risque d'une invasion.

Enfin, des facteurs génétiques jouent certainement un rôle important. Ainsi, en Europe occidentale, la polyploïdie est beaucoup plus largement représentée parmi les taxons exotiques les plus agressifs que dans la flore indigène (Verlaque *et al.*, 2002).

La vulnérabilité d'un écosystème aux invasions (anglais : invasibility)

Tous les écosystèmes ne montrent pas la même sensibilité aux invasions. Deux facteurs exercent une influence déterminante : les perturbations et l'abondance des ressources.

Les perturbations sont reconnues depuis longtemps comme un facteur très important déterminant la structure des communautés végétales. Elles créent des ouvertures (anglais : gaps) dans lesquelles la probabilité d'installation d'une nouvelle espèce est généralement plus élevée que dans la végétation établie non perturbée.

La disponibilité des ressources, tout particulièrement les éléments minéraux, influence fortement l'issue des processus compétitifs. En altérant la hiérarchie des aptitudes

compétitives des espèces au sein d'une communauté, l'eutrophisation peut favoriser l'établissement d'une espèce à fort potentiel de production (Alpert *et al.*, 2000).

La théorie des ressources fluctuantes (Burke & Grime, 1996) unifie les effets des perturbations et des ressources. Elle stipule qu'un écosystème est particulièrement vulnérable aux invasions dès le moment où des ressources restent inutilisées. Ceci peut se produire en raison soit d'une diminution de la consommation des ressources (destruction d'une partie de la végétation par une perturbation), soit d'un apport exogène de nutriments (eutrophisation). En Australie, Lake & Leishmann (2004) ont montré que l'eutrophisation était un facteur plus important que les perturbations physiques du substrat dans le déclenchement des invasions.

La structure de la communauté végétale résidente paraît également jouer un rôle essentiel dans sa sensibilité aux invasions. Prieur-Richard *et al.* (2002a et b) ont étudié les facteurs qui influencent l'installation des espèces sud-américaines du genre *Conyza* (Composées) dans les friches du bassin méditerranéen. Elle dépend principalement de la proportion de légumineuses et de composées dans la communauté résidente. Une proportion élevée de légumineuses augmente la disponibilité des nitrates et facilite ainsi l'installation de l'envahisseur. Lorsque la communauté est dominée par des graminées et que les Composées y sont rares, les *Conyza* sont plus exposés aux attaques des herbivores spécialistes.

Milbau *et al.* (2003) ont comparé la résistance aux invasions de monocultures de huit espèces de graminées. Ils trouvent que les monocultures les plus sensibles aux invasions sont celles qui laissent pénétrer une plus grande proportion de la lumière incidente jusqu'au niveau du sol.

À une autre échelle d'observation, la structure des paysages exerce également une influence déterminante sur la vitesse d'expansion des plantes envahissantes. À l'échelle régionale, la densité du réseau routier favorise nettement les invasions (Gelbard & Belnap 2003 ; Dark, 2004).

Pourquoi les espèces envahissantes ne le deviennent-elles qu'en dehors de leur aire d'indigénat ?

En admettant que certaines plantes possèdent des caractères biologiques qui les prédisposent à devenir envahissantes, comment expliquer qu'elles ne soient pas envahissantes dans leur aire d'indigénat ? À cet égard, le naturaliste européen sera sans doute surpris d'apprendre que beaucoup d'espèces banales de la flore européenne sont devenues envahissantes dans certaines régions du monde où elles ont été introduites. Ainsi, la Salicaire (*Lythrum salicaria*) progresse aux États-Unis d'environ 3.000 ha par an (Pimentel *et al.*, 2000) !

Cette constatation doit nous rappeler que l'abondance d'un organisme et l'étendue de son aire de distribution ne sont pas, ou peu, déterminées par sa capacité reproductive intrinsèque. Ce sont les interactions biotiques avec les autres composantes des écosystèmes qui déterminent en grande partie le succès écologique d'une espèce.

