



Réponses de plantes aquatiques invasives au réchauffement climatique

Morgane Gillard

► To cite this version:

Morgane Gillard. Réponses de plantes aquatiques invasives au réchauffement climatique. Sciences agricoles. Université de Rennes, 2016. Français. NNT : 2016REN1B014 . tel-01493116

HAL Id: tel-01493116

<https://theses.hal.science/tel-01493116>

Submitted on 21 Mar 2017

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.

THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1

sous le sceau de l'Université Bretagne Loire

pour le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : Biologie

École doctorale Vie-Agro-Santé

présentée par

Morgane Gillard

Préparée à l'UMR 6553 ECOBIO
« Écosystèmes, Biodiversité, Évolution »
UFR Science de la Vie et de l'Environnement

**Réponses de plantes
aquatiques invasives
au réchauffement
climatique**

**Thèse soutenue à Rennes
le 1^{er} décembre 2016**

devant le jury composé de :

Sara PUIJALON

Chargée de recherche CNRS, Université de Lyon 1 /
rapporteur

Ludwig TRIEST

Professeur, Université Libre de Bruxelles /
rapporteur

Céline BELLARD

Chercheuse associée, University College de
Londres / *examinatrice*

Jacques HAURY

Professeur, Agrocampus Ouest /
examineur

Gabrielle THIÉBAUT

Professeur, Université de Rennes 1 /
directrice de thèse

Carole DELEU

Maître de conférences, Université de Rennes 1 /
co-directrice de thèse

à Papa

“Les hommes discutent, la nature agit.”

D’après Voltaire, Dictionnaire philosophique

Ce travail de thèse a été réalisé

À l'école doctorale



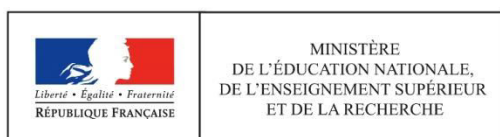
Au sein des Unités Mixtes de Recherche



constituées des établissements



Avec les soutiens logistiques et/ou financiers de



REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier les membres du jury pour avoir accepté d'évaluer ce travail. Merci à Sara Puijalon et Ludwig Triest d'avoir endossé le rôle de rapporteur, ainsi qu'à Céline Bellard et Jacques Haury d'avoir accepté celui d'examinateur.

J'aimerais ensuite remercier mes deux encadrantes à l'origine de ce projet de thèse. Je remercie sincèrement Gabrielle pour sa grande disponibilité et pour sa réactivité lorsque j'avais besoin de quoi que ce soit, ainsi que pour m'avoir donné l'opportunité de travailler sur ce projet, notamment sur l'aspect germination qui m'aura menée jusqu'en Californie. Je remercie vivement Carole pour les entrevues toujours constructives, et pour les heures que l'on a passé à se triturer les méninges sur les données métaboliques. Merci à toutes les deux pour vos retours sur mon travail, pour vos encouragements et pour votre contribution aussi bien sur le terrain ou au labo que pour les mesures de traits.

Je voudrais aussi remercier les membres de mon comité de thèse pour leurs conseils avisés et les pistes de réflexion qui ont permis d'améliorer cette thèse. Merci à ma tutrice Anne-Marie Cortesero ainsi qu'à Dominique Barloy, Cécile Lelann et Michèle Tarayre. Merci aussi à Dominique de m'avoir initiée à l'étude des Jussies lors de mon stage de M2 !

I would like to thank Brenda for welcoming me in her lab at UC Davis, for having taken good care of me during these three months, and for initiated me to bird watching when we were on field trips. Thank you for this opportunity to collaborate with you and with Joy, Meghan, Rachel and Alex. Thanks to all of you for the talks, for the interesting and nice field trips, it was a pleasure to learn more about *Ludwigia* while discovering some parts of California in your company. Thank you everyone for your involvement in these experiments, and especially thanks to Joy for her super organization. I'm also thankful to all the other persons involved in the experiment of 2016.

Un grand merci à Boris d'avoir pris le temps de me former aux modèles de distribution d'espèces. Vu le niveau que j'avais sur R au début, et le fractionnement des moments que j'ai consacré à la modélisation dans un premier temps, tu as dû te demander si cette collaboration mènerait quelque part. Merci pour ta patience et pour avoir toujours répondu à mes questions, même les plus basiques !

Merci à l'équipe pédagogique de physiologie végétale avec qui j'ai eu l'opportunité d'enseigner, notamment Laurent Leport, Antoine Gravot, Anne-Antonella et Maryse lors de l'UE NUTR, ainsi qu'Alain Bouchereau, Marie-Françoise Niogret, Clément Sorin et Véronique Sauzière pour cette intense semaine de TP. Merci aussi Véro pour ta grande aide lors de la semaine de récolte des graines et des plantules de Jussies, les journées étaient presque interminables, mais ta bonne humeur et nos discussions ont participé à rendre le tout beaucoup plus agréable ! Je tiens aussi à remercier la plateforme P2M2, et notamment Solenne Berardocco et Nathalie Marnet pour les dosages de sucres et acides aminés. Merci également à ceux d'entre vous qui étaient présents lorsque je venais voir Carole, dans le bâtiment 14A puis dans le bâtiment 25, merci pour votre accueil et pour les pauses thés !

Je voudrais également remercier toutes les personnes du centre commun Ecolex qui ont amplement contribué à la réalisation des expérimentations de cette thèse, notamment celles avec les bassins et la germination : un grand merci à Jean-Pierre, Valérie G., Fouad, Thierry, Diab, Guillaume et Jean-Luc pour votre disponibilité et pour le temps passé sur ces projets !

J'ai une pensée pour les stagiaires avec qui j'ai eu l'occasion de travailler : Léa, Quentin, Charlotte, Thomas, Léo et Erwan, votre participation lors de la mise en place des expérimentations et/ou lors des mesures de traits a été essentielle ; ces journées un peu répétitives étaient bien plus plaisantes grâce à votre motivation et à votre sympathie. Merci aussi à tous les autres stagiaires de passage à Ecobio avec qui j'ai eu l'occasion d'interagir.

Merci à la super équipe administrative et logistique d'Ecobio, sans qui on ne ferait pas grand-chose : Tifenn, Sandra, Valérie H, Fabienne, Isabelle. Un grand merci également à Badia Mssassi pour sa disponibilité et son efficacité face aux questions techniques et logistiques de la thèse.

Pour les moments d'échange et de convivialité le midi dans les cafets du 1^e et du 2^e étage, je tiens à remercier Cécile L., Nicolas, Alexia, Jean-Pierre, Julie, Vincent, Simon, Almudena, Sébastien, Lise, Diane, Anne L. Valérie B., Maryvonne, David, Hervé, Christophe, Aude, Cendrine, Claudia et tous les autres ! Je remercie par ailleurs l'ensemble des membres d'ECOBIO et de l'équipe ESDD que j'ai eu l'occasion de croiser au détour d'un couloir durant ces trois années.

Enfin un grand merci à tous les doctorants, CDD, ATER ou post-doc d'Ecobio pour nos nombreux échanges, scientifiques, parfois, ou moins scientifiques, la plupart du temps. Vouloir décompresser de la thèse en allant boire un verre en ville et finir par discuter de la thèse, je crois que c'est arrivé à chaque fois ! Tous ces moments de convivialité au labo et hors labo ont été salutaires pour faire face à ces trois ans. Je remercie d'abord mes supers co-bureau successives : Maud (pour nos premiers pas en thèse, et pour tous les moments qui ont suivi ! ton calme, nos rires et chuchotements ont été d'une grande aide !), Nathalie (pour ta bonne humeur communicative, ton partage d'expérience et d'optimisme, les heures à discuter autour d'un déjeuner en ville...) et Emeline (pour les discussions enjouées qui font du bien, pour partager ton expertise des oiseaux avec moi, et merci encore pour les bassins ! Crazy driver et crazy scientist ;) Merci aussi particulièrement à ceux que j'ai eu l'occasion de voir régulièrement, souvent autour d'une bière et/ou d'un repas : Kévin H. (parce que si une phrase a un double sens, tu le trouves forcément !), Maxime Dh. (je crois que ton expertise en jeux et en séries équivaut au moins celle en stat ! c'était chouette que tu sois toujours un peu là, notamment pour nous amener des gâteaux gras-sucrés-trop-bons), Lisa (ton sourire toujours présent, même « Auu fond des fossés, palapala pa »), Flore (merci tout spécialement pour nos discussions devant l'Osir, et pour la découverte du Hibou), Grégoire (le bon jeu de mot au bon moment, c'est un art !), Tiphaine (pour être toi, avec tes instants de folies toujours magiques !) Diana (Ragazze, c'était pas du tout une insulte en italien en fait x), Elmina (Slug life !), Bastien (pour le bureau du M.A.L., pour ta franchise et pour la découverte du BDS et du Frog, même si pour toi on n'y est pas allés pendant de longs mois =), Manon (toujours enjouée, même après avoir passé la nuit à attraper des hérissons ou des papillons !), Youn (je crois que je ne vais pas m'en remettre, il y avait des bus ! ! !), Alice G. (prends bien soin de Chacha !), Laura (ma sauveuse ! merci pour ton aide ce soir là, et merci de m'avoir incitée à faire des pauses thé avec toi). Merci à tous pour ces moments d'écoute, de rigolade, et de partage ! Et pour finir merci à tous les autres, que j'ai croisés un peu moins souvent mais avec qui j'ai toujours apprécié échanger : Stéphanie, Alix, Hélène, Kévin T., Sarah, AA, Nathan, Kévin P., Lou, Maxime Dm. etc. Merci aussi et bienvenue aux petits nouveaux qui viennent de commencer cette aventure qu'est la thèse, notamment Alice M.-G. et Gorenka puisque vous êtes les seules que je connais à l'heure où j'écris ces lignes.

~~~~~  
Ce n'est pas tous les jours que j'ai l'occasion de remercier mes amis et mes proches pour leur soutien constant, alors je vais en profiter. Ces trois dernières années ont été particulièrement éprouvantes, et votre présence à mes côtés, que vous soyez à Rennes ou aux quatre coins de la France, a été plus qu'importante.

Tout d'abord merci à mes coupines d'enfance : Gwénaëlle pour avoir trouvé du temps pour moi entre deux révisions (et pour le Tonus !), Aurore pour les soirées ciné, Halloween, les repas au népalais ou chez toi, Elodie pour les échappées en bord de mer et les discussions sur ma terrasse, et Sandrine pour les verres en ville, à Rennes et à Paris ;) Merci pour tous les moments passés ensemble ces trois dernières années (les crémaillères, les anniversaires), mais surtout pour tout ce que j'ai pu partager avec vous depuis près de 20 ans ! Merci d'être là depuis toutes ces années !

Merci Auriane et Aurore D., les Enitiennes en thèse à Rennes, pour les soirées jeux et autres invitations à se voir ! Merci à la bande de l'IUT et à la mafia du radiateur pour les nouvel ans, crémaillères et autres festivités ensemble ! Merci à tous les membres d'Erwendal pour m'avoir changé les idées IG, mais aussi IRL. Merci à la « famille » de la cité U de Kergoat =)

Je ne vais pas citer tout le monde, mais vous vous reconnaîtrez peut être dans cette liste des endroits où j'ai pu vous retrouver pendant ces trois dernières années : Brest, Rennes et Clermont-Ferrand, évidemment, mais aussi Amanlis, Champeaux, Bordeaux, Noyal s/Vilaine, Strasbourg, Carnac, Hillion,

Paris, Le Boulay-Morin, Sauternes, Montfort, Saint-Jean-d'Heurs, Bazougers, Bayonne, Saint-Aubin-des-Landes, Beaune, Fougères, Saint-Gervais-d'Auvergne, Landéda, Escudelettes... J'ai changé d'avis finalement, ces villes font remonter plein de bons souvenirs, mais je vais (essayer) de tous vous citer ou reciter, parce que vous le valez bien =) Dody, Sansan, Aurore M., Gwen, Pauline, Klet, Camille G., Etienne, Adrien, Marie, Marion, Sam, Gwendo, Cécile, Anne-Cé, Albin, Enora, Morgane, Maël, Hélène T., Camille P., Margaux, Hélène B., Claire, Flo, Emma, Kiki, Diane, Mych Mych, Elo, Clara, Manue, Audrey, Telda, Honpah, Morin, Émilie, Elea, Doc, Fanny, Erwan, Toutoune, Aurélia, Thomas, Auriane, Julien, Aurore D., Seb, Clémence, Aurélien, Émilie, Robin, Estelle, Gesset... Tous les moments passés avec vous m'ont été précieux, merci à toutes et à tous de m'avoir aidée à maintenir le cap. Un merci tout spécial pour Pauline, Aurore M., Camille G., Gwendo, Adrien, Klet, et Sam, votre présence ce jour là m'a énormément touchée, vos sourires et vos gâteaux étaient exactement ce dont j'avais besoin. Pauline merci pour les longues heures passées au téléphone, à parler de tout, de rien, mais beaucoup de nos thèses il faut l'avouer ! Courage, ça sera ton tour l'année prochaine !

Merci à Maman et ses collègues de boulot pour leur efficacité dans la collecte de bouteilles en plastique, et à Papy pour toujours avoir pensé à me garder de petites barquettes. Merci Maman d'avoir relu attentivement les parties en français de la thèse à la recherche des fautes d'orthographe !

Merci à Mimi de toujours préférer dormir avec moi quand je rentre à la maison, tes ronronnements peuvent faire office d'anti-stress il paraît, alors merci pour ces moments d'affection (choisis par toi, évidemment).

Merci à Malo et Tristan pour m'avoir accueillie régulièrement à la colloc, même si je gardais tout le temps mes chaussures et que je critiquais votre façon de ranger les couteaux =D

Merci à Anne, ma marraine pour être toujours accueillante, prévenante et enthousiaste.

Je remercie très sincèrement Gilles, Michèle, Seb, Cha, Régis et Christiane, merci pour votre accueil en Auvergne et en Essonne, pour vos pensées positives et pour toutes vos petites attentions.

Je remercie mes grands parents pour les invitations à souper, mais surtout pour m'avoir tant donné et tant appris.

Je remercie énormément mes oncles et tantes pour tous les moments partagés, pour leur soutien précieux et leurs conseils avisés. Merci aussi à mes cousins et à ma cousine préférée, nos retrouvailles individuelles ou collectives au Val-André, à Paris, Lamballe, Murol, au Mans, à Chantepie ou même à Londres sont toujours des moments que j'affectionne particulièrement.

Malo, je t'ai exprimé maintes fois ma gratitude pour tous ces moments où tu m'as facilité la vie et rendu service, en arrosant les plantes de mon appart, en me nourrissant parfois, en me ramenant des affaires, en faisant quelques courses... Mais après « merci », « merci beaucoup », « tu as ma reconnaissance éternelle », au-dessus il restait encore « tu auras des remerciements dans ma thèse =D ». Alors nous y voilà ! Même si pour moi tu feras toujours 1m20, et que tu ne peux pas avoir eu 18 ans, puis 20, ton bac et ton permis, je suis bien forcée d'admettre que tu as grandi. Je devrais certainement m'inspirer de ta sagesse et de ta maturité d'ailleurs ! Merci pour tout, tu es un frère en or. Merci notamment pour ta sérénité, pour tes blagues, et pour ton optimisme communicatif. Et merci aussi d'avoir participé à l'acquisition de quelques résultats les jours où j'étais vraiment dans la mouise et où j'aurais certainement fini bien plus tard et bien plus fatiguée sans ton aide. Comme tu dis, bizarrement avec moi tu te retrouves toujours impliqué dans des activités répétitives qui incluent des plantes, jusque dans les mariages x) Sphinx bro

Je ne pourrai jamais remercier assez mes parents, pour avoir cru en moi, pour m'avoir soutenue au cours de ma scolarité et de toutes ces années d'étude, et pour m'avoir toujours encouragée à donner le meilleur de moi-même. L'envie de vous rendre fiers de moi a toujours été une source de motivation inépuisable. Merci d'avoir contribué à faire de moi qui je suis. Je vous aime.

Enfin, merci Titouan d'avoir toujours été présent à mes côtés quand j'en avais le plus besoin, malgré les 600km (ou 9000 !) qui nous séparaient. Ton soutien sans faille et ton réconfort au cours de ces trois longues années ont été tellement importants. Merci d'avoir cru en moi quand je n'y croyais pas, et d'avoir toujours essayé de me remotiver. Ça y est, nos thèses sont presque terminées, les covoiturages et les voyages en train, nous les ferons ensemble désormais. L'avenir s'ouvre à nous. ...x





# SOMMAIRE

|                                                                                                                         |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>INTRODUCTION GÉNÉRALE</b> .....                                                                                      | 1  |
| I. Le changement climatique anthropique, révélateur de l’empreinte de l’Homme sur son environnement.....                | 2  |
| I.1. Le changement climatique : définition, origine et conséquences .....                                               | 2  |
| I.2. Le changement climatique, source de modification de la biocénose.....                                              | 3  |
| II. Les invasions biologiques, un autre phénomène d’origine anthropique ayant des conséquences sur les écosystèmes..... | 6  |
| II.1. Les espèces invasives : définitions .....                                                                         | 7  |
| II.2. Processus d’invasion et facteurs liés au succès invasif.....                                                      | 8  |
| II.3. Conséquences de la présence de plantes invasives sur les écosystèmes.....                                         | 11 |
| II.4. La nouvelle législation européenne relative aux espèces invasives .....                                           | 11 |
| III. Interactions entre changements climatiques et invasions biologiques .....                                          | 12 |
| IV. Sensibilité des écosystèmes aquatiques face aux invasions biologiques et aux changements climatiques .....          | 14 |
| IV.1. Sensibilité aux invasions biologiques.....                                                                        | 15 |
| IV.2. Conséquences des changements climatiques sur les écosystèmes aquatiques.....                                      | 16 |
| V. Les espèces végétales aquatiques.....                                                                                | 17 |
| V.1. Une diversité de types biologiques au sein des macrophytes.....                                                    | 17 |
| V.2. Impact de la température sur les macrophytes .....                                                                 | 18 |
| V.3. Quatre macrophytes invasifs pour modèles d’étude .....                                                             | 19 |
| VI. Objectifs et structure de la thèse.....                                                                             | 23 |

|                                                                                                                                                                               |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>PARTIE 1</b> Capacités de germination des Jussies face au réchauffement climatique .....                                                                                   | 25  |
| Chapitre 1 – Le réchauffement climatique et les Jussies: capacités de germination de populations provenant de deux aires d'invasion .....                                     | 29  |
| Chapitre 2 – Variation de la capacité de germination et de la croissance des plantules des Jussies dans des conditions climatiques contrastées .....                          | 45  |
| Synthèse des principaux résultats de la partie 1 .....                                                                                                                        | 62  |
| <b>PARTIE 2</b> Impacts d'une augmentation de la température de 3°C sur les traits biologiques des macrophytes .....                                                          | 63  |
| Chapitre 3 – Croissance, régénération et colonisation de fragments d' <i>Egeria densa</i> : l'effet de l'augmentation de températures automnales.....                         | 67  |
| Chapitre 4 – Impact d'une augmentation de la température au printemps et en été sur le métabolisme carboné et la morphologie de plantes aquatiques invasives et natives ..... | 79  |
| Chapitre 5 – Étude de l'impact d'un réchauffement de l'eau de 3°C sur la croissance de six espèces de plantes aquatiques en conditions semi-contrôlées.....                   | 97  |
| Synthèse des principaux résultats de la partie 2.....                                                                                                                         | 114 |
| <b>PARTIE 3</b> Quelle distribution géographique des macrophytes exotiques dans le présent et dans le futur ? Projections pour trois taxons invasifs en Europe.....           | 115 |
| Chapitre 6 – Distribution actuelle et future de cinq espèces de plantes aquatiques.....                                                                                       | 121 |
| Synthèse des principaux résultats de la partie 3.....                                                                                                                         | 136 |
| <b>SYNTHÈSE, PERSPECTIVES ET CONCLUSIONS</b> .....                                                                                                                            | 137 |
| <b>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b> .....                                                                                                                                      | 147 |
| <b>ANNEXES</b> .....                                                                                                                                                          | 173 |





# INTRODUCTION GÉNÉRALE

# I. Le changement climatique anthropique, révélateur de l’empreinte de l’Homme sur son environnement

## I.1. Le changement climatique : définition, origine et conséquences

L’IPCC (Intergovernmental panel on climate change) définit le changement climatique comme étant « une modification de l’état du climat qui peut être identifiée par des changements de la moyenne et/ou de la variabilité de ses propriétés, et qui persiste pendant une période prolongée (des décennies ou plus) » (IPCC, 2007). Cette définition se réfère à tous les changements de climat au cours du temps, qu’ils soient liés à la variabilité naturelle ou aux activités anthropiques.

Depuis la révolution industrielle du XIX<sup>ème</sup> siècle, l’utilisation croissante des énergies fossiles et les changements d’utilisation des sols ont entraîné une augmentation des émissions de gaz à effet de serre dans l’atmosphère terrestre (Fig. I-1).

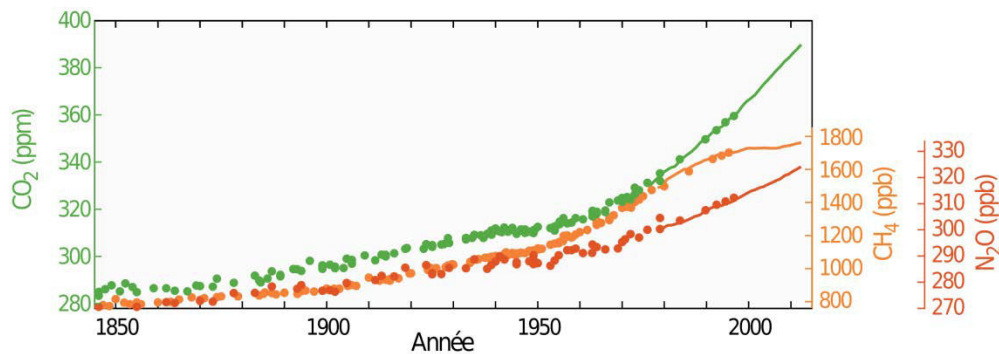
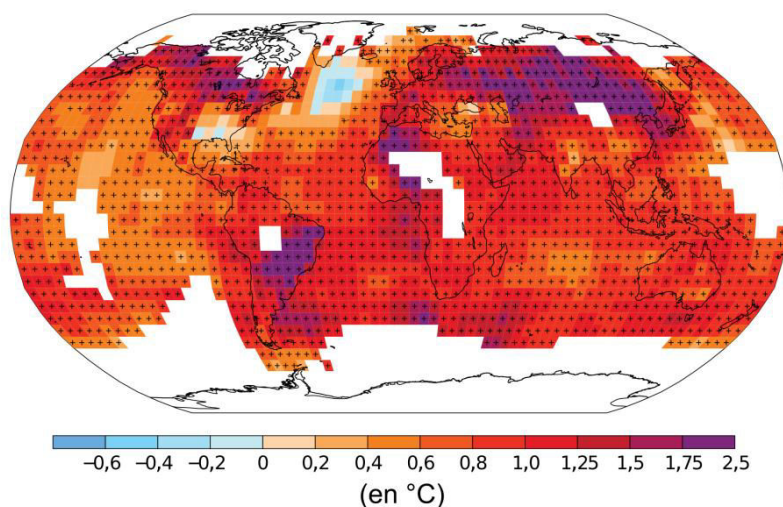


Figure I-1. Évolution de la moyenne mondiale des concentrations atmosphériques en dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>, vert) en méthane (CH<sub>4</sub>, orange) et en oxyde nitreux (N<sub>2</sub>O, rouge) obtenues à partir de carottes glaciaires (points) et par mesures directes dans l’atmosphère (courbes). Source : IPCC AR5

Ces modifications de la composition atmosphérique se sont notamment accompagnées d’une hausse significative et globale des températures de surface (Fig. I-2) de 0,85 [0,65 à 1,06]°C au cours de la période 1880-2012 (IPCC, 2013). Or les conséquences d’une augmentation des températures sont multiples. Ainsi la dilatation de l’eau, couplée à la fonte des glaciers et à la diminution de la couverture neigeuse, entraînerait l’élévation du niveau des océans (+0,19 m entre 1901 et 2010, IPCC, 2013). De plus, la fonte du permafrost permettrait la libération et la propagation de bactéries jusque là piégées dans le sol glacé, avec de possibles répercussions sanitaires (Revich *et al.*, 2012). De par ses nombreux impacts directs et indirects, l’augmentation des températures est l’une des principales composantes du changement climatique, lequel intègre également d’autres phénomènes tels que les modifications des régimes de précipitation, l’augmentation de la fréquence des événements climatiques extrêmes (canicules, sécheresses, cyclones etc.), ou encore l’acidification des océans par le CO<sub>2</sub>. D’autre part, l’ensemble des

changements climatiques est une composante des changements globaux, qui incluent la fragmentation des milieux et l'utilisation des sols par exemple (Sala *et al.*, 2000).



D'après les conclusions de l'IPCC, l'influence de l'Homme sur le système climatique est clairement établie, et les modifications climatiques des dernières décennies sont donc attribuées aux activités anthropiques plutôt qu'à la variabilité naturelle du climat, et ce avec un degré de confiance très élevé (IPCC, 2014a). Les impacts déjà mesurables du changement climatique devraient s'accroître dans les décennies à venir, puisque les modèles climatiques prédisent une augmentation moyenne des températures globales de surface comprise entre 1 et 4°C d'ici 2100 (Rogelj *et al.*, 2012). Le changement climatique étant au cœur d'enjeux géopolitiques et environnementaux, différents accords ont été ratifiés au cours des dernières décennies afin de limiter l'empreinte de l'Homme sur l'évolution du climat. Le dernier en date, l'accord de Paris (COP 21 - 2015), a pour objectif de limiter la hausse des températures à 2°C via la réduction des émissions de gaz à effet de serre des pays signataires.

## I.2. Le changement climatique, source de modification de la biocénose

De nombreuses études ont été menées au cours de la seconde moitié du XX<sup>ème</sup> siècle et du début du XXI<sup>ème</sup> siècle afin d'une part d'identifier les impacts actuels des modifications climatiques mesurées sur les organismes et les écosystèmes, et d'autre part dans l'objectif de tester et de prédire les effets futurs des changements climatiques tenant compte de leur évolution probable.

### I.2.1. Effets sur la physiologie, la croissance et la phénologie des organismes

Le changement climatique peut affecter le métabolisme des végétaux, puisque l'efficacité de la photosynthèse dépend notamment de la température et de la concentration atmosphérique en CO<sub>2</sub> (Hughes, 2000). Ainsi une plus grande disponibilité en CO<sub>2</sub>, en améliorant le rendement

photosynthétique, permettrait une augmentation de la croissance des plantes et donc de la production de biomasse (Hughes, 2000; DaMatta *et al.*, 2010). En revanche l'impact d'une augmentation des températures sur les performances d'une espèce dépend de ses exigences physiologiques (Parmesan, 2006). En dehors de la photosynthèse, des processus tels que la respiration, ou encore l'efficacité d'utilisation de l'eau peuvent être modifiés par les variations du climat (Hughes, 2000). L'étude de la physiologie des espèces face aux contraintes climatiques apparaît nécessaire pour une compréhension globale des impacts du changement climatique sur les organismes et les écosystèmes (Pörtner & Farrell, 2008; Bozinovic & Pörtner, 2015).

La phénologie correspond à la temporalité saisonnière des étapes du cycle de vie des individus. Pour les végétaux, l'occurrence d'évènements comme le débourrement, la floraison et la fructification est sensible à des signaux environnementaux tels que la température ou l'humidité (Sherry *et al.*, 2007). Ainsi il a été montré que pour la plupart des espèces en milieu tempéré, l'augmentation des températures de quelques degrés entraîne une précocité de ces traits d'histoire de vie (Price & Waser, 1998; Sherry *et al.*, 2007; Marchin *et al.*, 2015). Pour d'autres espèces en revanche c'est l'effet inverse qui est observé, la floraison est retardée de quelques jours (Sherry *et al.* 2007), et certaines ne sont pas affectées par un réchauffement (Bradley *et al.*, 1999). Les modifications du climat pourraient également influencer la sénescence, et donc la durée de la saison de croissance (Cleland *et al.*, 2015). En milieu tropical la phénologie des végétaux devrait être moins impactée par les modifications de température que par les changements de précipitations (Cleland *et al.*, 2015). Les animaux sont également concernés par les modifications phénologiques dues aux variations climatiques, avec des effets sur la reproduction, la migration (Hughes, 2000; Walther *et al.*, 2002) ou encore sur l'émergence des larves et des adultes (Cayton *et al.*, 2015). Cela aura des répercussions sur les interactions entre espèces, telles que la pollinisation, qui seront développées dans le paragraphe I.2.3.

### I.2.2. *Changement de distribution des espèces : dispersion, adaptation et perte de biodiversité*

La distribution géographique des organismes dépend notamment des facteurs environnementaux qui leurs sont favorables, tels que la disponibilité des ressources, la température et l'humidité. Les modifications de climat attendues génèreront des changements dans la distribution des niches climatiques favorables à une espèce donnée (Corlett & Westcott, 2013). Ainsi les modèles de répartition des espèces prédisent souvent un décalage des aires de distribution dans le futur, vers des altitudes plus élevées (Mondoni *et al.*, 2012) ou vers d'autres latitudes (Parmesan, 2006; Hedhly *et al.*, 2009). Dans les zones où les conditions environnementales ne seront plus propices, la survie des espèces à ces changements dépendra entre autres de leurs capacités de dispersion, qui seront elles aussi affectées directement ou

indirectement par les modifications climatiques (Travis *et al.*, 2013). Il est envisageable que certaines espèces ou individus qui ne pourront pas se déplacer suffisamment rapidement pourraient être néanmoins capables de s'acclimater via leur plasticité phénotypique (Nicotra *et al.*, 2010) ou leurs capacités évolutives (Berg *et al.*, 2010). Au vu de la rapidité des changements climatiques en cours, toutes les espèces n'auraient pas l'opportunité de coloniser de nouveaux habitats, ce qui entraînerait l'extinction de celles qui seraient incapables de s'adapter ou de se déplacer vers des habitats plus favorables (Corlett & Westcott, 2013). Bien que la perte de biodiversité soit également imputable en grande partie à la destruction et à la fragmentation des milieux (Sala *et al.*, 2000), les changements climatiques anthropiques contribueront sans doute à la sixième extinction de masse générée (Barnosky *et al.*, 2011). Si des modifications du climat ont déjà eu lieu dans le passé, au Tertiaire et au Quaternaire par exemple, entraînant d'importants bouleversements écologiques, l'échelle de temps à laquelle ces changements ont eu lieu a permis à certaines espèces de se déplacer dans des zones refuges. Au contraire, les récentes modifications du climat sont caractérisées par la rapidité à laquelle elles ont lieu (Pimm & Raven, 2000), et l'impact des activités humaines est en passe de s'inscrire dans l'histoire géologique de la planète sous le nom d'Anthropocène (Waters *et al.*, 2016).

### I.2.3. *Modification des interactions trophiques et de la structure des communautés*

Les conséquences du changement climatique sur les organismes et les espèces auront également des répercussions sur les interactions entre espèces et sur la structure et la dynamique des communautés. En effet, les différences de vitesse de déplacement selon les espèces vont mener à de nouvelles interactions avec des plantes, des animaux et des microorganismes avec lesquels elles n'auront pas co-évolué (Corlett & Westcott, 2013). Les niches écologiques créées par le changement climatique peuvent être accessibles mais pas disponibles car déjà occupées par d'autres espèces, ce qui limiterait leur colonisation par de nouvelles espèces (théorie de la niche vacante ou de la résistance biotique, Jeschke, 2014). Ainsi la compétition interspécifique pourrait réduire la vitesse de déplacement des populations végétales (Corlett & Westcott, 2013), d'autant que les différentes espèces seront potentiellement en compétition pour les mêmes ressources. Cependant, l'arrivée dans un nouvel habitat d'espèces telles que les légumineuses fixatrices d'azote pourrait aussi faciliter la croissance des espèces déjà présentes (Chapin *et al.*, 2000). Les changements de distribution pourraient forcer les espèces à interagir avec d'autres, dont elles étaient spatialement séparées auparavant, entraînant alors une réorganisation des communautés (Walther, 2010). La vitesse de déplacement des espèces animales spécialistes et mutualistes pourrait également être réduite si l'espèce dont elle dépend se déplace plus lentement pour suivre les changements du climat, comme dans le cas des interactions plantes-insectes par exemple ou



dans les relations de prédation (Gilman *et al.*, 2010; Corlett & Westcott, 2013). L'adaptation à un nouvel habitat dépendra donc du degré de spéciation de l'espèce, et les processus de dispersion liés au changement climatiques pourraient favoriser des communautés dominées par des espèces généralistes (van der Putten *et al.*, 2004).

Les interactions entre espèces mutualistes sont impactées par les changements climatiques à la fois dans l'espace, de par la dispersion vers de nouvelles niches, mais aussi dans le temps. En effet, certaines interactions directes entre les espèces comme la pollinisation nécessitent un chevauchement dans le temps de certains stades de vie (Johansson *et al.*, 2015). Ainsi la variabilité de réponses entre les espèces peut engendrer une asynchronie de certaines étapes clés et altérer les communautés (Cleland *et al.*, 2007), puisque le cycle reproducteur des plantes peut être affecté lorsqu'elles ne sont plus ou moins pollinisées, et la survie des pollinisateurs dépend de l'intensité et de la temporalité de la floraison. Bartomeus *et al.* (2013) ont souligné qu'une diversité spécifique des pollinisateurs et des plantes à fleurs pourrait limiter les impacts négatifs liés au décalage phénologique. En effet plus le nombre d'espèces de plantes à fleurs dans un espace donné est élevé, plus les insectes pollinisateurs ont de chances que certaines d'entre elles fleurissent au moment où ils en ont besoin, et de même une grande diversité spécifique des pollinisateurs augmente la probabilité que certaines espèces soient actives lorsque les fleurs doivent être visitées pour permettre la fécondation. Ainsi l'ensemble des changements au sein des interactions inter-spécifiques généreront des modifications qualitatives et quantitatives des communautés. Bien qu'elles soient difficiles à prédire, les interactions entre espèces joueront un rôle primordial dans l'établissement et la survie des espèces dans de nouvelles niches (Gilman *et al.*, 2010). Par ailleurs ces interactions seront également impactées par d'autres phénomènes, tels que les invasions biologiques (Sala *et al.*, 2000; Mainka & Howard, 2010)

## **II. Les invasions biologiques, un autre phénomène d'origine anthropique ayant des conséquences sur les écosystèmes**

L'augmentation des déplacements des Hommes et des échanges commerciaux à travers la planète sont à l'origine de l'augmentation du transport d'espèces exotiques entre les continents (Vitousek *et al.*, 1996). Les espèces aujourd'hui invasives ont parfois été transportées et introduites dans les milieux de manière volontaire pour leurs qualités ornementales ou économiques, mais aussi de manière involontaire par négligence ou par méconnaissance de leur caractère potentiellement invasif. Les invasions biologiques sont une composante importante des changements globaux, et sont largement étudiées à travers le monde. Les travaux d'Elton (1958) sont le point de départ de l'étude des phénomènes d'invasions biologiques, qui sont devenu une discipline à part entière en écologie depuis les années 80 (Pyšek & Richardson, 2007), bien que

l'intérêt de considérer l'écologie des invasions comme un cadre théorique spécifique ne fasse pas consensus (Davis & Thompson, 2001; Valéry *et al.*, 2013).

## II.1. Les espèces invasives : définitions

Tout comme la nécessité d'étudier la biologie des invasions, la définition d'espèce invasive elle-même est discutée au sein de la communauté scientifique. Les controverses portent principalement sur la notion d'impact, notamment sur les écosystèmes (Richardson *et al.*, 2000, 2011; Pyšek *et al.*, 2004; Ricciardi & Cohen, 2007) et sur le fait de considérer les espèces exotiques et indigènes différemment dans le cadre de l'expansion de leur distribution (Valéry *et al.*, 2009, 2013; Davis *et al.*, 2011). Bien que les impacts écologiques liés aux espèces exotiques envahissantes ne soient pas toujours avérés, ou difficiles à mesurer, les impacts économiques et sanitaires de certaines espèces sont certains, et plus facilement évaluables. De plus, la difficulté pour la communauté scientifique d'établir une définition consensuelle a été un frein à l'amélioration des connaissances sur le phénomène des invasions biologiques (Falk-Petersen *et al.*, 2006), et à la considération de cette problématique dans les politiques publiques (Humair *et al.*, 2014; Sarat *et al.*, 2015). La définition utilisée dans ce manuscrit sera celle de Pyšek *et al.* (2009) (Encadré 1). Comme souligné par Udo (2016) cette définition est celle utilisée par des institutions, ONG ou groupes de travail tels que : l'IUCN (International Union for Conservation of Nature), l'ISSG (Invasive Species Specialist Group), le projet européen DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe), le comité américain NISC (National Invasive Species Council), le WWF (World Wildlife Fund), le CBD (Convention on Biological Diversity), ou encore par le Service du Patrimoine Naturel du Muséum National d'Histoire Naturelle pour le référentiel taxonomique pour la France TAXREF (Gargominy *et al.*, 2015). Cette définition permet donc d'être en phase avec celle des gestionnaires et des organismes qui participent à la publicisation des invasions biologiques, et auprès desquelles les institutions politiques prennent conseils.

### Encadré 1. Espèce native, exotique, envahissante ou invasive ?

**Espèce native** (syn. indigène, autochtone) : espèce originaire d'un territoire donné ou qui y est arrivée à partir de son aire native, par ses propres moyens de dispersion et sans intervention humaine (Pyšek *et al.*, 2004).

**Espèce exotique** (syn. introduite, allochtone) : espèce introduite par l'Homme, volontairement ou accidentellement via ses activités, dans une aire géographique différente de l'aire de répartition naturelle de l'espèce (aire native) (Richardson *et al.*, 2000; Sarat *et al.*, 2015).

Suite de l'encadré →

**Espèce envahissante** (syn. proliférante) : espèce native ou exotique qui se propage fortement sur un territoire donné, avec des développements locaux importants et une aire de distribution qui s'accroît rapidement de par une augmentation de la densité des populations (Thévenot, 2013; Sarat *et al.*, 2015).

**Espèce invasive** (syn. espèce exotique envahissante) : espèce exotique naturalisée dont la propagation importante a des conséquences écologiques, socio-économiques ou sanitaires négatives (Pyšek *et al.*, 2009).

## II.2. Processus d'invasion et facteurs liés au succès invasif

### II.2.1. Les étapes du processus d'invasion

Avant d'être considérée comme invasive, une espèce doit franchir différentes étapes, plus ou moins nombreuses selon les auteurs (Williamson *et al.*, 1996; Richardson *et al.*, 2000; Theoharides & Dukes, 2007; Blackburn *et al.*, 2011). Ainsi, après avoir été importée hors de son aire native, une espèce exotique doit être introduite dans un nouvel environnement, y survivre et être capable de s'y reproduire pour établir une population viable (Richardson *et al.*, 2000). Ensuite, les propagules produites à partir des individus introduits doivent à leur tour survivre et produire une nouvelle génération (Fig. I-3). Si l'espèce continue de se reproduire naturellement dans l'aire d'introduction, elle est considérée comme naturalisée (Richardson *et al.*, 2000; Blackburn *et al.*, 2011). Si l'espèce parvient à se disperser sans intervention humaine et à établir de nouvelles populations distantes de celle des parents, elle devient alors invasive (Blackburn *et al.*, 2011).

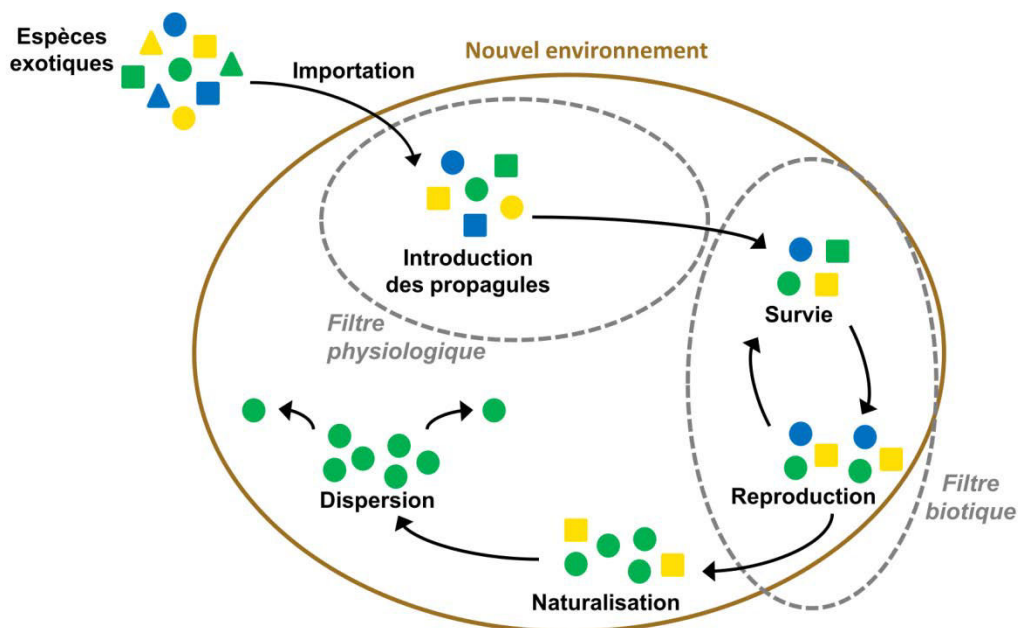


Figure I-3. Illustration des différentes étapes du processus d'invasion pour une espèce. (D'après Lorenzo *et al.*, 2010)

L'ensemble de ces étapes représente le processus d'invasion, qui peut être plus ou moins long, et comporte souvent des phases de latence, notamment entre la naturalisation et l'expansion de la distribution de l'espèce (Monty & Mahy, 2009). En effet, la durée nécessaire à une espèce pour compléter l'ensemble du processus d'invasion dépend de ses capacités à s'affranchir des différentes barrières (physiologiques, bioclimatiques, biogéographiques) pour passer d'une étape à l'autre. Toutes les espèces exotiques introduites dans un nouvel environnement ne parviendront pas à franchir toutes ces barrières, et ne deviendront donc pas invasives. Williamson *et al.* (1996) ont proposé la « règle des dix » selon laquelle à chaque étape du processus d'invasion, seul 10% des espèces parviennent à passer à l'étape suivante. Cette règle a été vérifiée dans certains milieux (Boudouresque & Verlaque, 2002), mais cependant elle n'est pas avérée dans de nombreux cas, et est donc largement remise en question (Jeschke *et al.*, 2012).

### II.2.2. *Les facteurs explicatifs du succès invasif*

Le succès invasif d'une espèce végétale correspond à la capacité de l'espèce à franchir les barrières entre les différentes étapes. Il dépend d'au moins trois facteurs, la pression de propagules, les caractéristiques des espèces introduites (« invasiveness ») et la vulnérabilité du milieu aux invasions (« invasibility ») (Lonsdale, 1999). La pression de propagules est une mesure qui prend en compte le nombre de propagules relâchées lors d'un événement d'introduction et la fréquence des événements d'introduction (Lockwood *et al.*, 2005). Le terme « propagule » désigne n'importe quel organe de la plante qui lui permet de se propager (graine, fragment végétatif). Une pression de propagules importante permet d'augmenter les chances de l'espèce d'établir une population (Williamson & Fitter, 1996; Lockwood *et al.*, 2005; Colautti *et al.*, 2006; You *et al.*, 2016), dans la limite d'un seuil à partir duquel de nouvelles propagules n'amélioreront pas les probabilités d'établissement (Byun *et al.*, 2015). Cependant, le nombre de propagules seul n'est pas suffisant pour estimer correctement le succès de l'espèce à s'établir, la qualité des propagules joue également un rôle déterminant (Sinclair & Arnott, 2012; Estrada *et al.*, 2016). L'influence de l'Homme sur le nombre de propagules introduites dans le milieu, leur qualité et la fréquence des introductions est prépondérante (Catford *et al.*, 2009).

Les caractéristiques des espèces introduites peuvent expliquer leurs capacités à s'adapter à leur nouvel environnement. Ainsi des traits biologiques tels que la plasticité phénotypique et la tolérance physiologique importantes, la polyploïdie, le potentiel allélopathique, une croissance rapide, ou encore les capacités de reproduction sexuée et asexuée peuvent favoriser l'adaptation des espèces et leur expansion géographique (Richards *et al.*, 2006; Richardson & Pyšek, 2006; Theoharides & Dukes, 2007; Thiébaud, 2007; Ruprecht *et al.*, 2013; Colautti *et al.*, 2014; Hui *et al.*, 2016). Par ailleurs de multiples hypothèses ont été formulées pour tenter de mieux comprendre le

succès des espèces exotiques (Novel Weapon Hypothesis (Callaway & Ridenour, 2004), Invasional Meltdown (Simberloff & Holle, 1999) etc.). Parmi elles, l'hypothèse ERH (Enemy Release Hypothesis) est basée sur le fait que les espèces sont introduites sans pathogènes ni prédateurs, ce qui leur permet d'augmenter leur distribution et leur abondance (Keane & Crawley, 2002). A plus long terme, les espèces exotiques allouent l'énergie qui était consacrée à la défense à la croissance et la reproduction, accroissant ainsi leur compétitivité (EICA – Evolution of Increased Competitive Ability hypothesis) (Blossey & Nötzold, 1995). Cette dernière hypothèse est cependant de plus en plus réfutée dans la littérature (Felker-Quinn *et al.*, 2013).

La vulnérabilité du milieu aux invasions est le troisième et dernier facteur prépondérant dans le succès invasif (Lonsdale, 1999; Alpert *et al.*, 2000; Hui *et al.*, 2016). Ainsi la richesse spécifique et la structure des communautés, ou encore la force des interactions entre espèces sont déterminantes dans la capacité de compétition de l'espèce introduite (Lonsdale, 1999). Un écosystème fortement perturbé sera plus sensible à l'invasion, car les espèces natives seront alors moins à même d'être tolérantes à la perturbation (Lonsdale, 1999). De plus, une diversité d'espèce végétale réduite peut créer une niche vacante pour l'espèce exotique introduite. Les caractéristiques abiotiques du milieu influencent aussi son invasibilité, puisqu'un écosystème pas ou peu soumis à des contraintes environnementales, avec une disponibilité des ressources par exemple, favorisera les espèces compétitives (Alpert *et al.*, 2000; Rejmánek *et al.*, 2005; Theoharides & Dukes, 2007). Par ailleurs, l'évaluation de la vulnérabilité d'un territoire à l'invasion dépend largement de l'échelle considérée (Richardson & Pyšek, 2006).

Ainsi le succès invasif d'une espèce dépend de l'interaction entre ces trois composantes, la pression de propagules, le potentiel invasif de l'espèce et la vulnérabilité du milieu, qui doivent être réunis pour conduire à l'invasion d'un milieu par une espèce (Fig. I-4).

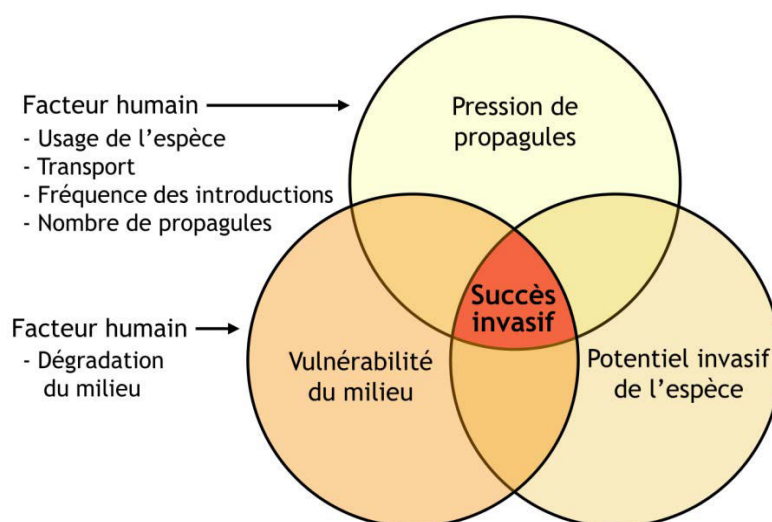


Figure I-4. Interaction des trois facteurs expliquant le succès invasif d'une espèce. Ces facteurs peuvent être plus ou moins influencés par l'Homme. (D'après Catford *et al.*, 2009)

### II.3. Conséquences de la présence de plantes invasives sur les écosystèmes

Les invasions biologiques constituent une composante des changements globaux qui participe à l'érosion de la biodiversité (Sala *et al.*, 2000; Gurevitch & Padilla, 2004). Les espèces invasives rentrent en compétition pour les ressources (lumière, nutriments) avec les espèces natives, et peuvent ainsi contribuer à la disparition de ces dernières (Gurevitch & Padilla, 2004), et plus particulièrement à celle des espèces endémiques (Bellard *et al.*, 2014). Dans le cas des végétaux, la forte production de biomasse générée par les espèces invasives et les différents traits qui facilitent leur compétitivité induisent des modifications de la composition des communautés (Vilà *et al.*, 2011). Les impacts des invasives sur les autres espèces peuvent donc être directs, mais aussi indirects, via la modification du milieu. Ainsi la canopée d'arbres exotiques peut altérer les transferts de chaleur vers et à partir des strates inférieures, avec des conséquences sur l'humidité du sol (Gutiérrez *et al.*, 2014). Les plantes invasives peuvent aussi modifier quantitativement et qualitativement l'accumulation et la décomposition de la litière, ainsi que la vitesse de ces processus, et donc altérer la disponibilité des nutriments pour les décomposeurs (Gutiérrez *et al.*, 2014). Ces exemples illustrent quelques unes des nombreuses modifications des propriétés physiques et des cycles biochimiques qui peuvent être induites par les invasions biologiques (Simberloff *et al.*, 2013).

Néanmoins, les impacts des espèces invasives sur la biodiversité et sur les modifications des processus écosystémiques sont plus souvent supposés que prouvés et quantifiés *in situ* (Gaertner *et al.*, 2014). Cela relève notamment de la difficulté de connaître l'état zéro d'un site en termes de paramètres physico-chimiques et de sa richesse spécifique avant l'invasion. Dès lors, quand on observe des espèces invasives dans un milieu dégradé, il est compliqué de savoir *a posteriori* si c'est la présence de l'espèce qui a dégradé le milieu, ou si le milieu était perturbé au préalable, ce qui l'a rendu vulnérable à l'invasion. Ainsi plusieurs auteurs explorent le rôle des espèces invasives afin de déterminer si elles sont conductrices ou passagères des changements écologiques (Didham *et al.*, 2005; MacDougall & Turkington, 2005).

### II.4. La nouvelle législation européenne relative aux espèces invasives

Le 22 octobre 2014, la commission européenne a adopté le règlement n°1143/2014 relatif à la prévention et à la gestion de l'introduction et de la propagation des espèces exotiques envahissantes, avec une entrée en vigueur prévue le 1<sup>er</sup> janvier 2015. Ce règlement vise à prévenir, à atténuer et à réduire au minimum les effets néfastes sur la biodiversité de l'introduction et de la propagation d'espèces exotiques envahissantes au sein de l'Union Européenne. Cette réglementation s'applique à une liste de 37 espèces animales et végétales établie par une commission d'experts, et adoptée le 13 juillet 2016 par le règlement d'exécution 2016/1141.



Certains défenseurs de la biodiversité regrettent que les discussions engagées aient mené à une liste réduite à 37 espèces préoccupantes pour l'Union, et affirment que cette liste restreinte ne permettra pas de répondre aux objectifs du règlement. En effet, aucune espèce marine n'y figure, et alors qu'un des enjeux est de cibler la détection précoce et l'éradication rapide des espèces ciblées, seules 30% des espèces de la liste sont absentes du territoire ou en sont aux premiers stades de l'invasion. Cependant, les États membres pourront établir une liste nationale des espèces qui sont les plus préoccupantes sur leur propre territoire (Genovesi *et al.*, 2014). De plus, la liste de l'Union sera quant à elle réévaluée au moins tous les six ans, bien que certains recours soient possibles pour y inscrire une espèce en urgence si nécessaire. D'ici janvier 2018, les États membres devront mettre en place un système de surveillance des espèces invasives présentes sur la liste et devront identifier leurs voies d'introduction et de propagation non intentionnelles afin de prioriser les actions à mener. Ainsi la problématique des espèces invasives est désormais prise en compte par la législation européenne, et sa mise en œuvre par les États membres ainsi que le caractère évolutif du texte adopté témoignent du besoin d'informations, notamment scientifiques, sur les espèces exotiques, qu'elles soient ciblées ou non par cette réglementation.

### III. Interactions entre changements climatiques et invasions biologiques

Les paragraphes précédents ont exposé les impacts générés par le changement climatique et par les invasions biologiques de manière séparée. Les interactions entre ces deux composantes des changements globaux ne sont étudiées que depuis une quinzaine d'années (Dukes & Mooney, 1999; Thuiller *et al.*, 2007), et de nombreuses études ont permis d'examiner les conséquences de leur synergie. L'effet du changement climatique sur les espèces exotiques porte à la fois sur les facteurs qui influencent leur succès invasif et sur les différentes étapes du processus d'invasion (Fig. I-5).

Les modifications du climat auront un impact sur le transport d'espèces exotiques, de manière directe et indirecte. Ainsi, du fait que les ouragans entraînent le déplacement d'individus sur de longues distances (Hellmann *et al.*, 2008; Mainka & Howard, 2010; Diez *et al.*, 2012), l'augmentation de leur fréquence laisse craindre une amplification des introductions naturelles d'espèces potentiellement invasives dans de nouveaux habitats. De plus, la modification du climat entraînera des changements dans l'usage de certains milieux par l'Homme, pour ses activités récréatives et commerciales, ce qui pourrait permettre des connexions qui étaient inexistantes entre des zones géographiques (Hellmann *et al.*, 2008). Par exemple, la libération de la banquise de l'Arctique en été permet l'ouverture de nouvelles routes navigables, et donc une augmentation du trafic maritime dans ces eaux, pour des durées de plus en plus longues (Pizzolato *et al.*, 2014). L'usage commercial de cette route se densifie, comme en témoigne la traversée de l'Arctique