Herbivores et pathogènes

L'hypothèse ERH (anglais : enemy release hypothesis) stipule qu'une plante est moins sujette à l'attaque par des ennemis naturels en dehors de son aire d'indigénat qu'au sein de celle-ci

(Keane & Crawley, 2002). Cette hypothèse se fonde sur l'idée, intuitivement séduisante, selon laquelle une longue histoire évolutive a permis à des herbivores et des agents pathogènes de s'adapter aux plantes dans leur région d'indigénat (coévolution). En dehors de son aire d'indigénat, une plante ne rencontre plus d'herbivores et d'agents pathogènes aussi bien adaptés que dans sa région d'origine. Elle peut alors connaître une expansion importante.

Cette hypothèse n'a pas été souvent testée. Elle a été vérifiée dans le cas du Compagnon blanc (*Silene latifolia*). En Europe, dans son aire d'indigénat, les étamines de cette plante sont souvent stérilisées par un champignon parasite du genre *Ustilago*. Aux États-Unis, où la plante est envahissante, ce champignon parasite est très rare (Wolfe, 2002). Des études très récentes fondées sur un beaucoup plus grand nombre d'espèces ont donné des résultats contradictoires. Ainsi, Agrawal & Kotanen (2003) n'ont pas trouvé que les plantes de la flore européenne introduites en Amérique du Nord y étaient moins consommées par les herbivores qu'en Europe. Par contre, les plantes de la flore européenne naturalisées aux USA y sont beaucoup moins infectées par des virus et des champignons pathogènes (Mitchell & Power, 2003).

En Australie, les espèces exotiques introduites souffrent d'une pression d'herbivorie plus faible par rapport à la flore indigène australienne, ce qui est apparemment en accord avec l'hypothèse ERH (Lake & Leishmann, 2004). Toutefois, il n'y a pas de différence de pression d'herbivorie entre les espèces exotiques envahissantes et non envahissantes, ce qui indique que le relâchement de l'herbivorie ne peut, seul, expliquer les invasions (Lake & Leishmann, 2004). En Europe, dans le cas des Crucifères, famille possédant des métabolites secondaires défensifs très spécifiques (glucosinolates), Frenzel & Brandl (2003) n'ont trouvé aucune différence entre la pression d'herbivorie s'exerçant sur les espèces de la flore indigène européenne et sur les espèces exotiques introduites.

L'importance des agents pathogènes du sol a été mise en lumière de façon spectaculaire dans le cas de la Centaurée tachetée (*Centaurea maculosa*), une des espèces européennes les plus nuisibles en Amérique du Nord. Dans son aire d'indigénat, l'abondance de cette plante est fortement limitée par les agents pathogènes du sol. En Amérique du Nord, les sols n'hébergent pas d'agents pathogènes spécifiques susceptibles de freiner le développement et l'extension de la plante (Callaway *et al.*, 2004). De même, en Californie, l'Oyat (*Ammophila arenaria*) se comporte comme une espèce envahissante. Ses racines n'y hébergent pratiquement aucun nématode pathogène, contrairement à ce qu'on observe en Europe (Beckstead & Parker, 2003).

Un corollaire de l'hypothèse ERH est l'hypothèse EICA (anglais : evolution of increased competitive ability) selon laquelle, une fois libérées de leurs ennemis naturels dans leur région d'introduction, les plantes peuvent allouer plus de ressources à la croissance et la reproduction. Cette hypothèse a été vérifiée dans le cas du Solidage glabre (*Solidago gigantea*), qui a une production de biomasse plus élevée en Europe que dans son aire d'indigénat en Amérique du Nord (Jakobs *et al.*, 2004). D'une façon surprenante, l'hypothèse n'a pas été vérifiée pour le Solidage du Canada (*Solidago canadensis*), une autre espèce nord-américaine également envahissante en Europe (van Kleunen & Schmid, 2003), démontrant, s'il le fallait encore, la difficulté de tirer des conclusions générales.

Allélopathie

L'hypothèse selon laquelle les plantes libèrent dans leur environnement des composés chimiques qui exercent un effet négatif sur leurs compétiteurs est ancienne, mais très controversée (Hierro & Callaway, 2003). Des travaux récents sur la Centaurée tachetée (*Centaurea maculosa*) l'ont mise à nouveau en exergue. Cette plante libère dans le sol des métabolites secondaires phénoliques (catéchines). En Europe, les espèces cohabitant avec cette Centaurée sont peu affectées par la présence de ces métabolites dans le sol. Au contraire, en Amérique du Nord, ces métabolites exercent un effet inhibiteur très fort sur la croissance racinaire de la flore des pâturages (Bais *et al.*, 2003). Tout se passe donc comme si les plantes qui ont évolué ensemble depuis longtemps, s'étaient adaptées à leurs composés allélopathiques mutuels. Si ce résultat s'avérait généralisable, il représenterait une avancée fondamentale dans notre compréhension des invasions par des plantes exotiques.