entreprise en août 2016 par un premier paquebot de croisière de taille imposante (250 m), initiant ainsi les débuts du tourisme arctique de masse. Ces modifications auront un impact sur le transport d'espèces et sur la fréquence d'introduction hors de leurs aires natives, avec un risque d'augmentation de la pression de propagules (Hellmann *et al.*, 2008)

D'autre part, si l'échec d'une espèce à s'établir dans une région donnée était dû au climat, les modifications de température et de pluviométrie pourraient devenir favorables à sa survie et à son établissement (Hulme, 2016). De même, les espèces exotiques naturalisées dont l'expansion était limitée par des facteurs climatiques locaux pourraient devenir invasives si le changement climatique crée de nouvelles niches favorables ou qu'il facilite leur reproduction, ou encore leur pouvoir compétitif (Thuiller *et al.*, 2007; Hellmann *et al.*, 2008). Ainsi les modifications du climat pourraient diminuer le temps de latence entre la naturalisation et l'expansion d'espèces exotiques. De plus, les modifications environnementales peuvent générer un stress pour certaines espèces natives, ce qui diminuerait leurs capacités de compétition face à des espèces exotiques aux capacités d'adaptation plus élevées (Walther *et al.*, 2009; Diez *et al.*, 2012). En modifiant l'équilibre des communautés d'espèces, le changement climatique diminuera leur résistance aux invasions.

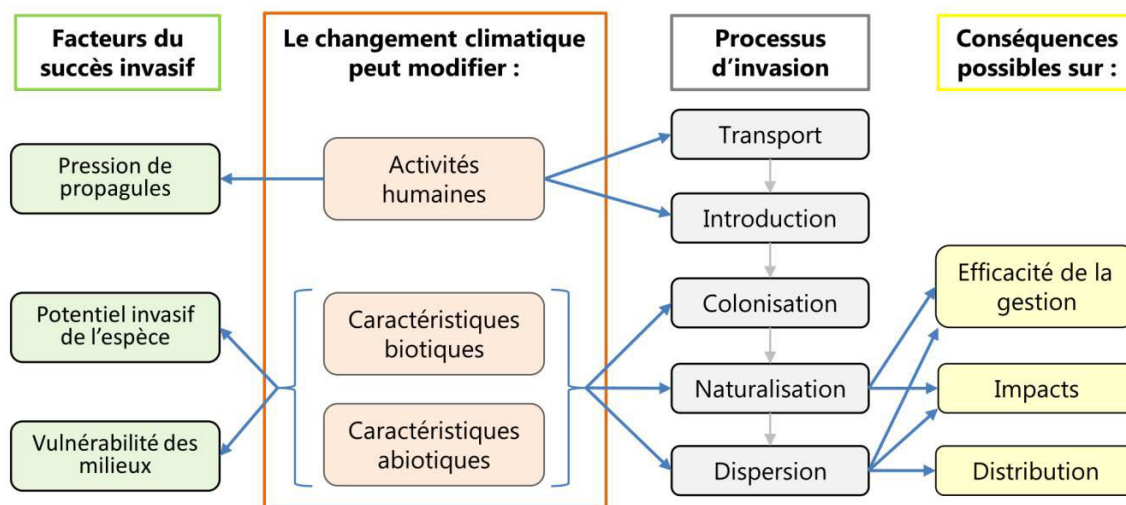


Figure I-5. Conséquences du changement climatique sur les invasions biologiques de par son influence sur les facteurs du succès invasifs et sur le processus d'invasion. (D'après Hellmann *et al.*, 2008 et Walther *et al.*, 2009)

La distribution des espèces déjà considérées comme invasives sera possiblement étendue ou décalée vers de nouvelles régions au climat favorable, souvent à des latitudes et des altitudes plus élevées. La propagation des espèces invasives sera également stimulée par l'augmentation de leurs capacités de reproduction et de croissance, de nombreuses espèces invasives répondant positivement à l'augmentation des concentrations en CO<sub>2</sub> par exemple (Dukes & Mooney, 1999;



Thuiller *et al.*, 2007). En outre, les espèces invasives sont souvent plus plastiques que leurs congénères natives, les rendant moins sensibles aux environnements changeants. L'augmentation de leur aire de distribution géographique sera susceptible d'accentuer leurs impacts sur la biodiversité, sur les écosystèmes, ou encore d'augmenter les coûts de gestion puisque le contrôle de ces espèces concernera un territoire plus important et sera possiblement plus difficile à mettre en œuvre si la fécondité et le potentiel de régénération des espèces augmentent (Hulme, 2016).

Le climat et les barrières géographiques représentent les limites ultimes de la distribution géographique des espèces, et déterminent les conditions d'établissement, de recrutement, de croissance et de survie. De par ses conséquences sur de nombreuses facettes de la dynamique d'invasion, le changement climatique contribuera à l'augmentation des probabilités d'invasion, de la distribution des espèces invasives, et de leurs dommages. Cependant, Bellard *et al.* (2013) ont révélé que dans certaines régions du monde, la probabilité de présence d'espèces invasives pourrait être diminuée avec le changement climatique, ce qui pourrait alors créer des opportunités de restauration des milieux (Bradley *et al.*, 2009). De plus, face au changement climatique, les communautés végétales ne seront pas forcément dominées par des espèces exotiques (Leishman & Gallagher, 2015), et la préservation des communautés composées d'espèces natives peut permettre d'enrayer l'invasion de certains habitats. Les conséquences du changement climatique sur les invasions biologiques dépendent des espèces, du type d'habitat, ou encore de la région considérée (Bellard *et al.*, 2013; González-Moreno *et al.*, 2014). Chaque situation d'invasion présentera une réponse différente face au changement du climat, qui dépendra également des autres composantes des changements globaux ainsi que de facteurs socio-économiques.

#### **IV. Sensibilité des écosystèmes aquatiques face aux invasions biologiques et aux changements climatiques**

Les écosystèmes aquatiques continentaux<sup>1</sup> représentent environ 0,8% de la surface terrestre, et contiennent seulement 0,01% de l'eau mondiale, mais accueillent près de 6% de l'ensemble des espèces décrites (Dudgeon *et al.*, 2006). Or Sala *et al.* (2000) ont souligné que la biodiversité des écosystèmes d'eau douce est principalement affectée par les changements d'utilisation des sols, les invasions biologiques et les changements climatiques. Ils ont également constaté des différences d'impact selon les biomes, la biodiversité des lacs étant plus sensible aux invasions biologiques que les rivières et que tous les autres écosystèmes considérés. Les rivières quant à elles sont plus marquées par le changement climatique que les lacs (Sala *et al.*, 2000).

---

<sup>1</sup> milieux aquatiques lentiques (eaux stagnantes, ex: lacs, mares, réservoirs, zones humides) et milieux aquatiques lotiques (eaux courantes, ex: rivières, fleuves, milieux aquatiques souterrains)

#### IV.1. Sensibilité aux invasions biologiques

Moyle & Light (1996) ont démontré que dans les invasions des écosystèmes aquatiques d'eau douce, les conditions environnementales jouent un rôle plus important que les facteurs biotiques sur le succès invasif. Ainsi une part importante de la vulnérabilité de ces écosystèmes aux invasions s'explique par l'augmentation de leur dégradation via les activités humaines, comme les phénomènes d'eutrophisation, l'artificialisation des hydrosystèmes ou la surexploitation des ressources en eau (Carpenter *et al.*, 1992; Peltre & Dutartre, 1997; Dudgeon *et al.*, 2006). De plus, les écosystèmes d'eau douce sont particulièrement récepteurs des nitrates, pesticides et métaux lourds des sols transportés par ruissellement (Dudgeon *et al.*, 2006). Les mers et les océans sont eux aussi receveurs de ces pollutions, mais leur important volume permet une meilleure dilution de ces molécules, sans pour autant annihiler leurs conséquences néfastes.

D'autre part, la diversité des activités humaines liées aux écosystèmes aquatiques contribue au transport et à l'introduction d'espèces exotiques et favorise la fréquence des espèces invasives. L'importation de nombreuses espèces aquatiques exotiques s'effectue soit de manière volontaire via les activités d'aquariophilie, d'aquaculture, de pêche, d'enseignement et de recherche, pour l'ornementation de bassins dans les jardins, soit de manière involontaire dans les eaux de ballast des navires (Strayer, 2010). Ensuite l'introduction des espèces dans les milieux a lieu lors de vidanges d'aquarium, d'échappement à partir de jardins botaniques ou de fermes aquacoles, ou encore par l'empoisonnement des étangs, lacs et cours d'eau.

En outre, les espèces d'eau douce ont de plus grandes capacités de dispersion que les organismes terrestres (Gherardi, 2007), dispersion facilitée par la connectivité des hydrosystèmes et par le transport par le courant (Riis & Sand-Jensen, 2006; Nilsson *et al.*, 2010). Ainsi les écosystèmes aquatiques continentaux sont particulièrement exposés aux espèces exotiques et aux invasions biologiques. A titre d'exemple, un inventaire des espèces exotiques dans les Grands Lacs d'Amérique du Nord a comptabilisé 182 espèces exotiques, dont 61 plantes (Ricciardi, 2006), et une autre étude a dénombré 114 espèces végétales exotiques naturalisées sur 323 espèces exotiques naturalisées dans les eaux douces d'Amérique du Nord (Strayer 2010). De plus, parmi les 100 espèces listées par l'IUCN comme étant les pires espèces invasives au monde, 15% sont inféodées aux écosystèmes aquatiques continentaux (Lowe *et al.*, 2000). Vilà *et al.* (2010) ont d'ailleurs montré qu'en Europe, les espèces exotiques aquatiques d'eau douce ont des impacts écologiques et économiques plus importants que les espèces exotiques terrestres, proportionnellement.

### IV.2. Conséquences des changements climatiques sur les écosystèmes aquatiques

L'augmentation des températures et les changements de régimes de précipitations sont les principaux facteurs du changement climatique qui entraîneront des modifications des caractéristiques physiques et chimiques des hydrosystèmes (Rahel & Olden, 2008). Les répercussions seront différentes selon que l'on considère les milieux lentiques ou lotiques.

En Europe, la diminution des précipitations en été engendrera une diminution du débit des cours d'eau, ce qui provoquera une augmentation des concentrations en polluants organiques et en nutriments en aval des points de rejets (Schindler, 1997; Whitehead *et al.*, 2009). De plus, la vitesse du courant détermine la composition biotique, et le taux de production primaire (Palmer *et al.*, 2008). Ainsi les débits plus lents peuvent favoriser la production d'algues épiphytes, qui ont un effet délétère sur *Ranunculus* sp. en l'étouffant (Whitehead *et al.*, 2009). L'augmentation des températures contribuera également à la diminution de la vitesse du courant, puisque dans les zones où les précipitations annuelles sont inférieures à 500mm, 2°C d'augmentation de la température ont un effet sur le débit équivalent à -10% de précipitations (Schindler, 1997). Les précipitations plus faibles en été entraîneront une exondation des berges plus importante qu'actuellement, et probablement plus longue.

Les changements de températures auront eux aussi des conséquences sur les hydrosystèmes, notamment sur les cours d'eau, l'eau brassée étant plus proche de la température de l'air (Whitehead *et al.*, 2009). Pour les lacs profonds, la période de stratification thermique estivale sera plus longue : à titre d'exemple il est prédit que la durée de stratification des lacs autrichiens augmentera d'environ 7 jours par dizaine d'années (Dokulil, 2013). Dans les petits lacs, les modifications climatiques auront un impact sur la turbidité et sur la profondeur de la thermocline<sup>2</sup> (Schindler, 1997). Or, l'accès à la lumière et la température contrôlent la croissance du phytoplancton, des macrophytes<sup>3</sup> et des épiphytes, leur modification aura donc un effet sur la distribution locale des organismes (Whitehead *et al.*, 2009).

Outre l'altération des régimes hydrologiques et l'augmentation des températures, le changement climatique entraînera l'augmentation de la fréquence des événements extrêmes tels que les sécheresses et les tempêtes (Rahel & Olden, 2008). Or les tempêtes et les crues remettent les sédiments en suspension, avec une possible remobilisation des métaux lourds, du phosphore et des polluants organiques persistants (Whitehead *et al.*, 2009). D'autre part, les modifications du climat diminueront la durée de recouvrement des lacs par la glace (Schindler, 1997),

---

<sup>2</sup> Zone de transition thermique rapide entre les eaux superficielles et les eaux profondes

<sup>3</sup> Plantes aquatiques macroscopiques d'eau douce

augmenteront l'acidité et la salinité de l'eau (Hellmann *et al.*, 2008; Rahel & Olden, 2008; Whitehead *et al.*, 2009), affecteront le cycle du carbone (Dokulil, 2013) et la qualité de l'eau, notamment sa charge en nutriments et en oxygène dissous (Whitehead *et al.*, 2009).

Les conséquences de ces changements sur la biocénose aquatique seront les mêmes que celles présentées précédemment pour les impacts du changement climatique sur les écosystèmes de manière générale (voir I), à savoir des modifications de la phénologie et de la physiologie des organismes, et les modifications des interactions biotiques au sein des chaînes trophiques (Jeppesen *et al.*, 2010; Liu *et al.*, 2015). Les écosystèmes aquatiques seront encore plus sensibles aux invasions biologiques avec les modifications engendrées par le changement climatique (Sorte *et al.*, 2013). Ainsi la pression des espèces invasives dans ces milieux devrait augmenter dans le futur (Havel *et al.*, 2015), d'autant que les prédictions montrent que l'aire de distribution des invertébrés aquatiques les plus invasifs devrait augmenter de 59%, et celle des plantes aquatiques de 12% d'ici 2100 (Bellard *et al.*, 2013).

Parmi les organismes aquatiques d'eau douce, les macrophytes représentent le premier maillon des chaînes trophiques en tant que producteurs primaires. Leur croissance étant largement influencée par la température, l'impact du réchauffement climatique sur les interactions interspécifiques dépendra en partie des modifications de biomasse et de richesse spécifique végétale. Ainsi les macrophytes sont un compartiment clé pour la compréhension des impacts du changement climatique sur les écosystèmes.

## V. Les espèces végétales aquatiques

### V.1. Une diversité de types biologiques au sein des macrophytes

Les macrophytes peuvent être classés selon leur type biologique, définis selon la position des espèces par rapport à la surface de l'eau (Barbe, 1984) (Fig. I-6). Ainsi les héliophytes sont des végétaux dont les racines sont constamment dans un substrat gorgé d'eau, mais dont l'appareil aérien reste hors de l'eau. Ces espèces poussent principalement en bordure des cours d'eau et plans d'eau, ou dans les marais, telles que *Phragmites australis* ou *Iris pseudacorus* (natives d'Europe, invasives en Amérique du Nord).

Les espèces amphiphytes (ou amphibies) sont adaptées à la fois à la vie dans l'air et à la vie dans l'eau, tel que *Crassula helmsii* ou *Glyceria fluitans*. Leurs racines sont toujours submergées ou ancrées dans un substrat, mais leurs tiges et leurs feuilles peuvent être submergées ou émergées, avec des morphologies très différentes entre les deux conditions. La différenciation des parties aériennes entre les deux formes de vie peut être dépendante du cycle de croissance des espèces,

de la partie de la plante considérée, ou bien des conditions environnementales. Cependant, le développement des organes reproducteurs nécessite un contact avec l'air (Barbe, 1984).

Enfin les hydrophytes sont complètement dépendants de la masse d'eau. Ils peuvent être fixés au substrat et totalement submergés (*Elodea canadensis*, *Vallisneria americana*), fixés et à feuilles flottantes (*Potamogeton nodosus*, *Nymphaea alba*), ou encore libres et submergés (*Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris*), ou libres et flottants (*Lemna minuta*, *Azola filiculoides*, *Eichhornia crassipes*). Les hydrophytes libres submergés peuvent parfois s'ancrer dans les sédiments, mais ne peuvent s'enraciner. Chez la grande majorité des hydrophytes submergés, la reproduction sexuée a lieu hors de l'eau, mais comme la plupart des macrophytes, ils ont une reproduction végétative très efficace par rhizomes, turions, ou stolons.

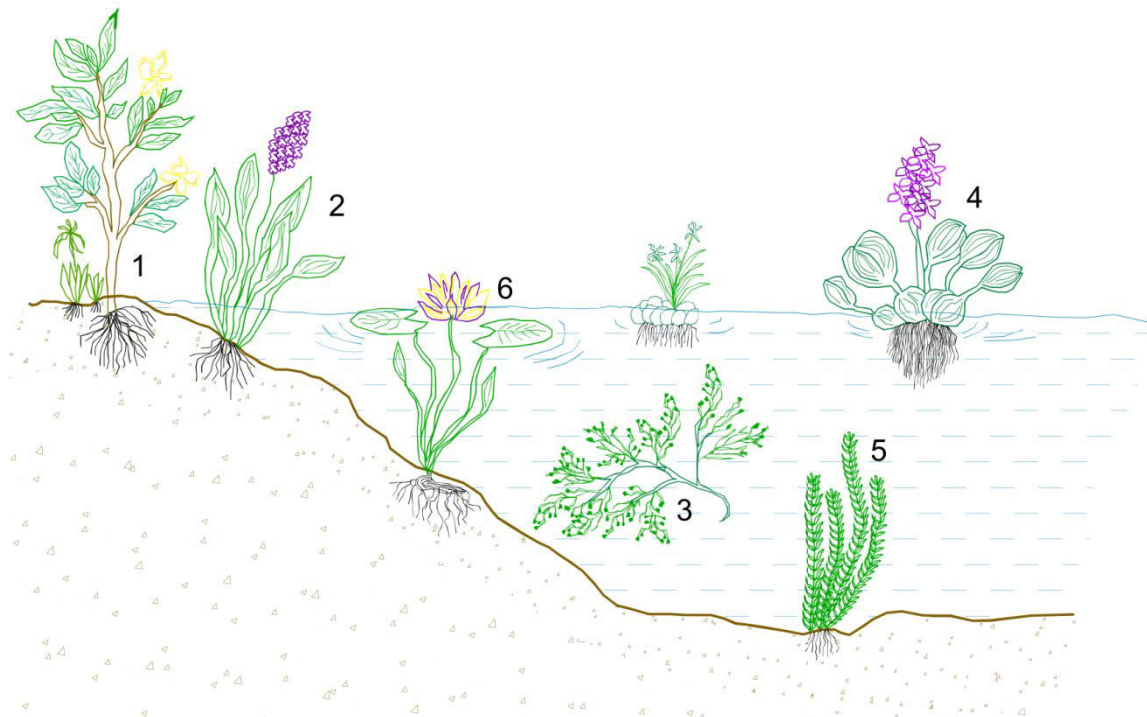


Figure I-6. Les différents types biologiques de macrophytes. 1- Hélophytes 2- Amphiphytes 3- Hydrophytes libres submergés 4- Hydrophytes libres flottants 5- Hydrophytes fixés submergés 6- Hydrophytes fixés à feuilles flottantes. D'après Delello, 2008.

La distribution de ces différents types biologiques dépend de multiples facteurs tels que la vitesse du courant, la profondeur de l'eau, la distance à la berge, mais aussi la disponibilité en lumière. En outre, les communautés de macrophytes subissent des variations saisonnières et interannuelles de biomasse, de structure et de composition.

### V.2. Impact de la température sur les macrophytes

Parmi les facteurs abiotiques pouvant influencer l'établissement d'une espèce dans un milieu, la température joue un rôle prépondérant, d'autant que chez les végétaux, elle influence la vitesse

de croissance. En effet le taux optimal de photosynthèse de la plupart des macrophytes se situe à des températures relativement élevées, compris entre 20 et 35°C (Bornette & Puijalon, 2010). Leur croissance devrait donc être avantagée par le réchauffement climatique, notamment au printemps et en automne. Mckee *et al.* (2002) ont montré que les capacités de colonisation de certains macrophytes sont plus importantes avec une augmentation de la température de l'eau de 3°C. D'autre part, l'augmentation des températures pourrait améliorer la survie hivernale de populations invasives, d'autant que la distribution des macrophytes d'origine tropicale est souvent limitée par les températures minimales d'hiver (Schindler, 1997). Ainsi Netten *et al.* (2010, 2011) suggèrent que les espèces submergées pérennes et les macrophytes libres flottants pourraient supplanter les espèces submergées annuelles.

Différentes études ont montré que des espèces végétales aquatiques invasives appartenant aux différents types biologiques peuvent être favorisées par des températures plus élevées (Mckee *et al.*, 2002; Alahuhta *et al.*, 2011; Peeters *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2016), ce qui suppose que selon leur position dans la masse d'eau et leurs capacités d'adaptation, des espèces aquatiques de types biologiques différents ne seront pas affectées par une augmentation des températures atmosphériques dans les mêmes proportions. En effet, les espèces flottantes et amphiphytes sont plus exposées aux fluctuations de températures journalières et saisonnières que les espèces submergées (Santamaría, 2002). En outre, Hussner *et al.* (2014) ont constaté que des températures de l'eau plus élevées favorisent la croissance de macrophytes submergés exotiques, entraînant des changements locaux de distribution d'espèces natives. L'augmentation des températures peut également avoir des impacts indirects sur les macrophytes, comme la brunification de l'eau qui favorise la croissance d'*Elodea canadensis* par rapport aux autres espèces (Mormul *et al.*, 2012).

Bien que l'influence de la température sur la croissance végétative des plantes aquatiques soit relativement bien connue (Lacoul & Freedman, 2006), son impact sur les mécanismes physiologiques sous-jacents et sur la reproduction sexuée des macrophytes est moins étudié. De plus, dans le cadre des invasions biologiques, il est nécessaire de mieux connaître les réponses des espèces les plus problématiques afin de cibler celles qui seront le plus favorisées par le changement climatique, de prioriser la surveillance des fronts d'invasion, et ainsi d'anticiper l'expansion de leur distribution.

### V.3. Quatre macrophytes invasifs pour modèles d'étude

Un total de 96 espèces de plantes exotiques aquatiques a été recensé en Europe, et la France est, avec l'Italie, le pays où le plus d'espèces de macrophytes exotiques sont présentes (34 espèces) (Hussner, 2012). Parmi elles, quatre espèces invasives ont été utilisées comme modèles



biologiques durant cette thèse : *Egeria densa*, *Myriophyllum aquaticum*, *Ludwigia hexapetala* et *Ludwigia peploides* subsp. *monteridensis*. Elles seront présentées succinctement dans les paragraphes suivants. Ces espèces sont toutes originaires d'Amérique du Sud, et ont été introduites en Europe et en Amérique du Nord notamment, où elles sont considérées comme invasives. Elles ont colonisé les hydrosystèmes français et européens, formant des herbiers denses qui peuvent entraver la circulation de l'eau et des bateaux, le fonctionnement des barrages hydroélectriques, et nuisent aux activités de loisirs aquatiques (Yarrow *et al.*, 2009; Thouvenot *et al.*, 2013a). D'un point de vue écologique, elles accélèrent le dépôt des sédiments (*Ludwigia* spp., Thouvenot *et al.*, 2013) ou au contraire leur remise en suspension (*E. densa*, Yarrow *et al.*, 2009), et génèrent parfois des conditions anoxiques défavorables à la faune aquatique (Dandelot *et al.*, 2005b; Stiers *et al.*, 2011). Les conséquences de l'introduction des deux espèces de Jussieu et du myriophylle du Brésil sur les écosystèmes sont telles que ces espèces figurent sur la liste d'espèces invasives de l'Union Européenne à laquelle s'applique le règlement n°1143/2014 (voir II.4). La forte production de biomasse et la colonisation rapide des hydrosystèmes par ces quatre macrophytes invasifs ont des répercussions importantes qui nécessitent la régulation voire l'éradication des populations les plus problématiques ou de celles qui sont établies depuis peu de temps. Leur gestion s'effectue principalement par arrachage mécanique ou manuel (Hussner & Champion, 2011; Haury *et al.*, 2012), et génère des coûts importants pour les collectivités, d'autant que les opérations sont à renouveler régulièrement. En France, l'utilisation d'herbicides dans les milieux aquatiques courants est interdite par l'arrêté du 12 septembre 2006. Des perspectives de lutte biologique ont parfois été explorées (Gassmann *et al.*, 2006; Curt *et al.*, 2010; Carruthers *et al.*, 2011), bien que les prédateurs naturels de ces espèces soient assez peu connus, que ce soit dans leur aire native ou dans leurs aires envahies.

L'égérie dense *Egeria densa* (Planch.) est une espèce submergée de la famille des Hydrocharitacées. Native du Brésil, d'Argentine et d'Uruguay (Yarrow *et al.*, 2009), elle a été importée en France dans les années 1920 pour être utilisée à des fins pédagogiques et de recherche (St John, 1961). Elle a ensuite été observée pour la première fois en milieu naturel en 1961 dans un cours d'eau du département de la Manche, la Sélune. Son utilisation en aquariophilie a probablement été à l'origine d'introductions répétées dans les milieux aquatiques (Hanson *et al.*, 2006; Sarat *et al.*, 2015). Ainsi en France, elle a colonisé de nombreux départements, principalement dans le Centre et l'Ouest (Fig. I-7a). Cette espèce est également considérée comme invasive en Nouvelle-Zélande, au Japon, aux Etats-Unis, et dans certains pays d'Europe, où elle a d'abord été observée en Allemagne vers 1910 (Yarrow *et al.*, 2009). Dans son aire d'introduction, elle se propage uniquement par reproduction clonale, car c'est une espèce

dioïque, et seuls des pieds mâles ont été introduits (Cook & Urmi-König, 1984). *E. densa* se trouve à la fois dans les milieux lenticules et lotiques, et s'enracine principalement à des profondeurs de 1 à 2 mètres, mais parfois jusqu'à 7 mètres (Yarrow *et al.*, 2009).

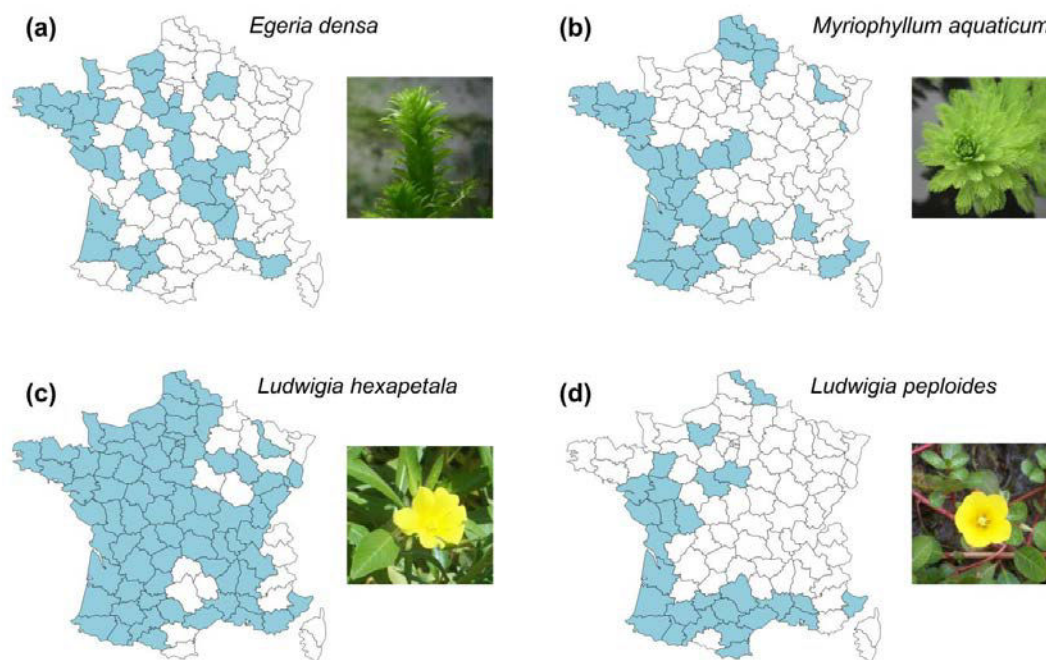


Figure I-7. Distribution de *Egeria densa*, *Myriophyllum aquaticum*, *Ludwigia hexapetala* et *Ludwigia peploides* en France. Cartes d'après : Réseau des conservatoires botaniques nationaux, 2009 (a) et 2012 (c), Muller, 2004 (b,d).

Le myriophylle du Brésil, *Myriophyllum aquaticum* (Velloso) Verdcourt<sup>4</sup> (Haloragacées), a été introduit volontairement en France en 1880 dans la région bordelaise en tant qu'espèce ornementale, dans le cadre d'essais de naturalisation (Thiébaud, 2007). Il a désormais colonisé l'ensemble de la façade Atlantique, le Sud-Ouest, et quelques départements du Sud-Est, du Centre et du Nord de la France (Fig. I-7b). En Europe, cette espèce est également problématique au Portugal (Moreira *et al.*, 1999), en Allemagne, en Irlande, au Royaume-Uni, et en Autriche. Comme *E. densa*, le myriophylle du Brésil est une espèce dioïque qui se reproduit uniquement par reproduction végétative dans son aire d'invasion, puisque seuls des pieds femelles ont été introduits (Hussner & Champion, 2011). La croissance de cette espèce est meilleure dans les milieux à faible courant ou les milieux stagnants, et riches en nutriments (Hussner *et al.*, 2009).

Les Jussies (Onagracées) *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* (Spreng.) P.H. Raven et *Ludwigia hexapetala* (Hook. & Arn.) Zardini, H.Y. Gu & P.H. Raven<sup>5</sup> étaient cultivées dans le Jardin des Plantes de Montpellier au XIX<sup>ème</sup> siècle pour leurs qualités ornementales, et ont été introduites en

<sup>4</sup> Synonyme : *Myriophyllum brasiliense*

<sup>5</sup> Voir l'encadré 2 ci-après qui fait le point sur la classification taxonomique des Jussies



1830 dans la rivière du Lez, où elle se sont naturalisées. Elles ont ensuite colonisé les réseaux hydrographiques méditerranéen, puis du Sud-Ouest de la France, avant de s'étendre à d'autres départements (Fig. I-7c,d). Elles sont désormais invasives dans d'autres pays européens, notamment *L. hexapetala*, ainsi qu'en Turquie, aux Etats-Unis, en Australie, en Nouvelle-Zélande (Thouvenot *et al.*, 2013a). Les deux espèces sont rarement observées en coexistence. *L. hexapetala* et *L. peploides* subsp. *montevidensis* se reproduisent majoritairement par reproduction végétative, mais aussi par reproduction sexuée (Ruaux *et al.*, 2009). En France les Jussies sont soumises à l'arrêté du 2 mai 2007 qui interdit leur transport, leur utilisation horticole, leur commercialisation et leur introduction dans le milieu.

### Encadré 2. Point sur la classification taxonomique des Jussies

En 1991, Zardini *et al.* apportaient des éléments permettant de séparer le complexe d'espèces *Ludwigia uruguayensis* en deux espèces, *L. grandiflora* (2n=48) et *L. hexapetala*, (2n=80), à partir de mesures morphologiques effectuées sur plusieurs douzaines de populations cultivées dans le Jardin Botanique du Missouri. Puis Nesom & Kartesz (2000) évaluèrent des spécimens issus de sept collections provenant de différents comtés du Texas, comparèrent leurs résultats à ceux de Zardini *et al.*, et constatant le chevauchement de certains caractères, ils proposèrent de reconnaître *L. hexapetala* en tant que sous-espèce de *L. grandiflora*, soit *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* (Hook. & Arn) et *L. grandiflora* (Michx.) Greuter & Burdet subsp. *grandiflora*. Or cette étude à l'origine de la séparation en deux sous-espèces était une nouvelle fois basée sur des échantillons provenant d'un nombre de sites restreint, uniquement localisés aux États-Unis. De plus, selon ses détracteurs, cette nouvelle classification a été publiée dans un journal assez peu reconnu dans le domaine de la taxonomie (com. pers.). Depuis, des recherches complémentaires ont été menées sur de nombreux spécimens provenant d'une large gamme de sites des aires natives et invasives, comprenant des observations des populations sur le terrain, des évaluations morphométriques sur des échantillons frais, des comptages de chromosomes et des études génétiques (Wagner *et al.*, 2007; Hoch & Grewell, 2012). Leurs résultats et conclusions suggèrent de revenir à la taxonomie proposée par Zardini, séparant *L. grandiflora* et *L. hexapetala* en deux espèces distinctes.

Or en Europe la taxonomie proposée par Nesom et Kartesz reste largement utilisée, notamment suite aux analyses de Dandelot *et al.* (2005) qui ont permis d'identifier quelles espèces de *Ludwigia* invasives étaient présentes sur le continent. Les analyses cytologiques effectuées à ce jour ont montré que seule l'espèce décaploïde *L. hexapetala* a été recensée en France et sur le continent (Dandelot *et al.*, 2005b). C'est pourquoi *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* a souvent été abrégée par *L. grandiflora* dans les publications européennes. Cela a conduit de nombreux auteurs à identifier cette espèce sous la nomenclature *Ludwigia grandiflora* (Michx.) Greuter & Burdet, qui correspond à l'espèce hexaploïde, ajoutant à la confusion déjà existante. Dans ce manuscrit, nous utiliserons la classification de Wagner *et al.* (2007), et *L. peploides* subsp. *montevidensis* sera désignée par *L. peploides*.

## VI. Objectifs et structure de la thèse

L'objectif général de cette thèse est d'étudier les réponses des macrophytes invasifs face au réchauffement climatique. Il s'agit notamment d'évaluer l'impact de l'augmentation des températures sur la croissance, le métabolisme, la germination et la distribution de quatre espèces aquatiques déjà fortement invasives en France et en Europe, *Egeria densa*, *Ludwigia hexapetala*, *Ludwigia peploides*, et *Myriophyllum aquaticum*.

Les expériences menées en conditions contrôlées sont incontournables dès lors que l'on veut évaluer l'effet d'un seul facteur. Cependant, elles restent relativement éloignées des conditions de vie réelles des espèces, tant concernant les conditions physico-chimiques du milieu, la photopériode, les phénomènes météorologiques, les variations de températures journalières et saisonnières, que les interactions biotiques. De telles expériences ont donc l'avantage de fournir des informations quant à l'impact d'un paramètre précis, mais présentent aussi des limites quant à l'extrapolation des résultats au milieu naturel. Par ailleurs l'impact du réchauffement climatique sur les végétaux est rarement étudié en conditions semi-naturelles ou in situ. Et pour cause, la réalisation de telles expérimentations peut impliquer la mise en place de dispositifs complexes, qui représentent des défis techniques. De plus, les expériences in situ sont parfois difficilement envisageables, comme c'est le cas lorsqu'elles incluent des espèces invasives, dont l'introduction dans les milieux naturels pose des problèmes d'éthique et est parfois interdite par la législation. Par ailleurs, la modélisation est un moyen de décrire et de comprendre des phénomènes complexes, en étudiant les interactions entre différents paramètres. Outre la prise en compte de la complexité d'un ou plusieurs systèmes, les modèles permettent également d'étudier des paramètres non mesurables ou encore de prédire le futur. Ces trois approches (conditions contrôlées, semi-contrôlées et modélisation) ont été utilisées dans ce travail de thèse, permettant d'évaluer l'impact du réchauffement et du changement climatique à différentes échelles biologiques (organisme, population, espèce).

Le présent manuscrit est divisé en trois parties comprenant un à trois chapitres. Dans la première partie, nous nous sommes intéressés à l'influence de la température sur les capacités de germination de graines de *L. hexapetala* et *L. peploides* de différentes populations provenant de deux aires d'invasion au climat contrasté. Dans un premier temps, nous avons testé leur réponse germinative face à une augmentation de 3°C en conditions contrôlées (**Chapitre 1**). Puis nous avons effectué une expérimentation croisée en étudiant les capacités de germination des graines et la survie des plantules lorsqu'elles sont soumises à leur climat d'origine et à un climat différent de celui de leurs parents (**Chapitre 2**).

Les travaux présentés dans la deuxième partie porteront sur :

- l'impact de l'augmentation de températures automnales sur la croissance de plusieurs populations d'une espèce submergée (*E. densa*) en conditions contrôlées (**Chapitre 3**),
- la croissance et la teneur en sucres d'espèces amphiphytes invasives et natives exposées à l'augmentation de températures printanières et estivales, en conditions contrôlées (**Chapitre 4**),
- les modifications morphologiques, phénologiques et physiologiques générées par la simulation d'un réchauffement de l'eau en jardin expérimental sur trois espèces invasives et trois espèces natives, submergées et amphiphytes (**Chapitre 5**).

Enfin la troisième et dernière partie sera consacrée aux résultats de la modélisation de la répartition potentielle actuelle et future de nos quatre modèles biologiques, afin d'établir quel serait l'impact des différents scénarios d'émissions de gaz à effet de serre sur leur aire de distribution sur les différents continents (**Chapitre 6**).

Ainsi cette thèse se caractérise par la diversité des niveaux d'organisation étudiés (graine, fragments végétatifs ; populations, espèces), des traits mesurés, mais aussi des approches utilisées. Ce travail trouve également toute son originalité dans les études comparatives effectuées. Le traitement de ces différents aspects en fonction du chapitre est résumé dans le tableau I-1.

**Tableau I-1. Résumé de la diversité des espèces et des caractères étudiés, des approches utilisées, et des comparaisons effectuées dans cette thèse, par chapitre. Les différentes couleurs de fond représentent les trois parties de la thèse.**

|           |   | Modèles biologiques |                      |                    |                     | Comparaisons |                      |                           | Traits mesurés |                |               | Approche              |                            |              | Mode de reproduction |                     | Facteur étudié           |                       |
|-----------|---|---------------------|----------------------|--------------------|---------------------|--------------|----------------------|---------------------------|----------------|----------------|---------------|-----------------------|----------------------------|--------------|----------------------|---------------------|--------------------------|-----------------------|
|           |   | <i>E. densa</i>     | <i>L. hexapetala</i> | <i>L. peloides</i> | <i>M. aquaticum</i> | Populations  | Invasives vs natives | Amphiphytes vs submergées | Morphologiques | Physiologiques | Phénologiques | Conditions contrôlées | Conditions semi-contrôlées | Modélisation | Reproduction clonale | Reproduction sexuée | Réchauffement climatique | Changement climatique |
| Chapitres | 1 |                     | x                    | x                  |                     | x            |                      |                           |                |                |               | x                     |                            |              |                      | x                   | x                        |                       |
|           | 2 |                     | x                    | x                  |                     | x            |                      |                           | x              |                |               |                       | x                          |              |                      | x                   | x                        |                       |
|           | 3 | x                   |                      |                    |                     | x            |                      |                           | x              |                |               | x                     |                            |              | x                    |                     | x                        |                       |
|           | 4 |                     | x                    |                    | x                   |              | x                    |                           | x              | x              |               | x                     |                            |              | x                    |                     | x                        |                       |
|           | 5 | x                   | x                    |                    | x                   |              | x                    | x                         | x              | x              | x             |                       | x                          |              | x                    |                     | x                        |                       |
|           | 6 | x                   | x                    | x                  | x                   |              |                      |                           |                |                |               |                       |                            | x            |                      |                     | x                        | x                     |

## PARTIE 1

### Capacités de germination des Jussies face au réchauffement climatique

► **Chapitre 1** - Le réchauffement climatique et les Jussies : capacités de germination de populations provenant de deux aires d'invasion

► **Chapitre 2** - Variation de la capacité de germination et de la croissance des plantules des Jussies dans les climats contrastés de deux continents envahis



Parmi les espèces invasives étudiées dans cette thèse, les deux Jussies *Ludwigia hexapetala* et *Ludwigia peploides* subsp. *monteridensis* sont les seules à être capables de reproduction sexuée dans leurs aires envahies. Leur floraison a lieu de juin à début octobre et permet parfois la production de fruits sous forme de capsules d'août à novembre (Thouvenot *et al.*, 2013a) avant la sénescence des herbiers. Dandelot (2004) a montré que les pollinisateurs sont nécessaires à la fécondation de ces espèces, qui sont donc entomogames. Elle a également effectué des tests d'autofécondation et de fécondation croisées qui ont permis d'explorer le fonctionnement de la reproduction sexuée des Jussies. Ainsi, pour les populations françaises étudiées, *L. peploides* est toujours à la fois autogame<sup>6</sup> et allogame<sup>7</sup>, alors que *L. hexapetala* peut être dotée d'au moins trois types sexuels différents, selon les populations : allogames strictes, auto-allogames facultatives comme *L. peploides*, ou encore des fleurs hermaphrodites morphologiquement mais pas fonctionnellement, comme c'est le cas pour certaines populations du Sud-Est de la France dont seuls les pollens semblent fertiles (Dandelot, 2004).

La fructification diffère également entre les deux espèces en France. Les observations de Dandelot *et al.* (2005) ont montré que *L. peploides* est très fructifère dans le Sud-Est de la France (10 à 12 capsules par tige) alors que *L. hexapetala* semble stérile dans cette zone ainsi que dans le Massif Central. En revanche dans les Landes *L. hexapetala* fructifie de manière variable, parfois abondamment dans certains sites (plus de 10 capsules par tige) et pas du tout dans d'autres (Dandelot *et al.*, 2005b). Par ailleurs, la production de graines fertiles par les deux Jussies n'est observée que depuis quelques années dans le Nord-Ouest de la France bien que ces espèces y soient présentes depuis de nombreuses années (Haury *et al.*, 2012). Dans la région de Tours, les deux espèces produisent des graines viables, jusqu'à 87% pour *L. peploides* et jusqu'à 58% pour *L. hexapetala* (Ruaux *et al.*, 2009). La viabilité des graines dépend des conditions de stockage, et diminue de manière significative lorsqu'elles sont exposées pendant une semaine à -15°C dans des conditions humides (Ruaux *et al.*, 2009). *L. peploides* semble donc être mieux adaptée à la reproduction sexuée que *L. hexapetala* dans cette région envahie, malgré son niveau de ploïdie plus faible ( $2n=16$  pour *L. peploides*, diploïde contre  $2n=80$  pour *L. hexapetala*, décaploïde). En effet la polyploïdie, de par la multiplication du nombre de chromosomes et donc du nombre d'allèles, est supposée conférer une plus grande capacité d'adaptation aux espèces, et peut ainsi faciliter les invasions végétales (te Beest *et al.*, 2012; Hahn *et al.*, 2013; Suda *et al.*, 2015).

La germination des graines est une des étapes clés de la reproduction sexuée qui est largement influencée par la température, la lumière et l'humidité (Baskin & Baskin, 2014). Le moment

---

<sup>6</sup> Autofécondation, les gamètes proviennent de la même fleur

<sup>7</sup> Fécondation par le pollen d'une autre fleur

auquel a lieu la germination est très important puisqu'il conditionne la survie et l'établissement des plantules, selon les conditions auxquelles elles doivent faire face (Donohue, 2005). La germination requiert au préalable la levée de la dormance<sup>8</sup> par l'altération des enveloppes des graines ou par des signaux environnementaux (Fenner, 1985). Les conditions nécessaires à la levée de dormance et à la germination peuvent être variables selon les espèces (Walck *et al.*, 2011). En outre, les plantes présentent des stratégies de germination différentes qui peuvent dépendre des conditions climatiques subies par la plante mère, notamment au cours du mûrissement des fruits (Galloway, 2001; Donohue, 2005; Segura *et al.*, 2015).

En ce qui concerne la germination des Jussies invasives, en France quelques expérimentations ont montré des taux de germination très différents selon les populations considérées (Tableau P1-1).

**Tableau P1-1. Taux de germination mesurés lors d'expériences effectuées sur différents substrats, à des températures comprises entre 20 et 26 °C, à la lumière, et après différents traitements pré-germination.**

| Espèce                                                | Origine des graines        | % de germination | Référence                   |
|-------------------------------------------------------|----------------------------|------------------|-----------------------------|
| <i>L. hexapetala</i>                                  | Marais d'Orx               | 13 à 92%         | Dutartre & Petelczyc, 2005  |
|                                                       | Marais d'Orx               | 0 à 10%          | Touzot <i>et al.</i> , 2002 |
|                                                       | Petit Etang de Biscarrosse | 10%              | Touzot <i>et al.</i> , 2002 |
|                                                       | Tarn                       | 4%               | Berner, 1971                |
| <i>L. peploides</i><br>subsp.<br><i>montevicensis</i> | Marais de Bourges          | 7%               | Dutartre & Petelczyc, 2005  |
|                                                       | Canal de l'Isle, Bénévent  | 5 à 20%          | Touzot <i>et al.</i> , 2002 |
|                                                       | Marais Poitevin            | 40 à 85%         | Touzot <i>et al.</i> , 2002 |
|                                                       | Marais Poitevin            | 2 à 100%         | Pipet <i>et al.</i> , 2003  |

Les taux de germination observés en conditions contrôlées sont parfois faibles, mais au vu de la quantité de graines produites dans les herbiers denses (10 000 graines/m<sup>2</sup>, Dandelot *et al.*, 2005), le nombre de plantules viables serait tout de même suffisant pour assurer la régénération des populations et la colonisation de nouveaux sites (Haury *et al.*, 2012). Par ailleurs des observations de plantules de Jussies en milieu naturel sont faites régulièrement (Dandelot, 2004; Dutartre & Petelczyc, 2005; Haury *et al.*, 2012). La perspective de l'efficacité de la reproduction sexuée des Jussies laisse également craindre la génération d'hybrides qui pourraient avoir des stratégies plus agressives que leurs parents (Forman & Kesseli, 2003; Dandelot, 2004).

Les facteurs qui favorisent la germination des Jussies sont encore mal connus, mais le changement climatique pourrait favoriser la reproduction sexuée de ces espèces principalement clonales. En effet, après un événement climatique extrême (crue, sécheresse) les banques de

<sup>8</sup> Mécanisme d'inhibition de la plupart des activités métaboliques de l'embryon, qui est alors dans un état de vie latente



graines contribuent à la régénération des populations (Capon & Brock, 2006; Li, 2014), puisque les graines survivent plus facilement à des stress hydriques ou thermiques que des fragments végétatifs (Fenner, 1985). Ainsi les plantes exposées à des conditions environnementales changeantes sont avantagées lorsqu'elles combinent les modes de reproduction clonale et sexuée, qui leur assurent un succès de régénération dans différentes circonstances (Silvertown, 2008). Sous un climat plus chaud, certaines espèces peuvent augmenter leur allocation d'énergie à la reproduction sexuée (Gao *et al.*, 2013). Dans le cas d'espèces invasives, cela signifie une augmentation des risques de colonisation participant à une potentielle extension de leur aire de répartition (Dong *et al.*, 2006; Brisson *et al.*, 2008).

L'augmentation des températures peut avoir un impact sur la phénologie de la germination, sur la levée de la dormance, sur le déclenchement de la germination en elle-même, mais également sur les premiers stades de vie des plantules (Walck *et al.*, 2011). Dans les deux chapitres qui composent cette première partie, nous avons utilisé des graines provenant du Nord-Ouest de la France (climat tempéré) et de la partie Nord de la Californie (climat méditerranéen) afin de tester l'impact du réchauffement du climat sur leurs capacités de germination. Les conditions climatiques différentes entre ces deux aires d'invasion nous ont aussi permis de tester l'adaptation locale aux conditions environnementales. Ainsi dans un premier temps nous nous intéresserons à la capacité de germination de *L. hexapetala* et *L. peplodes* en conditions contrôlées à 24 et 27°C, à partir de graines provenant de populations françaises et californiennes (**Chapitre 1**). Puis nous présenterons une expérience de germination croisée réalisée en jardin expérimental à la fois en Bretagne et en Californie, avec des graines originaires de ces deux localités (**Chapitre 2**). Ce chapitre nous permettra ainsi d'explorer l'impact de l'origine des graines et l'effet de la température des deux régions sur les capacités de germination des graines, mais aussi sur la survie et la croissance des plantules (Fig. P1-1).

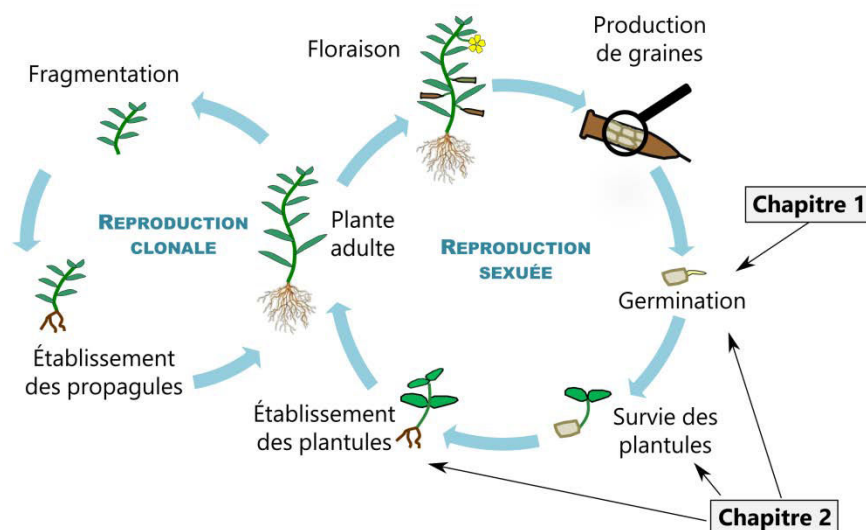


Figure P1-1. Cycle de reproduction des Jussies, avec la mise en évidence des étapes de la reproduction sexuée qui seront étudiées dans cette partie.

## Chapitre 1 - Le réchauffement climatique et les Jussies: capacités de germination de populations provenant de deux aires d'invasion

---

### Résumé

La température est un des principaux facteurs environnementaux qui régule la germination. Le réchauffement climatique pourrait considérablement modifier la dormance des graines et les réponses germinatives d'espèces de plantes inféodées aux zones humides et ripariennes. Le potentiel des plantes invasives à accroître leur capacité de germination, de dispersion des graines et leur distribution géographique est préoccupant, notamment vis-à-vis de la conservation de la biodiversité indigène. L'objectif de cette étude était de comparer la capacité de germination de *Ludwigia hexapetala* et *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* provenant de deux zones envahies face à une augmentation de 3°C. La germination des graines collectées dans ces deux aires d'invasion a été testée en conditions contrôlées avec deux régimes de températures, 24°C/14°C et 27°C/17°C. Indépendamment de la température, les taux de germination des espèces étudiées étaient supérieurs à 80% pour les graines de *L. hexapetala* californiennes, ainsi que pour deux populations de *L. peploides* françaises. En outre les graines de *L. hexapetala* de Californie ont germé deux fois plus que celles de France, alors que celles de *L. peploides* de Californie ont germé plus lentement et moins que deux des trois populations françaises. Les variations observées entre les populations des deux zones envahies peuvent être interprétées comme un ajustement des réponses germinatives des Jussies dû aux caractéristiques environnementales des régions de collecte des graines. Le réchauffement de 3°C appliqué a accéléré la vitesse de germination des graines de Jussies françaises et californiennes, et a été un facteur déterminant dans le pourcentage final de germination des populations françaises de *L. hexapetala*. Cette étude confirme que la reproduction sexuée pourrait contribuer au potentiel invasif de *Ludwigia* spp. et que leurs capacités de germination seront maintenues en cas d'un réchauffement de 3°C.



## Climate warming and water primroses: germination responses of populations from two invaded ranges (Article 1)

---

M. Gillard<sup>a</sup>, Brenda J. Grewell<sup>b</sup>, C. Deleu<sup>c</sup>, G. Thiébaud<sup>a</sup>

<sup>a</sup> ECOBIO, UMR 6553 CNRS, Université de Rennes 1, Rennes, France

<sup>b</sup> USDA-Agricultural Research Service Exotic & Invasive Weeds Research Unit, University of California, Davis, Department of Plant Sciences MS-4, Davis, CA 95616, USA

<sup>c</sup> IGEPP, UMR 1349 INRA, Université de Rennes 1, Le Rheu, France

In press in Aquatic Botany

DOI 10.1016/j.aquabot.2016.10.001

### Abstract

Environmental temperature is the primary regulator of germination. Global climatic warming may substantially change seed dormancy and germination responses of wetland and riparian plant species. The potential for increased germination capacity, seed dispersal and geographic range expansion of invasive plant species is a particular concern relevant to the conservation of native biodiversity. The aim of this study was to compare the germination capacity of *Ludwigia hexapetala* and *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* from two invaded ranges under 3°C warming predicted in climate change models. Germination of seeds collected from two invaded ranges was tested in controlled conditions at two air temperature regimes, 24°C/14°C and 27°C/17°C. Regardless of temperatures, the germination rates of studied species were greater than 80% for *L. hexapetala* from California, and for two populations of *L. peploides* from France. Seeds of *L. hexapetala* from California germinated two-fold more than seeds from France, while *L. peploides* from California germinated less quickly and at lower rates than two of three populations from France. The variation observed between invaded ranges could be interpreted as an adjustment of the germination responses of water primroses populations due to provenance environmental characteristics. The 3°C warming treatment accelerated the time to germination of water primrose seeds from California and France, and was a driving factor in final germination percentage for *L. hexapetala* populations from France. This study confirms that sexual reproduction can contribute to invasiveness of *Ludwigia* spp. and germination capacity will be maintained with 3°C temperature warming.

**Keywords:** aquatic plants · climate change · freshwater macrophytes · invasive species · *Ludwigia* · temperature

## 1.1. Introduction

As an adaptation to variable environments, wetland plant species often have both asexual and sexual reproduction. Clonal reproduction is common, and the rapid hydrochorous dispersal of vegetative fragments within watersheds has been broadly investigated (Barrat-Segretain & Bornette, 2000; Riis & Sand-Jensen, 2006; Vári, 2013). The capacity for sexual reproduction contributes to the spread of plant species, and so for exotic species, promotes invasion (Forman & Kesseli, 2003; Barrett *et al.*, 2008) through regeneration from seed banks (D'Antonio & Meyerson, 2002) or by the establishment of new populations (Dong *et al.*, 2006). Indeed, long-distance colonization of macrophytes to distant watersheds is a potential mechanism for spread of invasive species, and waterfowl and other wildlife are known to be vectors of seed to novel environments (Viana *et al.*, 2013; Bonilla & Pringle, 2015; García-Álvarez *et al.*, 2015). Moreover, sexual reproduction can increase genetic variation and the capacity for species for rapid adaptive evolution (Barrett *et al.*, 2008). Classic studies of wetland seed banks document the importance of this reproductive mode for community assembly (van der Valk, 1981; Capon & Brock, 2006) yet germination ecology and seed dispersal of amphibious plants have more rarely been considered.

As environmental temperature is the primary regulator of germination (Bradford,

2002), the expected climate warming may substantially change seed dormancy and germination responses of wetland and riparian plant species (Donohue *et al.*, 2010), and is expected to have severe effects on riverine systems, including lower water levels (Capon *et al.*, 2013). The moist soil areas exposed by these expected drawdowns may favor seed bank germination and so promote the maintenance of species that reproduce by sexual reproduction (Bornette & Puijalon, 2010). Furthermore, future climate change could alter the reproductive strategies of aquatic plants, by promoting a shift from clonal spread to greater sexual reproduction (Gardner & Mangel, 1999; Li, 2014).

While freshwater ecosystems are widely threatened by both climate warming (Carpenter *et al.*, 1992) and biological invasions (Dudgeon *et al.*, 2006; Bellard *et al.*, 2013), relatively little is known about the germination of invasive macrophytes. Managing an invasive species requires the greatest possible knowledge on its ecology, so it appears necessary to fill the knowledge gap regarding the germination dynamics of invasive macrophytes, especially in the context of increasing temperature. Data on the capacity of seeds to germinate with changing temperature can inform climate change predictions and invasive species risk assessments.

Water primroses *Ludwigia hexapetala* (Hook. & Arn.) Zardini, H. Y. Gu & P. H. Raven. (syn. *L. grandiflora* subsp. *hexapetala*, *L. uruguayensis*) and *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* (Sprengl) P.H. Raven (Onagraceae) are amphibious species from South America that have naturalized in Europe and in the US. Cross-latitudinal studies provide an outstanding approach to study climate warming effects on vascular plant species (De Frenne *et al.*, 2013). We compared germination dynamics of seed from populations of water primroses naturalized in western France and California. Environmental differences in the invaded ranges where the seed was produced presents an opportunity to investigate and compare the variation in the germination capacity of seeds produced under different climatic conditions from two invasive *Ludwigia* congeners. In the native South American range, populations of both taxa are observed to produce capsules and seeds (Grewell, pers. obs.), but germination details are unknown. In California, all studied populations produce mature fruits with viable seeds, though differences in seed production are noted between taxa and from populations in contrasting resource environments (authors, personal obs.). In France the number of fertile populations is thought to have increased over the past 15 years, raising concerns about the future invasiveness of the taxa (Ruaux *et al.*, 2009; Haury *et al.*, 2014). The development of seed banks by invasive

water primroses can support the persistence of populations, by ensuring their regeneration by seed after disturbances such as managed control efforts (Haury *et al.*, 2012). In this study we investigated the effects of temperature increase on the seed germination of water primroses from two invaded ranges. Global surface temperatures are predicted to increase between 1 and 4°C by 2100 (IPCC, 2013). We hypothesized that i) an increase of 3°C will enhance *L. hexapetala* and *L. peploides* subsp. *montevidensis* germination capacity, and ii) seeds from California will have a greater germination capacity than seeds from France because populations in the invaded California range have established under higher temperature regimes.

## 1.2. Materials and methods

### 1.2.1. Study species

*L. hexapetala*, a decaploid species ( $2n=80$ ), was introduced to France in 1830 in the southern part of the country, and reached the Loire basin by the late 1970s (Ruaux *et al.*, 2009). The diploid congener ( $2n=16$ ), *L. peploides* subsp. *montevidensis*, hereafter *L. peploides*, was observed in France for the first time around 1830 (Dandelot *et al.*, 2005b). In the US, the first records of *L. hexapetala* on the West Coast are from the 1940s, while earliest records of *L. peploides* are from 1863-1893 (Grewell *et al.*, 2016). Once established, both taxa have spread widely through water bodies as clonal fragments, forming dense mats under and above the water surface

(Thouvenot *et al.*, 2013a). *Ludwigia* spp. are also capable of sexual reproduction (Okada *et al.*, 2009; Ruaux *et al.*, 2009), and all from section Jussiaeae are also thought to be self-compatible (Wagner *et al.*, 2007). Okada *et al.* (2009) showed that populations of *L. hexapetala* in California watersheds have limited genetic variation, inferring their spread is almost exclusively clonal. Yet, sexual recombination was also detected within populations with disturbance, which indicates recruitment from seeds (Okada *et al.*, 2009). Recent experimental studies confirm that seeds of aquatic *Ludwigia* spp. have the capacity to germinate following dispersal in waterbird guts (García-Álvarez *et al.*, 2015), which may explain the spread of populations between distant watersheds throughout native and invaded ranges. Seed bank emergence assays from *L. hexapetala* population sites also support the importance of seedling recruitment in California (Grewell *et al.*, 2016).

### 1.2.2. Study sites: two contrasted invaded ranges

Water primroses tolerate a broad range of environmental conditions. The climate at invasive *Ludwigia* population sites in California and northwestern France is quite different. In coastal northern California, the Russian River watershed is dominated by a temperate Mediterranean climate, with rainy winters and dry summers (Fig 1-1a). Low precipitation combined with hot air temperature in summer lead to recurring seasonal drought. In France, the middle Loire River experiences an oceanic

temperate climate. Precipitation is evenly dispersed over the year, but more abundant in winter (Fig 1-1b). Winters are mild, and summers are relatively warm, with occasional hot events.

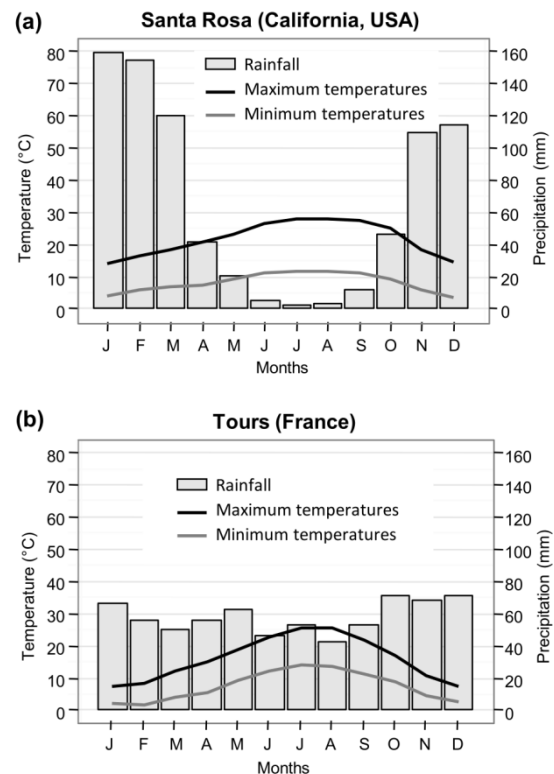


Figure 1-1. Climatic diagrams of Santa Rosa in California, USA (a) and Tours in France (b), representing the local climate. Light grey bars represent the monthly rainfall in mm, the lines depict the average high (in black) and low (in grey) temperature per month, in Celsius degree. (data source: Météo-France and USclimatedata.com)

### 1.2.3. Germination experiment and assessment

Seed capsules were collected when ripe during late summer in northern California and in western France, from 3 sites in both invaded ranges for *L. hexapetala*, and from 3 sites in France and 1 site in California for *L. peploides* (Table 1-1). In France, the 5 sites located on the Loire River are oxbows, separated by 2 to 10 km, and the remaining

Table 1-1. Location of the sites where capsules were collected. The first two letters of the site code correspond to the area of origin (CA=California, FR=France) and the two last letters indicate the species (LH=*Ludwigia hexapetala*, LP=*Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis*).

| Species                                         | Site code | Names of waterbody   | Site name                   | GPS coordinates        |
|-------------------------------------------------|-----------|----------------------|-----------------------------|------------------------|
| <i>L. hexapetala</i>                            | CALH1     | Russian River        | Comminsky Station           | 38.886028, -123.055174 |
|                                                 | CALH2     | Russian River        | Asti                        | 38.763413, -122.966920 |
|                                                 | CALH3     | Laguna de Santa Rosa | Laguna Ranch                | 38.446701, -122.836557 |
|                                                 | FRLH1     | Apigné Ponds         | Apigné                      | 48.094956, -1.739948   |
|                                                 | FRLH2     | Loire River          | Ile du Château              | 47.316483, 0.413346    |
|                                                 | FRLH3     | Loire River          | Les Raguins                 | 47.329167, 0.462044    |
| <i>L. peploides</i> subsp. <i>montevidensis</i> | CALP1     | Sage Creek           | Sage Creek - Lake Hennessey | 38.490237, -122.347488 |
|                                                 | FRLP1     | Loire River          | Ile Joli Cœur               | 47.325036, 0.437465    |
|                                                 | FRLP2     | Loire River          | Ile César, Ile aux boeufs   | 47.344959, 0.477065    |
|                                                 | FRLP3     | Loire River          | Port de Vallières           | 47.386191, 0.605725    |

site is a series of ponds in the Vilaine watershed. This last site was selected because the observation of fruit production by *L. hexapetala* at this site is recent, and because no other sites with a sufficient amount of capsules of *L. hexapetala* were found in the area of study on the Loire river. In California, collections sites of *L. hexapetala* in the Russian River were separated by 15 to 70 km; and *L. peploides* was collected in a tributary to the Napa River. All collection sites in both invaded ranges were discrete, widely separated and characterized by dense vegetation beds of water primroses with no co-occurrence of the two species. We consider each sampled site as a population in this study, as locally the species were submitted to different conditions between each site. Where possible, seed capsules were collected from population patches separated by at least 10 m in an attempt to collect from discrete individuals, and a maximum of three fruits were collected per each erect stem. Capsules were dried at ambient temperature and stored in the dark.

Fifteen capsules were used per population, 20 seeds were randomly extracted from each capsule. Seed surfaces were sterilized by immersion in a sodium hypochlorite solution (5%) for 30 seconds, and then seeds were gently washed with distilled water. Petri dishes (90 mm diameter) were sterilized in a sodium hypochlorite solution diluted with boiling tap water, for 15 minutes. The bottom of each dish was covered with a layer of glass beads, a filter paper disk and 15 mL of distilled water. To avoid capsule effect, the 20 seeds extracted from a capsule were distributed with 2 seeds per capsule distributed in each of 10 petri dishes, for each population, for a total of 30 seeds per petri dish. Population CALH1 of *L. hexapetala* from California didn't produce enough seeds per capsule to allow us to follow this protocol. For these populations, 6 seeds (or 12 when possible) from each capsule were distributed in 6 petri dishes, up to 25 seeds per container. Petri dishes with seeds were stored at 4°C in the dark for 15 days in order to break seed dormancy. They were then split in

two equivalent groups of five replicated dishes per population (three for population CALH1), and distributed randomly in two growth chambers (Percival AR-41L3). Growth chambers were set at two temperature regimes, 24/14 °C and 27/17°C (day/night) with a photoperiod 12/12 (25  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ). In both invaded ranges, germination of *Ludwigia* spp. occurs over an extended time period from spring to summer. A preliminary experiment conducted at 16 and 19°C showed no germination of the seeds from California (unpublished data). In order to test the seed germination for both ranges at the same temperatures, we chose higher temperature for this experiment, with a control temperature regime of 24/14°C. Thereby the 24/14°C temperature regime represents high summer temperatures in northwestern France and high late spring temperatures in northwestern California. The 27/17°C temperature regime corresponds to an increase of 3°C, an increase consistent with predictions from the IPCC climate change models (IPCC, 2013). Seed germination was monitored three times a week for 7 weeks. A seed was considered germinated once the radicle protruded the testa, and was then removed from petri dishes. The water level was maintained throughout the duration of the experiment, by addition of distilled water.

Three germination indices were determined: final germination percentage (FGP), mean time to germination (MTG) and

germination index (GI). MTG was calculated using the following equation (Luque *et al.*, 2013):

$$MTG = (\sum nD) / N$$

Where  $n$  is the number of seeds which germinated on day  $D$ ,  $D$  is the incubation period until counting, in days, and  $N$  represents the total number of seeds germinated during the experiment. GI was calculated according to the Association of Official Seed Analysts (Javaid & Tanveer, 2014):

$$GI = \sum (n/D)$$

where  $n$  is the number of seeds which germinated on day  $D$ , and  $D$  is the incubation period until counting, in days. The GI reflects both the amount of germination and the germination velocity. In this study, the maximum GI possible is 10. A high GI means that many seeds germinated early and a low GI suggests a late germination or few germinated seeds.

#### 1.2.4. Statistical analyses

Statistical analyses were performed using statistical R™ 3.1.0 software (R Development Core Team, 2013) with package multcompView (Graves *et al.*, 2012). Plots were generated using packages ggplot2 (Wickham, 2009), reshape2 (Wickham, 2007) and cowplot (Wilke, 2015). Normality and homogeneity of variances were tested prior to each parametric test, and data were transformed if necessary by arcsine-square-



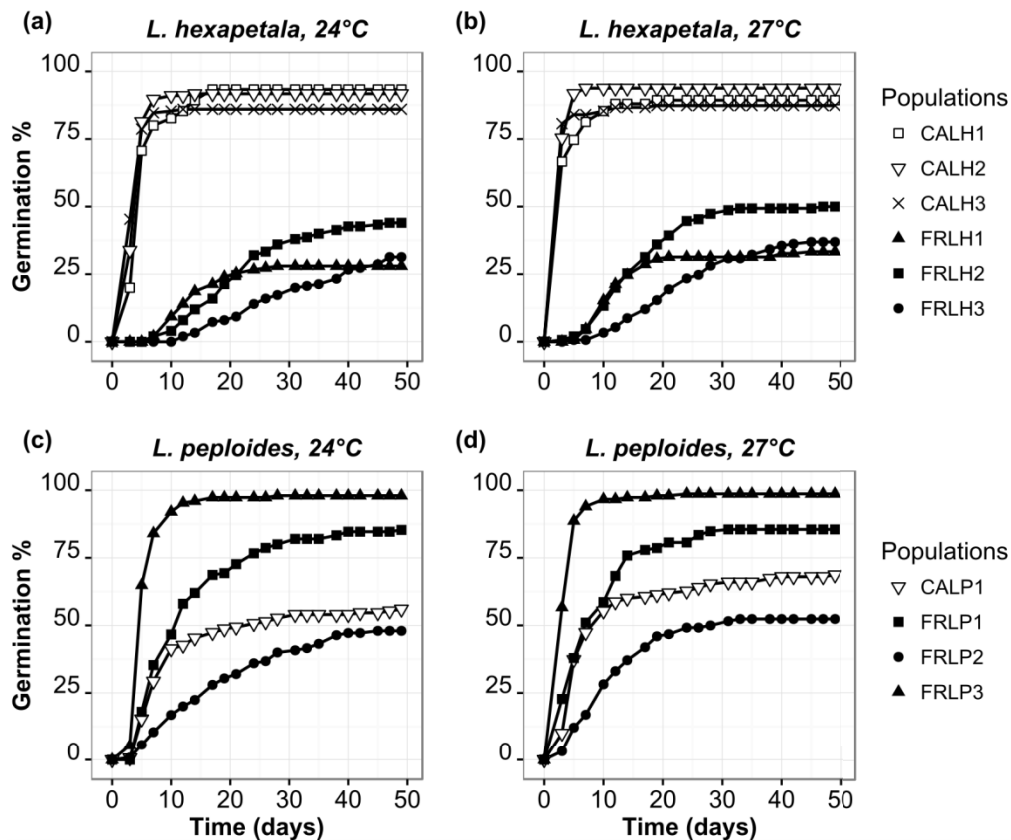


Figure 1-2. Cumulative germination percentage of *Ludwigia hexapetala* (a,b) and *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* (c,d) seeds during 49 days under two temperature regimes 24/14°C day/night (a,c) and 27/17°C (b,d), for experimental populations from two invaded ranges.

root, square-root or log10 transformation in order to meet statistical model assumptions. A two-way Analysis of Variance (ANOVA) with populations nested within invaded range was performed to test the effect of temperature, population, and the interaction effect of those two factors on the three chosen germination indices. Tukey's HSD test was applied for multiple comparisons when p values were significant ( $<0.05$ ) to determine differences in final germination percentage, mean time to germination and germination index.

## 1.3. Results

### 1.3.1. Final germination percentage (FGP)

For *L. hexapetala*, temperature, range, population within range and the interaction between temperature and range all had a significant effect on FGP (Table 1-2). Populations from California had a higher FGP (between 86% and 94%) than populations from France (maximum 50%) (Fig. 1-2a,b). Within French populations, two populations of *L. hexapetala* (FRLH1 and FRLH3) had the least final germination percentage, from 28% to 36% maximum. The FGP was higher at 27/17°C for populations from France, and there was no significant temperature effect on

the FGP of populations from California (Fig. 1-3a).

FGP was strongly influenced by source populations of *L. peploides* seeds (Table 1-2) irregardless of temperature (Fig. 1-3b). FGP of the single California population ranged from 56 – 69%, which compares to the range of FGP measured from the French populations (~ 50%, 85% and 98%) (Fig. 1-2 c,d).

### 1.3.2. Mean time to germination (MTG)

*L. hexapetala*'s MTG was significantly influenced by temperature, range, and by population within range (Table 1-2). On average, French seeds germinated three-fold to eight-fold times slower than seeds from California populations (Fig. 1-4a). Within California population, CALH2 and CALH3

germinated 31% faster than CALH1, and the 3°C warming accelerated the germination of respectively 33%, 21% and 40%. French populations were all different regarding their germination velocity; at 24/14°C, FRLH1 germinated two-fold faster than FRLH3, and 67% faster at 27/17°C (Fig. 1-4a). FRLH2 and FRLH3 germinated 30% and 25% faster respectively with a 3°C warming.

The MTG of *L. peploides* was strongly affected by both population within range and temperature (Table 1-2). FRLP3 seeds germinated three-fold faster than FRLP2 seeds (Fig. 1-4b). All *L. peploides* populations germinated faster at 27/17°C; 18% faster for CALP1 to 45% for the three French populations.

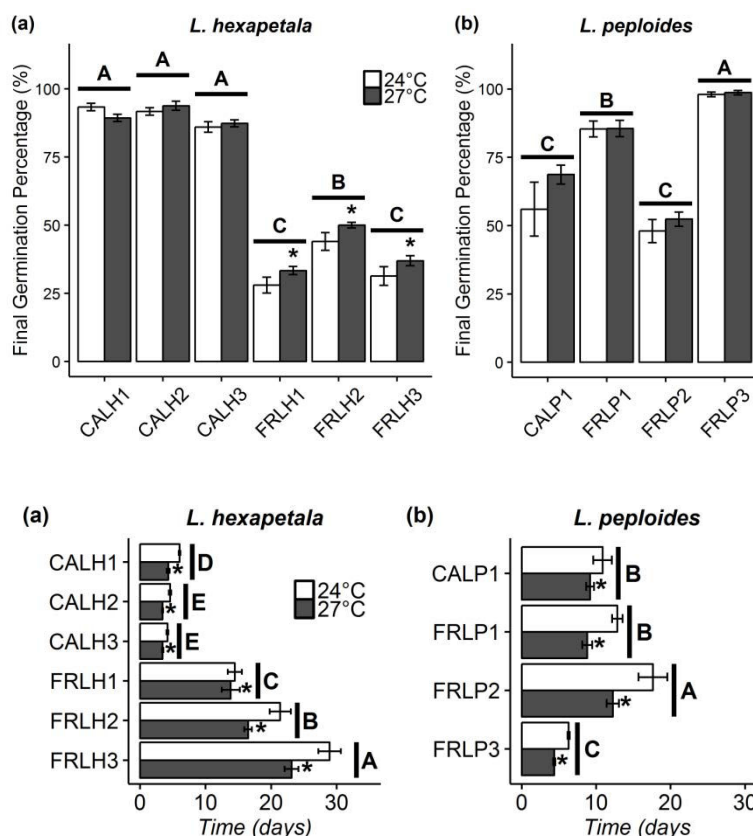


Figure 1-3. Means ( $\pm$ SD) for final germination percentage of *Ludwigia hexapetala* (a) and *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* (b) under two temperature regimes. Different capital letters above bars represent significant differences between populations. The symbol \* highlights an overall temperature effect with higher FGP due to higher temperature. ( $P < 0.05$ , Tukey HSD test).

Figure 1-4. Mean time to germination ( $\pm$ SD) of *Ludwigia hexapetala* (a) and *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* (b) under two temperature regimes. Different capital letters represent significant differences between populations. The symbol \* highlights an overall temperature effect with higher MTG due to lower temperature. ( $P < 0.05$ , Tukey HSD test).



Table 1-2. ANOVA results for final germination percentage (FGP), mean time to germination (MTG) and germination index (GI) for seeds from six populations of *Ludwigia hexapetala* and four populations of *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* exposed to two temperatures (24°C and 27°C) for 7 weeks. ns = not significant ( $p > 0.05$ ).

| Species                                               | Index | Effect                | Sum Square | F value | P value |
|-------------------------------------------------------|-------|-----------------------|------------|---------|---------|
| <i>Ludwigia hexapetala</i>                            | FGP   | Temperature           | 144        | 6.50    | 0.014   |
|                                                       |       | Range                 | 38864      | 1760.91 | <0.001  |
|                                                       |       | Pop within Range      | 1679       | 19.01   | <0.001  |
|                                                       |       | Temp:Range            | 96         | 4.35    | 0.042   |
|                                                       |       | Temp:Pop within Range | 39         | 0.43    | ns      |
|                                                       |       | Residuals             | 971        |         |         |
|                                                       | MTG   | Temperature           | 0.124      | 43.95   | <0.001  |
|                                                       |       | Range                 | 6.061      | 2151.55 | <0.001  |
|                                                       |       | Pop within Range      | 0.420      | 37.36   | <0.001  |
|                                                       |       | Temp:Range            | 0.005      | 1.75    | ns      |
|                                                       |       | Temp:Pop within Range | 0.015      | 1.32    | ns      |
|                                                       |       | Residuals             | 0.124      |         |         |
|                                                       | GI    | Temperature           | 0.791      | 125.31  | <0.001  |
|                                                       |       | Range                 | 45.372     | 7185.14 | <0.001  |
|                                                       |       | Pop within Range      | 1.054      | 41.74   | <0.001  |
|                                                       |       | Temp:Range            | 0.087      | 13.83   | <0.001  |
|                                                       |       | Temp:Pop within Range | 0.020      | 0.77    | ns      |
|                                                       |       | Residuals             | 0.278      |         |         |
| <i>Ludwigia peploides</i> subsp. <i>montevidensis</i> | FGP   | Temperature           | 0.00011    | 2.26    | ns      |
|                                                       |       | Range                 | 0.00065    | 13.82   | <0.001  |
|                                                       |       | Pop within Range      | 0.00447    | 47.41   | <0.001  |
|                                                       |       | Temp:Range            | 0.00012    | 2.61    | ns      |
|                                                       |       | Temp:Pop within Range | 0.00001    | 0.16    | ns      |
|                                                       |       | Error or residuals    | 0.00151    |         |         |
|                                                       | MTG   | Temperature           | 2.439      | 29.85   | <0.001  |
|                                                       |       | Range                 | 0.001      | 0.02    | ns      |
|                                                       |       | Pop within Range      | 11.997     | 73.42   | <0.001  |
|                                                       |       | Temp:Range            | 0.194      | 2.38    | ns      |
|                                                       |       | Temp:Pop within Range | 0.094      | 0.58    | ns      |
|                                                       |       | Residuals             | 2.614      |         |         |
|                                                       | GI    | Temperature           | 22.052     | 126.41  | <0.001  |
|                                                       |       | Range                 | 7.813      | 44.79   | <0.001  |
|                                                       |       | Pop within Range      | 144.683    | 414.69  | <0.001  |
|                                                       |       | Temp:Range            | 0.033      | 0.19    | ns      |
|                                                       |       | Temp:Pop within Range | 5.537      | 15.87   | <0.001  |
|                                                       |       | Residuals             | 5.587      |         |         |

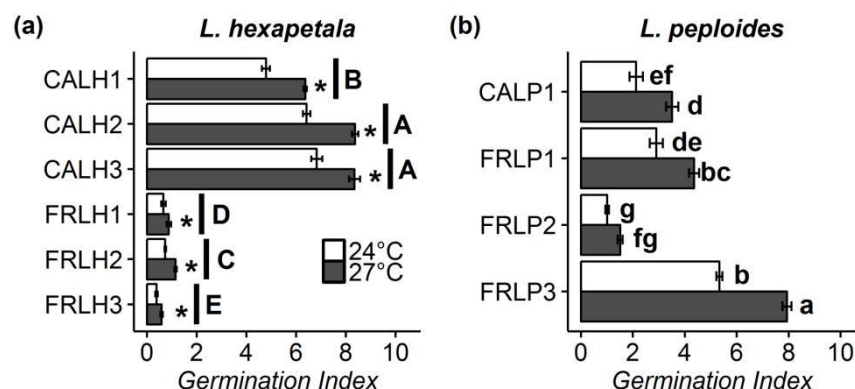


Figure 1-5. Germination index (mean  $\pm$ SD) of *Ludwigia hexapetala* (a) and *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* (b) under two temperature regimes. Different capital letters represent significant differences between populations. The symbol \* highlights an overall temperature effect with higher FGP due to higher temperature. Different small letters indicate significantly different values. ( $P < 0.05$ , Tukey HSD test).

### 1.3.3. Germination Index (GI)

Regarding *L. hexapetala*, we observed a significant effect of temperature, range and population within range and the interaction between range and temperature (Table 1-2). The higher GI of CALH2 and CALH3 indicates these populations germinated significantly more than CALH1 in the first days of the experiment, at both tested temperatures (Fig. 1-2a,b, 1-5a). All tested populations germinated significantly more at 27/17°C in the first days of incubation. The French populations had a low GI, reflecting a slower but continuous germination (Fig. 1-2 a,b, 1-5a)

The ANOVA indicated that the GI of *L. peploides* is affected by temperature, range, population within range, and by the interaction between population within range and temperature (Table 1-2). CALP1 and FRLP1 had a similar GI at 24/14°C, but were different from FRLP2 and FRLP3 for this temperature (Fig. 1-5b). The four populations were all different regarding their GI at 27°C (Fig. 1-5b). CALP1, FRLP1 and FRLP3 seeds had a higher and earlier germination with a 3°C warming during the first few days of incubation (Fig. 1-2c,d, 1-5b).

## 1.4. Discussion

### 1.4.1. Germination of *Ludwigia* spp. and invasiveness

To our knowledge, this study is the first to publish results about temperature warming and the germination capacity of invasive *L.*

*hexapetala* and *L. peploides* subsp. *montervidensis*.

A highlight of our results is that all populations of *L. hexapetala* from California and two populations of *L. peploides* from France reached particularly high final germination percentages (>80% of germination) at tested temperatures. Radford & Cousens (2000) suggest that high germination rates might be linked with invasion success. Moreover, seeds from the Apigné ponds germinated up to 30%, which is not very high but still important considering that mature seed capsule production by *L. hexapetala* has only been observed at this site in a few recent years. The germination rates we measured confirm the concerns regarding the possible future spread of invasive *Ludwigia* spp. by sexual reproduction. It appears that allocation of resources to sexual reproduction can be an effective way for water primroses to produce new propagules that can support invasiveness of the species. However, experiments conducted under controlled conditions are a first step, and may overestimate germination in natural environments. Literature reviews suggest germination is a plant trait that can evolve quickly in new environments or with changing environmental conditions (Donohue *et al.*, 2010). To build from this study, germination capacity should be tested in outdoor experiments as well as in natural field conditions.

#### 1.4.2. Effect of temperature increase

As global temperatures rise, increases in flood events and overall decreases in annual river flow will lead to changes in ecotonal habitat along riverbanks, and increased susceptibility to weed invasions (Palmer *et al.*, 2008; Capon *et al.*, 2013). This will create more suitable soil habitat exposed for seed bank germination, and increase opportunities for sexual recruitment of plants along riverbanks. Indeed, persistent soil seed banks can enable vegetation to respond to unpredictable patterns of changing hydrologic patterns (Capon & Brock, 2006). Our results suggest that *Ludwigia* spp. will be able to take advantage of these changing conditions through germination from seed banks: we showed that a 3°C warming had an impact on the germination pattern of water primroses from California and northwestern France, a result consistent with our first hypothesis. Indeed, the warming treatment we imposed allowed earlier radicle emergence for both taxa. This early timing of germination is very important, because the critical survivorship and establishment of germinants as seedlings directly depends on the environmental conditions following the initial germination event (Donohue, 2005; Walck *et al.*, 2011). Additionally, the timing of germination can have impacts on plant size and fecundity, since early germination provides a competitive advantage and can allow a longer period of reproduction (Donohue *et al.*, 2010). The

earlier germination (a few days) detected in our study under increased temperature might set up a priority effect, allowing water primroses seedlings to gain competitive superiority over later germinating species.

While the mean time to germination was reduced by increased temperature, the final germination percentages were slightly enhanced only for populations of *L. hexapetala* from France (+6% difference), and those of *L. peploides* were not influenced for both ranges. The limited impact of a 3°C warming on the absolute numbers of germinated seeds suggests that invasiveness of water primroses will be maintained under the tested range of increased atmospheric temperature, but won't be enhanced. Nevertheless, the maintenance of the same germination rate by invasive water primroses under increased temperature could confer a competitive advantage to these invaders over other species having a lower germination temperature threshold. Indeed, studies of invasive plant species have documented that species that germinate under a wider range of temperatures also develop wider geographic ranges than species with narrow germination temperature niches (Grime *et al.*, 1981; Brändle *et al.*, 2003). In this study, we considered only germination responses to temperature, while temperature and moisture conditions are both important factors in natural conditions. Further investigation would be needed to bring a more exhaustive answer regarding the germination,

and more broadly regarding the sexual reproduction of invasive *Ludwigia* spp. under climate change conditions.

#### 1.4.3. Effect of ranges and population

Our results support our second hypothesis that seeds from populations of *L. hexapetala* sampled in California had a greater germination capacity, germinating between 37% to 66% more than French populations. These germination patterns clearly depend on the geographical origin of the seeds. According to Figuerola *et al.* (2005), variation in germination rate can be interpreted as adaptive responses of plants to adjust their germination patterns to habitat characteristics. Seeds from populations of *L. hexapetala* in California had high germination numbers early and quickly under experimental conditions. Selection pressures in response to local conditions may explain this rapid early germination: environmentally cued germination enables individuals to maximize their survival success by emerging as seedlings under favorable conditions with reduced risk of exposure to hostile conditions (Donohue, 2005; Mayfield *et al.*, 2014) such as heat during California summer. The germination pattern of *L. hexapetala* from populations from France contrasts with those of populations from California: seeds germinated lower, later and slower. In the field, the survivorship of seedlings from these populations is not jeopardized by high temperature if emerged in summer, which might explain why their seeds

germinated more regularly. Consistent with our results, Hierro *et al.* (2009) found that non-native genotypes of *Centaurea solstitialis* from regions with a summer rain regime exhibited much lower germination fractions and rates than those from a region with summer drought. However, plants may have differences in germination capacity or other indicators of fitness when under environmental conditions of provenance versus novel environmental conditions due to reasons other than local adaptation (Kawecki & Ebert, 2004; Hereford, 2009; Hirst *et al.*, 2016). Alternative factors that may interact and contribute to explain the difference of germination responses between the two ranges may include seed traits (i.e. seed size, nutrient reserves) that can vary due to differences in nutrient availability and other environmental characteristics among population sites (Galloway, 2001; Baskin & Baskin, 2014), or phenotypic plasticity of plants in source populations (Ghalambor *et al.*, 2007; Byars & Hoffmann, 2009).

Our results also suggest a strong effect of population within range of origin on the germination capacity of *L. hexapetala*. Variance in germination characteristics between populations of *L. hexapetala* from France was higher than variance observed between populations from California. However the results from the population at Apigné pond were intermediate compared to the two populations located in the Loire River

watershed. A similar result was observed between populations from California: the two populations in closest geographic proximity were not the most similar in their germination capacity. For *L. peploides* from France, our results suggest that source population influences germination rates and germination timing. We found a high degree of variation in germination of seeds from populations from the Loire River, despite the fact that they were collected from field sites in the same watershed region (3 to 15 km). These differences might be due to genetic drift, or to local environmental differences, such as variations in soil nutrient and water quality in the oxbow basins where capsules were formed and collected. The germination capacity of seeds from the population of *L. peploides* from California was either the same, higher or lower than the one of populations evaluated from France, depending on the population considered. It is difficult to draw conclusions about the germination capacity of *L. peploides* in California; we would need more populations from this invaded range for comparison. Because of the small sample size available to us from California, and a high variation in germination capacity between populations from France, we cannot reach a conclusion about our second hypothesis for this species.

As parental environment can influence the germination patterns (Galloway, 2001), in such circumstances, the comparability of the

different water primroses origin (i.e. invaded range) is limited. It would be interesting to separate environmental and genetic effects with further experiments including seed material obtained from individuals grown under the same conditions (Baskin and Baskin 2014). At this time, genetic studies are underway but we do not have information about potential genetic differences between naturalized populations in France and California.

## 1.5. Conclusions

Invasive *L. hexapetala* and *L. peploides* have the capacity to establish via seed germination with predicted increases in climate warming. Our findings suggest a moderate effect of warmer temperature on seed germination of the evaluated populations. Both population and temperature contributed significantly to the amount and the velocity of germination of the invasive taxa, but population explained most of the variance. Moreover, time to germination was mostly distinguished by population site, even for California populations of *L. hexapetala*. These populations, produced in a warmer climate, germinated much more and quicker than those from France. The results of this controlled environment study should be considered the first sketch of how germination patterns of *L. hexapetala* might respond to predicted temperature increases. Further study that considers fitness consequences of germination dynamics, and

both environmental and potential evolutionary effects is certainly needed to elucidate how this critical life stage operates under complex, natural environmental conditions. More information is needed about the sexual reproduction of these species, in their native range and throughout their naturalized range in order to fully understand the consequences of environmental change for the germination, colonization and spread of invasive *Ludwigia* taxa. Improved understanding of mechanisms underlying reproductive strategies of these invasive plants can inform risk assessments, lead to adapted management strategies to counteract their range expansion and conserve native biodiversity.

### **Acknowledgements**

We are grateful to Joy Futrell for assistance with the seed collections in California. We thank Meghan Skaer Thomason, three anonymous reviewers and the editor for their comments that improved a previous version of this manuscript. This work was supported by a Ph.D. grant from the French Ministry for Higher Education and Research to MG.

### **Authors contribution**

MG, GT and CD designed the experiment. MG performed the experiment. MG and BG performed data analysis, MG, BG and GT wrote the manuscript





## Chapitre 2 - Variation de la capacité de germination et de la croissance des plantules des Jussies dans des conditions climatiques contrastées

---

### Résumé

Les écosystèmes aquatiques sont particulièrement vulnérables aux invasions biologiques, et seront fortement impactés par le changement climatique. La compréhension de la dynamique de colonisation des plantes aquatiques est nécessaire afin de gérer et de restaurer les milieu envahis. De nombreuses espèces de macrophytes se propagent principalement par reproduction sexuée, mais elles allouent également de l'énergie à la reproduction sexuée. La combinaison des deux modes de reproduction représente un avantage pour la régénération des populations dans des conditions environnementales changeantes. Ainsi face aux changements climatiques, la reproduction sexuée pourrait être privilégiée par certaines espèces végétales. L'objectif de cette étude était de tester la capacité de germination et la croissance des plantules de deux espèces de *Ludwigia* invasives en Europe et aux Etats-Unis, soumises à conditions climatiques contrastées. Nous avons effectuée une expérience de germination croisée (France-Californie) en jardin expérimental avec des graines de *Ludwigia hexapetala* et *Ludwigia peploides* subsp. *montervidensis* provenant de populations californiennes et ligériennes. Nos résultats montrent que des températures plus élevées augmentent ou maintiennent l'intensité et la vitesse de germination, diminuent la survie des plantules, et augmentent la production de biomasse. L'origine des graines a eu peu d'impact sur les réponses de *L. hexapetala* à la température, mais a grandement influencé celles de *L. peploides*. Nous avons également établi qu'il n'y avait pas d'avantage systématique en faveur de l'espèce polyploïde par rapport à l'espèce diploïde. Les capacités d'invasion des Jussies pourraient augmenter dans les régions au climat océanique via leur reproduction sexuée, et le recrutement de ces espèces à partir des banques de graines doit être pris en compte dans la gestion des écosystèmes aquatiques.



## Variation in the germination capacity and seedling growth of water primroses in contrasting climates from two invaded continental ranges (Article 2)

M. Gillard<sup>a</sup>, Brenda J. Grewell<sup>b</sup>, Caryn J. Futrell<sup>b</sup>, C. Deleu<sup>c</sup>, G. Thiébaud<sup>a</sup>

<sup>a</sup> ECOBIO, UMR 6553 CNRS, Université de Rennes 1, Rennes, France

<sup>b</sup> USDA-Agricultural Research Service Exotic & Invasive Weeds Research Unit, University of California, Davis, Department of Plant Sciences MS-4, Davis, CA 95616, USA

<sup>c</sup> IGEPP, UMR 1349 INRA, Université de Rennes 1, Le Rheu, France

In preparation