Les impacts des invasions et leurs mécanismes

Généralités

À l'échelle planétaire, les espèces envahissantes qui ont l'impact le plus important sont probablement celles qui augmentent l'inflammabilité des écosystèmes (Levine *et al.*, 2003). C'est le cas d'un certain nombre de graminées envahissantes en Californie et à Hawaii (Williams & Baruch, 2000).

L'existence d'impacts plus subtils sur les écosystèmes, à travers des modifications des propriétés du sol, n'a été reconnue que plus récemment. On sait que les plantes sont susceptibles d'influencer profondément le fonctionnement des écosystèmes, tout particulièrement les cycles biogéochimiques (Chapin *et al.*, 1997). Les modifications de composition floristique d'une communauté végétale, consécutives à l'invasion d'une espèce exotique, pourraient donc altérer indirectement le fonctionnement de tout l'écosystème. L'impact des espèces envahissantes fixatrices d'azote atmosphérique en est un bon exemple (Vitousek & Walker, 1989).

D'une façon moins triviale, la quantité de débris organiques produits chaque année par une plante, et surtout leur qualité (teneur en éléments minéraux, en métabolites secondaires récalcitrants, etc.) jouent un rôle essentiel dans le fonctionnement de l'humus et le recyclage des éléments minéraux. L'arbrisseau *Berberis thunbergii*, qui envahit les sous-bois des forêts caducifoliées d'Amérique du Nord, dépose une litière facile à décomposer, accélérant ainsi le recyclage de l'humus et augmentant la disponibilité des nitrates par rapport aux forêts non envahies (Ehrenfeld *et al.*, 2001). *Bromus tectorum*, au contraire, dépose des litières à rapport carbone/azote élevé, déterminant un ralentissement du recyclage des éléments biogènes (Evans *et al.*, 2001).

Les impacts peuvent être complexes et difficiles à prévoir (Ehrenfeld, 2003). Ainsi, une productivité primaire plus élevée de la plante envahissante n'implique pas nécessairement une élévation de la quantité de litière au sol et du stock de matière organique des horizons humifères, si les processus microbiologiques de recyclage de cette matière organique sont stimulés dans les mêmes proportions. L'impact des plantes envahissantes sur les communautés vivantes du sol, en particulier les communautés microbiennes, reste trop peu étudié (Kourtev *et al.*, 2003).

Les travaux qui montrent un impact significatif des plantes envahissantes sur les propriétés du sol font souvent l'hypothèse que cet impact renforce le pouvoir compétitif de ces plantes. L'existence d'un tel « feed-back positif » n'a pas encore été testée avec rigueur.

En Belgique

Les impacts des plantes envahissantes ont été beaucoup moins étudiés en Europe que dans d'autres régions du monde. Dans le cadre d'un programme de recherche en réseau financé par la Politique scientifique fédérale (« INPLANBEL : Invasive Plants in Belgium : patterns, processes and monitoring »), le laboratoire de Génétique et Écologie végétales de l'U.L.B. étudie l'impact sur le sol et les cycles biogéochimiques de huit espèces envahissantes (*Fallopia japonica*, *Prunus serotina*, *Heracleum mantegazzianum*, *Solidago gigantea*, *Rosa rugosa*, *Impatiens glandulifera*, *I. parviflora*, *Polemonium caeruleum*). Le plan d'échantillonnage comprend quatre ou cinq sites pour chaque espèce. Dans chaque site, on compare les propriétés chimiques des horizons superficiels dans des placeaux situés sous la canopée des plantes envahissantes et dans des placeaux témoins situés sous la canopée de la communauté résidente non envahie. La Figure ci-dessous donne les premiers résultats de ce travail.