### Abstract

Aquatic ecosystems are vulnerable to biological invasions, and will also be strongly impacted by climate change. Understanding the colonisation dynamics of aquatic invasive plant species is of main importance in order to manage and restore invaded environments. Many aquatic invasive plants rely on clonal reproduction to spread, but also allocate energy to sexual reproduction, which is an advantage for populations to regenerate in changing environmental conditions. Thus under future climate change, species may shift to sexual reproduction. The aim of this study was to test the germination capacity and the seedling growth of two *Ludwigia* species invasive in Europe and in the USA, under contrasted climates. We performed a reciprocal transplant of seeds of *Ludwigia hexapetala* and *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* from two invasive ranges into experimental gardens characterized by oceanic and Mediterranean climates. Our results showed that higher temperatures increase or maintain germination rates and velocity, decrease germinants survivorship, but increase their production of biomass. The origin of the seeds has low impact on *L. hexapetala* responses to temperature, but greatly influences those of *L. peploides*. We also established that there was no systematic advantage in favour to the polyploid species over the diploid. The invasiveness of water primroses in ranges with oceanic climate might increase with temperature rise due to sexual reproduction, and the recruitment from seed banks by these species have to be accounted for aquatic ecosystems management.

**Keywords:** *Ludwigia* spp. · climate warming · seed germination · seedlings survivorship · ploidy level · reciprocal transplant experiment

## 2.1. Introduction

Invasive plants have impacted riverine ecosystems throughout the world. Projected global climate change is expected to have significant effects on aquatic systems (Seavy *et al.*, 2009) and to increase the impacts due to invasive species (Mainka & Howard, 2010). The fact that many freshwaters systems are dominated by exotic species as compared to adjacent uplands suggests that there are fundamental differences in the colonization dynamics of these ecosystems, and further demonstrates the particular vulnerability of these systems to invasion (Pyšek & Prach, 1994; Dudgeon *et al.*, 2006; Vilà *et al.*, 2010).

Colonization dynamics of aquatic plant species are poorly understood in the context of global climate change. The timing and magnitude of propagule production, dispersal by water currents and recruitment of plant species are primary processes along rivers (Nilsson *et al.*, 2010). There is a need to understand key biological processes, including critical stages in the life cycle of invasive plant species, to predict responses of invasive species to climate warming.—Under current environmental conditions, the main primary mode of reproduction of invasive macrophytes is dispersal of vegetative fragments, even though sexual reproduction is possible. Some species such as *Ludwigia hexapetala* (syn. *L. grandiflora* subsp. *hexapetala*) and in *L. peploides* subsp. *montevidensis* (hereafter *L. peploides*) invest significant resources to rely

on sexual reproduction, and this mode of reproduction is occasionally detected in *L. hexapetala* (Okada *et al.*, 2009). These two *Ludwigia* species native to South America widely colonized aquatic ecosystems in western Europe and in the United States of America (Wagner *et al.*, 2007; Hussner, 2012). Their high biomass production generates high environmental impacts and economical costs, and they are now considered among the world's worst invasive aquatic plant species (Thouvenot *et al.*, 2013a). The two water primroses differed according to their ploidy levels: *L. hexapetala* is decaploid ( $2n=80$ ) and *L. peploides* is diploid ( $2n=16$ ). In France, *L. peploides* is self-compatible and usually fructiferous, whereas *L. hexapetala* has variable capsule production, and some population are sterile (Dandelot *et al.*, 2005a). No sterile populations were found in California. Plant populations exposed to changing environmental conditions and extreme events increase their chance of regeneration when they combine both asexual and sexual reproduction (Silvertown, 2008; Li, 2014). Thus, future climate change may alter the reproductive strategies of water primroses, promoting greater sexual reproduction and survival of the species as an adaptation to climate conditions (Li, 2014). Furthermore, field observations in France showed that since a decade the two species produce more capsules (Ruaux *et al.*, 2009; Haury *et al.*, 2014). The effectiveness of the sexual reproduction

of water primroses is relatively little known, but may represent a threat in their invasive ranges due to rising temperatures.

Seed germination is a crucial step that conditions the production of sexual propagules, and which widely depends on environmental conditions, including moisture, light and temperature (Walck *et al.*, 2011). Seeds of closely related invasive *Ludwigia* of varying ploidy levels may respond quite differently to environmental conditions. For example, the wetland species *Mimulus guttatus* from polyploid populations germinates over a larger range of temperatures than those from diploid populations (Vickery, 1967), and polyploid seeds of *Taraxacum* lineages from Japan germinated at higher percentages than diploids at optimal temperatures (Hoya *et al.*, 2007). Therefore, understanding the germination dynamics of invasive *Ludwigia* species with rising temperatures is important for conservation management of the invaded ecosystems. In an initial growth chamber experiment, we first explored germination responses of the species to a range of controlled temperatures (Gillard *et al. in press*). We showed that some populations had really high germination rate, and that germination capacity will be maintained with 3°C temperature warming. To further explore this process, we conducted outdoor experiments at two locations with contrasting climate conditions in the invaded ranges of France and California, with seed collected from eight

naturalized populations of two *Ludwigia* within the two ranges. The objective of this work was to compare the differences in germination dynamics and in germinants survivorship when exposed to contrasted temperatures, as well as the impact of seed origin on performances. We hypothesized that 1) Due to its polyploidy, *L. hexapetala* is expected to show better performances than *L. peploides* for the tested variables, 2) seed germination and seedling growth will be affected by the temperature difference between the two invasive ranges, 3) seeds and seedlings will show better performance when growing in the climatic conditions their come from.

## 2.2. Materials and methods

### 2.2.1. Study sites: two invaded ranges

The climate between the two ranges tested in this experiment is quite different at invasive *Ludwigia* population sites. The Russian River watershed, in coastal northern California, is dominated by a temperate Mediterranean climate: rainy winters and dry summers. Hot air temperature combined with low precipitation in summer lead to recurring seasonal drought. Impacted watersheds in northwestern France experience an oceanic temperate climate: mild winters, relatively warm summers with occasional hot events, precipitation evenly dispersed over the year but more abundant in winter. The two regions are also characterized by their difference in latitude, which generate a slight difference of

Table 2-1. Location of the sites where capsules were collected. Site codes highlighted in grey represent population that were common between the experiment that took place in Davis in 2015 and the experiment in both Rennes and Davis in 2016. The first two letters of the site code correspond to the area of origin (CA=California, FR=France) and the two last letters indicate the species (LH=*Ludwigia hexapetala*, LP=*Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis*).

| Species                                         | Site code | Name of waterbody - site name                                  | GPS coordinates        |
|-------------------------------------------------|-----------|----------------------------------------------------------------|------------------------|
| <i>L. hexapetala</i>                            | CALH1     | Laguna de Santa Rosa tributary to Russian River - Laguna Ranch | 38.446701, -122.836557 |
|                                                 | CALH2     | Russian River - Asti                                           | 38.763413, -122.966920 |
|                                                 | FRLH1     | Loire River - Ile du château                                   | 47.316483, 0.413346    |
|                                                 | FRLH2     | Loire River - Les Raguins                                      | 47.329167, 0.462044    |
| <i>L. peploides</i> subsp. <i>montevidensis</i> | CALP1     | Sage Creek tributary to Napa River                             | 38.490237, -122.347488 |
|                                                 | CALP2     | Santa Rosa Creek tributary to Russian River                    | 38.459315, -122.654070 |
|                                                 | FRLP1     | Loire River - Ile Joli Coeur                                   | 47.325036, 0.437465    |
|                                                 | FRLP2     | Loire River - Port de Vallières                                | 47.386191, 0.605725    |

day length from 0.5 to 1 h between the experimental sites from May to July. In this experiment, we aimed to test the effect of seed originating from contrasting climates, and the effect of contrasted temperatures during the germination and seedling growth.

Two sites per range (western France, northern California) and per species were selected. Five 10 cm deep soil cores were collected from each site and analysed for soil organic matter, extractable phosphorus, and total carbon, nitrogen, and phosphorus. The cores were dried at 60°C for 72 hours and ground to pass through a 0.420 mm mesh sieve. Soil organic matter was measured by the loss-on-ignition method. Soils were analysed for extractable phosphorus for total phosphorus by spectrophotometry using the molybdenum-ascorbic acid method. Total carbon and nitrogen were measured using a Perkin Elmer 2400 CHNS/O analyser (Perkin Elmer, Waltham, Massachusetts, USA).

### 2.2.2. Capsule collection

Seed capsules were collected following maturation and production of ripe seed between August - October in 2014 and 2015. Two naturalized populations of each of the two *Ludwigia* taxa were sampled from the Loire Valley of northwestern France (Loire River Watershed; Table 2-1), and an additional two naturalized populations of each taxa were sampled in Russian River and Napa River Watersheds in northern California (Table 2-1). In France, the 4 sites located on the Loire River are oxbows separated by 3 to 10 km. In California, collections sites of *L. hexapetala* in the Russian River were separated by 70 km; and seeds of *L. peploides* were collected in impounded tributaries of the Russian River and adjacent Napa River Watershed. In both invaded ranges, collection sites characterized by dense vegetation beds of water primroses with no co-occurrence of the two species. We consider each sampled site as a population in this study, as the sites were discrete, widely separated, and locally the species were submitted to different conditions between

each site. In order to collect fruits from different individuals, where possible, seed capsules were collected from population patches separated by at least 10 m, and a maximum of three fruits was collected per erected stem. The protocol described below was applied for both years. Capsules were dried at ambient temperature, and then stored at 4°C in the dark.

### 2.2.3. Experimental design

The first experiment evaluated germination responses of seven invasive *Ludwigia* populations was implemented May 21-July 6, 2015 at the USDA-ARS Aquatic Weed Research Facility at the University of California, Davis, and was repeated simultaneously in Davis and at ECOBIO Research Facility at the University of Rennes 1, France from May 12-June 27, 2016 on eight populations, including six populations in common with the experiment of 2015 (Table 2-1). The aim of this experimental design was to test the repeatability of the results (comparison between 2015 and 2016 in Davis) and the effect of two temperature regimes (comparison between Rennes and Davis in 2016). The capsules used in each experiment were those collected the previous autumn. Before the beginning of the experiment, capsules were stored at 4°C in water for 10 days in order to mimic natural vernalization in humid conditions. The capsules used for the experiment were photographed, measured for fresh weight and the length, area, average

width and maxim width were calculated with WinFOLIA 2009a (Regent Instruments, Canada) for 12 capsules per population and per experimental site. In each place, 12 capsules of each population were then dissected, and a maximum of 24 seeds per capsules was kept for the experiment. We only used seeds that looked healthy and filled with an embryo. 1834 seeds were buried individually in the 2015 experiment, and 2304 in 2016, at 1 cm depth in Leach “Cone-tainers”™ (Stuewe and Sons, Tangent, Oregon, USA) filled up with a mixture of (v/v) 90% sand and 10% potting soil (NPK 9-5-7). The cone-tainer pots were 14 cm high, with a diameter of 4 cm at the top, and holes at the bottom. Mesh screens were placed at the bottom of the pots to prevent from soil mixture escape but also to allow its contact with water. Pots were arranged in trays of 98 with each tray containing the seeds from 4 capsules, and half-randomly disposed in three to four tanks filled with 12.5 cm of tap water; pots with seeds from a same capsule were kept near to each other. Pots were maintained vertically with the bottom 6.5 cm centimeters of the pots immersed in water.

Germination of seeds and seedling survival were monitored three times a week for 6 weeks. Seedlings were considered emerged when a cotyledon was visible at the soil surface. After 46 days, the length of shoots and roots and the number of branches produced were measured. Shoot and roots

were dried separately at 70°C for 72 hours, and then weighed. Un-germinated seeds were extracted from the soil mix, and their viability was tested with a tetrazolium (2,3,5-triphenyl-2H-tetrazolium chloride) solution at 0.1%. Seeds were cut in half to bisect the embryo, and submerged in the tetrazolium solution for 48 hours. Viable embryos presented a pink or red color.

The mean time to germination (MTG) was calculated to describe germination pattern, using the following equation (Luque *et al.*, 2013):

$$MTG = (\sum nD) / N$$

where  $n$  is the number of seeds which germinated on day  $D$ ,  $D$  is the incubation period until counting, in days, and  $N$  represents the total number of seeds that germinated during the experiment.

The temperatures of water, air and soil mix were measured once per hour during the duration of the experiment. Air temperature and water temperature were recorded respectively with HOBO® Pro v2 logger and HOBO® U22 Water Temp Pro v2 in California, and with a station Davis Instrument Vantage Pro2 and SWS Mini-Diver in France. Soil mix temperatures were recorded with iButtons buried in cone-tainers at the same depth as the seeds.

#### 2.2.4. Statistical analyses

Statistical analyses were performing using statistical R™ 3.2.3 software (R Development

Core Team, 2015) with packages car (Fox & Weisberg, 2011), MuMIn (Barton, 2016), lme4 (Bates *et al.*, 2015), AICcmodavg (Mazerolle, 2016) et mixtools (Benaglia *et al.*, 2009).

A two-way Analysis of Variance (ANOVA) with populations nested within seed provenance was performed to test the effect of climate, seed provenance and the interaction effect of those two factors on the mean time to germination. Tukey's HSD test was applied for multiple comparisons when  $p$  values were significant ( $<0.05$ ) to determine differences. Normality and homogeneity of variances were tested prior to each parametric test, and data were transformed if necessary by square-root or log10 transformation in order to meet statistical model assumptions.

Binomial data such as seed germination, seedlings survivorship and seed viability were tested with generalized linear model with mixed effects, species, climate and range as fixed effects, and population as random effect. Linear models with mixed effects were used to test the effect of seedlings age, species, climate, range, and the interactions of seedlings age, species and range with climate (fixed effects), on seedlings characteristics. The effects of capsules nested in tank and of populations were included in the model as random effects. Plots were generated from prediction of the linear models for seedlings age by species and by range. Confidence intervals around the average predicted per



seedlings age were calculated as following:  $+1.96 \times \text{standard development}$  and  $-1.96 \times \text{standard development}$ . Variables were considered significantly different when the confidence intervals of the values predicted for the two climates were not overlapping. For both generalized linear models and linear models, the impact of fixed effects was tested with an analysis of deviance performed on the model. Moreover, the variability explained by the model was calculated for fixed and random effects according to the method developed by Nakagawa & Schielzeth (2013).

A PCA was performed on the capsules characteristics in order to determine the correlation between the different

measurements. On those that were correlated, a single variable was kept, and the correlation between these characteristics and final germination percentage, mean time to germination, percentage of dead seedlings, and the percentage of seeds viable.

The experiment repeatability was partly tested by comparing measurements of the experiment of 2015 and 2016 in Davis with two PCAs. The first was for measures of capsules characteristics, final germination percentage, mean time to germination, percentage of dead seedlings, percentage of viable seeds, and the second regarded seedlings characteristics.

Table 2-2. Comparison of soil temperatures recorded in Rennes and in Davis during the experiment duration (2016). Averages are expressed  $\pm$  standard development.

|                                  | Rennes (°C)    | Davis (°C)     | Difference (°C) |
|----------------------------------|----------------|----------------|-----------------|
| Average temperature              | 18.1 $\pm$ 5.3 | 23.7 $\pm$ 7.6 | 5.6             |
| Average minimum temperature      | 12.8 $\pm$ 3.3 | 14.4 $\pm$ 2.3 | 1.6             |
| Average maximum temperature      | 25.9 $\pm$ 3.9 | 34.7 $\pm$ 3.4 | 8.8             |
| Minimum temperature recorded     | 4.0            | 9.1            | 5.1             |
| Maximum temperature recorded     | 33.3           | 39.8           | 6.5             |
| Average thermal amplitude on 24h | 13.2 $\pm$ 4.2 | 20.4 $\pm$ 2.5 | 7.2             |
| Minimum thermal amplitude on 24h | 4.3            | 13.2           | 8.9             |
| Maximum thermal amplitude on 24h | 25.4           | 24.8           | 0.6             |

Table 2-3. ANOVA results for the mean time of germination of populations of *Ludwigia hexapetala* and of *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* from two invaded ranges exposed to two contrasted climates. ns = not significant ( $p > 0.05$ ).

| Species                                               | Effects                     | F     | df | p      | Tukey HSD |              |
|-------------------------------------------------------|-----------------------------|-------|----|--------|-----------|--------------|
| <i>L. hexapetala</i>                                  | Climate                     | 229.2 | 1  | <0.001 | Rennes A  | Davis B      |
|                                                       | Seed provenance             | 10.4  | 1  | <0.01  | France A  | California B |
|                                                       | Seed provenance:Pop         | 0.34  | 2  | ns     |           |              |
|                                                       | Climate:Seed provenance     | 0.19  | 1  | ns     |           |              |
|                                                       | Climate:Seed provenance:Pop | 0.25  | 2  | ns     |           |              |
| <i>L. peploides</i><br>subsp.<br><i>montevidensis</i> | Climate                     | 434.7 | 1  | <0.001 | Rennes A  | Davis B      |
|                                                       | Seed provenance             | 0.54  | 1  | ns     |           |              |
|                                                       | Seed provenance:Pop         | 1.26  | 2  | ns     |           |              |
|                                                       | Climate:Seed provenance     | 0.21  | 1  | ns     |           |              |
|                                                       | Climate:Seed provenance:Pop | 2.21  | 2  | ns     |           |              |

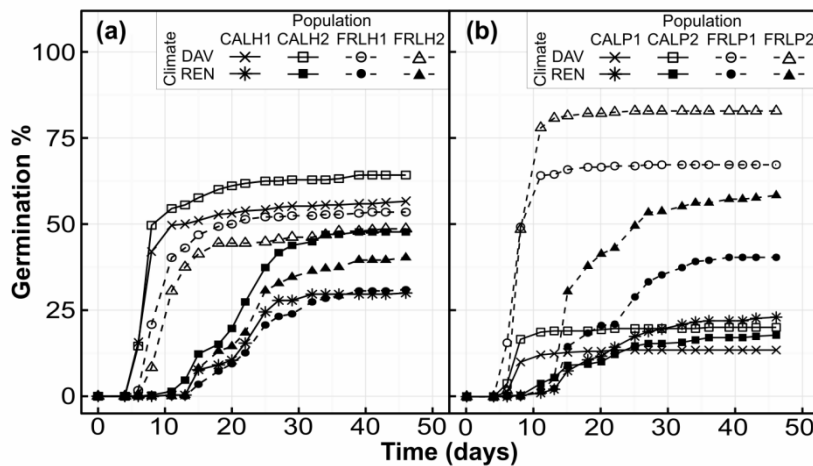


Figure 2-1. Cumulative germination percentage of *Ludwigia hexapetala* (a) and *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* (b) seeds during 46 days under two contrasted climate, for experimental populations from two invaded ranges.

## 2.3. Results

### 2.3.1. Soil characteristics among population sites

Soil analysis results showed that nutrient availability differed among sites. Site FRLP1 had the lowest nutrient availability, with the lowest organic matter, carbon, nitrogen and extractable phosphorus contents (see Table A1 in supplementary material “Annexe A”). Sites CALH2, FRLH1, CALP2 and FRLP2 had the highest organic matter, carbon and nitrogen content. Site FRLH2 had a particularly high content in extractable phosphorus. A PCA performed on these soil characteristics did not show an opposition between species or between ranges (Fig. A1).

### 2.3.2. Temperature differences between experimental sites

During the experiment, the average soil temperature in the cone-tainers pots was 5.6°C higher in Davis than in Rennes (Table 2-2), mainly due to higher average maximum temperature (+8.8°C). The average minimum daily temperatures between sites were similar

(<2°C of difference), but the daily thermal amplitude was higher in Davis.

### 2.3.3. Seed germination, embryos viability and seedling survivorship

#### 2.3.3.1. Seed germination

Temperature had a high significant influence on MTG for both species (Table 2-3), seeds germinated two fold-times faster in Davis than in Rennes for *L. hexapetala* and 2.3 fold-times faster for *L. peploides* (Fig. 2-1, Table 2-3). The range where seeds were collected had only a significant effect on MTG for *L. hexapetala* (Table 2-3). For this species, populations from France germinated 2.6 days later than populations from California (Fig. 2-1). There was no effect of population or of the interaction between climate and range and between climate and population, for any species (Table 2-3). The final germination rate was impacted by climate, by seed provenance, by the interaction between the two factors, and by some of their interaction with species effect (Table 2-4). Seeds of *L. hexapetala* from California germinated 42% more in Davis than in Rennes, while there was only a



tendency of climate effect for seeds of *L. hexapetala* from France (Fig. 2-2a,b). The higher temperatures in Davis favored the germination rate of the seeds of *L. peploides* from France, with on average 3.3 fold-times higher than when exposed to Rennes temperatures. The germination of seeds of *L. peploides* from California did not change with temperature; their germination rate was similar under climate conditions in Rennes and Davis. The geographical origin of the seeds had an impact on the germination percentage only for populations of *L. peploides*: seeds from France germinated 4.5 fold-times higher than those from California when exposed to Davis climate and 2.4 fold-times higher when exposed to Rennes climate (Fig. 2-2b).

### 2.3.3.2. Embryos viability

There was no effect of the range or of climate on the embryos viability of *L. hexapetala*, with an average of  $55 \pm 4\%$  of embryos viable at the end of the experiment (Table 2-4, Fig. 2-2c). However for *L. peploides*, the embryos viability was 5.9 fold-times higher for seeds from California than for seeds from France when exposed to the temperatures of

Davis. When exposed to the temperatures of Rennes, the embryos viability of *L. peploides* was 1.5 fold time lower than in Davis for seeds from California, and 3.7 fold-times higher for seeds from France (Fig. 2-2d).

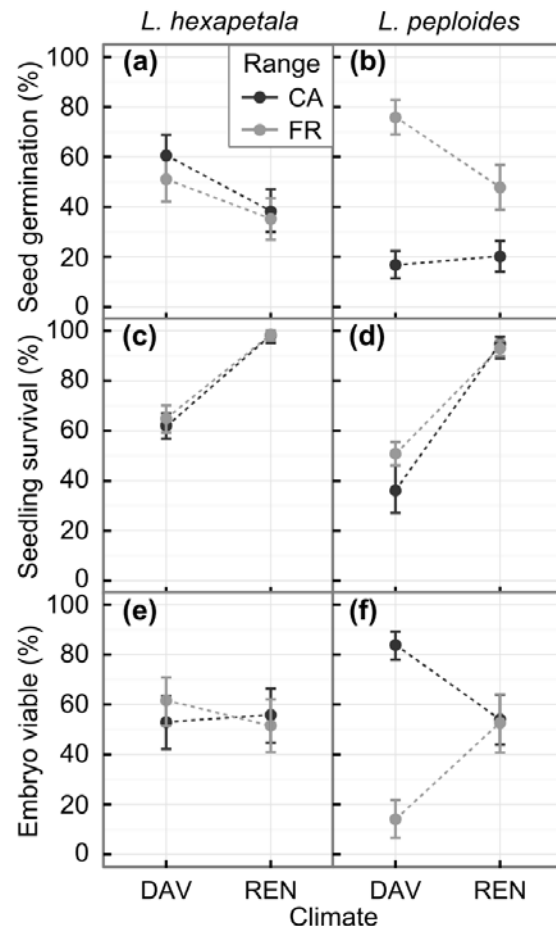


Figure 2-2. Percentage of seed germination, of viable embryos and of seedlings that survived until the end of the experiment from of *Ludwigia hexapetala* (a,c,d) and *Ludwigia peploides* subsp. *montevideensis* (b,d,f) from two invasive range and exposed to two contrasted climate. The error bars represent confidence intervals.

Table 2-4. Analysis of deviance results for seed germination, embryos viability and seedling survival from populations of *Ludwigia hexapetala* and of *Ludwigia peploides* subsp. *montevideensis* from two invaded ranges exposed to two contrasted climates. ns = not significant ( $p > 0.05$ ).

|                                 | Seeds germination |    |        | Embryos viability |    |        | Seedlings survival |    |        |
|---------------------------------|-------------------|----|--------|-------------------|----|--------|--------------------|----|--------|
|                                 | Chi sq            | df | p      | Chi sq            | df | p      | Chi sq             | df | p      |
| Climate                         | 119.6             | 1  | <0.001 | 16.5              | 1  | <0.001 | 230.6              | 1  | <0.001 |
| Seed provenance                 | 21.2              | 1  | <0.001 | 6.4               | 1  | <0.05  | 3.6                | 1  | ns     |
| Species                         | 3.0               | 1  | ns     | 0.02              | 1  | ns     | 38.3               | 1  | <0.001 |
| Climate:Seed provenance         | 12.9              | 1  | <0.001 | 17.9              | 1  | <0.001 | 1.9                | 1  | ns     |
| Climate:Species                 | 2.3               | 1  | ns     | 1.2               | 1  | ns     | 1.3                | 1  | ns     |
| Seed provenance:Species         | 39.6              | 1  | <0.001 | 14.1              | 1  | <0.001 | 2.1                | 1  | ns     |
| Climate:Seed provenance:Species | 42.2              | 1  | <0.001 | 74.9              | 1  | <0.001 | 1.1                | 1  | ns     |

Table 2-5. Analysis of deviance results for shoot length, root length, ratio root/shoot length, shoot weight, root weight, and number of branches of seedlings from populations of *Ludwigia hexapetala* and of *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* from two invaded ranges exposed to two contrasted climates after their emergence from seed. ns = not significant ( $p > 0.05$ ).

|                         | Shoot length |    |        | Ratio root/shoot length |    |        | Shoot weight |    |        |
|-------------------------|--------------|----|--------|-------------------------|----|--------|--------------|----|--------|
|                         | Chi sq       | df | p      | Chi sq                  | df | p      | Chi sq       | df | p      |
| Seedlings age           | 291.8        | 1  | <0.001 | 15.5                    | 1  | <0.001 | 197.0        | 1  | <0.001 |
| Climate                 | 7.4          | 1  | <0.01  | 0.4                     | 1  | ns     | 16.4         | 1  | <0.001 |
| Seed provenance         | 1.9          | 1  | ns     | 4.8                     | 1  | <0.05  | 2.9          | 1  | ns     |
| Species                 | 6.2          | 1  | <0.05  | 0.001                   | 1  | ns     | 19.9         | 1  | <0.001 |
| Seedlings age:Climate   | 2.8          | 1  | ns     | 8.0                     | 1  | <0.01  | 8.5          | 1  | <0.001 |
| Seed provenance:Climate | 0.5          | 1  | ns     | 2.7                     | 1  | ns     | 0.1          | 1  | ns     |
| Species:Climate         | 10.9         | 1  | <0.001 | 6.3                     | 1  | <0.01  | 32.3         | 1  | <0.001 |
|                         | Root length  |    |        | Number of branches      |    |        | Root weight  |    |        |
|                         | Chi sq       | df | p      | Chi sq                  | df | p      | Chi sq       | df | p      |
| Seedlings age           | 500.5        | 1  | <0.001 | 70.4                    | 1  | <0.001 | 126.5        | 1  | <0.001 |
| Climate                 | 3.9          | 1  | <0.05  | 22.2                    | 1  | <0.001 | 26.7         | 1  | <0.001 |
| Seed provenance         | 0.06         | 1  | ns     | 24.4                    | 1  | <0.001 | 0.5          | 1  | ns     |
| Species                 | 4.1          | 1  | <0.05  | 22.1                    | 1  | <0.001 | 0.3          | 1  | ns     |
| Seedlings age:Climate   | 14.5         | 1  | <0.001 | 2.4                     | 1  | ns     | 10.2         | 1  | <0.001 |
| Seed provenance:Climate | 3.3          | 1  | ns     | 2.9                     | 1  | ns     | 2.9          | 1  | ns     |
| Species:Climate         | 47.7         | 1  | <0.001 | 2.5                     | 1  | ns     | 0.05         | 1  | ns     |

### 2.3.3.3. Seedlings survival

For both species, the survival rate of seedlings was higher in Rennes than in Davis (Table 2-4), 1.5 fold-time higher for *L. hexapetala* and 2.2 fold-time higher for *L. peploides* (Fig. 2-2e,f). The generalized linear models performed explained about 18% of seeds germination and seed viability, and 45% of seedling survivorship. The random effect population explained merely 1.4% of the variability of response variables for the three models (Table A2).

### 2.3.4. Seedling growth

The linear model with mixed effects explained 46 to 73% of the variability of the length and weight of shoots and roots, and of the number of branches, including 8 to 16% due to capsule and population effects (Table A3). However the model explained only 4% of the variability of the ratio shoot/root length. For the six variables, seedlings age

explained most of the variability (Table 2-5). The effect of the range where the capsules were collected influenced the ratio root/shoot length and the number of branches, with higher ratio root/shoot length and more branches for population from France. Results showed that there was an effect of the interaction between climate and species on shoot and root length, on ratio root/shoot length and on shoot weight (Table 2-5). There was no effect of climate on the shoot length of *L. hexapetala* (Table 2-6), while the projection of shoot length of *L. peploides* was significantly higher in Davis when the seedlings were younger than 34.5 days. Roots of the seedlings of *L. hexapetala* were significantly longer under the warmer climate only maximum for their first two weeks of life, while this difference disappeared only when seedlings of *L. peploides* were more than a month old. On the contrary, for both

species, there was no difference in shoot and root weight due to climate in the first weeks of seedlings life, but after a maximum of 27 days old, plants growing under higher temperature were significantly heavier (Table 2-6). This difference appeared earlier for *L. peploides* than for *L. hexapetala*, especially for the shoots. Consistently with this result, the number of branches was more important in Davis than in Rennes, regardless seedling age, except for seedlings of *L. hexapetala* from seeds from California, which had the same number of branches under both climates from 41 days old. The ratio shoot/root length was higher in Rennes than in Davis until the seedlings were two weeks old for *L. peploides* and a month old for *L. hexapetala* (Table 2-6). Young seedlings had root about 30 fold-times longer than shoot when growing in Rennes, and 20 fold-times longer when they were growing in Davis. When the seedlings were older, roots were only 10 fold time longer than shoots under both climates.

**Table 2-6. Age of seedlings (in days) when there were significant differences due to climate, per species and per range. These results come from the models applied on these variables; climates generate significant differences when the confidence intervals are not overlapping (see figure A2). ns=not significant.**

|                         | LUHE<br>CA | LUHE<br>FR | LUPE<br>CA | LUPE<br>FR |
|-------------------------|------------|------------|------------|------------|
| Shoot length            | ns         | ns         | < 36       | < 33       |
| Root length             | < 14       | < 6        | < 39       | < 34       |
| Ratio root/shoot length | < 30       | < 28       | < 15       | < 14       |
| Shoot weight            | > 27       | > 25       | > 10       | > 8        |
| Root weight             | > 15       | > 19       | > 16       | > 9        |
| Number of branches      | < 41       | 0-42       | 0-42       | 0-42       |

### 2.3.5. Capsule effect

The PCA performed on the capsule characteristics showed that the average width and the maximum width were correlated, as were as the area and fresh weight of the capsules (Fig. A3). Thus, we selected the capsule length, the average width and the fresh weight to test their correlation between germination variables (Table A4). There were more high correlation values between capsules characteristics and germination variables for *L. hexapetala* than for *L. peploides*. For capsules of *L. hexapetala* collected in California, the speed of germination and germinant survivorship decreased with increasing size, length, and mass of the capsules. The greater the length and mass of *L. hexapetala* capsules collected in France, the greater their mean time to germination of their seeds, and greater mass of capsules highly correlated with higher germination percentage of seeds. Thin capsules of *L. peploides* from France yielded seed correlated with to high values of germinant survivorship and longer times to germinate. There was no common tendency for the correlation between capsules characteristics and germination variables for the two populations of *L. peploides* from California.

### 2.3.6. Repeatability

Air temperatures recorded during the 2015 and 2016 experiments in Davis were similar (Table A5). In the PCA performed with

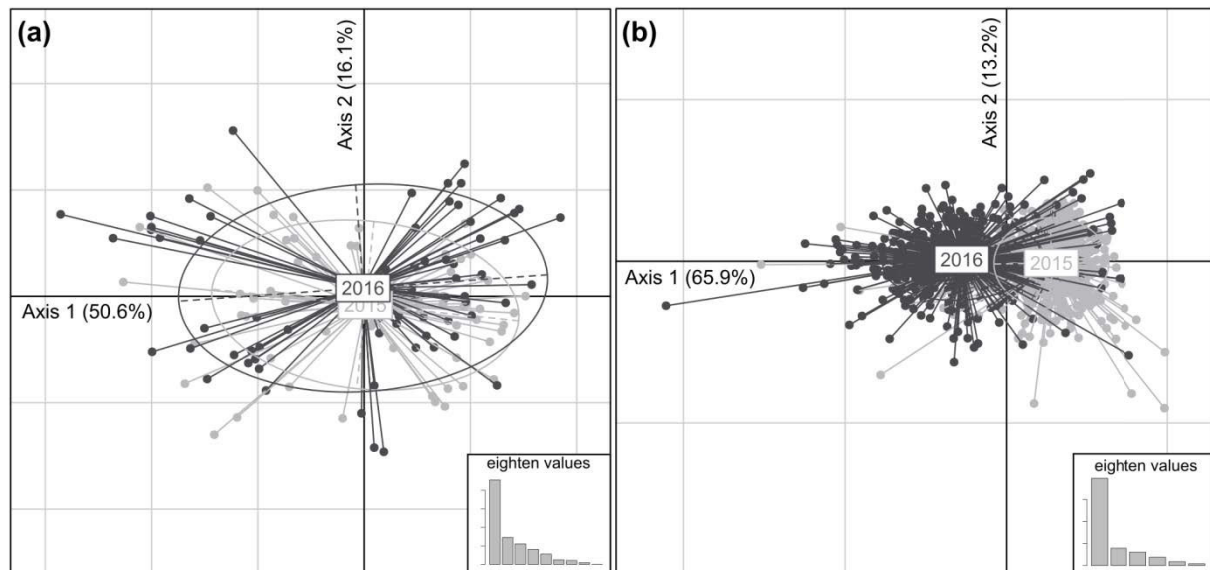


Figure 2-3. Overall year effect between years 2015 and 2016 for the experiments led in Davis. Panel (a) shows the distribution of individuals according to germination percentage, survival percentage, seed viability percentage and capsules characteristics. Panel (b) represents individuals depending on seedlings characteristics. Correlation circles are shown on figure A4.

results of germination percentage, survival percentage, seed viability percentage and capsules characteristics from the two years of experiment, the two first axes accounted for 66.7% of the total inertia (Fig. 2-3a). For the two species and the six populations considered, the overall individual projection by year indicated that these experimental results were very similar between the two years. Results from the 2016 experiment tend to be more variable than those of 2015. On the other hand, for the PCA performed with seedlings characteristics, the two first axes accounted for 79.1% of the total inertia (Fig. 2-3b). Shoot and root dry weight, shoot length and the number of branches contributed positively to Axis 1, which slightly separates the two years of experiment (Fig. 2-3b, A3).

## 2.4. Discussion

In this experiment, we tested the germination capacity and the seedlings growth of two invasive species under two climatically distinctive non-native regions. We showed that the average difference of 6°C between the two places during the experiment had an impact on tested variables, depending on species and on the origin of the seeds. Both species prioritized the allocation of energy to roots before the growth of shoots, regardless of range or climate, a classic pattern in early plant development (Weiner, 2004). Such strategy ensures the uptake of critical nutrients and water for rapid growth, and the anchorage of the individuals.

### 2.4.1. Species effect

The survival rate of *L. peploides* was lower than that of *L. hexapetala* in warm conditions. The growth of seedlings that survived was also impacted by temperature for both species. However, the occurrence, the disappearance and the duration of this impact were all very dependent on seedling age, and differences between species were evident. For some characteristics, the seedlings of the polyploid were affected by temperature for a shorter time than the diploid, but for other characteristics it is the diploid that showed the least differences between the two temperature regimes. Furthermore, in average, seedlings of *L. peploides* produced more biomass during this initial growth stage than seedlings of *L. hexapetala*, especially under warm conditions, with longer shoots and roots, heavier shoots, and more branches. Regarding the rates of germination and of viable seeds, the differences between the two species were strongly dependent on the origin of the seeds. Thus, in warm conditions, the polyploid species *L. hexapetala* would produce more viable seedlings than the diploid *L. peploides*, but these seedlings would show lower growth performances than those of *L. peploides*. The higher ploidy level of *L. hexapetala* does not confer it overall better performances compare to *L. peploides*, our first hypothesis is partially rejected. This is consistent with the findings of Grewell *et al.* (2016b) who showed that asexual ramets of *L. peploides* outperform *L.*

*hexapetala* at the early stage of growth, with higher biomass production and higher growth rate suggesting alternate growth strategies for establishment and colonization.

### 2.4.2. Temperature effect

Higher air and soil temperature stimulated the germination rate of populations of *L. hexapetala* from California, and for populations of *L. peploides* the western France, but it was not a significant effect for germination rate response of the other study populations. For the two species the rate of seedling survivorship was highest when they were growing in milder temperature conditions, independent of their range of origin. Kolb & Robberecht (1996) showed that water transport through seedling stems in *Pinus ponderosa* seedlings can act as a heat transfer mechanism and protect the plant from high temperature. In our experiment most seedling mortality occurred before two weeks following seedling emergence, and these unsuccessful germinants appeared to have insufficient root development to ensure a transpiration rate to survive the lethal threshold temperature. When seedlings were 42 days old (the maximum age measured during the experiment), seedlings from both species had higher shoot and root biomass when grown under the higher temperature range. However, at this stage of growth, there was no difference in the maximum length of shoots and roots, suggesting the difference in biomass accumulation is due to the number of



stems and of roots, and to their thickness and to the size of the leaves rather than the environmental temperature. This is partially confirmed as the number of branches was higher for seedlings in the warmer climate, except for the *L. hexapetala* grew from seeds from California. The slightly higher day length in Rennes did not compensate the effect of lower temperatures. Therefore, the difference in maximum temperature between the two ranges did generated differences in seed germination and seedling growth, our second hypothesis is validated. The lower number of seedlings that survive to maximum temperatures beyond 34°C might be compensated by the higher germination rate of some populations in these conditions and by the higher strength and growth velocity of seedlings from all populations. The effectiveness of regeneration of the two water primroses from sexual reproduction might be enhanced by warm climate. Thus, under future warmer climate, the invasiveness of the two water primroses might be enhanced in invasive ranges with oceanic climate.

#### 2.4.3. Seed origin and variation among Populations

Using reciprocal transplants of seeds into a common mesocosm experiment, neither the temperature nor the range of origin of the seeds of *L. hexapetala* had an impact on their viability. However these factors had a strong impact on the seed viability of *L. peploides*: the proportion of seed viable decreased in hot conditions for population from France, and

increased for populations from California. The low number of seeds from France still viable at the end of the experiment in Davis is related to the higher germination rate of these populations in these warmer conditions: most of the seeds that were viable had germinated, while seeds exposed to lower temperature were viable and had not germinated. On the contrary, as the germination rate of *L. peploides* from California were similar when exposed to the two temperature regimes, the lower proportion of viable seeds implies that the exposure of seeds to the temperature of Rennes decrease their viability. Ruaux *et al.* (2009) showed that only negative temperature (-15°C) in humid conditions decreased the seed viability for populations from France.

Populations of *L. peploides* from western France always germinated better than those from California, regardless of temperature. This could be due to genetic differences, to differences in phenotypic plasticity, in environmental characteristics in the source population sites, or to the climatic conditions during the fruit maturation. This last hypothesis would signify that *L. peploides* produce more viable seed when the parents experience relatively mild summer temperature, as in oceanic climate. The seed viability tested at the end of our experiment might have been influenced by the temperature to which they were exposed during 46 days, thus it would be necessary to test the viability of seeds of *L. peploides* from

both ranges before any treatment. We showed that the germination capacity and the seedling growth of *L. hexapetala* and *L. peploides* were rather dependent on temperature applied on seeds and seedlings than on temperature during fruit maturation, our third hypothesis is rejected. The observed differences due to the seed origin do not seem to be related to different nutritive conditions in the sites, but the soil analysis confirm that the two *Ludwigia* species are able to colonize environments with a wide range of nutrients availability. Further investigation would be needed in order to control the maternal effects between these populations, by growing plants from seeds for two generations in the same environmental conditions (Fenster & Galloway, 2000).

#### **2.4.4. Relation between capsule characteristics and germination capacity or seedling survival**

Our results suggest that capsules characteristics might influence the germination capacity and the early growth of invasive *Ludwigia* spp. seedlings. We observed that smaller capsules may contain seeds with better performance, which opposes conventional thinking, and the supposition of Ruaux *et al.* (2009) that larger seeds of *Ludwigia* spp. may offer a competitive advantage to seedlings due to a higher amount of reserves. Further investigation about the relationship between capsule size, seed numbers, seed size and seed carbohydrate reserves could help to identify populations at high risk for colonization through sexual reproduction,

dispersal and establishment by seeds. Nonetheless, the relationship between capsules and seed characteristics, and performance of germinants could be highly population dependent.

#### **2.4.5. Repeatability of the experiment**

Regarding the germination and survival capacity, overall, the results of experiments conducted in 2015 and 2016 seem to be comparable. However the characteristics of seedlings between the two years show almost two distinct groups, due to higher biomass production in 2016. Thus the results are partially repeatable, and somehow the differences could be due to the year when capsules were collected, as mother plants might have not experienced the same environmental conditions between two years at the moment when fruits were formed. Moreover, pollinator visitation and the pollination success of *Ludwigia* spp. flowers might rely on the flowering periods of other plants, changing individual seed characteristics depending on the timing of pollination (Burkhardt *et al.*, 2009) and of the frequency and duration flower visits by pollinators (Ness, 2006).

### **2.5. Conclusion**

In this study, we compared the germination capacity and the seedling growth of two congeneric invasive macrophytes from two invasive ranges with contrasted climates. We showed that the difference of ploidy between the two species was not invariably associated



with consistent differences in their performance relative to temperature regime. The effect of temperature on the germination rate and on seed viability depended on species and on the range of origin of the seeds. When seedlings emerged and initial growth was in higher temperatures, their survivorship decreased, but their biomass increased significantly. In the context of climate warming, our results suggest the invasiveness of water primroses in ranges with oceanic climate may increase with temperature rise. In this experiment, characteristics of early germinants that survive may be a bit different than characteristics of later germinants, that may need to be accounted for in a refinement of a model on seedling responses to increasing temperature. To determine the success of survival of emergent from seed banks compared to those of vegetative fragments, both types of propagules should be grown under the same conditions. Given the high germination rates of *L. hexapetala* from California and *L. peploides* from western France, in addition to the control of vegetative stems, managers might want to induce management early before development of ripe seeds of these species in order to impede their colonization in the two ranges.

### Acknowledgements

This work was supported by a Rennes Metropole grant and by a Ph.D. fellowship from the French Ministry for Higher

Education and Research to MG, as well as by the US Army Corps of Engineers, Research and Development Center, Aquatic Plant Control Research Program, Vicksburg, Mississippi, USA. We are very grateful to Rachel H. Stump, Alexander L. Pluchino, Chris McCort, Shannon Burke, Erwan Chavonet, Thomas Dorey, Véronique Sauzière, Valérie Gouesbet, Diab Al Hassan and Léo Bartélimie for their invaluable assistance. We thank Maxime Dahirel for his helpful advice about statistical models, and Meghan Skaer Thomason for comments on design and assistance with experimental harvest in Davis.

**Supplementary material : see Annexe A**

**Appendix A1** Soil analysis results

**Appendix A2** Proportion of models variability explained (analysis of deviance)

**Appendix A3** Model results on seedlings characteristics

**Appendix A4** Capsules characteristics

**Appendix A5** Comparison of the 2015 and 2016 experiments in Davis

## Synthèse des principaux résultats de la partie 1

- Quelles que soient les températures appliquées, les taux de germination des populations de *L. hexapetala* provenant de Californie sont plus importants que ceux des populations françaises.
- En revanche le constat inverse est effectué pour les populations de *L. peploides*, les populations françaises germent plus abondamment que les populations californiennes.
- L'origine géographique des graines a un impact important sur les capacités de germination en conditions contrôlées et semi-contrôlées.
- Les populations originaires d'une même région ont parfois des capacités de germination différentes.
- L'augmentation de 3°C en conditions contrôlées a eu un effet modéré sur le taux de germination et sur la vitesse de germination.
- Les températures plus élevées du climat californien de type méditerranéen favorisent la survie des plantules et augmentent leur biomasse aérienne et racinaire par rapport à une exposition à un climat océanique, et ce quelle que soit l'origine géographique des graines dont les plantules sont issues.

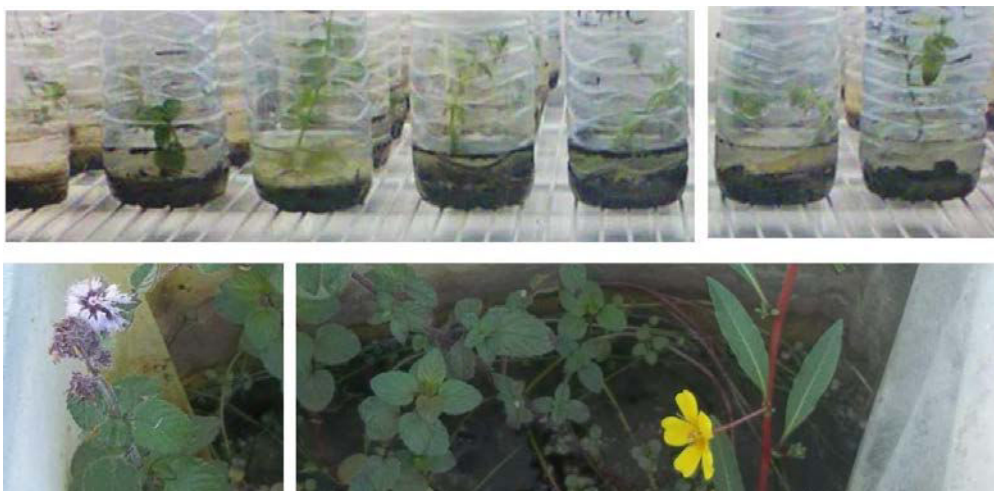
## PARTIE 2

### Impacts d'une augmentation de la température de 3°C sur les traits biologiques des macrophytes

► **Chapitre 3** - Croissance, régénération et colonisation de fragments d'*Egeria densa* : l'effet de l'augmentation de températures automnales

► **Chapitre 4** - Impact d'une augmentation de température au printemps et en été sur le métabolisme carboné et la morphologie de plantes aquatiques invasives et natives

► **Chapitre 5** - Étude de l'impact d'un réchauffement de l'eau de 3°C sur la croissance de six espèces de plantes aquatiques en conditions semi-contrôlées



Dans la partie précédente, nous avons exploré la reproduction sexuée, et plus particulièrement les capacités de germination, de *Ludwigia hexapetala* et *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* face à une augmentation des températures en conditions contrôlées et en condition semi-contrôlées. Dans cette seconde partie, nous allons nous intéresser à l'impact d'une augmentation de 3°C sur différents traits biologiques de fragments végétatifs provenant de plusieurs espèces végétales aquatiques natives ou invasives.

Les traits biologiques correspondent à tout caractère morphologique, physiologique ou phénologique mesurable à l'échelle d'un individu (Violle *et al.*, 2007). On distingue les traits de performance, qui sont une mesure directe de la fitness (e.g. biomasse, nombre de graines), et les traits fonctionnels, qui ont un impact indirect sur la fitness par leurs effets sur la croissance, la reproduction et la survie (Violle *et al.*, 2007; Ruprecht *et al.*, 2013). Les traits de réponses quant à eux sont les traits dont les attributs varient en réponse à des changements de conditions environnementales (Violle *et al.*, 2007; de Bello *et al.*, 2010). L'utilisation des traits biologiques permet de comparer des espèces ou des communautés d'espèces entre elles. Ainsi ils sont largement utilisés en biologie des invasions afin de tenter de déterminer quels sont les traits liés au potentiel invasif des espèces (Ruprecht *et al.*, 2013; Colautti *et al.*, 2014; Čuda *et al.*, 2016), afin de comparer des espèces natives et invasives (Erfmeier & Bruehlheide, 2005; Burns & Winn, 2006; van Kleunen *et al.*, 2010) ou encore d'expliquer les impacts écologiques de certaines espèces invasives (te Beest *et al.*, 2015).

Les traits biologiques sont également un moyen d'évaluer la réponse des espèces à des changements environnementaux (Verlinden & Nijs, 2010; Garcia *et al.*, 2014; Cochrane *et al.*, 2015). Comme nous l'avons vu dans l'introduction générale de cette thèse, une augmentation de température peut modifier des traits morphologiques liés à la biomasse et à la fécondité (Chuine *et al.*, 2012) ou encore à la croissance et à la floraison des plantes invasives (Mathieu *et al.*, 2014). De plus des changements de température peuvent influencer les traits phénologiques, avec des décalages dans les dates de début de croissance, de pic de floraison ou de maturité des fruits (Sherry *et al.*, 2007; Chuine *et al.*, 2012; Li *et al.*, 2016).

Concernant les réponses physiologiques face à une hausse de température, peu de littérature fait état des effets de stress thermiques modérés. Les travaux, essentiellement sur des plantes terrestres, ont été réalisés à des températures très élevées capables d'engendrer des réponses de choc thermique. Toutefois de nombreuses espèces de plantes sont capables de thermorégulation, leur permettant de maintenir leurs tissus à une température relativement stable lorsque les températures environnementales sont changeantes (Michaletz *et al.*, 2015). Ainsi certains organismes végétaux pourraient être considérés comme homéothermes limités. En outre, les

plantes disposent d'un large panel de réactions métaboliques pour faire face à un stress thermique. L'exposition à des températures élevées entraîne de nombreuses modifications physiologiques, biochimiques ou moléculaires (Hasanuzzaman *et al.*, 2013). Ainsi la production d'espèces réactives de l'oxygène, peut générer des dommages oxydatifs, à l'origine de changements dans la fluidité membranaire ou dans la structure des acides nucléiques et des protéines. Des mécanismes de protection sont mis en place pour que le stress hyperthermique soit toléré, tels que l'augmentation de l'activité des enzymes antioxydantes, des changements des concentrations en osmolytes et en métabolites, ou la production de protéines de choc thermique qui agissent comme des chaperonnes pour prévenir la dénaturation des protéines (Guy *et al.*, 2008; Zinn *et al.*, 2010; Hasanuzzaman *et al.*, 2013; Mathur *et al.*, 2014). La température peut également avoir des effets sur la production et la signalisation hormonale, sur les pigments photosynthétiques et sur les photosystèmes, qui, s'ils sont endommagés, entraînent une inhibition de la photosynthèse (Zinn *et al.*, 2010; Mathur *et al.*, 2014). Certaines enzymes antioxydantes peuvent être corrélées de manière positive au contenu en chlorophylle (Almeselmani *et al.*, 2006). Guy *et al.* (2008) ont aussi montré qu'une augmentation des températures entraîne des modifications de l'accumulation des sucres, notamment ceux impliqués dans le métabolisme carboné. La respiration peut elle aussi être affectée (Atkin & Tjoelker, 2003). Des études menées sur les effets d'un réchauffement modéré (3-4°C) montrent une augmentation de la photosynthèse accompagnée d'une diminution de la respiration (Gunderson *et al.*, 2000), ou encore une augmentation du ratio C/N des feuilles (Zhang *et al.*, 2016). Au vu des modifications des teneurs en métabolites primaires et secondaires face à des températures changeantes, le profilage métabolique est un moyen d'explorer la réponse du métabolome à la température (Kaplan *et al.*, 2004). En outre, une meilleure compréhension des mécanismes physiologiques des espèces face aux changements climatiques paraît essentielle pour Bozinovic & Pörtner (2015) afin d'en appréhender les conséquences sur les organismes et les écosystèmes.

Cette deuxième partie est construite en trois chapitres, et combine l'utilisation de traits morphologiques et physiologiques pour étudier l'impact du réchauffement climatique. Le **Chapitre 3** sera consacré à la réponse morphologique d'*Egeria densa* à une augmentation de températures automnales, en conditions contrôlées. Ensuite dans le **Chapitre 4** nous testerons l'effet d'une augmentation de 3°C au printemps et en été sur la croissance et la teneur en sucres d'espèces amphiphytes natives et invasives. Enfin le **Chapitre 5** nous permettra d'approfondir les impacts d'une augmentation de 3°C sur la croissance, la physiologie et la phénologie de six espèces de macrophytes invasifs ou natifs et amphiphytes ou submergés, avec une expérimentation menée en jardin expérimental.



## Chapitre 3 - Croissance, régénération et colonisation de fragments d'*Egeria densa* : l'effet de l'augmentation de températures automnales

---

### Résumé

Dans cette étude nous avons analysé l'influence de températures plus élevées sur la croissance et sur les capacités de régénération et de colonisation de fragments apicaux d'*Egeria densa* provenant de trois populations naturalisées et d'une population cultivée. Nos hypothèses étaient que (1) l'augmentation des températures favoriserait la croissance, la régénération et la colonisation d'*E. densa* et que (2) les fragments provenant de populations naturalisées auraient un meilleur succès d'établissement que ceux provenant de plantes cultivées. Nous avons testé l'effet d'une température minimale moyenne d'automne (9°C), d'une température maximale moyenne d'automne (16°C) et d'une augmentation de 3°C de ces températures, sur des fragments apicaux des quatre populations d'*E. densa*, en conditions contrôlées. Nos résultats montrent que l'augmentation de 3°C et l'origine des populations ont eu un effet sur le taux de croissance des fragments d'*E. densa* et sur leurs capacités de régénération et de colonisation lorsqu'ils étaient soumis aux températures maximales d'automne. En revanche une augmentation de 3°C aux températures les plus basses a stimulé le taux de croissance d'*E. densa*, mais n'a eu aucun impact sur les capacités de colonisation et de régénération des plantes. La réponse des populations aux températures basses (9-12°C) était plus similaire qu'attendu. Au contraire aux températures plus élevées (16-19°C), la population cultivée montrait une croissance apicale plus faible, une croissance latérale plus importante, et une croissance racinaire similaire à celle des populations naturalisées. À ces températures, les réponses étaient également différentes entre les populations naturalisées. Ces résultats suggèrent que le réchauffement climatique sera impliqué dans le potentiel invasif d'*E. densa*.



## Growth, regeneration and colonisation of *Egeria densa* fragments: the effect of autumn temperature increases (Article 3)

G. Thiébaud<sup>a</sup>, M. Gillard<sup>a</sup>, C. Deleu<sup>b</sup>

<sup>a</sup> UMR CNRS ECOBIO 6553, University of Rennes 1, 263 avenue Général Leclerc, 35042 Rennes, France

<sup>b</sup> UMR 1349 INRA-Agrocampus Ouest-Université Rennes 1 IGEPP, University of Rennes 1, 263 avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes, France

Aquatic Ecology (2016) 50(2), 175-185

DOI 10.1007/s10452-016-9566-3

### Abstract

The present study analysed the influence of higher temperatures on the growth, regeneration and colonisation abilities of apical shoot fragments from three naturalised and one cultivated population of *Egeria densa*. Our hypotheses were that (1) increased temperatures would favour the growth, regeneration and colonisation of *E. densa* shoots and (2) fragments from naturalised populations would have higher establishment success than fragments from cultivated plants. We tested the effect of average minimal autumn temperature (9°C), average maximal autumn temperature (16°C) and an increase of 3°C above these values, on apical shoots of these four populations of *E. densa* under controlled conditions in two growth chambers. Our results showed that temperature and the origin of the population had an effect on the growth rate of *E. densa* fragments, on their regeneration and colonisation abilities at the maximal autumn temperature. An increase of 3°C stimulated the growth rate of *E. densa* at low temperatures but had no effect on the plant colonisation and regeneration abilities. The responses of populations to low temperatures (9-12°C) were more similar than expected. In contrast, at higher temperatures (16-19°C) the cultivated population showed lower apical growth, higher regeneration and similar colonisation abilities to the naturalised populations. At these higher temperatures, the responses also differed among the naturalised populations. These results suggest that global warming has implications for the invasiveness of *E. densa*.

**Keywords:** Invasive macrophytes · Global warming · Establishment success · Functional traits

### 3.1. Introduction

Climate change, variability and changes in land use are major drivers of ecosystem alterations. Non Indigenous Species (NIS) also contribute to ecosystem changes. They cause environmental damage, and have economic consequences and impacts on human-health. Interactions exist between these threats and they could exacerbate the impacts of climate change on ecosystems by changing environmental conditions, and climate change may also enable further invasions (Hellmann *et al.* 2008; Mainka and Howard 2010). Climate change could also affect the dynamics of plant invasions by favouring individual traits of invasive species (Hellmann *et al.* 2008). Aquatic non indigenous plants could benefit from the increasing seasonality and more marked wet and dry cycles.

In addition to physical changes, climate change can alter ecosystems and species' life cycles (Fitter *et al.* 1995; Bradley *et al.* 1999). Scientists have traditionally focused their attention on the seasonal changes in spring rather than those later in the year. Many studies have focused on spring events in temperate regions, while studies on the basic triggers of autumnal plant changes are, by comparison, in their infancy. Gallinat *et al.* (2015) consider that it is important to investigate the role of autumn climate change on NIS. The survival of invasive aquatic macrophytes in ecosystems depends, amongst

other factors, on their thermal acclimation. Phenotypic plasticity and rapid evolution allow some invasive species to be more responsive to warmer autumn temperatures and to later freezing events than many native species (Richards *et al.* 2006), but there is a gap in our knowledge regarding invasive aquatic plant establishment and its responses to predicted climate change.

Among the invasive macrophyte species, *Egeria densa* Planch (Hydrocharitaceae), has been introduced worldwide by aquarium trade. Hence, *E. densa* has been included in the database of global invasive species (GISD 2015), by the Invasive Species Specialist Group (ISSG) of the Species Survival Commission of the International Union for Conservation of Nature (IUCN)-World Conservation Union, although it is not in their top 100 list (Curt *et al.*, 2010). *E. densa* is a perennial dioecious aquatic plant native from South America, in the neotropical range (Yarrow *et al.* 2009). In its introduced range, in Europe and in the United States, only male flowers have been observed, thus plants reproduce asexually by fragmentation (Cook and Urmi-König 1984). The large stands often seen in the US, Canada, New Zealand, Japan and Europe are considered to be genetic monocultures in each of these countries because of this sole reproduction strategy (Kadono *et al.* 1997; Darrin 2009). *E. densa* was introduced to France in the 1920s as experimental botanical material (St John

1961). These plants were released into the wild and have become naturalised in France, where their distribution has spread (Feuillade 1961a; 1961b). *E. densa* is found in both lentic and lotic environments (Yarrow *et al.* 2009) and it appears to be confined to warm-temperate and cool subtropical conditions. Within subtropical and tropical areas, *E. densa* is limited to high altitudes or cold-water springs (Cook and Urmi-König 1984). It is well adapted to cold climates and can survive freezing conditions during the winter by storing starch in its leaves and stems. It then uses these supplies for growth once temperatures rise above 10°C. It can even live for a while under ice (Cook and Urmi-König 1984). The optimum growth temperature reported is 16°C and the maximum temperature for growth is 25°C (Cook & Urmi-König, 1984). Its growth is affected by temperature (Barko and Smart 1981; Riis *et al.* 2012; Hussner *et al.* 2014) but not by CO<sub>2</sub> availability under experimental conditions (Hussner *et al.* 2014). *E. densa* biomass has two growth maxima in August and December-January in Japan (Haramoto and Ikusima 1988) and in late summer and late autumn in South Carolina (Getsinger and Dillon 1984).

During the introduction phase, non-native aquatic species are usually introduced as stem fragments. Vegetative propagules such as stem fragments, are essential for the dispersal and colonisation of Hydrocharitaceae species (Silveira *et al.*, 2009). The colonisation of a

new site by plant fragments requires regeneration (the ability of fragments to grow new shoots and rhizomes), and establishment (the ability of fragments to develop roots and become attached to the sediment) (Barrat-Segretain *et al.*, 1998; Riis *et al.*, 2009). Although abiotic variables may also influence the survival and colonisation success of plant fragments, their effects on vegetative propagules are little known. In the Upper Parana River basin, physical and chemical properties of the water seem to be related to sediment characteristics, and plant fragments reaching habitats with different physical and chemical properties may differ in their colonisation and growth success (Silveira *et al.*, 2009). The spread of *E. densa* is a range expansion from established populations via dispersal by water or via unintentional introduction by humans (emptying aquariums, propagation of fragments attached to boats, etc.). The present study analysed the influence of increasing autumn temperatures on the growth, regeneration and colonisation abilities of *E. densa* shoots from different populations during the first stage of the introduction process. We tested four populations: three “naturalised” populations and one “cultivated” population (from an aquarium supply store). Our hypotheses were that (1) an increase of three degrees would favour growth, regeneration and colonisation of *E. densa* fragments and (2) naturalised

populations would have higher establishment success than a cultivated population.

## 3.2. Methods

### 3.2.1. Experimental design

Three sites A (N47°44'44"; W02°15'05"), B (N47°41'20"; W01°55'37") and C (N47°37'39"; W01°51'35") characterised by the presence of dense monospecific beds of *E. densa* were selected in Brittany, France. To characterise the environmental conditions in which *E. densa* was growing, we assessed the water quality of each site over the course of one year. At each sampling site, a water sample was collected in May, June, July, October and November 2013. Water temperature and the percentage of dissolved oxygen were measured in the field, whereas other parameters such as pH, conductivity and nutrients ( $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$ ) were analysed in the laboratory. Conductivity and pH were measured using a combined glass electrode and corrected for temperature (25°C). Reactive soluble phosphorus, nitrates and ammonia were analysed using a spectrophotometer (by the standard molybdenum blue analytical technique for phosphates and by the indophenol technique for ammonia, AFNOR, 1990).

In autumn 2013, forty shoots of *E. densa* were collected from each site (populations A, B and C) and forty shoots of *E. densa* were collected from a grower in the aquarium trade (population D). Shoots of population D had been grown at 26°C in the store.

Two experiments were carried out in autumn 2013. Climate change predictions for northern latitudes suggest an average temperature increase of around 3°C over the course of this century (McKee *et al.* 2003). To keep our experiment in line with these predictions, we subjected the plants from the four populations to two experiments with a temperature increase of 3°C. Experiment 1 consisted of testing the average minimal autumn temperature (9°C) and a temperature 3°C above this value, i.e. 12°C. In experiment 2, we tested the average maximal autumn temperature (16°C), and warmer conditions of 19°C.

Each experiment was set up under controlled conditions in two growth chambers (Percival AR-41L3X and Percival AR-41L3X LT). Water temperatures were maintained at specified levels ( $\pm 1^\circ\text{C}$ ) using a temperature regulated chamber possessing both heating and cooling capacities. At the beginning of the experiment, the shoots from each population of *E. densa* were cleaned gently by hand to remove invertebrates, algae and debris. To each transparent plastic container (with dimensions L x W x H: 8 cm x 8 cm x 20 cm), we added sediment composed of 1 cm of substrate (potting soil) overlaid with 1cm of sand. Containers were filled with 500ml of tap water ( $[\text{NH}_4^+-\text{N}] = 0.030 \text{ mg/l}$ ;  $[\text{NO}_3^--\text{N}] = 5.77 \text{ mg/l}$ ;  $[\text{PO}_4^{3-}-\text{P}] = 0.010 \text{ mg/l}$ ; pH = 8.17; conductivity: 486  $\mu\text{S/cm}$ ). A 10 cm-long apical shoot (with green leaves and without

roots, lateral shoots or flowers) was put into each plastic container. There were 10 replicates for each population and experimental temperature. The fragments grew under  $330 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  as *E. densa* is reported to have optimum growth under these light conditions (Riis *et al.* 2012) in a 12/12 h light/dark cycle. The containers had randomly assigned positions in the growth chambers.

The impact of increasing temperatures on the growth of the fragments of *E. densa* was examined at the four temperature levels ( $9^{\circ}\text{C}$  and  $12^{\circ}\text{C}$ ,  $16^{\circ}\text{C}$  and  $19^{\circ}\text{C}$ ) after 10 days of exposure, when the experiments were concluded. Pistori *et al.* (2004) showed that the Relative Growth Rate of *E. densa* was the highest between 8 to 12 days after the beginning of an experiment.

We measured 9 morphological traits at the end of the experiment: stem length (distance from shoot base to the shoot apex), internode length (mean value of ten internodes located 3-cm below the apex), number of buds, roots, flowers and lateral shoots. Lateral shoots included any secondary lateral shoots which

developed from nodes of the original apical shoot and other lateral shoots that developed either from the same nodes, or from nodes of the lateral shoots (Di Nino *et al.*, 2007). We also measured the length of lateral shoots (mean value), the mean root length and the area of a leaf located below the three-cm long apex. The difference between the stem length at the beginning and the end of the experiment indicated the relative growth rate “RGR” (Silveira *et al.*, 2009).

$$\text{RGR} = \frac{(\ln L_2 - \ln L_1)}{(t_2 - t_1)}$$

L1 and L2 refer to total length at times 1 and 2.

### 3.2.2. Statistical analyses

The normal distribution of the values and homogeneity of variance were checked, and a two-way ANOVA was performed to test the temperature and the population effects in experiments 1 and 2. For each significant difference ( $p < 0.05$ ), a HSD Tukey's post-hoc test was performed to assign these differences between treatments. All data were analysed with Statistica 10.

Table 3-1. Water chemical composition of the three sampling sites (annual mean value,  $n = 4$ ).

| Sites | Temperature<br>( $^{\circ}\text{C}$ ) | pH             | Conductivity<br>( $\mu\text{S.cm}^{-1}$ ) | N- $\text{NO}_3^-$<br>( $\text{mg.L}^{-1}$ ) | P- $\text{PO}_4^{3-}$<br>( $\mu\text{g.L}^{-1}$ ) | N- $\text{NH}_4^+$<br>( $\mu\text{g.L}^{-1}$ ) | O2<br>(%)    |
|-------|---------------------------------------|----------------|-------------------------------------------|----------------------------------------------|---------------------------------------------------|------------------------------------------------|--------------|
| A     | $16.9 \pm 8.2$                        | $7.13 \pm 1.3$ | $227.5 \pm 15.2$                          | $4.41 \pm 0.7$                               | $0.11 \pm 0.1$                                    | $0.38 \pm 0.1$                                 | $29 \pm 20$  |
| B     | $16.3 \pm 5.9$                        | $7.41 \pm 0.9$ | $415.7 \pm 60$                            | $3.53 \pm 3.2$                               | $0.36 \pm 0.4$                                    | $0.99 \pm 0.5$                                 | $34 \pm 17$  |
| C     | $15.6 \pm 4.5$                        | $7.96 \pm 1.0$ | $345.7 \pm 13.3$                          | $3.2 \pm 3.5$                                | $0.12 \pm 0.1$                                    | $0.98 \pm 0.5$                                 | $27 \pm 4.9$ |

Table 3-2. *F* values and significance of two-way ANOVA of the effects of population and temperature on growth and morphology parameters of *Egeria densa* submitted to minimal autumn temperature (experiment 1, 9-12°C). Bold numbers highlight a *p* value < 0.05.

|                             | Df | <i>F</i> | <i>p</i>         |
|-----------------------------|----|----------|------------------|
| <b>Relative Growth Rate</b> |    |          |                  |
| Population                  | 3  | 1.51     | 0.22             |
| Temperature                 | 1  | 4.60     | <b>0.04</b>      |
| Population x temperature    | 3  | 1.83     | 0.15             |
| <b>Number of buds</b>       |    |          |                  |
| Population                  | 3  | 6.28     | <b>0.0068</b>    |
| Temperature                 | 1  | 0.56     | 0.14             |
| Population x temperature    | 3  | 3.09     | <b>0.025</b>     |
| <b>Internode length</b>     |    |          |                  |
| Population                  | 3  | 46.87    | <b>&lt;0.001</b> |
| Temperature                 | 1  | 0.13     | 0.72             |
| Population x temperature    | 3  | 0.56     | 0.65             |
| <b>Leaf area</b>            |    |          |                  |
| Population                  | 3  | 30.20    | <b>&lt;0.001</b> |
| Temperature                 | 1  | 0.13     | 0.72             |
| Population x temperature    | 3  | 0.30     | 0.83             |
| <b>Number of flowers</b>    |    |          |                  |
| Population                  | 3  | 6.95     | <b>&lt;0.001</b> |
| Temperature                 | 1  | 6.70     | <b>0.01</b>      |
| Population x temperature    | 3  | 6.95     | <b>&lt;0.001</b> |

### 3.3. Results

Plants were collected in neutral waters with high nutrient contents, moderate conductivity and low oxygen levels (Table 3-1). Site A was characterised by lower conductivity and ammonium concentrations than sites B and C (Table 3-1).

There was a significant interaction between temperature and population for bud and flower production under the minimal temperature conditions (Fig. 3-1, Table 3-2), whereas there was no flower production at maximal autumn temperatures regardless of the population source. The growth (RGR), regeneration (production of lateral branches)

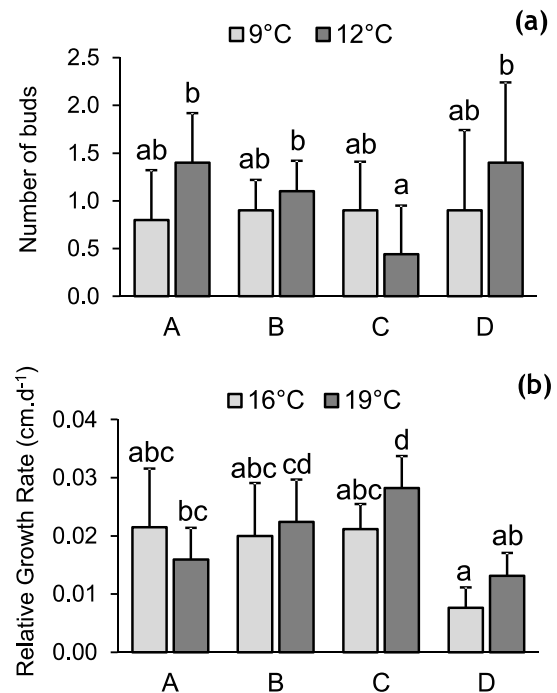
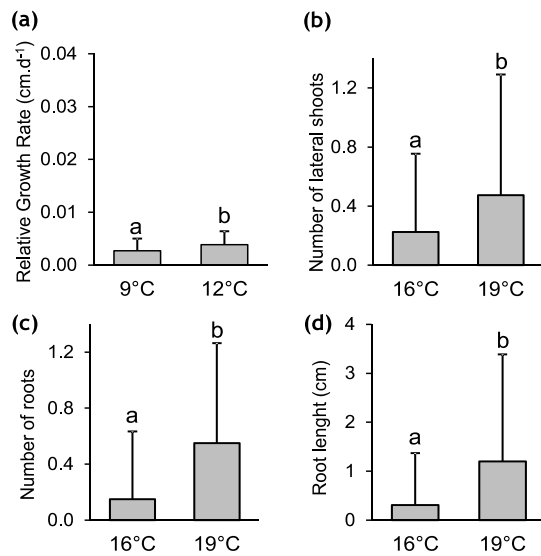


Figure 3-1. Comparison of the effect of population and temperature on bud number at 9-12°C (experiment 1, a) and on relative growth rate (RGR) at 16-19°C (experiment 2, b) between *E. densa* populations. Different letters indicate significant differences for *E. densa* with temperature and population (ANOVA, *p* < 0.05). Bars indicate standard deviation.

and colonisation abilities (length of the roots) of *E. densa* fragments depended both on the population and temperature at the maximal autumn temperatures (Fig. 3-1, Table 3-3). An increase of 3°C did not affect the production of buds, internode length or leaf area in any of the experiments. However, an increase of 3°C did have a significant effect on the apical growth (RGR) of *E. densa* at the minimal temperatures (experiment 1, 9-12°C), and on the regeneration abilities (production of lateral branches) at the maximal autumn temperatures (Fig. 3-2; Tables 3-2, 3-3). The temperature increase from 16°C to 19°C also favoured the colonisation abilities (production

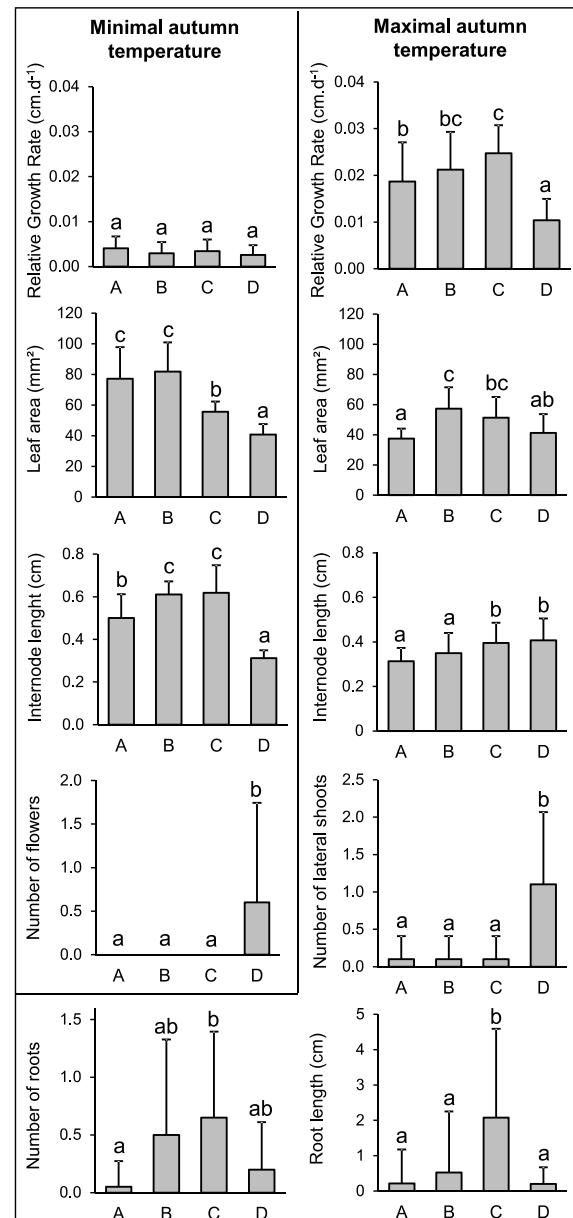




**Figure 3-2.** Comparison of the significant effects of temperature on traits between *E. densa* populations in experiments 1 (a) and 2 (b,c,d). Different letters indicate significant differences for *E. densa* with temperature (ANOVA,  $p < 0.05$ ). Bars indicate standard deviation.

of *E. densa* roots and their growth), whereas no roots or lateral branches were produced at 9°C and 12°C (Fig. 3-2).

A significant population effect was established for all of the traits that were measured in both experiments, except for the RGR at minimal temperatures. Fragments from population A were characterised by lower growth (RGR and internode length), reduced leaf area and lower root development (number and length) than those of population C, and lower lateral shoots than those of the cultivated population (D) at maximal autumn temperatures (Fig. 3-3). Fragments from population B had the highest leaf area in both experiments and developed high apical growth rates (RGR, internode length) and root production at maximal autumn temperatures (Fig. 3-3).



**Figure 3-3.** Comparison of the significant effects of population on traits between *E. densa* populations in experiments 1 and 2. Different letters indicate significant differences for *E. densa* with population according to ANOVA,  $p < 0.05$  and Tukey's test. Bars indicate standard deviation.

Fragments from population C allocated their energy to growth (the highest RGR) at the maximal autumn temperatures (Fig. 3-3). The fragments from the cultivated population D had lower growth (lowest RGR at 16°C) and higher regeneration abilities (number of lateral shoots) than the naturalised populations at



maximal autumn temperatures (Fig. 3-3). This population was characterised by low leaf area (the lowest at minimal temperatures and among the lowest at maximal autumn temperatures). Population D was the only one which produced flowers at minimal temperatures (Fig. 3-3).

**Table 3-3. *F* values and significance of two-way ANOVA of the effects of population and temperature on growth and morphology parameters of *Egeria densa* submitted to maximal autumn temperature (experiment 2, 16-19°C). Bold numbers highlight a *p* value < 0.05.**

|                                   | Df | <i>F</i> | <i>p</i>         |
|-----------------------------------|----|----------|------------------|
| <b>Relative Growth Rate</b>       |    |          |                  |
| Population                        | 3  | 17.30    | <b>&lt;0.001</b> |
| Temperature                       | 1  | 2.55     | 0.11             |
| Population × temperature          | 3  | 3.66     | <b>0.016</b>     |
| <b>Internode length</b>           |    |          |                  |
| Population                        | 3  | 5.11     | <b>0.003</b>     |
| Temperature                       | 1  | 0.17     | 0.68             |
| Population × temperature          | 3  | 1.22     | 0.31             |
| <b>Number of buds</b>             |    |          |                  |
| Population                        | 3  | 6.28     | <b>&lt;0.001</b> |
| Temperature                       | 1  | 0.56     | 0.46             |
| Population × temperature          | 3  | 3.09     | <b>0.03</b>      |
| <b>Number of lateral branches</b> |    |          |                  |
| Population                        | 3  | 18.56    | <b>&lt;0.001</b> |
| Temperature                       | 1  | 4.64     | <b>0.03</b>      |
| Population × temperature          | 3  | 3.15     | <b>0.03</b>      |
| <b>Length of lateral shoots</b>   |    |          |                  |
| Population                        | 3  | 6.45     | <b>&lt;0.001</b> |
| Temperature                       | 1  | 1.73     | 0.19             |
| Population × temperature          | 3  | 1.92     | 0.13             |
| <b>Number of roots</b>            |    |          |                  |
| Population                        | 3  | 4.78     | <b>0.004</b>     |
| Temperature                       | 1  | 10.19    | <b>0.002</b>     |
| Population × temperature          | 3  | 2.02     | 0.12             |
| <b>Length of roots</b>            |    |          |                  |
| Population                        | 3  | 7.30     | <b>&lt;0.001</b> |
| Temperature                       | 1  | 7.26     | <b>0.009</b>     |
| Population × temperature          | 3  | 3.93     | <b>0.01</b>      |
| <b>Leaf area</b>                  |    |          |                  |
| Population                        | 3  | 10.29    | <b>&lt;0.001</b> |
| Temperature                       | 1  | 0.06     | 0.80             |
| Population × temperature          | 3  | 0.85     | 0.47             |

### 3.4. Discussion

Our preliminary results showed that temperature and the origin of the population both had an effect on the growth of *E. densa* (RGR), its regeneration (production of lateral branches) and its colonisation (the length of the roots) abilities at the maximal autumn temperatures and also on the production of buds and flowers at minimal autumn temperatures. An increase of 3°C at low temperatures slightly favoured the apical growth (RGR) of *E. densa*, whereas an increase in temperature from 16°C to 19°C stimulated the regeneration and colonisation abilities (number and length of roots). Our first hypothesis is supported.

We also demonstrated that the potential success of *E. densa* fragments to establish was strongly influenced by the origin of the population. Fragments of *E. densa* from naturalised populations elongated much faster than those from the cultivated population. Although the three naturalised populations were acclimatised in Brittany, they showed different responses to increasing temperature: fragments from population A had low growth, regeneration and colonisation abilities, whereas the fragments from populations B and C had high regeneration abilities and growth rates. Our results must be interpreted conservatively because differences between the traits of fragments from populations A, B and C could be due to “ecotypes” or “clonal adaptation”. The cultivated population had

lower growth than the naturalised populations when submitted to autumn temperatures: fragments allocated their energy essentially to the production of lateral shoots (regeneration). Our second hypothesis is also supported.

We found very low growth of *E. densa* at 9°C, but significantly higher growth when the temperature increased to 12°C. The increase in temperature from 16°C to 19°C stimulated the production of lateral branches amongst population D and the apical growth of fragments from all populations. These results are congruent with data in the literature (Getsinger and Dillon 1984; Haramoto and Ikusima 1988; Hussner *et al.* 2014).

Haramoto and Ikusima (1988) showed that below 10°C, the growth of *E. densa* stops. Similarly, the autumn biomass peak was recorded when the water temperature had reached approximately 10°C in Lake Marion in South Carolina (Getsinger and Dillon 1984). Haramoto and Ikusima (1988) also showed that lateral shoots with roots were developed and elongated towards the water surface when the water temperature rose above 15°C, and that optimum growth rate occurred at a temperature of 20.7°C. We measured the highest RGR ( $0.032 \text{ day}^{-1}$ ) for population C at 19°C and the lowest for population A at 19°C ( $\text{RGR} = 0.018 \text{ day}^{-1}$ ). According to laboratory findings from other studies, the average measured RGR of fragments from naturalised populations of *E.*

*densa* is consistent with the data reported in the literature for that temperature range (Barko & Smart, 1981; Haramoto & Ikusima, 1988; Tanner *et al.*, 1993; Carrillo *et al.*, 2006; Silveira *et al.*, 2009; Hussner *et al.*, 2014).

In this study, we showed that the high capacity of *E. densa* populations to adjust their growth responses depends on both the environmental temperature conditions and the origin of the plants. The acclimation potential towards cold temperatures may be closely related to the temperatures experienced in the area where plants were collected. Indeed, the responses of the three naturalised populations of *E. densa* when acclimated to 9°C and 12°C were similar, and differed significantly from the cultivated population for the number of flowers, internode length and leaf area. All naturalised populations may have partly entered into a dormant stage due to the minimal temperatures, as seen in other studies (Madsen and Brix 1997; Hyldgaard *et al.* 2014). This possibility is supported by observed morphological changes, such as shoots of the naturalised plants tested at 9°C and 12°C, which were less compact in structure and had longer distances between whorls (mean internode length =  $0.36 \pm 0.07 \text{ cm}$ ) than the plants exposed to 16°C and 19°C (mean internode length =  $0.50 \pm 0.17 \text{ cm}$ ). In contrast, the fragments from the cultivated population produced flowers and buds when they were exposed to the low temperatures.

The three naturalised populations were collected from neighbouring sites in Brittany and therefore they had been exposed to the same climatic conditions prior to the experiments. The environmental conditions in the field could explain some differences in the responses between the three naturalised populations of *E. densa* tested. Feijoó *et al.* (2002) found that *E. densa* shows a clear preference for ammonium over nitrate and that most nitrogen was absorbed from the water column. Moreover *E. densa* can store nutrients in their leaves and stems. The comparatively high concentration of ammonium in sites B and C could suggest that nitrogen was stored in the plants and used later for growth (luxury consumption hypothesis). This could explain the higher growth rate of *E. densa* from the sites B and C. Furthermore, the RGR is directly controlled by the concentration of N within the plant (Ågren, 1985) and high concentrations of N in the tissues may favour plant growth.

In Western Europe, as only male plants and clonal reproduction have been observed, the wide range of morphological variations within *E. densa* species suggest that either a large number of diverse clonal lineages were introduced, or that this plant has high levels of somatic mutation. For functional traits such as growth rate, phenotypic plasticity can allow invasive plants to benefit from changing environmental conditions (Richards *et al.* 2006). Morphological plasticity may evolve

rapidly in introduced species, and thereby contribute to their spread and invasion success after a time-lag (e.g. Sexton *et al.* 2002). Results of the present study confirmed that *E. densa* could act aggressively as an invasive plant by showing plasticity for ecological traits that are beneficial to its range expansion. At this time, we do not have information about potential genetic differences between the different populations of *E. densa*. Our hypothesis should be tested by genetic approaches.

Our preliminary results suggest that *E. densa* may be able to develop taller canopies in the future, in particular in autumn, which might improve their survival during the winter and accelerate their growth in early spring. To test our hypothesis, it would be necessary to assess the responses of these different populations of *E. densa* during a long term study. We emphasise that our observations were recorded in the early stages of fragment regeneration, and whether they also pertain to later life stages is a matter for further investigation. Moreover, *E. densa* has the ability to adapt to seasonal changes in temperature in its natural habitat (Haramoto and Ikusima 1988). The growth rate of *E. densa* in autumn will be sensitive to the increase of temperatures expected in the context of global warming. These results should be tested in the field. The present study has investigated the growth responses of *E. densa* to varying temperatures, in isolation

from a number of other environmental factors which would operate in the field (e.g. light, macrophyte beds, disturbance, nutrients, water velocity, etc). Research on the response of this species to increasing temperatures in parallel to other environmental factors is required to improve our understanding of the impact of global warming on the invasiveness of aquatic plants.

### **Acknowledgements**

We thank Etienne Camenen for his helpful assistance. We would like to thank the two anonymous reviewers for comments on the manuscript.

## Chapitre 4 - Impact d'une augmentation de la température au printemps et en été sur le métabolisme carboné et la morphologie de plantes aquatiques invasives et natives

---

### Résumé

Les modèles climatiques prédisent que les températures de la surface du globe augmenteront entre 1,2°C et 4°C d'ici 2100. Un tel réchauffement devrait affecter les écosystèmes d'eau douce et la croissance des plantes aquatiques. En augmentant l'aire de distribution de macrophytes invasifs, le réchauffement climatique pourrait accroître leurs coûts de gestion déjà élevés. L'objectif de cette étude était de tester l'impact d'un réchauffement de 3°C au printemps et en été sur la morphologie et la physiologie de deux espèces natives (*Mentha aquatica*, *Myosotis scorpioides*) et de deux espèces invasives (*Ludwigia hexapetala*, *Myriophyllum brasiliense*) en conditions contrôlées. Une température de printemps (16°C) et une température d'été (23°C) ont été choisies comme conditions contrôles, et des températures de 19°C et 26°C ont été respectivement appliquées en tant que conditions réchauffées. Notre étude montre que l'augmentation de la température de printemps induit des changements qualitatifs de la composition des espèces natives en sucres, alors que les modifications des teneurs en sucres des espèces invasives indiquent une stimulation de la photosynthèse. L'augmentation de la température d'été a conduit au même constat, bien que les changements observés soient strictement quantitatifs. Ainsi, le réchauffement de 3°C appliqué a induit des changements des teneurs en sucres des espèces invasives aux deux saisons, alors que des modifications morphologiques ont été observées seulement au printemps. Cela suggère que les changements morphologiques observés ne sont pas directement liés à des changements de la composition en sucres. Les profils de teneurs en sucres regroupent les deux espèces invasives ensemble, soulignant de possibles mécanismes physiologiques communs aux deux espèces. Les réponses particulières des espèces invasives suggèrent que des températures plus élevées pourraient favoriser leur croissance au printemps, ce qui leur permettrait de coloniser la colonne d'eau plus tôt que les espèces natives. Cet avantage compétitif pourrait affecter le fonctionnement et la biodiversité des écosystèmes d'eau douce dans les années à venir.