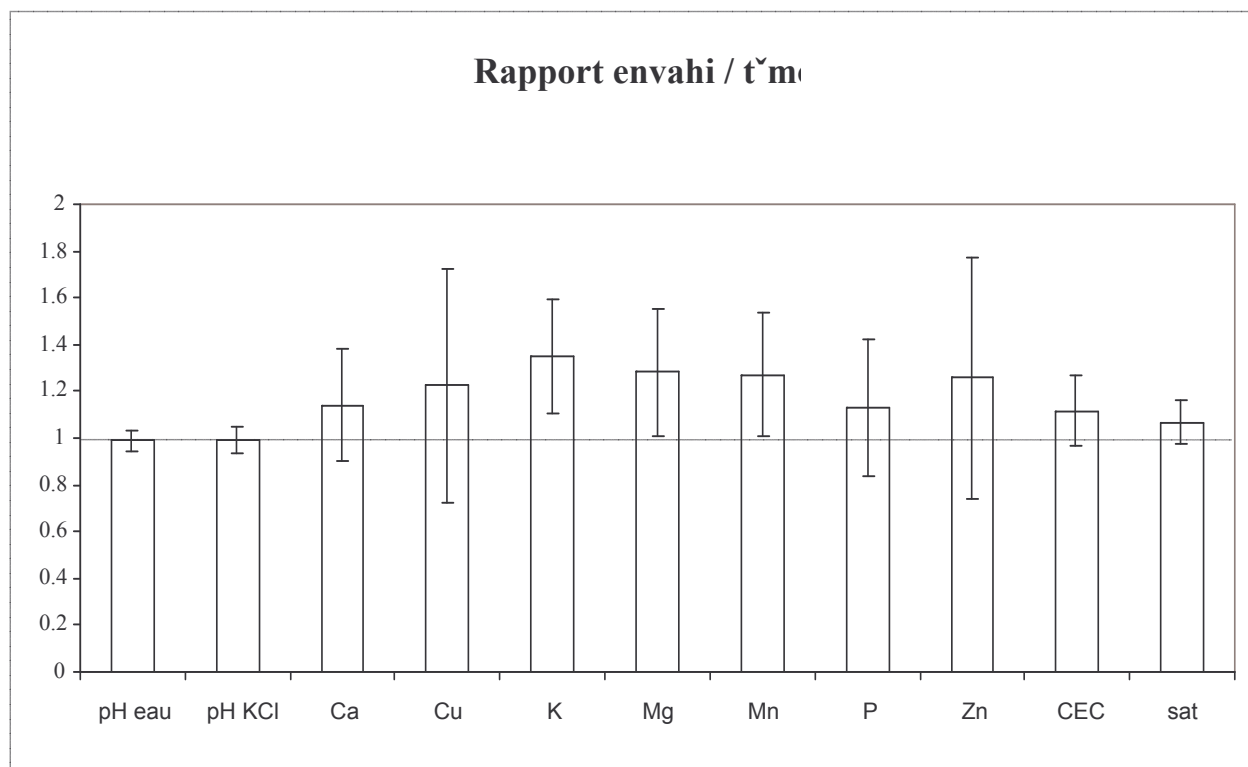


Figure 1. Comparaison des propriétés chimiques du sol entre des placeaux envahis par des plantes exotiques et des placeaux-témoins adjacents (extraction à l'acétate d'ammonium, pH 4,65). Pour chaque paramètre mesuré, les résultats sont exprimés comme le quotient des valeurs observées dans les placeaux envahis et les placeaux témoins. La valeur 1 indique donc des propriétés du sol identiques dans les deux types de placeaux. La Figure est basée sur 8 sites différents, correspondant à des invasions par 5 espèces différentes (*Fallopia japonica*, *Solidago gigantea*, *Rosa rugosa*, *Heracleum mantegazzianum* et *Prunus serotina*). L'impact est significatif dans le cas de K, Mg et Mn

Quoique préliminaires, ces résultats montrent qu'en moyenne la disponibilité des éléments biogènes dans les horizons superficiels du sol est plus élevée dans les placeaux envahis. En particulier, la disponibilité de K, Mg, et Mn est 20 à 40% plus élevée que dans les placeaux témoins. Cette augmentation pourrait s'expliquer par un flux plus intense d'éléments minéraux, consécutif soit à une productivité primaire plus élevée soit à une teneur plus grande en nutriments des débris organiques restitués, ou les deux. Les mécanismes de ces impacts devront être appréhendés par une analyse plus fine de toutes les étapes des cycles biogéochimiques (prélèvement par les plantes, restitutions, recyclage de la matière organique,...). Le jeu de données complet permettra de tester si les différentes espèces étudiées ont des effets distincts sur le sol et si les impacts varient selon les conditions édaphiques initiales.