## Impact of climate warming on carbon metabolism and on morphology of invasive and native aquatic plant species varies between spring and summer (Article 4)

M. Gillard<sup>a</sup>, G. Thiébaud<sup>a</sup>, Nicolas Rossignol<sup>a</sup>, Solenne Berardocco<sup>b</sup>, C. Deleu<sup>b</sup>

<sup>a</sup> ECOBIO, UMR 6553 CNRS, Université de Rennes 1, Rennes, France

<sup>b</sup> IGEPP, UMR 1349 INRA, Université de Rennes 1, Le Rheu, France

Under review in Functional Ecology

### Abstract

Global surface temperature is predicted to rise by about 1.2°C to 4°C by 2100. Such a warming is expected to affect freshwater ecosystems and the growth of aquatic plants. By extending the distribution range of invasive macrophytes, climate warming could increase their already high management costs. The aim of this study was to test the impact of a 3°C warming in spring and in summer on the morphology and physiology of two native species (*Mentha aquatica*, *Myosotis scorpioides*) and two invasive species (*Ludwigia hexapetala*, *Myriophyllum brasiliense*) in controlled conditions. A spring temperature (16°C) and a summer temperature (23°C) were chosen as controls, and 19°C and 26°C were applied as warming conditions, respectively. Our study showed that the increase of spring temperature induced qualitative changes in carbohydrates composition for native species, while modification of carbohydrates content of invasive species indicated photosynthesis stimulation. The increase of summer temperature led to the same pattern, though the observed changes were strictly quantitative. Thus, the 3°C warming applied induced changes in carbohydrates content in invasive species at both season, whereas morphological modifications were observed only at spring temperature, suggesting that morphological changes were not directly linked to changes in sugars composition. Patterns of contents in carbohydrates group the two invasive species together, possibly highlighting common physiological mechanisms. Plus, the 3°C warming of spring temperature favoured the apical growth solely for invasive species. Hence, the invasive species specific response to warming suggests that higher temperature may favour their growth in spring, which could allow them to colonise the water column earlier than native species. This competitive advantage could affect aquatic ecosystems functioning and biodiversity in the coming years.

**Keywords:** biological invasion · climate change · macrophytes · metabolic profiling · functional traits · photoassimilates

## 4.1. Introduction

Biological invasions and climate change are two of the major ecological concerns. Climate change includes more extreme events and rising temperatures (IPCC, 2013). In its 5<sup>th</sup> report, the IPCC estimates that temperatures will increase by between 1.2°C and 4°C by 2100 (Collins *et al.*, 2013). Impacts of warmer temperatures on ecosystems will be varied (IPCC, 2014a) and could promote future biological invasions (Bellard *et al.*, 2013). Invasive species are exotic species that spread widely when growing in their introduced ranges. This is due to their high plasticity to environmental conditions (Walther *et al.*, 2009) and to their successful competition (Vilà & Weiner, 2004). Thus, their geographical range would be expected to increase with increased temperature due to climate change (Clements & Ditommaso, 2011; Bellard *et al.*, 2013). Although challenging the study of the responses of invasive species to climate warming will improve our understanding of their short- or long-term effects on ecosystems. This will help to predict their adaptive strategies.

Temperature affects all biological processes. The distribution of organisms depends on their ability to maintain the activity of major enzymes under different temperature ranges. Developmental processes rely on enzymes whose activities are responsive to temperature. Photosynthesis is one of the most vulnerable processes to

warming. High temperatures alter thylakoid membranes and photosystem II activity, reduce intercellular CO<sub>2</sub> concentration by closing stomata, and generate the production of reactive oxygen species (ROS) responsible for oxidative stress (Mathur *et al.*, 2014). However, numerous plant species are able to tolerate high temperatures through physiological and metabolic adaptations, such as production of compatible solutes involved in osmotic adjustment of cellular structure, of detoxifying enzymes that protect cells against ROS effects (Almeselmani *et al.*, 2006) and of heat shock proteins (HSPs) that preserve proteins from denaturation (Baniwal *et al.*, 2004). Several authors have highlighted the importance of physiological ecology for a better understanding of climate change impacts on organisms (Denny & Helmuth, 2009; Bozinovic & Pörtner, 2015). Indeed, functional traits are widely used to characterise plant response to climate change (Nicotra *et al.*, 2010), but physiological responses to high temperature have mainly been investigated for crop species (DaMatta *et al.*, 2010). Metabolic profiling analysis represents an opportunity to study physiological responses of organisms by detailed characterisation of plant metabolic responses to various environmental perturbations (Lisec *et al.*, 2006). This approach has been used to study changes induced by abiotic factors on invasive freshwater plant metabolism, revealing a reorientation of the primary metabolism in



response to salt stress, especially for carbohydrates (Thouvenot *et al.*, 2015). Thus, metabolic profiling offers a more precise answer about the effects of abiotic stress on aquatic plants, complementary with functional traits. Furthermore, such an approach generates complex datasets, and the synthesis of which represents a challenge.

The impact of warmer temperature mainly depends on the development stage of the plant when the warming occurs (Hasanuzzaman *et al.*, 2013), considering that young plants are more vulnerable than adult plants. Furthermore, under temperate climates, warming is expected to have a greater impact on plant growth and survival when the seasonal temperature is mild (in spring) rather than when it is hot (in summer). Many experimental studies have investigated the impact of warmer climates on invasive terrestrial plants (Verlinden *et al.*, 2014; Carón *et al.*, 2015). Aquatic ecosystems are also sensitive to biological invasions and to climate change (Sala *et al.*, 2000; Dudgeon *et al.*, 2006; Rahel & Olden, 2008), but are less studied. Most aquatic invasive plant species form dense mats on the water surface (Hussner, 2009). This intrudes on human activities in aquatic environments, by hampering fishing and swimming in ponds or boat circulation on rivers (Hussner & Lösch, 2007; Zhang & Boyle, 2010). As temperature influences the growth and productivity of some macrophyte species (Madsen & Brix, 1997), studying the

responses of invasive macrophytes to warmer temperatures is necessary to understand how future climate could increase the invasion risk. Moreover, native species may also benefit from future temperature warming, and improve both their growth and spatial distribution. Comparative responses of native and invasive aquatic plants to increased temperatures have been investigated in a few studies (Mckee *et al.*, 2002; Mormul *et al.*, 2012). However, to our knowledge only one has combined both morphological trait approaches and metabolic profiling on aquatic plants in order to evaluate an integrated response to abiotic factors (Thouvenot *et al.*, 2015).

In the present study, we used this combined approach to test the effects of an experimental warming of spring and summer mean temperatures on growth and metabolism responses of four amphibious species. We hypothesised that (i) impacts of a 3°C warming on morphology and carbohydrate content are higher in spring than in summer, (ii) modification of plant growth is associated with modification of carbohydrate metabolism, (iii) under warmer temperature, invasive and native species will modify their growth strategies and their metabolism differently.

## 4.2. Materials and methods

### 4.2.1. Studied species

Four amphibious species were chosen, two species native from Europe (*Mentha aquatica* L. and *Myosotis scorpioides* L.) and two species native from tropical and subtropical South America (*Myriophyllum aquaticum* (Velloso) Verdcourt, syn *M. brasiliense*, and *Ludwigia hexapetala* (Hook. & Arn.) Zardini, H.Y. Gu & P.H. Raven, syn. *L. grandiflora* subsp. *hexapetala*, *L. uruguayensis*). The parrotfeather *M. aquaticum* (Haloragaceae, hereafter *M. brasiliense*) and the water primrose *L. hexapetala* (Onagraceae) are characterised by their ability to form dense populations and to colonise a range of aquatic habitats (Wersal *et al.*, 2011). They are particularly invasive in the USA, Europe, Australia and New Zealand (Hussner, 2010; Thouvenot *et al.*, 2013a). *M. brasiliense* begins growing when water temperatures reach 8°C (Moreira *et al.*, 1999). The minimum water temperatures required to initiate growth of *L. hexapetala* is around 12 °C to 15 °C (EPPO, 2011), and its optimum development occurs between 20°C and 30 °C (Ruaux, 2008). Among the four species studied, *L. hexapetala* is the only one using a C4 photosynthetic pathway (Madanes *et al.*, 2015), but there is a little further knowledge about the photosynthesis of this species.

*M. aquatica* (Lamiaceae) is a perennial amphibious macrophyte which spreads clonally by extensive rhizome and some of

which detach in marshes and damp areas. *M. aquatica* is often partially or wholly submerged, due to its capacity to photosynthesise equally in air and water (Maberly & Spence, 1989).

*M. scorpioides* (Boraginaceae) is a perennial species growing in wet places, on the banks of ponds and streams. *M. scorpioides* populations are maintained by both vegetative and sexual reproduction (Koutecká & Lepš, 2009).

### 4.2.2. Temperature settings

Temperature settings were based on the maximal monthly temperature (1981-2010) recorded in north western France (data source: Météo France). The average maximal temperature calculated is 15.7°C in spring (March, April, May) and 23°C in summer (June, July, August). In our experiments, we applied a 3°C warming above current temperatures, based on the future IPCC temperature projections. Thus, four temperatures were selected for two experiments. Experiment 1: 16°C (average spring temperature), 19°C (3°C above average maximal spring temperatures). Experiment 2: 23°C (average summer temperature) and 26°C (3°C above average maximal summer temperatures).

### 4.2.3. Experimental design

Shoots of *L. hexapetala*, *M. brasiliense*, *M. aquatica*, and *M. scorpioides* were collected in spring (experiment 1) and summer (experiment 2) in Apigné ponds in Brittany, France (48°05'31.3"N; 01°44'41.3"W). The

experiments were conducted in April and June 2014, respectively. Plants were acclimatised for a week in tap water at room temperature. For each species, 20 shoots with apices were cut to 10 cm lengths. Shoots had no buds or lateral stems. Each shoot was planted in individual containers (L x W x H: 8 x 8 x 22 cm) filled with a substrate composed of 1 cm of loam (NPK 16-7-15) and 1 cm of sand. Containers were filled with 150 mL of tap water i.e. 1 cm above substrate. Tap water had a moderate nitrogen concentration, low phosphates, high nitrates and was slightly basic (average values for tap water: conductivity = 435  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ; pH 8.1 ;  $[\text{NO}_3^-] = 32.7 \text{ mg L}^{-1}$ ;  $[\text{PO}_4^{3-}] < 0.02 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ;  $[\text{NO}_2^-] < 0.02 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ;  $[\text{NH}_4^+] < 0.03 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ).

Containers were randomly distributed in two different growth chambers (Percival AR-41L3X) programmed with the chosen temperatures (experiment 1: spring temperatures, 16°C and 19°C; experiment 2: summer temperatures, 23°C and 26°C). Within the chambers, light intensity was about 330  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , with a 12:12 photoperiod, and relative humidity was maintained at 75%. Plants were exposed to these conditions for 10 days.

#### 4.2.4. Morphological traits

We measured four morphological traits at the beginning and at the end of the experiment: stem length, fresh weight, number of lateral shoots (buds and ramification) and number of roots. These four traits are linked

to functions, the apical growth, the vigour, the lateral growth and the root production, respectively. According to Hunt (2003), a relative growth rate (RGR;  $\text{d}^{-1}$ ) can be calculated with trait measurements such as length or weight. In this study, calculations for stem and weight RGR were adapted from the RGR calculation of Hunt (1990):

$$\text{RGR}_{\text{stem}} = (\ln L_2 - \ln L_1) / (T_2 - T_1)$$

where L1 and L2 represent total length, at time T1 (beginning of the experiment) and T2 (end of the experiment).

$$\text{RGR}_{\text{weight}} = (\ln M_2 - \ln M_1) / (T_2 - T_1)$$

where M1 and M2 represent the plant's fresh mass respectively at time T1 and T2.

#### 4.2.5. Carbohydrate analysis

At the end of the experiment, the upper five centimetres of each plant were cut. Nine of these apical parts were pooled by species and by temperature conditions by group of three, resulting in three samples per temperature condition for each species. Plant fragments were frozen in liquid nitrogen, stored at -80°C, lyophilised and reduced into powder. 10 mg of plant powder were used for each sample, polar components were extracted by a methanol-chloroform-water extraction, and carbohydrates were quantified by GC-MS as described by Thouvenot *et al.* (2015). 400  $\mu\text{L}$  of methanol containing an internal standard (20 mM ribitol), 200  $\mu\text{L}$  of chloroform and 400  $\mu\text{L}$  of water were added successively, after 15 minutes of agitation

between each addition. Samples were centrifuged for 5 min at 13 000 g, 4°C. The chloroform phase was discarded, and 50 µL of the methanol:water phase was dried using a SpeedVac system. Dried extracts were stored at -20°C until analysis. For GC-MS analysis, vacuum-dried phase aliquots were re-suspended in 50 µL of methoxyaminehydrochloride solution in pyridine (20 mg.mL<sup>-1</sup>). Samples were agitated for 90 min at 30°C, and 50 µL of N-methyl-N-(trimethylsilyl)trifluoroacetamide were then added; derivatisation was conducted at 37°C for 30 min under agitation. Samples were then transferred into glass vials and incubated at room temperature over-night before injection. Metabolite content was estimated in reference to the ribitol signal and dry weight of samples.

#### 4.2.6. Statistical analyses

Statistical analyses were performed using statistical R 3.2.3 software (R Development Core Team, 2015) with packages multcompView and ade4 (Dray & Dufour, 2007). Plots were generated using packages ggplot2 (Wickham, 2009) and factoextra (Kassambara & Mundt, 2016). A two way ANOVA was performed to test the effect of species, temperature and their interaction on functional traits. Pairwise post-hoc comparisons were performed with Tukey HSD test. Normality and homogeneity of variances were tested prior to each parametric test, and data were transformed if necessary

by square root or 1/x transformation in order to meet statistical model assumptions.

We aim at using metabolic profiles to infer physiological patterns of response. However, it is difficult to derive physiological information due to the high number of carbohydrates involved ( $n \geq 20$  in this study). Moreover, part of the information is expected to be redundant as carbohydrates involved in same physiological processes can be interrelated. Methods of dimensionality reduction (Legendre and Legendre, 1998) allow compressing data down to a few important axes of variation (greatly reducing the number of parameters of interest) and help visualising inherent patterns in the dataset. Those methods are commonly used in vegetation ecology where they are applied on data from floristic surveys to derive the environmental gradients underlying plant species distribution (Wittaker & Gauch, 1982; ter Braak & van Tongeren, 1995). Here, we performed a Principal Component Analysis (PCA) on species x carbohydrate content matrix for each temperature regime tested (experiments 1 and 2). Then we examined whether species scores on the first and second PCA axis could be used as a synthetic variable related to species response to temperature. Because in both experiments the first axis mainly represents a species effect, we have chosen to use the second axis as a synthetic variable related to species response to temperature. A two ways ANOVA was finally

performed on the mean coordinates of individuals on the selected synthetic variable to test the crossed effects of species and temperature.

We also performed Student's t-tests on total and individual contents in soluble sugars and organic acids, by species, in order to test for quantitative differences induced by temperature treatments.

Table4-1. Summary of ANOVA on morphological traits and transformed traits to a 10-day exposition to spring temperature (16°C and 19°C). Different capital letters represent significant differences between species. Different small letters indicate significantly different interactions between species and temperature. Different capital letters represent differences between species. The symbol \* highlights an overall temperature effect. ns = not significant ( $P < 0.05$ , Tukey HSD test).

| Traits                   | Effect                | % sum sq | F value | P value | Tukey HSD                  |     |
|--------------------------|-----------------------|----------|---------|---------|----------------------------|-----|
| RGR stem                 | Species               | 28.7     | 22.56   | <0.001  |                            |     |
|                          | Temperature           | 8.6      | 20.20   | <0.001  |                            |     |
|                          | Species x temperature | 4.9      | 3.84    | 0.011   | <i>L. hexapetala</i> 16°C  | bc  |
|                          |                       |          |         |         | <i>L. hexapetala</i> 19°C  | a   |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. aquatica</i> 16°C    | e   |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. aquatica</i> 19°C    | de  |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. brasiliense</i> 16°C | cde |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. brasiliense</i> 19°C | ab  |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. scorpioides</i> 16°C | bcd |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. scorpioides</i> 19°C | bcd |
|                          | Residuals             | 57.8     |         |         |                            |     |
| RGR fresh weight         | Species               | 43.2     | 40.98   | <0.001  | <i>L. hexapetala</i>       | B   |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. aquatica</i>         | C   |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. brasiliense</i>      | B   |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. scorpioides</i>      | A   |
|                          | Temperature           | 5.0      | 14.35   | <0.001  | 16°C                       | *   |
|                          |                       |          |         |         | 19°C                       |     |
|                          | Species x temperature | 1.9      | 1.83    | ns      |                            |     |
|                          | Residuals             | 49.9     |         |         |                            |     |
| Number of roots          | Species               | 21.9     | 14.18   | <0.001  | <i>L. hexapetala</i>       | B   |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. aquatica</i>         | A   |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. brasiliense</i>      | B   |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. scorpioides</i>      | A   |
|                          | Temperature           | 3.0      | 5.92    | 0.016   | 16°C                       | *   |
|                          |                       |          |         |         | 19°C                       |     |
|                          | Species x temperature | 0.9      | 0.56    | ns      |                            |     |
|                          | Residuals             | 74.2     |         |         |                            |     |
| Number of lateral shoots | Species               | 26.3     | 19.75   | <0.001  |                            |     |
|                          | Temperature           | 3.5      | 7.84    | 0.006   |                            |     |
|                          | Species x temperature | 6.3      | 4.77    | 0.003   | <i>L. hexapetala</i> 16°C  | c   |
|                          |                       |          |         |         | <i>L. hexapetala</i> 19°C  | ab  |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. aquatica</i> 16°C    | abc |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. aquatica</i> 19°C    | a   |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. brasiliense</i> 16°C | d   |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. brasiliense</i> 19°C | cd  |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. scorpioides</i> 16°C | bc  |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. scorpioides</i> 19°C | cd  |
|                          | Residuals             | 63.9     |         |         |                            |     |

Effect of species: n= 40, df=3 ; effect of temperature: n= 80, df= 1; effect of species x temperature interaction: n=20, df=3.

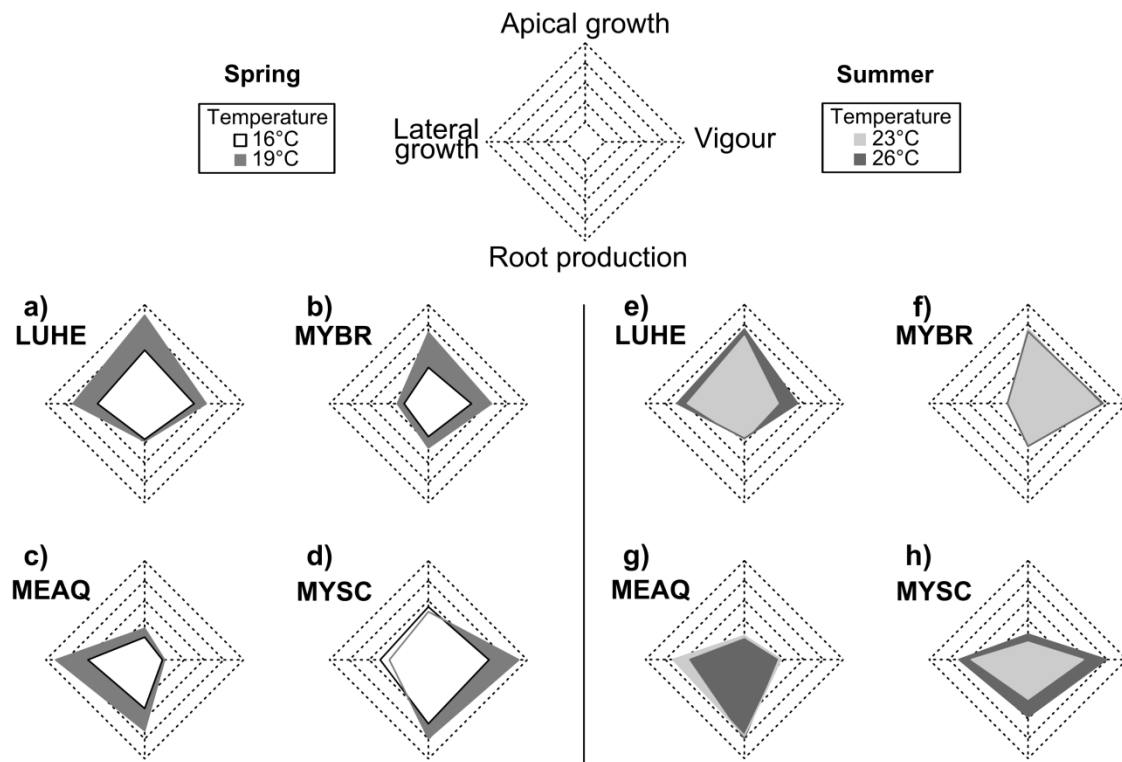


Figure 4-1. Functional responses of *Ludwigia hexapetala* (LUHE), *Myriophyllum brasiliense* (MYBR), *Mentha aquatica* (MEAQ) and *Myosotis scorpioides* (MYSC) to a 3°C warming of a spring temperature (a,b,c,d) and of a summer temperature (e,f,g,h). Values represented have been normalised per trait.

## 4.3. Results

### 4.3.1. Effects of a 3°C increase of spring temperature (experiment 1)

#### 4.3.1.1. Morphological traits

Apical and lateral growth varied according to species and temperature interaction (Table 4-1). Indeed, the two exotic species *Myriophyllum brasiliense* and *Ludwigia hexapetala* had a significantly higher apical growth at 19°C than at 16°C (Fig. 4-1a,b), and *L. hexapetala* was the only species that produced significantly more lateral shoots in response to the 3°C warming, although *Mentha aquatica* also increased its production of lateral shoots with the temperature warming (Table 4-1). Regardless of the species, the vigour and the

root production were higher at 19°C than at 16°C (Table 4-1).

Our results showed that the growth strategies of the four species were all different (Fig. 4-1a, b). Regardless of temperature, both native species *M. aquatica* and *Myosotis scorpioides* seemed to favour root production over apical growth, unlike invasive species for which apical growth was more important than root production (Fig. 4-1c,d). However, *M. scorpioides* had the highest vigour at 19°C, while *M. aquatica* had the lowest, and conversely *M. aquatica* had the highest lateral growth whereas *M. scorpioides* had the lowest at 19°C (Table 4-1). The lateral growth of *M. brasiliense* was lower than those of *M. aquatica* at 16°C, and the number of lateral shoots of *M. scorpioides*



and *M. brasiliense* was lower than those of *M. aquatica* and *L. hexapetala* at 19°C.

#### 4.3.1.2. Metabolic profiles

The PCA showed that 56.15% of the carbohydrates were explained by the two first axis (Fig. 4-2a,b). The first axis was characterised positively by galactose, raffinose, mellibiose and galactinol whereas the second axis was described negatively by arabinose, fructose, glyoxylate and myo-inositol and positively by sucrose, glycolate and quinate (see Fig. B1a in Supporting information “Annexe B”). A clear opposition was established by the first axis between *M. aquatica* and the three other species (Fig 4-2a). This difference results from the presence of

specific compounds in *M. aquatica*, such as mellibiose, sorbitol and maltose, and of compounds present at 16°C and/or 19°C in higher concentrations than in the three other species (glucose, raffinose, galactinol, mannose, see Table B2). Scores on axis 2 allow the discrimination of the four plant species and appeared also to be sensitive to temperature (Fig. 4-2b). The ANOVA showed that there was a significant interaction between species and temperature (Table 4-2). Interestingly, it appeared that the overall composition in carbohydrates synthesised by the axis 2 score was significantly modified by a 3°C warming in spring only for the two native species (Fig. 4-2e).

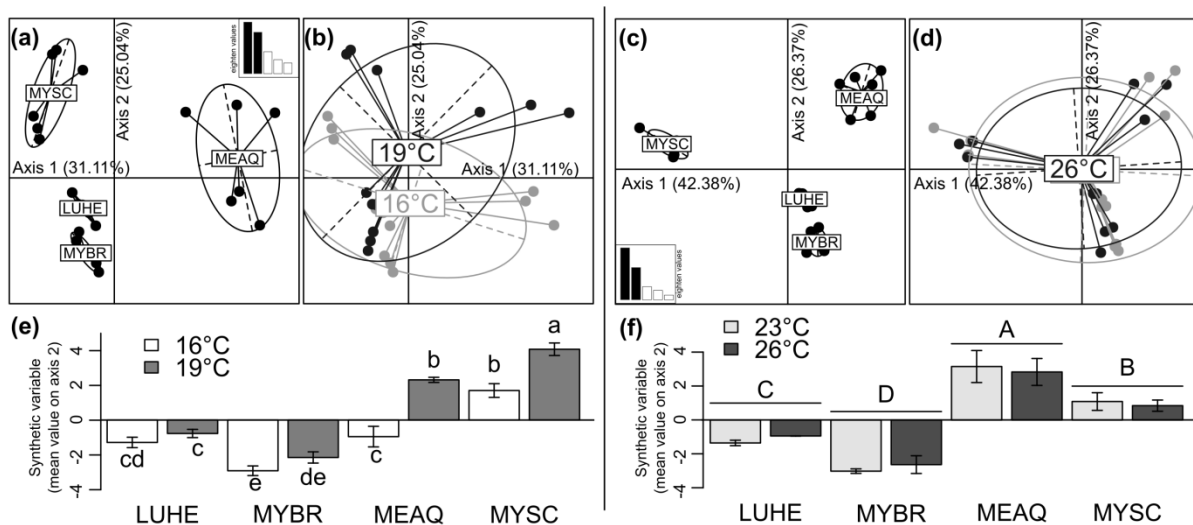


Figure 4-2. Principal component analysis (PCA) on carbohydrate content with a 3°C increase of spring temperature (a,b) and of summer temperature (c,d) for *Ludwigia hexapetala* (LUHE), *Myriophyllum brasiliense* (MYBR), *Mentha aquatica* (MEAQ) and *Myosotis scorpioides* (MYSC). Individuals were grouped by species (a,c) and by temperature (b,d). On panels b and d, dots and lines in light grey represent the control temperature (16°C or 23°C) and those in black represent the warmer temperature (19°C or 26°C). Lines link individuals to their respective centroids (n=6, a,c; n=24, b,d). Refer to Fig. S1 for correlation circles. Barplots in panel (e) and (f) represent a synthetic representation of the qualitative modifications in carbohydrate content depending on temperature, i.e. the mean coordinates of individuals on Axis 2  $\pm$  SE, at both seasons. Different small letters indicate significantly different interactions between species and temperature (e). Different capital letters represent significant differences between species (f).



The overall carbohydrate composition of native species was characterised by a positive (MYSC) or near zero (MEAQ) score on axis 2 that increased with temperature while composition of invasive species is rather characterised by negative scores without a clear change with temperature. This suggests that native and invasive species were discriminated by two different sets of carbohydrates and that the contents of carbohydrates specific to native species tend to increase with higher temperature.

Total content in soluble sugars was lower at 19°C than at 16°C for *M. brasiliense* (Fig. 4-3a), which can be explained by the significantly lower content in glucose and myo-inositol for this species (Table 4-4). Although for the three other species no modification of the total content in soluble sugars was observed, individual content of some soluble sugars was modified by the temperature treatment. Content in galactinol and in fructose decreased for *L. hexapetala* and *M. aquatica*, respectively, while the content in sucrose increased for *M. scorpioides* at 19°C

(Table 4-4). Total content in organic acids was higher with the 3°C warming in spring only for *L. hexapetala* (Fig. 4-3b), due to the increase in malate content.

#### 4.3.2. Effects of a 3°C increase of summer temperature (experiment 2)

##### 4.3.2.1. Morphological traits

There was no effect of the 3°C warming of summer temperatures on the measured functional traits (Table 4-3). However, there was a very strong species effect for the four traits ( $P < 0.001$ , Table 4-3), independently of temperatures. *M. aquatica* had a low apical growth, a low vigour, the highest root production, and high lateral growth. *M. scorpioides* was characterised by a low apical growth, high vigour, a moderate production of roots, and high lateral growth (Fig. 4-1). At tested temperatures, *L. hexapetala* had a high apical growth, a moderate vigour, low production of roots, and high lateral growth. *M. brasiliense* characteristics were a high apical growth, high vigour, low root production, and the lowest lateral growth.

Table 4-3. Summary of ANOVA on synthetic values of carbohydrate content at 16-19°C and at 23-26°C.

| Traits                        | Effect                | df | % sum sq | F value | P value |
|-------------------------------|-----------------------|----|----------|---------|---------|
| Synthetic variable<br>16-19°C | Species               | 3  | 77.9     | 264.65  | <0.001  |
|                               | Temperature           | 1  | 14.3     | 146.03  | <0.001  |
|                               | Species x temperature | 3  | 6.2      | 21.03   | <0.001  |
|                               | Residuals             |    | 1.6      |         |         |
| Synthetic variable<br>23-26°C | Species               | 3  | 95.71    | 0.07    | ns      |
|                               | Temperature           | 1  | 0.02     | 138.44  | <0.001  |
|                               | Species x temperature | 3  | 0.58     | 0.84    | ns      |
|                               | Residuals             |    | 3.69     |         |         |

Table 4-2. Summary of ANOVA on morphological traits and transformed traits to a 10-day exposition to summer temperature (23 °C and 26 °C). Different capital letters represent significant differences between species. Different small letters indicate significantly different interaction between species and temperature. Different capital letters represent differences between species. The symbol \* highlights an overall temperature effect. ns = not significant (P<0.05, Tukey HSD test). Effect of species: n= 40, df=3 ; effect of temperature: n= 80, df= 1; effect of species x temperature interaction: n=20, df=3.

| Traits                   | Effect                | % sum sq | F value | P value | Tukey HSD               |
|--------------------------|-----------------------|----------|---------|---------|-------------------------|
| RGR stem                 | Species               | 60.6     | 61.69   | <0.001  | <i>L. hexapetala</i> A  |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. aquatica</i> B    |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. brasiliense</i> A |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. scorpioides</i> B |
|                          | Temperature           | 0.1      | 0.32    | ns      |                         |
| RGR weight               | Species x temperature | 0.6      | 0.58    | ns      |                         |
|                          | Residuals             | 38.7     |         |         |                         |
|                          | Species               | 25.9     | 14.46   | <0.001  | <i>L. hexapetala</i> B  |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. aquatica</i> B    |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. brasiliense</i> A |
| Number of roots          |                       |          |         |         | <i>M. scorpioides</i> A |
|                          | Temperature           | 1.9      | 3.26    | ns      |                         |
|                          | Species x temperature | 2.9      | 1.59    | ns      |                         |
|                          | Residuals             | 69.3     |         |         |                         |
|                          | Species               | 27.4     | 15.28   | <0.001  | <i>L. hexapetala</i> B  |
| Number of lateral shoots |                       |          |         |         | <i>M. aquatica</i> A    |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. brasiliense</i> B |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. scorpioides</i> B |
|                          | Temperature           | 0.4      | 0.63    | ns      |                         |
|                          | Species x temperature | 0.9      | 0.51    | ns      |                         |
|                          | Residuals             | 71.3     |         |         |                         |
|                          | Species               | 34.09    | 21.63   | <0.001  | <i>L. hexapetala</i> A  |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. aquatica</i> A    |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. brasiliense</i> B |
|                          |                       |          |         |         | <i>M. scorpioides</i> A |
|                          | Temperature           | 0.02     | 0.04    | ns      |                         |
|                          | Species x temperature | 3.40     | 2.15    | ns      |                         |
|                          | Residuals             | 62.49    |         |         |                         |

Table 4-4. Individual soluble sugar content (±SE) in *Ludwigia hexapetala*, *Myriophyllum brasiliense*, *Mentha aquatica* and *Myosotis scorpioides*, significantly different between 16 °C and 19 °C and between 23 °C and 26 °C. nd=not detected.

| Species                         | Temp  | Fructose            | Glucose             | Sucrose             | Myo-inositol     | Galactinol        |
|---------------------------------|-------|---------------------|---------------------|---------------------|------------------|-------------------|
| <i>Ludwigia hexapetala</i>      | 16 °C | 28.53 ± 3.79        | 15.44 ± 2.92        | 19.23 ± 2.07        | 5.30 ± 0.08      | 4.49 ± 0.29       |
|                                 | 19 °C | 19.82 ± 1.86        | 11.54 ± 2.12        | 17.75 ± 1.81        | 4.97 ± 0.29      | 2.53 ± 0.21<br>** |
| <i>Myriophyllum brasiliense</i> | 16 °C | 43.66 ± 4.89        | 17.37 ± 3.76        | 19.04 ± 1.53        | 7.35 ± 0.34      | 0.04 ± 0.04       |
|                                 | 19 °C | 24.98 ± 0.98        | 11.02 ± 1.09<br>*** | 13.17 ± 1.84        | 5.76 ± 0.23<br>* | 0.03 ± 0.03       |
| <i>Mentha aquatica</i>          | 16 °C | 18.92 ± 1.48        | 25.08 ± 2.71        | 14.14 ± 2.31        | 5.18 ± 0.23      | 7.72 ± 0.27       |
|                                 | 19 °C | 12.30 ± 1.04<br>*   | 17.80 ± 6.74        | 16.39 ± 0.89        | 5.99 ± 0.92      | 8.13 ± 0.67       |
| <i>Myosotis scorpioides</i>     | 16 °C | 11.35 ± 0.77        | 8.14 ± 1.72         | 29.87 ± 0.77        | 2.69 ± 0.21      | nd                |
|                                 | 19 °C | 11.24 ± 6.88        | 8.25 ± 5.12         | 37.24 ± 0.39<br>*** | 2.83 ± 0.06      | nd                |
| <i>Ludwigia hexapetala</i>      | 23 °C | 18.09 ± 1.78        | 9.77 ± 0.26         | 19.95 ± 0.91        | 4.77 ± 0.09      | 2.62 ± 0.16       |
|                                 | 26 °C | 6.34 ± 0.95<br>**   | 4.62 ± 0.59<br>***  | 20.18 ± 0.66        | 4.33 ± 0.29      | 2.73 ± 0.004      |
| <i>Myriophyllum brasiliense</i> | 23 °C | 41.02 ± 2.19        | 15.83 ± 1.13        | 14.94 ± 0.24        | 7.03 ± 0.15      | 0.32 ± 0.10       |
|                                 | 26 °C | 22.10 ± 0.97<br>*** | 7.82 ± 0.27<br>**   | 13.75 ± 0.97        | 6.92 ± 0.35      | 1.22 ± 0.32       |
| <i>Mentha aquatica</i>          | 23 °C | 10.62 ± 1.61        | 18.02 ± 4.13        | 13.00 ± 1.01        | 4.86 ± 0.42      | 5.86 ± 0.61       |
|                                 | 26 °C | 8.80 ± 1.06         | 16.85 ± 2.49        | 13.12 ± 0.51        | 4.86 ± 0.27      | 6.04 ± 0.70       |
| <i>Myosotis scorpioides</i>     | 23 °C | 6.37 ± 0.84         | 6.33 ± 0.43         | 45.40 ± 4.50        | 2.44 ± 0.13      | 0.01 ± 0.00       |
|                                 | 26 °C | 8.49 ± 2.38         | 7.23 ± 1.79         | 42.31 ± 2.44        | 2.19 ± 0.19      | 0.035 ± 0.03      |

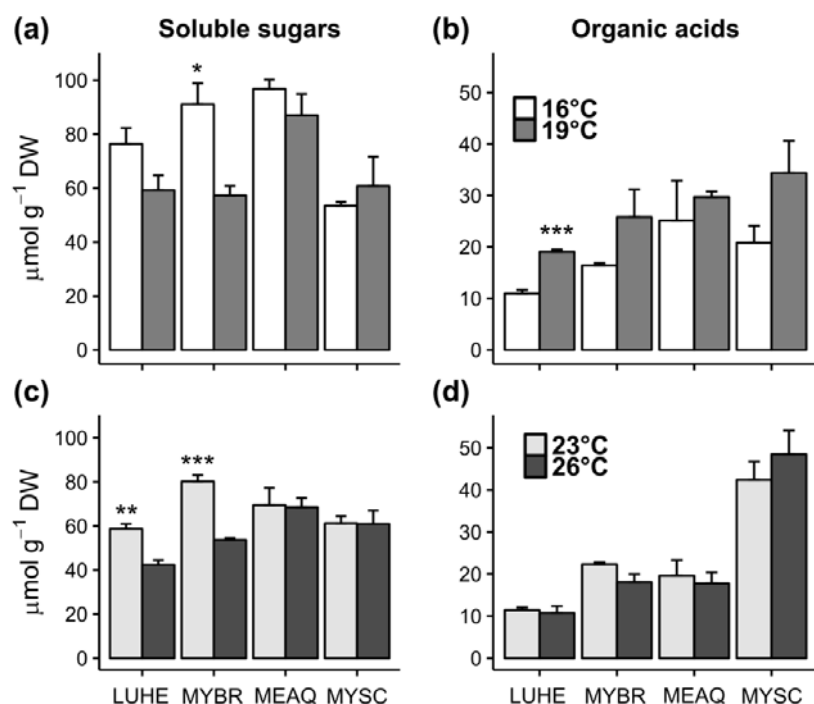


Figure 4-3. Total content in soluble sugars and in organic acids ( $\pm$ SE) of *Ludwigia hexapetala* (LUHE,), *Myriophyllum brasiliense* (MYBR), *Mentha aquatica* (MEAQ,) and *Myosotis scorpioides* (MYSC). at 16°C and 19°C (a,b) and at 23°C and 26°C (c,d). Stars indicate significant differences between temperature regimes, Student's t-test: \* p<0.05, \*\* p<0.01, \*\*\* p<0.001.

#### 4.3.2.2. Metabolic profiles

The PCA showed that 68.75% of the carbohydrates were explained by the two first axes (Fig. 4-2c,d). The first axis was characterised negatively by sucrose, maltose, cellobiose, fumarate and glycolate whereas the second axis was mainly defined negatively by glycerate and fructose (Fig. B1b). The first axis separated *M. scorpioides* from the three other species (Fig 4-2c), which is mainly explained by its high content in sucrose, quinate and malate compared to the three other species, as well as the presence of glycolate and cellobiose only in this species (Table B2). However, the PCA showed no separation of individuals by temperature (Fig. 4-2b). The ANOVA performed on axis 2 scores confirmed that there was no temperature effect, but a strong species effect with a clear discrimination between native and

invasive species (Fig 4-2f, Table 4-2), invasive species being rather characterised by glycerate and fructose, which are less abundant in native species.

The 3°C warming led to a decrease in total content in soluble sugars for the two invasive species (Fig. 4-3c), linked to a decrease in fructose and glucose content for these species at 26°C (Table 4-4). However, the temperature increase had no impact on the total content in soluble sugars for the two native species or on the total content in organic acids for all species (Fig. 4-3c,d).

## 4.4. Discussion

### 4.4.1. Temperature and seasonal effects

The growth of both native and invasive species was enhanced by a 3°C warming in spring, but none of them was morphologically affected by an increase of summer

temperature, a result consistent with our first hypothesis. Furthermore, the quantitative synthetic response of carbohydrates was only affected in spring, especially for the native species. However, detailed results focused on single soluble sugar contents showed that they were modified in spring, but also in summer, depending on species and on carbohydrates.

The qualitative approach showed that the warming applied in spring induced changes in carbohydrate profiles in native species, though changes in detected carbohydrates were mainly due to low carbohydrate contents. The decrease in fructose and glucose contents in *M. brasiliense* when exposed to a 3°C warming in spring may reflect a direct allocation of photosynthetates to apices growth more effective at 19°C than at 16°C, an assumption supported by morphological measurements. Moreover, Havelange *et al.* (2000) showed that an increase of sucrose content in roots was related to a rise in the amount of sucrose exported by young leaves in *Sinapis alba*. Surprisingly, except for *M. scorpioides*, sucrose content was not significantly modified at 19°C in the apices whereas sucrose is the major transport form of organic carbon in most plants. The key-enzyme of sucrose synthesis, sucrose 6-P synthase (SPS), constitutes the main control for partitioning of photosynthesis products between starch and sugars and is known to be influenced by environmental factors such as temperature. Thus, Lafta and Lorenzen (1995) showed that

in *Solanum tuberosum*, high temperature induced sucrose accumulation coinciding with SPS activity increase and decreased starch content in leaves without a change in glucose content. Similar results were observed in our experiment for *M. scorpioides* for which sucrose accumulated at 19°C whereas fructose and glucose content was strictly identical at 16°C and 19°C, suggesting that for this species photoassimilates were partitioning as in *S. tuberosum*.

The higher malate content of *L. hexapetala* at 19°C may indicate a stimulation of photosynthetic activity in this C4 species by temperature warming. Photoassimilates may be used for apical and lateral growth, which would be consistent with the observed increase of these morphological traits at 19°C. Thus, our results suggest that *L. hexapetala* could be classified as a “malate former” among C4 species, with malate being the predominant initial product (Hatch & Boardman, 2014). Moreover, such malate production during the day has been shown for other C4 macrophytes (Beer & Wetzel, 1982; Bowes *et al.*, 2002). Additionally, the morphological results observed for the two invasive species are consistent with the work of Rejmánková (1992), who showed that creeping emergent species such as *Ludwigia peploides* and *M. brasiliense* are characterised by rapid growth and allocation of most biomass and nitrogen into aboveground plant parts.

Despite an unchanged qualitative composition in carbohydrates and an absence of differences in plant growth, the increase of 3°C in summer led to a strong decrease in fructose and glucose content in both invasive species *L. hexapetala* and *M. brasiliense* whereas sucrose content was not modified. Contrary to our second hypothesis, we demonstrated that stimulation of apical growth by warmer temperature was not always directly related to modifications of plant content in carbohydrates. Thus, similarly to a spring warming, a summer warming stimulated photosynthesis of the invasive species, but without further effect on their growth. We can hypothesise that the excess of photoassimilates produced by a more efficient photosynthesis might be allocated to energy storage in starch and/or carbon storage in storage organs. Indeed, recent studies showed that starch content in *M. brasiliense* was higher in summer than in spring and was preferentially stored in stolons (Wersal *et al.*, 2011). Moreover such modification of the carbon partitioning is also a common feature of environmental stress (Rosa *et al.*, 2009).

The higher impact of a 3°C warming on growth and metabolism in spring was expected. Indeed, spring is the season when these species allocate most of their energy to apical or lateral growth and to nutrients uptake, in order to compete with other species and to survive. In summer they also allocate their energy to sexual reproduction

(Thouvenot *et al.*, 2013a; Stiers *et al.*, 2014). Moreover, an of 3°C did not have the same consequences on metabolism at 16°C as at 23°C: differences in enzyme activities are susceptible to be more important from 16°C to 19°C than from 23°C to 26°C. The effect of an increase of temperature on plant growth will depend on the period of the year where the warming occurs. It would be interesting to study the impact of a temperature increase on the whole plant life cycle, in order to establish if modifications occurring in spring have an after effect on species spread.

#### 4.4.2. Species effect

Our results showed a strong species effect in both experiments, regardless of the applied temperature. A common hypothesis is that the high phenotypic plasticity of invasive species might confer them competitive advantage over native species during adaption to climate change. Contrary to the findings of van Kleunen *et al.* (2010), our results showed that invasive species did not have higher values than native species for traits related to performance. Indeed, regardless of the temperature effect on their growth, the four species developed different growth strategies. The two invasive species favoured apical growth whereas native species allocated energy to the production of roots. Thus, *M. aquatica* and *M. scorpioides* could stay rooted in sediment during flooding events, but may also have a better access to water and nutrients from soil during drawdown, as macrophytes