D'un point de vue appliqué, on conçoit que l'existence de tels impacts des plantes envahissantes sur les propriétés du sol puisse entraîner des effets de rémanence longtemps après l'éradication de ces espèces.

Autres impacts

Les impacts des plantes envahissantes sur d'autres compartiments des écosystèmes ont été peu étudiés. Chittka & Schurkens (2001) ont montré que l'invasion par la Balsamine géante (*Impatiens glandulifera*) perturbait le comportement de l'entomofaune pollinisatrice : cette espèce monopolise littéralement les pollinisateurs, au détriment de la flore indigène.

Conclusions

Les invasions biologiques ont ouvert à l'écologie fonctionnelle et évolutive un champ d'investigation passionnant. La compréhension des invasions met en œuvre les concepts les plus modernes de l'écologie des communautés. D'une façon plus générale, les invasions mettent à l'épreuve notre capacité de comprendre les mécanismes qui régulent la biodiversité. Les progrès de la science qui en découleront représentent sans doute le seul aspect positif des invasions biologiques.

Pour le reste, les invasions par des plantes exotiques représentent une dimension très préoccupante du changement global. Elles révèlent incontestablement un état pathologique de la biosphère. Leur maîtrise nécessitera, comme dans le cas des maladies infectieuses, le confinement des « agents pathogènes » (les espèces à risque) et le renforcement des capacités de défense des écosystèmes par une gestion appropriée. Tel est le défi, immense, que nous devons relever.

Remerciements

Les auteurs remercient la Politique scientifique fédérale (contrat INPLANBEL EV/11/27C) et le Ministère de la Région de Bruxelles-Capitale (Action « Research in Brussels ») pour leur soutien financier. Wolf Gruber a apporté un aide précieuse à la réalisation des analyses de sols.

Références

- Agrawal A.A. & Kotanen P.M. 2003. Herbivores and the success of exotic plants : a phylogenetically controlled experiment. *Ecology Letters*, **6** : 712-715.
- Alpert P., Bone E. & Holapfel C. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **3** : 52-66.
- Bais H.P., Vepachedu R., Gilroy S., Callaway R.M. & Vivanco J.M. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion : from molecules to species interactions. *Science*, **30** : 1377-1380.
- Baruch, Z. & Goldstein G. 1999. Leaf construction cost, nutrient concentration and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii. *Oecologia*, **121** : 183-192.
- Beckstead J. & Parker I.M. 2003. Invasiveness of *Ammophila arenaria*: release from soil-borne pathogens ? *Ecology*, **84** : 2824-2831.
- Burke M.J.W. & Grime J.P. 1996. An experimental study of plants community invasibility. *Ecology*, **77** : 776-790.
- Cadotte M. W. & Lovett-Doust J. 2001. Ecological and taxonomic differences between native and introduced plants of south-western Ontario. *Ecoscience*, **8** : 230-238.
- Callaway R.M., Thelen G.C., Rodriguez A. & Holben W.E 2004. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature*, **427** : 731-732.
- Chapin F.S., Walker B.H., Hobbs R.J., Hooper D.U., Lawton J.H., Sala O.E. & Tilman D. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science*, **277** : 500-504.
- Chittka L. & Schurkens S. 2001. Successful invasion of a floral market-An exotic Asian plant has moved in on Europe's riverbanks by bribing pollinators. *Nature*, **411** : 653.
- Daehler C.C. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **34** : 183-211.
- Dark S.J. 2004. The biogeography of invasive alien plants in California : an application of GIS and spatial regression analysis. *Diversity and Distributions*, **10** : 1-9.
- Ehrenfeld J.G. 2003. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*, **6** : 503-523.
- Ehrenfeld J.G., Kourtev P. & Huang W. 2001. Changes in soil functions following invasions of exotic understory plants in deciduous forests. *Ecological Applications*, **11** : 1287-1300.
- Evans R.D., Rimer R., Sperry L. & Belnap J. 2001. Exotic plant invasions alters nitrogen dynamics in an arid grassland. *Ecological Applications*, **11** : 1301-1310.

- Frenzel M. & Brandl R. 2003. Diversity and abundance patterns of phytophagous insect communities on alien and native host plants in the Brassicaceae. *Ecography*, **26** : 723-730.
- Gelbard J.L. & Belnap J. 2003. Roads as conduits for exotic plant invasions in a semiarid landscape. *Conservation Biology*, **17** : 420-432.
- Grotkopp E., Rejmánek M. & Thomas Rost L. 2002. Toward a causal explanation of plant invasiveness: Seedling growth and life history strategies of 29 Pine (*Pinus*) species. *American Naturalist*, **159** : 396-419.
- Hierro J.L. & Callaway R.M. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil*, **256** : 29-39.
- Jakobs G., Weber E. & Edwards J. 2004. Introduced plants of the invasive *Solidago gigantea* (Asteraceae) are larger and grow denser than conspecifics in the native range. *Diversity and Distributions*, **10** : 11-19.
- Keane R. M. & Crawley M.J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*, **17** : 164-170.
- Kourtev P.S., Ehrenfeld J.G. & Haggblom M. 2003. Experimental analysis of the effect of exotic and native plant species on the structure and function of soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, **35** : 895-905.
- Lake J.C. & Leishman M.R. 2004. Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation*, **117** : 215-226
- Lambers H., Chapin F.S.III & Pons T. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer Verlag, Berlin.
- Levine J.M., Vila M., D'Antonio C.M., Dukes J.S., Grigulis K. & Lavelle S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society, London, B* **270** : 775-781.
- Milbau A., Nijs I., Van-Peer L., Reheul D. & De Cauwer B. 2003. Disentangling invasiveness and invasibility during invasion in synthesized grassland communities. *New Phytologist*, **159** : 657-667.
- Mitchell C.E. & Power A.G. 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, **421** : 625-626.
- Pimentel D., Lach L.L., Zuniga R. & Morrison D. 2000. Environmental and economic costs associated with non-indigenous species in the United States. *Bioscience*, **50** : 53-65.
- Prieur-Richard A.-H., Lavelle S., Dos Santos A. & Grigulis K. 2002. Mechanisms of resistance of Mediterranean annual communities to invasion by *Coniza bonariensis* : effects of native functional composition. *Oikos*, **99** : 339-347.

Prieur-Richard A.-H., Lavorel S., Linhart Y. & Dos Santos A. 2002. Plant diversity, herbivory and resistance of plant community to invasion in a Mediterranean annual communities. *Oecologia*, **130** : 96-104.

Pysek P., Richardson D.M., Rejmanek M., Webster G.L., Williamson M. & Kirschner J. 2004. Alien plants in checklists and floras : towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, **53** : 131-143.

Rejmanek M. & Richardson D.M., 1996. What attributes make some plant species more invasive. *Ecology*, **77** : 1655–1661.

Simberloff D. 2003. Confronting introduced species: a form of xenophobia ? *Biological Invasions*, **5** : 179-192.

van Kleunen M. & Schmid B. 2003. No evidence for an evolutionary increased competitive ability in an invasive plant. *Ecology*, **84** : 2816-2823.

Verlaque R., Aboucaya A. & Fridlender A. 2002. Invasive alien flora of France : Ecology, life-forms and polyploidy. *Botanica Helvetica*, **112** : 121-136.

Vitousek P.M. & Walker L.R. 1989. Biological invasion by *Myrica faya* in Hawaii : plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecological Monographs*, **59** : 247-265.

Williams D.G. & Baruch Z. 2000. African grass invasion in the Americas : ecosystem consequences and the role of ecophysiology. *Biological Invasions*, **2** : 123-140.

Wolfe L.M. 2002. Why alien invaders succeed : support for the escape-from-enemy hypothesis. *American Naturalist*, **160** : 705-711.



Comme toutes les espèces envahissantes, la Balsamine géante (*Impatiens glandulifera*), originaire de l'Himalaya, peut former des peuplements monospécifiques éliminant totalement la flore indigène (photographie prise à Kessel, le long de la Nèthe, par Sonia Vanderhoeven du Laboratoire de Génétique et d'Écologie végétales de l'ULB)