are able to acquire nutrients from both the sediment and water column (Bristow & Whitcombe, 1971; Rattray *et al.*, 1991). In contrast, the low production of roots of *L. hexapetala* and *M. brasiliense* may confer upon them the ability to disperse more easily through water flow, and their high apical growth allows them to outcompete other species for light acquisition. Thus, the studied native and invasive species seem to present a trade-off between their regeneration (apical growth) and their colonisation (root production) abilities (Barrat-Segretain *et al.*, 1998). However, lateral growth and general vigour were different within invasive and native species. The high lateral growth of *M. aquatica* could allow individuals to escape from the shadow created by other species. The four species live in the same ecosystems, but each of them adopts its own growth strategy to face competition, resource acquisition and climate events.

However, invasive species tended to have the same patterns of carbohydrates content in their apical parts, whether in spring or in summer. These invasive species seems to have common physiological characteristics, that might result from a common adaptation to local climate through the selective pressure generated by the invasion process (Lee, 2002), and that favour their high and rapid growth. Moreover, *L. hexapetala* was the only species which had both high apical and lateral growth, and is the only one using a C4 photosynthetic

pathway. According to Dukes and Mooney (1999) and Sage and Kubien (2007), C4 species might benefit more from warmer temperature than C3 species because of their generally higher optimum temperature for photosynthesis. This suggests that the spread of *L. hexapetala* may particularly be favoured by climate warming.

As there was no clear opposition between exotic and native species, we can't conclude about our third hypothesis. Literature suggests that global warming might induce the dominance of invasive species over natives (Netten *et al.*, 2010), but our results are consistent with this statement only for *L. hexapetala*, and mostly when the warming occurs in spring. To establish if invasive species would be dominant over native species require to grow them in mixture, especially because allelopathic effects are suspected for *L. hexapetala* (Dandelot *et al.*, 2008) and *M. aquatica* (Lovett & Weerakoon, 1983).

In this study, the carbohydrates profiling was performed on apical parts of plants, which allows us mainly to link the carbohydrates profiles to apical growth. Analyse the whole plant, especially roots and lateral branches, associated with the determination of starch content in the different organs in spring and in summer will be necessary in order to confirm our assumptions on carbon allocation. Profiling other metabolites or focus more specifically on photosynthesis could also bring more



information and allow a better understanding of the studied species response to climate warming. Moreover, temperature is not the only factors that could influence future species distribution, and the combination of multiple component of climate change (alteration of water chemistry and hydrological regimes) could also be studied.

#### 4.5. Conclusion

Our study showed that the impact of a 3°C warming on four aquatic plants species were more intense in spring than in summer. In spring, the apical and lateral growth of the two invasive species was particularly affected by a temperature increase. The warming globally improved the vigour and the production of roots of the four freshwater species in spring. Invasive species metabolism was stimulated by a 3°C warming in summer, but with no effect on their morphological characteristics. Climate warming might favour the growth of invasive species over native species, especially during spring, with possible repercussion on the entire growth season as well as on plant community composition and on ecosystem functioning.

No difference between invasive and native species can be made with respect to the growth measurement results. However, patterns of concentrations in carbohydrates group the two invasive species together both in spring and in summer experiments, possibly highlighting common physiological

mechanisms. Of the four studied species, *L. hexapetala* had the most effective apical and lateral growth. Its C4 photosynthesis seems to confer on it an advantage to proliferate. Although apical and lateral growth of *M. scorpioides* was not enhanced by warming in spring, its high capacity to produce carbohydrates such as sucrose, associated with its increased vigour could allow it to take advantage from climate warming.

The use of metabolic profiling to study responses of plant species with no-agronomic interest is at its infancy. Further investigation about amino acid profiling, gene expression or enzyme activity of invasive plant species could be of broad interest to understand the mechanisms behind their strong proliferation in their exotic ranges, and to study response to biotic and abiotic factors.

#### Acknowledgements

We are grateful to Léa Mie, Quentin Hinet and Charlotte Richard for their participation in the traits measurement. We are very thankful to Dennis Webb for the time he kindly dedicated to the English proofreading of this manuscript. This work was supported by a Ph.D. fellowship from the French Ministry for Higher Education and Research to MG.



**Supporting information: see Annexe B**

**Figure B1** Projection of the variables on the correlation circle linked to the Principal Component Analysis (PCA) performed on carbohydrates of four species

**Table B1** Carbohydrate contents of *Ludwigia hexapetala*, *Myriophyllum brasiliense*, *Mentha aquatica* and *Myosotis scorpioides* for compounds that differentiate *M. aquatica* from the 3 other species at 16°C and 19°C.

**Table B2** Carbohydrate contents of *Ludwigia hexapetala*, *Myriophyllum brasiliense*, *Mentha aquatica* and *Myosotis scorpioides* for compounds that differentiates *M. scorpioides* from the 3 other species at 23°C and 26°C.

## Chapitre 5 - Étude de l'impact d'un réchauffement de l'eau de 3 °C sur la croissance de six espèces de plantes aquatiques en conditions semi-contrôlées

---

### Résumé

Etant donné que des espèces de macrophytes de types biologiques différents n'ont pas les mêmes surfaces d'exposition à l'eau et à l'air, on peut supposer que l'impact d'une augmentation des températures n'aurait pas le même effet sur des espèces submergées et amphiphytes par exemple. De plus, l'impact de l'augmentation des températures sur les macrophytes est moins étudié en condition semi-contrôlées qu'en conditions contrôlées. L'objectif de cette étude était d'établir les impacts d'une augmentation de la température de l'eau de 3°C sur l'ensemble d'une saison de végétation, sur la croissance, la physiologie et la floraison de six espèces de macrophytes invasifs ou natifs appartenant à deux types biologiques (amphiphytes et submergés). A l'aide d'un dispositif de chauffage et de circulation de l'eau, nous avons exposé les différentes espèces à un réchauffement de l'eau de 3°C en conditions semi-contrôlées pendant 140 jours. Nous avons montré qu'un réchauffement de 3°C augmente la croissance apicale et latérale de *L. hexapetala*, et diminue le recouvrement de *E. densa*. La forte variabilité intraspécifique n'a pas permis de mettre en évidence d'autres effets de la température sur la morphologie des autres espèces étudiées ni sur la phénologie de la floraison. L'augmentation de 3°C a également entraîné une diminution des teneurs en flavonols de *M. aquatica* et *M. scorpioides* au bout de 140 jours d'exposition, ainsi que des teneurs en sucres solubles totaux dans les feuilles de cinq des six espèces étudiées. Ces résultats préliminaires montrent que le réchauffement du climat pourrait avoir un impact sur l'activité anti-oxydante et sur l'allocation des ressources carbonées des plantes aquatiques, et pourrait particulièrement favoriser la croissance de la Jussie *L. hexapetala*.

## 5.1. Introduction

La phénologie de nombreuses espèces végétales étant largement conditionnée par la température, de multiples études montrent une précocité du débourrement, de la floraison, ou encore de la sénescence des espèces végétales sous l'effet du réchauffement climatique (Cleland *et al.*, 2007; Sherry *et al.*, 2007). En milieu aquatique, les augmentations récentes de température impactent la phénologie du phytoplancton (Meis *et al.*, 2009), des poissons d'eau douce (Wedekind & Küng, 2010) et des macro-invertébrés aquatiques (Hassall *et al.*, 2007). En revanche, à notre connaissance, peu d'études ont été conduites sur l'impact du réchauffement climatique sur la phénologie des plantes aquatiques d'eau douce. Ainsi Zhang *et al.* (2016) ont montré qu'un réchauffement des températures avance significativement l'émergence des tiges de *Potamogeton crispus*, tandis que Rooney & Kalff (2000) ont mis en évidence un début de croissance des communautés de macrophytes submergés plus précoce les années les plus chaudes au Québec. Pour établir l'existence d'un décalage phénologique dû à la température, le suivi de la croissance des plantes sur une saison entière, voire sur plusieurs saisons, est nécessaire.

D'autre part, les espèces de type submergé sont strictement inféodées à la vie sous l'eau, alors que les espèces amphiphytes présentent des parties submergées et d'autres aériennes (voir introduction de la Partie 2). Du fait de ces caractéristiques, on peut supposer qu'une augmentation de la température de l'air et de l'eau les affecterait différemment. D'après Dhir (2015), les macrophytes aquatiques ayant le plus haut seuil de tolérance thermique sont celles qui seront favorisées par le réchauffement climatique, ce qui selon lui inclut surtout les espèces thermo-tolérantes flottantes et submergées. En cas d'augmentation ponctuelle de la température, les espèces submergées pourraient bénéficier de températures plus fraîches liées à la profondeur de l'eau, alors que les espèces émergées seraient plus exposées à ces températures élevées. Cependant dans des eaux brassées ou peu profondes, où la température de l'eau est plus homogène, les espèces submergées pourraient être impactées par une augmentation des températures. De plus, dans le cas d'un réchauffement global des températures, les modèles prédictifs indiquent que les eaux de surface subiraient également un réchauffement (IPCC, 2014b). S'il a été démontré que les macrophytes émergés entraînent une augmentation de température au sein des herbiers plus importante que les macrophytes submergés (Reeder, 2011), les différences de réponse à la température d'espèces émergées et submergées ont été peu étudiées jusqu'alors.

Nous avons démontré dans le chapitre 4 qu'une augmentation de 3°C en conditions contrôlées a plus d'impact sur la morphologie de certains macrophytes amphiphytes au printemps

qu'en été. Une des perspectives de ce travail était de voir si les différences engendrées par un réchauffement au printemps étaient conservées, accentuées ou bien compensées durant le reste de la saison de végétation pour des plantes soumises à des variations de température et de photopériode naturelles.

Ainsi l'objectif de cette étude est d'établir les impacts d'une augmentation de la température de l'eau de 3°C sur l'ensemble d'une saison de végétation, sur la croissance, la physiologie et la floraison de six espèces de macrophytes appartenant à deux types biologiques (amphiphytes et submergés). Nous avons formulé les hypothèses suivantes : 1) une augmentation de la température de l'eau de 3°C stimule la croissance des espèces et entraîne des modifications physiologiques et phénologiques, 2) la croissance des espèces invasives est davantage stimulée que les natives par une telle augmentation de température, 3) Les espèces submergées sont plus impactées par l'augmentation de la température de l'eau que les espèces amphiphytes.

La conception technique du dispositif utilisé (Annexe C) ayant mis plus de temps que prévu, l'expérience présentée dans ce chapitre a été commencée en juin au lieu d'avril, soit avec deux mois de retard. De ce fait, l'expérience réalisée ne correspond pas tout à fait aux objectifs préétablis, et ce chapitre constitue le résultat d'un travail exploratoire dont les résultats appellent à être confirmés.

## 5.2. Matériel et méthodes

### 5.2.1. Matériel biologique

Nous avons choisi 3 espèces indigènes, *Myosotis scorpioides*, *Mentha aquatica* et *Potamogeton crispus*, et 3 espèces exotiques, *Ludwigia hexapetala* (syn. *L. grandiflora* subsp. *hexapetala*), *Egeria densa*, et *Myriophyllum aquaticum* (ci-après désigné par son synonyme, *Myriophyllum brasiliense*). Quatre de ces espèces sont des amphiphytes, et les deux autres sont des espèces submergées (Tableau 5-1).

Tableau 5-1. Origine et type biologique des espèces utilisées.

|           | Amphiphytes                                                   | Submergées                 |
|-----------|---------------------------------------------------------------|----------------------------|
| Indigènes | <i>Mentha aquatica</i><br><i>Myosotis scorpioides</i>         | <i>Potamogeton crispus</i> |
| Exotiques | <i>Ludwigia hexapetala</i><br><i>Myriophyllum brasiliense</i> | <i>Egeria densa</i>        |

Les caractéristiques des trois espèces exotiques ont été présentées dans l'introduction générale, et celles des deux amphiphytes indigènes ont été introduites dans le chapitre 4 de ce manuscrit. *P. crispus* est une espèce native d'Eurasie, capable de croître avec seulement 15% d'intensité lumineuse, et donc de se développer en eaux turbides (Nichols & Shaw, 1986). *P. crispus* est généralement présent à des profondeurs allant de 1 à 4 m, et possède une large gamme de

tolérance vis-à-vis de la trophie et de la minéralisation, bien qu'il soit plus commun dans les eaux dures, alcalines et riches en nutriments (Bolduan *et al.*, 1994). *P. crispus* tolère également bien les courants forts, allant jusqu'à  $0,3 \text{ m.s}^{-1}$  (Nichols & Shaw, 1986). D'après Zhang *et al.* (2016), la gamme de température optimale de croissance de cette espèce se situe entre 10 et 20°C. *P. crispus* survit à l'hiver sous forme de turions et de rhizomes, et se propage principalement par reproduction végétative, d'autant que sa capacité germinative est très faible (0.001%) (Jian *et al.*, 2003). *P. crispus* a été introduit au cours du XIX<sup>ème</sup> siècle aux États-Unis, où il est désormais considéré comme invasif (Bruckerhoff *et al.*, 2014).

### 5.2.2. Dispositif expérimental

Cent ramifications de chaque espèce ont été récoltées le 16 avril 2015. Les quatre espèces amphiphytes provenaient du même plan d'eau (Tableau 5-2).

Tableau 5-2. Localisation des sites où les individus ont été récoltés.

| Espèce                | Commune               | Nom du réservoir | Coordonnées GPS      |
|-----------------------|-----------------------|------------------|----------------------|
| <i>E.densa</i>        | Saint Martin sur Oust | Étang communal   | 47.746001, -2.251094 |
| <i>L. hexapetala</i>  | Rennes                | Étangs d'Apigné  | 48.093609, -1.739927 |
| <i>M. scorpioides</i> | Rennes                | Étangs d'Apigné  | 48.095482, -1.741242 |
| <i>M. aquatica</i>    | Rennes                | Étangs d'Apigné  | 48.095357, -1.738908 |
| <i>M. brasiliense</i> | Rennes                | Étangs d'Apigné  | 48.093609, -1.739927 |
| <i>P. crispus</i>     | Le Rheu               | Ruisseau du Lind | 48.091239, -1.783154 |

La longueur de 10 individus et le poids frais de ce lot de 10 individus ont été mesurés, et ce pour 10 lots de chaque espèce. Chaque lot de 10 individus a été planté le 20 avril 2016 dans une sous-unité des bassins expérimentaux présentés dans le chapitre 3, de manière à ce que chaque bassin contienne 10 individus de chaque espèce en monoculture. L'attribution d'une sous-unité à une espèce avait été effectuée de manière aléatoire. 1 cm de terreau et 2 cm de sable avaient été introduits au préalable dans chaque sous-unité. Les deux espèces submergées étaient placées dans 20 cm de hauteur d'eau, et les quatre espèces amphiphytes dans 5 cm d'eau. Les plantes ont été acclimatées dans ces conditions pendant 7 semaines à température ambiante.

À partir du 8 juin 2015, date du début de l'expérimentation, l'eau qui circulait était à température ambiante (conditions contrôles T0) pour cinq bassins, et elle était plus élevée de 3°C par rapport à la température ambiante (conditions réchauffées T3) pour les cinq autres bassins (voir Annexe C). La croissance des plantes dans ces conditions a été suivie pendant 140 jours, du 8 juin au 26 octobre 2015 : le nombre d'individus, le nombre de ramifications, la hauteur maximale de végétation, le nombre de fleurs et le pourcentage de recouvrement ont été mesurés environ une fois par semaine pendant 20 semaines. Le nombre de ramifications a été compté et réparti sous forme de classes (0, entre 1 et 3, >3 ramifications). La température de l'eau et sa

conductivité ont été mesurées une fois par semaine dans chaque bassin. Le pH et la concentration en  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$  et  $\text{PO}_4^{3-}$  ont été mesurés environ une fois par mois, avant le début de l'expérience et pendant toute la durée de l'expérience (sonde YSI Professional Plus, kit Hanna Instrument HI93728 et HI93713, dosage colorimétrique, dosage au flux). De l'engrais liquide (NPK 4-6-6) a été ajouté régulièrement dans les bassins réservoirs en fonction des résultats des analyses afin de maintenir des conditions de nutrition non-limitantes.

À la fin de l'expérience les teneurs des plantes en chlorophylle, en flavonoïdes, en anthocyanes et le NBI (Nitrogen Balance Index) ont été mesurés à l'aide d'un appareil portatif Dualox Scientific+™, à raison de 2 mesures par individu sur 2 feuilles différentes. Ces mesures ont été effectuées uniquement sur les espèces qui présentaient des feuilles suffisamment larges, soit *L. hexapetala*, *M. aquatica* et *M. scorpiodes*. La biomasse végétale totale présente dans chaque sous-unité a été récoltée, pesée, séchée à 65°C à l'étuve pendant 48h et pesée de nouveau pour obtenir les valeurs de biomasse sèche.

### 5.2.3. Dosage des sucres solubles totaux

Pour chaque espèce, 30 mg de matière sèche foliaire ont été prélevés à partir de la biomasse totale sèche, à raison d'un échantillon par bassin. L'extraction des solutés a été effectuée par mélange de la poudre végétale à de l'éthanol absolu, suivi d'une incubation au bain-marie bouillant jusqu'à évaporation totale de l'éthanol. L'extrait sec a alors été repris dans l'eau, et après centrifugation rapide, le surnageant contenant les solutés solubles fut récupéré. Les sucres solubles totaux ont été dosés par colorimétrie après réaction avec l'anthrone, qui réagit avec les sucres simples à cycle pyrane préalablement hydrolysés en milieu acide concentré à chaud, et génère du furfural coloré en bleu (Yemm & Willis, 1954). 200 µL de surnageant ont été mis en présence de 2 ml de réactif (75 mg d'anthrone, 75 mg de thiourée, 100 ml d'acide sulfurique 70%), incubés pendant 10 min au bain-marie bouillant puis refroidis et agités. L'intensité de la coloration a alors été mesurée au spectrophotomètre ( $\lambda=625$  nm). L'évaluation quantitative fut obtenue à partir d'une courbe étalon réalisée avec une gamme de concentrations de glucose jusqu'à 1,8 mM. Ainsi les résultats sont exprimés en nmoles d'équivalent-glucose. Chaque dosage a été réalisé en triplicata pour chaque échantillon.

### 5.2.4. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R™ 3.2.3 (R Development Core Team, 2015) avec les packages car (Fox & Weisberg, 2011), MuMIn (Barton, 2016), lme4 (Bates *et al.*, 2015), AICcmodavg (Mazerolle, 2016) et mixtools (Benaglia *et al.*, 2009). Des modèles linéaires à effets mixtes ont été utilisés pour tester l'effet température, l'effet espèce et leur interaction au cours du temps (effets fixes), avec l'effet bassins en effet aléatoire. Ces modèles ont

été appliqués aux variables de pourcentage de recouvrement des six espèces, et à la hauteur maximale de végétation pour les quatre espèces émergées. Ces modèles mixtes supposent que le recouvrement et la hauteur maximale augmentent au cours du temps, mais que cet effet diffère selon l'espèce et selon la température. Des graphiques ont été générés suivant ces modèles mixtes. Les intervalles de confiance autour de la prédiction moyenne ont été calculés selon les formules suivantes :  $+1.96 \times \text{écart type}$  et  $-1.96 \times \text{écart type}$ . L'effet des différents facteurs fixes a été testé à l'aide d'une ANOVA, et les valeurs des variables ont été considérées significativement différentes lorsque les intervalles de confiance des deux traitements température étaient non recouvrants. La part de variabilité expliquée par le modèle a été calculée à l'aide de la méthode développée par Nakagawa & Schielzeth (2013). Ainsi le  $R^2$  des effets fixes permet d'exprimer la variabilité expliquée par les effets température, espèce et leur interaction, alors que  $R^2$  des effets fixes + des effets aléatoires prend également en compte l'effet bassin.

La phénologie de la floraison des espèces a été décrite à l'aide d'un algorithme espérance-maximisation afin de déterminer mathématiquement le nombre de pics de floraison ayant eu lieu au cours de l'expérience, ainsi que leurs caractéristiques. L'algorithme espérance maximisation cherche à établir si les événements de floraison peuvent être dissociés en plusieurs gaussiennes distinctes. L'impact du delta de température sur le nombre de fleurs comptées à un jour de mesure J a été testé à l'aide de test de Student, approprié lorsque le nombre d'échantillons est faible (Winter, 2013).

L'impact du delta de température sur le nombre d'individus et sur les teneurs en chlorophylle, en flavonols, en anthocyanes et en azote, a également été testé à l'aide de tests de Student. Des ANOVA à un facteur ont été réalisées par espèce afin de tester l'impact du delta de température sur la concentration en sucres totaux à la fin de l'expérience. L'homoscédasticité et l'homogénéité des variances ont été testées, et les données ont été transformées si nécessaire par log pour répondre à ces hypothèses.

## 5.3. Résultats

### 5.3.1. Qualité de l'eau

Les mesures réalisées indiquent un pH moyen de  $9,7 \pm 1,7$  et une conductivité  $708,8 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1} \pm 281,2$  sur l'ensemble de la durée de l'expérimentation. La concentration de l'eau en nutriments a varié au cours du temps avec une tendance à la diminution (Fig. 5-1). Ainsi, la concentration en nitrates était comprise entre 2 et 6  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ . Il y avait entre 0,1 et 0,5  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$  de phosphates de mai à juillet et les concentrations en ammonium étaient comprises entre 0,04 et 0,11  $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ . Les



apports en engrais ont donc permis de maintenir des concentrations en nutriment non-limitantes pour la croissance des plantes.

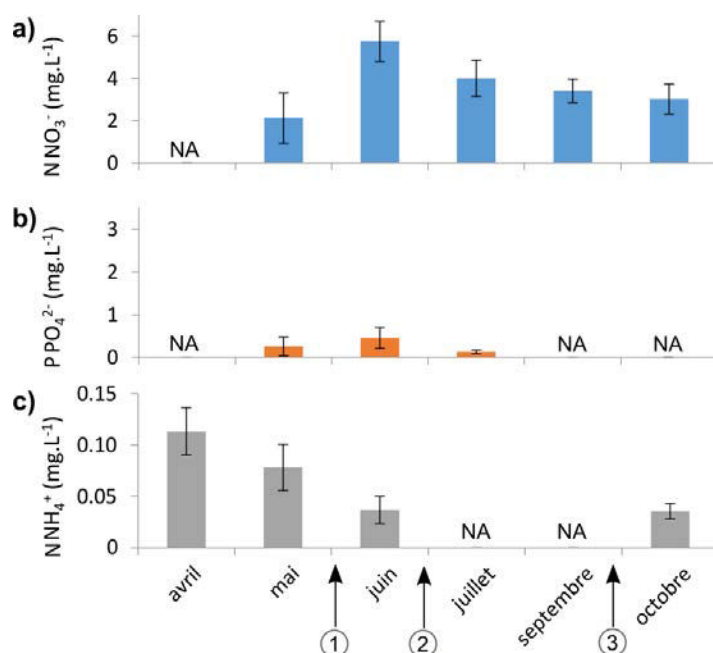


Figure 5-1. Concentration de l'eau des bassins en nitrates (a), phosphates (b) et ammonium (c) ± erreur standard, avant le lancement du système de réchauffement (avril-mai) et au cours de l'expérimentation (juin-octobre). Les chiffres cerclés indiquent les ajouts d'engrais liquide.

### 5.3.2. Traits morphologiques

Le nombre de ramifications n'as pas été pris en compte dans les analyses, car la classification établie ne permettait pas de décrire fidèlement la croissance latérale des plantes, de nombreuses espèces ayant rapidement produit plus de trois ramifications. De plus, les mesures de hauteur maximale de végétation n'ont pas été prises en compte pour les deux espèces submergées, car les mesures étaient dépendantes de la hauteur de flottaison des fragments ainsi que de la hauteur maximale de la colonne d'eau, ce qui ne permettait pas de mesurer réellement la croissance verticale de ces espèces.

#### 5.3.2.1. Acclimatation des fragments

A l'issue de la phase d'acclimatation de 7 semaines, le nombre d'individus présents dans les sous-bassins était parfois inférieur à 10, suite à de la mortalité (Fig. 5-2). De plus, l'augmentation constante de la croissance apicale et latérale des individus et de leurs ramifications, ainsi que la fragmentation d'*E. densa* ont rapidement rendu la mesure de cette variable compliquée à effectuer dans certains bassins sans perturber l'implantation des plantes. Dans certains cas, nous avons donc considéré que le nombre d'individus n'évoluait plus au cours du temps. En ce qui concerne *P. crispus*, on observe une forte diminution du nombre moyen d'individus, jusqu'à environ 30 jours, puis une augmentation. Cela pourrait s'expliquer par la présence de stolons enfouis dans le

sable qui ont ensuite permis la régénération de cette espèce. Pour les autres espèces, les variations ponctuelles du nombre d'individus peuvent être attribuées à la difficulté de mesure liée aux ramifications. Les tests de Student effectués n'ont pas permis de mettre en évidence un effet significatif de la température sur le nombre d'individus. De ce fait, nous n'avons pas pris en compte l'effet du nombre d'individus pour pondérer les autres traits mesurés.

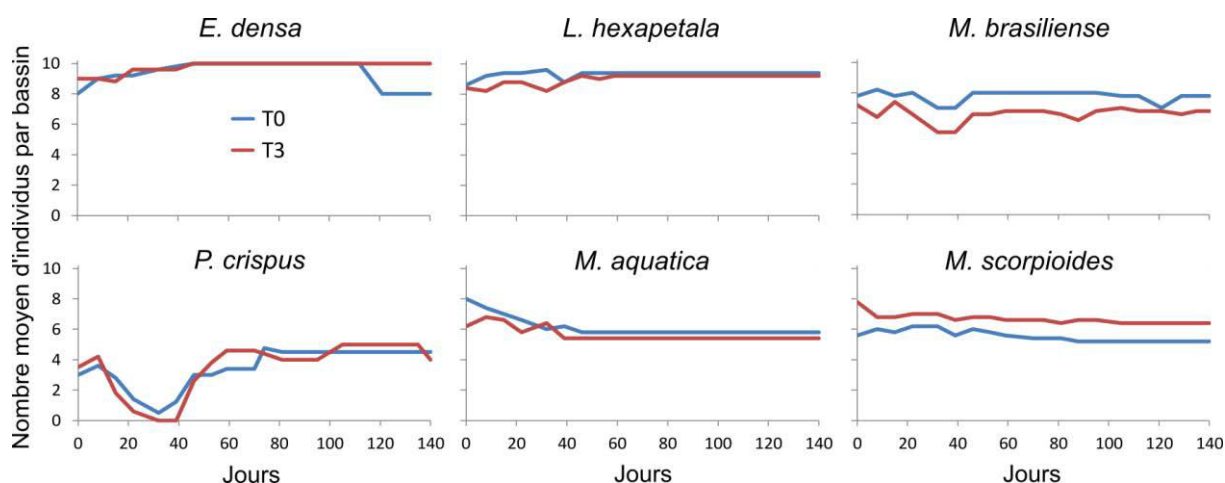


Figure 5-2. Évolution du nombre moyen d'individus par bassin au cours du temps à température ambiante (T0) et à une température supérieure de 3 °C (T3).

### 5.3.2.2. Hauteur maximale de végétation

D'après le modèle linéaire à effet mixte, la hauteur maximale de végétation a significativement augmenté au cours du temps pour *L. hexapetala* et *M. aquatica*, alors qu'elle a eu tendance à diminuer légèrement pour *M. brasiliense* et *M. scorpioides* (Tableau 5-3, Fig. 5-3). On observe une divergence significative de la hauteur maximale prédite due à la température de l'eau uniquement pour *L. hexapetala*, à partir du 92<sup>ème</sup> jour d'exposition. Cette espèce est donc la seule dont la croissance verticale a été favorisée par une exposition à de l'eau plus chaude. La part de variabilité expliquée par les effets fixes du modèle est de  $R^2=0,57$  ; alors qu'en tenant compte également de l'effet aléatoire, ce  $R^2$  est alors de 0,62. Les effets espèce, température et leur interaction permettent donc d'expliquer 57% de la variabilité de la hauteur maximale de végétation, tandis que l'effet bassin permet d'en expliquer 5%.

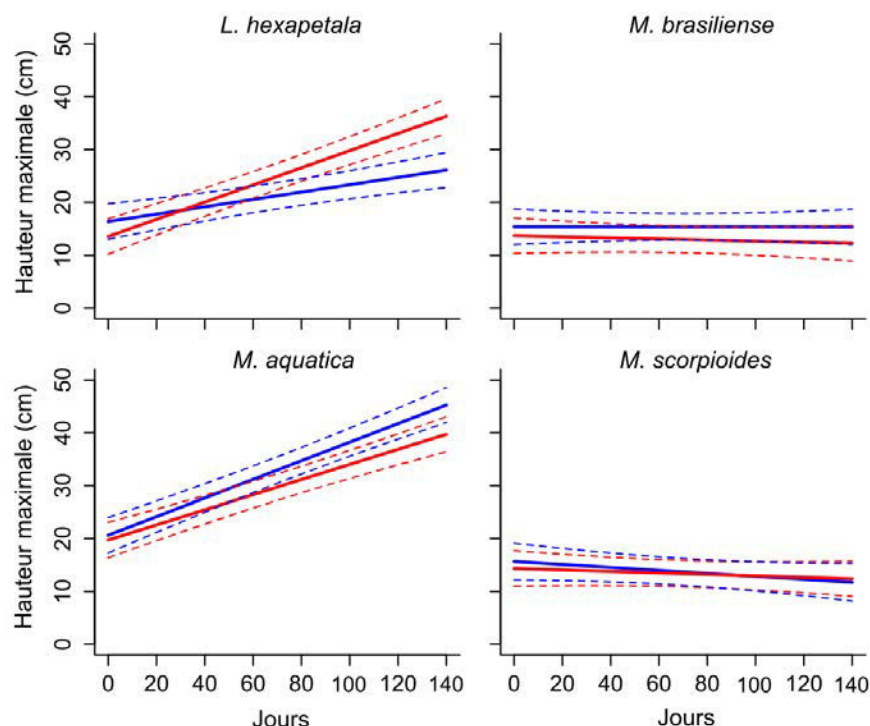


Figure 5-3. Prédiction de la hauteur maximale de végétation au cours de la durée de l'expérimentation par les modèles linéaires à effets mixtes pour *Ludwigia hexapetala*, *Myriophyllum brasiliense*, *Mentha aquatica* et *Myosotis scorpioides*. La couleur bleue correspond aux valeurs prédites pour la condition T0, et la couleur rouge représente les valeurs prédites pour la condition T3. Les lignes pointillées correspondent aux intervalles de confiance.

Tableau 5-3. Résultats des ANOVA sur la hauteur maximale de végétation et sur le pourcentage de recouvrement pour *Ludwigia hexapetala*, *Myriophyllum brasiliense*, *Mentha aquatica* et *Myosotis scorpioides* exposées à de l'eau à température ambiante et à température réchauffée pendant 140 jours.

|                           | Hauteur maximale |    |        | Pourcentage de recouvrement |    |        |
|---------------------------|------------------|----|--------|-----------------------------|----|--------|
|                           | Chi square       | df | p      | Chi square                  | df | p      |
| Jour                      | 78.99            | 1  | <0.001 | 484.51                      | 1  | <0.001 |
| Espèce                    | 1188.36          | 5  | <0.001 | 402.20                      | 5  | <0.001 |
| Température               | 0.38             | 1  | ns     | 0.22                        | 1  | ns     |
| Jour :Espèce              | 302.93           | 5  | <0.001 | 103.38                      | 5  | <0.001 |
| Jour :Température         | 4.22             | 1  | <0.05  | 5.91                        | 1  | <0.05  |
| Espèce :Température       | 34.77            | 5  | <0.001 | 71.47                       | 5  | <0.001 |
| Jour :Espèce :Température | 20.37            | 5  | <0.01  | 47.38                       | 5  | <0.01  |

### 5.3.2.3. Pourcentage de recouvrement

Pour les six espèces étudiées, le pourcentage de recouvrement a significativement augmenté au cours du temps (Tableau 5-3, Fig. 5-4). Le modèle linéaire montre que la température de l'eau entraîne une divergence significative des valeurs de recouvrement prédites à partir du 112<sup>ème</sup> jour d'exposition pour *L. hexapetala*, et à partir du 118<sup>ème</sup> jour pour *E. densa*. Ainsi, une eau plus chaude a favorisé l'occupation de l'espace pour *L. hexapetala*, alors qu'elle diminue le recouvrement d'*E. densa*. La part de variabilité expliquée par les effets fixes du modèle est de  $R^2=0,42$ . En ajoutant les effets aléatoires,  $R^2=0,61$ . Les effets espèce, température et leur interaction permettent donc d'expliquer 42% de la variabilité du pourcentage de recouvrement, tandis que l'effet bassin à lui seul permet d'en expliquer 19%.

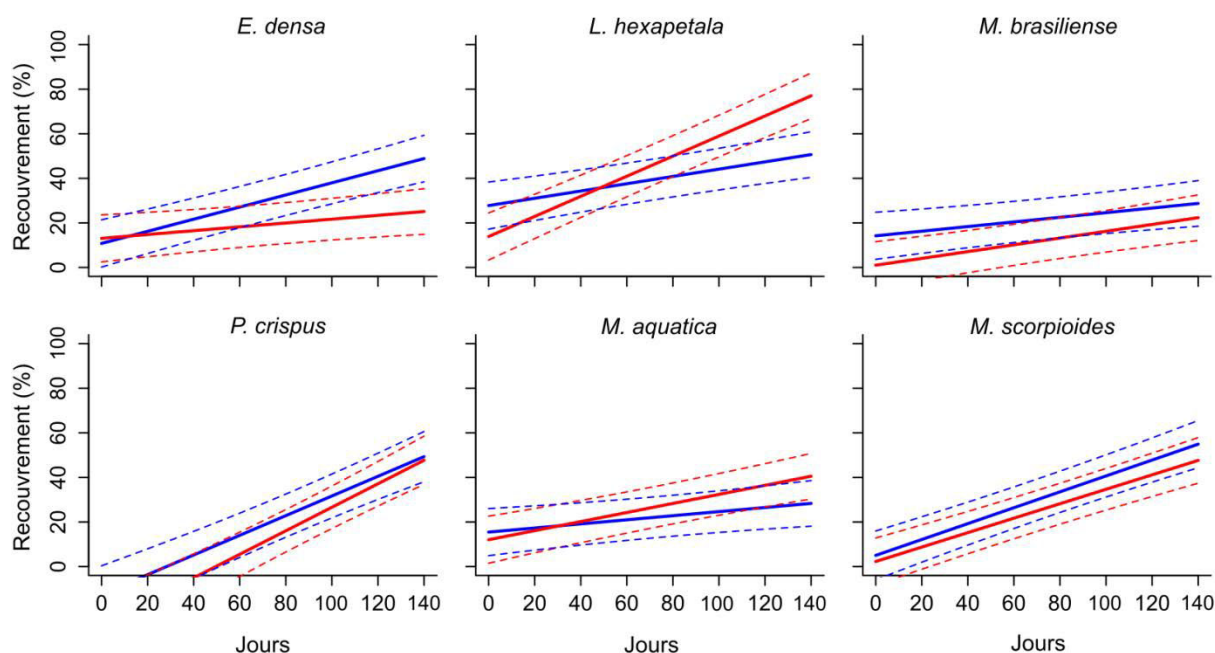


Figure 5-4. Prédiction du pourcentage de recouvrement au cours de la durée de l'expérimentation par les modèles linéaires à effets mixtes pour *Egeria densa*, *Ludwigia hexapetala*, *Myriophyllum brasiliense*, *Potamogeton crispus*, *Mentha aquatica* et *Myosotis scorpioides*. La couleur bleue correspond aux valeurs prédites pour la condition T0, et la couleur rouge représente les valeurs prédites pour la condition T3. Les lignes pointillées correspondent aux intervalles de confiance.

#### 5.3.2.4. Biomasse sèche finale

Bien que les résultats des pesées de poids secs montrent que certaines espèces tendent à avoir produit une quantité de biomasse plus ou moins importante avec le réchauffement de l'eau, la forte variabilité entre les bassins ne permet pas de mettre en évidence des différences significatives (Fig. 5-5, Tableau 5-4)

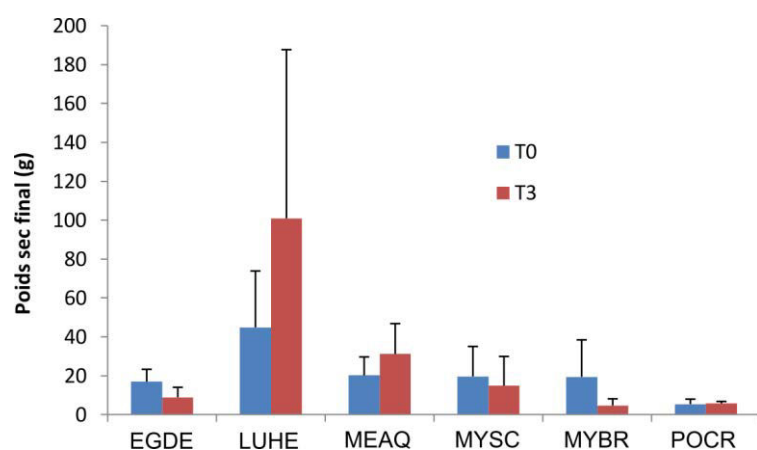


Figure 5-5. Biomasse sèche moyenne ( $\pm$  écart type) d'*Egeria densa* (EGDE), *Ludwigia hexapetala* (LUHE), *Mentha aquatica* (MEAQ) et *Myosotis scorpioides* (MYSC), *Myriophyllum brasiliense* (MYBR) et de *Potamogeton crispus* (POCR) après 140 jours d'exposition à de l'eau à température ambiante (T0) et à de l'eau réchauffée de 3 °C (T3).

Tableau 5-4. Résultats des tests de Student réalisés par espèce sur les valeurs de poids frais à T0 et à T3 (p value).

| <i>E. densa</i> | <i>L. hexapetala</i> | <i>M. aquatica</i> | <i>M. scorpioides</i> | <i>M. brasiliense</i> | <i>P. crispus</i> |
|-----------------|----------------------|--------------------|-----------------------|-----------------------|-------------------|
| 0.091           | 0.213                | 0.206              | 0.762                 | 0.323                 | 0.423             |

## 5.3.2.5. Phénologie de la floraison

Les représentations brutes du nombre de fleurs produites par *L. hexapetala*, *M. aquatica* et *M. scorpioides* montrent les différents pics de floraison successifs au sein d'une même condition de température de l'eau (Fig. 5-6a,d,g). L'algorithme espérance-maximisation appliqué à ces données permet de distinguer deux pics de floraison pour *L. hexapetala* à T3 (Fig. 5-6c), et deux pics également pour *M. scorpioides* dans les deux conditions de température (Fig. 5-6h,i). En revanche, pour *M. aquatica* à T0 et T3 et pour *L. hexapetala* à T0, l'algorithme ne forme pas de gaussiennes nettement séparées les unes des autres, la période de floraison équivaut donc à un pic unique (Fig. 5-6a,e,f).

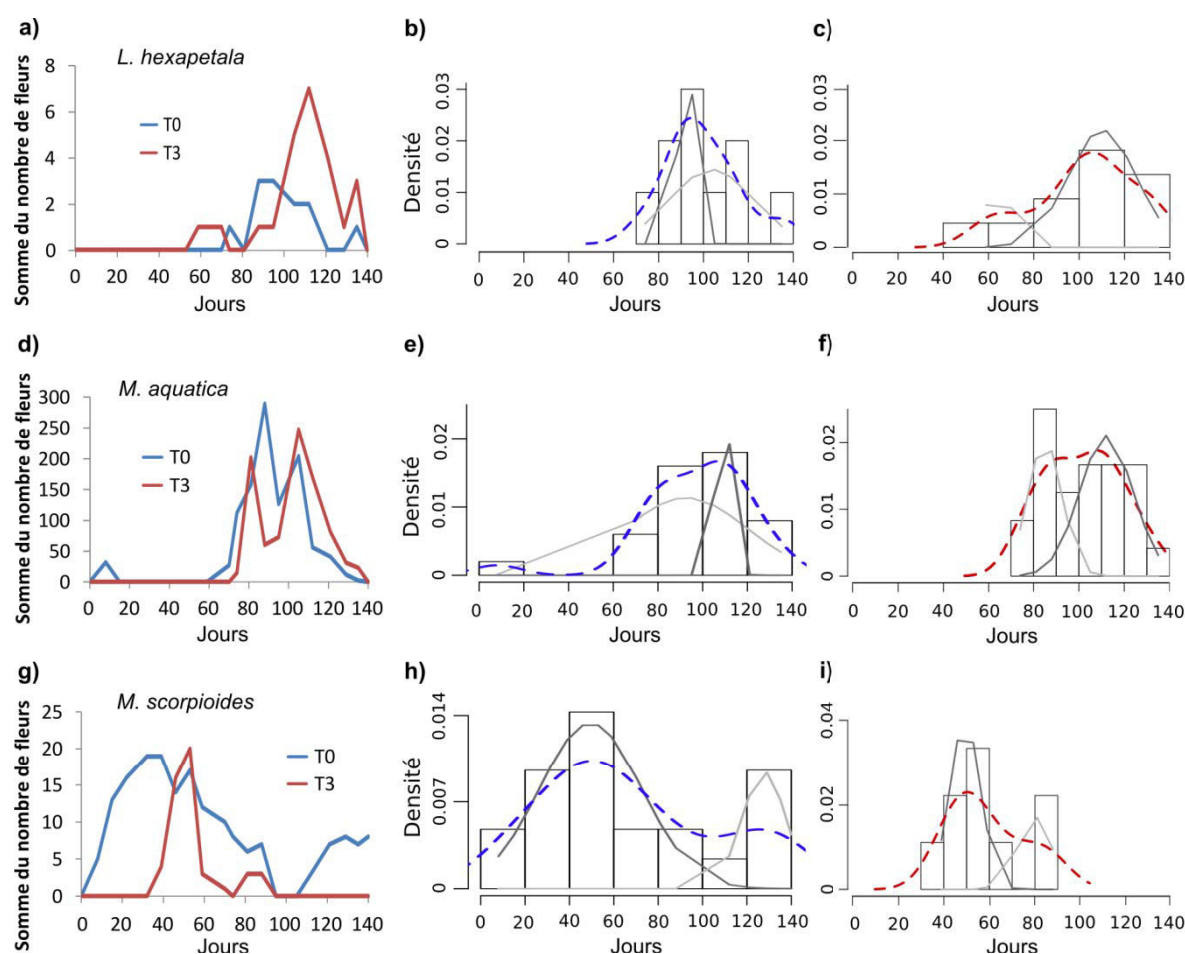


Figure 5-6. Floraison de *Ludwigia hexapetala* (a,b,c), *Mentha aquatica* (d,e,f) et *Myosotis scorpioides* (g,h,i) au cours du temps selon l'exposition des plantes à de l'eau à température ambiante (T0) ou à de l'eau réchauffée (T3). Les graphiques a, d, g représentent l'évolution du nombre de fleurs présentes dans les bassins dans les deux conditions. Les histogrammes représentent la densité de probabilité de la floraison au cours du temps à T0 (b, e, h) et à T3 (c, f, i). Les courbes grises illustrent les tentatives de l'algorithme espérance maximisation à séparer la courbe de densité (ligne pointillée) en plusieurs composantes gaussiennes distinctes.

Ainsi les maximums de floraison de *L. hexapetala* à T3 sont prédits respectivement à  $64,3 \pm 5,5$  jours et  $110,2 \pm 15,5$  jours, sachant que le premier pic représente 17,4% des données, et le deuxième 82,6% (Tableau 5-5). A T0, le pic unique de floraison est prédit à environ 98 jours. En

ce qui concerne *M. scorpioides*, à T0 les pics de floraison sont prédits à  $49,5 \pm 22,9$  jours et à  $127,8 \pm 9,8$  jours, le premier pic comprenant 76,8% des données et le second 23,2%. Pour *M. scorpioides* à T3, le premier pic est le plus important, puisqu'il représente 66,7% des données contre 33,3% pour le deuxième. Ces pics de floraison sont prédits respectivement à  $49,4 \pm 6,61$  jours et à  $79,5 \pm 7,69$  jours (Tableau 5-5). Les pics de floraison unique de *M. aquatica* sont prédits à 101 jours à T0 et à 99 jours à T3.

En raison d'un nombre de fleurs produites trop faible ( $n = 10$  au total), la phénologie de floraison d'*E. densa* n'a pas pu être analysée par l'algorithme espérance-maximisation puisqu'il ne lui était pas possible de générer des gaussiennes (Fig. 5-7). D'autre part, pour l'ensemble des espèces, les tests de Student réalisés à chaque date de mesure n'ont pas permis d'identifier d'effet température significatif, probablement à cause d'écarts types importants dus aux fortes différences de production de fleurs entre les bassins.

Tableau 5-5. Caractéristiques des pics qui apparaissent distincts suite à l'application de l'algorithme espérance-maximisation sur la quantité de fleurs au cours du temps.

| Espèce                | Condition | Nombre de pics distincts | Moyenne (j)   | Écart type (j) | % densité    |
|-----------------------|-----------|--------------------------|---------------|----------------|--------------|
| <i>L. hexapetala</i>  | T3        | 2                        | 64,3<br>110,2 | 5,5<br>15,5    | 17,4<br>82,6 |
| <i>M. scorpioides</i> | T0        | 2                        | 49,5<br>127,8 | 22,9<br>9,8    | 76,8<br>23,2 |
|                       | T3        | 2                        | 49,4<br>79,5  | 6,61<br>7,69   | 66,7<br>33,3 |

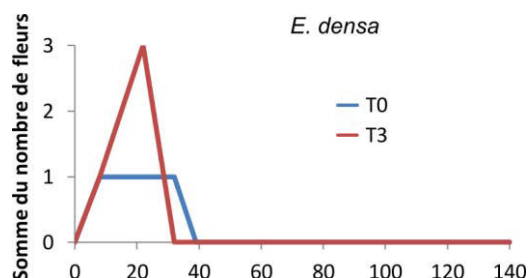


Figure 5-7. Evolution du nombre de fleurs d'Egérie produite au cours du temps selon l'exposition des plantes à de l'eau à température ambiante (T0) ou à de l'eau réchauffée (T3).

### 5.3.3. Mesures physiologiques

#### 5.3.3.1. Teneurs en chlorophylle, en flavonols, en anthocyanes et en azote

Les mesures effectuées au bout de 140 jours d'exposition ont montré que seules les teneurs en flavonols de *M. aquatica* et *M. scorpioides* étaient significativement impactées (Fig. 5-8). En effet, pour ces deux espèces, la teneur en flavonols était plus importante lorsque les plantes avaient été exposées à la température ambiante.



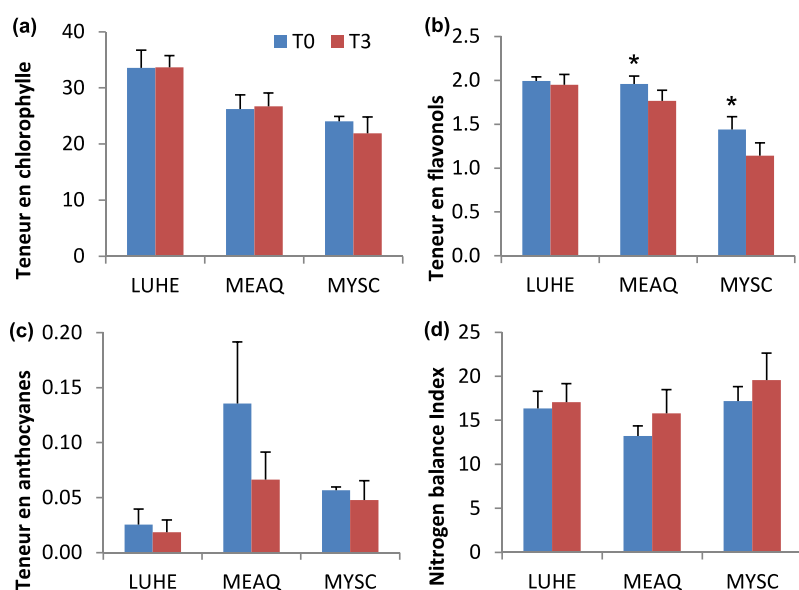


Figure 5-8. Teneurs moyennes en chlorophylle (a), en flavonols (b), en anthocyanes (c) et en azote (d) chez *Ludwigia hexapetala* (LUHE), *Mentha aquatica* (MEAQ) et *Myosotis scorpioides* (MYSC) au bout de 140 jours d'exposition à T0 et à T3. Les barres d'erreur représentent l'écart type par rapport à la moyenne. Le symbole \* représente un effet significatif de la température ( $p < 0.05$ , test de Student).

Les teneurs en chlorophylle, en flavonols, en anthocyanes et en azote étaient relativement similaires pour les trois espèces pour lesquelles elles ont été testées (Fig. 5-8). On remarque cependant que *L. hexapetala* semble contenir légèrement plus de chlorophylle que *M. aquatica* et *M. scorpioides*. Les teneurs en flavonols de *M. scorpioides* tendent à être plus faibles que celles des autres espèces, tandis que *M. aquatica* présente des teneurs en anthocyanes globalement plus élevées que les deux autres espèces.

### 5.3.3.2. Teneurs en sucres solubles totaux

En ce qui concerne le contenu des feuilles en sucres solubles totaux (SST) au bout de 140 jours d'expérience, les résultats montrent que sur six espèces, cinq présentaient une teneur en SST significativement inférieure en moyenne lorsque les plantes avaient été exposées à l'eau réchauffée de 3°C (Fig. 5-9). Seule la teneur en SST de *P. crispus* n'était pas modifiée par le delta de température.

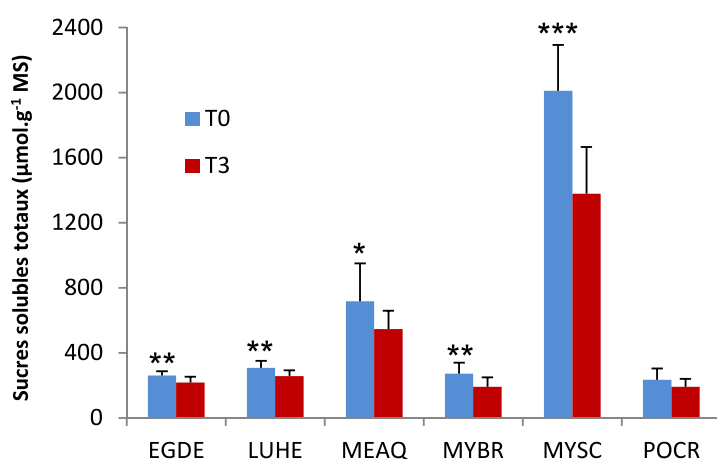


Figure 5-9. Teneurs moyennes en sucres solubles totaux des feuilles de *Egeria densa*, *Ludwigia hexapetala*, *Mentha aquatica*, *Myriophyllum brasiliense*, *Myosotis scorpioides* et *Potamogeton crispus* au bout de 140 jours d'exposition à T0 et à T+3. Les barres d'erreur représentent l'écart type par rapport à la moyenne. Les étoiles représentent un effet significatif de la température (\*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ , ANOVAs).



Par ailleurs, ces résultats mettent en évidence de fortes différences de teneurs en SST entre les espèces. Ainsi *M. scorpioides* se distingue particulièrement, avec des teneurs en SST particulièrement élevées, comprises entre 1000 et 2400  $\mu\text{mol/g}^{-1}$  de matière sèche, ce qui représente 18 à 43% de sa masse sèche. *M. aquatica* présente également des teneurs en SST plus élevées que les quatre autres espèces, mais de manière toute relative comparé à *M. scorpioides*.

## 5.4. Discussion

L'objectif de cette expérimentation était de suivre l'effet d'un réchauffement prolongé de la température de l'eau sur six espèces natives ou invasives, à l'échelle d'une saison de croissance complète, et dans des conditions semi-contrôlées. Nos résultats montrent que l'application d'une température plus élevée de 3°C par rapport à la température ambiante a eu un effet bénéfique sur la croissance de *L. hexapetala*, qui se traduit par une hauteur maximale et un recouvrement plus élevés. En revanche, elle réduit le recouvrement d'*E. densa*. La croissance des autres espèces n'est pas significativement affectée par le réchauffement appliqué. Il n'est pas surprenant que le recouvrement de la surface des bassins par *E. densa* soit négativement impacté par l'élévation de température, puisque Cook & Urmi-König (1984) rapportent que ses températures optimale et maximale de croissance sont respectivement de 16°C et de 25°C. L'expérimentation a été menée principalement dans des conditions estivales, et la température de l'eau a atteint au moins 25°C sur une période d'une vingtaine de jours. Ces pics de température ont pu avoir une incidence négative sur la croissance d'*E. densa*, qui a été d'autant plus limitée que la température de l'eau était élevée. Parmi les six espèces étudiées, *L. hexapetala* est la seule dont la croissance estivale pourrait être stimulée par une élévation des températures, bien que sa biomasse ne soit pas significativement modifiée. La forte variabilité entre les bassins explique cette absence de différence significative de la biomasse en fonction de la température. Cette croissance plus importante peut être attribuée à une stimulation de la photosynthèse de cette espèce C4, mais aussi à une meilleure utilisation des ressources nutritives. En effet, bien que les espèces n'étaient pas en compétition directe, au sein de chaque bassin elles partageaient la même ressource en eau, et le passage de nutriments ou d'autres molécules à travers le voile de forçage était possible. Ainsi il est possible que *L. hexapetala* ait utilisé plus efficacement les nutriments disponibles. Cette hypothèse est étayée par l'observation d'une forte production de biomasse racinaire pour les Jussies les mieux développées. De plus, *M. aquatica* et *L. hexapetala* sont connues pour leurs effets allélopathiques (Lovett & Weerakoon, 1983; Dandelot *et al.*, 2008), nous pourrions donc envisager que la diffusion de molécules allélopathiques ait pu influencer la croissance des autres espèces. Bien que nos résultats montrent que seule une espèce invasive est avantagée par les

conditions réchauffées, il est difficile de généraliser et de valider notre troisième hypothèse prônant que les espèces invasives sont davantage stimulées par ces conditions que les natives.

Il a été rapporté que chez la plupart des plantes, l'élévation de température affecte de façon plus marquée la reproduction sexuée que le développement végétatif (Zinn *et al.*, 2010). Dans notre étude, il s'avère que la temporalité, la durée et l'intensité de la floraison des quatre espèces ayant produit des fleurs ne sont pas significativement impactées par l'augmentation de la température de l'eau. Cependant, on observe quelques tendances, et les analyses des courbes de floraison par l'algorithme espérance-maximisation montrent qu'avec le réchauffement de l'eau, la Jussie produit un pic de floraison supplémentaire par rapport aux conditions de température ambiante. Ce pic de floraison survient de manière plus précoce, mais son intensité est néanmoins faible et non significative. La variabilité intra-spécifique peut expliquer cela, puisqu'au sein d'une même population, les différents individus ne fleurissent pas en même temps, pour maximiser l'étalement de la durée de floraison de la population (Hornoy *et al.*, 2011). En outre, il est possible que certains individus aient subi un stress lié à la transplantation plus important que d'autres, conduisant à une acclimatation et à un développement plus faibles. Ainsi, si une majorité des individus transplantés avait produit des fleurs, on peut supposer que les différences liées au traitement de température auraient été plus marquées. Néanmoins, si elle n'entraîne pas ou peu de décalage phénologique dans notre expérimentation, la température peut également avoir un impact sur d'autres étapes de la reproduction sexuée, tel que le nombre de graines produites, ou encore leurs capacités germinatives (Hedhly *et al.*, 2009).

Si le réchauffement de l'eau ne montre pas véritablement d'effet sur la croissance de certaines espèces, il a eu un impact sur leur métabolisme qui s'est traduit par une modification de la production de quelques uns des métabolites mesurés. Il apparaît que la teneur en flavonols est moins élevée chez *M. aquatica* et *M. scorpioides* après qu'elles aient été exposées 140 jours à de l'eau à une température plus élevée, ce qui suggère que pour ces espèces natives, une élévation de 3°C diminue la capacité anti-oxydante liée à ces pigments. Ce résultat peut paraître surprenant puisque la production de flavonoïdes, connus pour leurs capacités anti-oxydantes importantes, peut être induite par une large gamme de stimuli environnementaux, incluant la lumière et la température (Stewart *et al.*, 2001). Toutefois si les travaux de Wang & Zheng (2001), ont montré que chez la fraise des températures élevées augmentent la teneur des fruits en flavonols, en revanche ceux de Olsen *et al.* (2009) chez *Arabidopsis thaliana* font état d'une diminution des teneurs en flavonols à basses températures. Il reste donc difficile d'interpréter la modification des teneurs en flavonols induite par l'exposition à des températures plus élevées observée chez *M. aquatica* et *M. scorpioides* et de lui attribuer un rôle adaptatif. Cela résulte essentiellement du fait que la phénylalanine

amonia lyase (PAL), l'enzyme clé de la synthèse des composés phénoliques, est extrêmement sensible aux changements environnementaux et particulièrement aux changements de températures. Ainsi il a été démontré que cette enzyme était stimulée aussi bien par un réchauffement que par un refroidissement (Rivero *et al.*, 2001). En revanche, d'autres flavonoïdes, les anthocyanes connus pour leur rôle protecteurs contre les UV et dont la synthèse est stimulée par le stress lumineux (Azuma *et al.*, 2012), ne montrent pas de modifications de leur teneur chez *M. aquatica* et *M. scorpioides*. L'hypothèse que nous pouvons avancer est qu'étant donné que le stress à la chaleur est souvent associé à un stress lumineux et que dans nos conditions de culture l'augmentation de température, artificielle, n'a pas forcément été accompagnée d'une plus forte luminosité, la synthèse d'anthocyanes n'aurait pas été stimulée. Cependant, il est à noter que les teneurs mesurées ne sont pas forcément représentatives des 140 jours d'expérimentation, et il est plus probable qu'elles reflètent une réaction des plantes face aux températures de la fin de l'expérimentation au mois d'octobre, ou bien qu'elles témoignent un début de sénescence, plus précoce dans les conditions de réchauffement.

Concernant le métabolisme primaire, il apparaît que le réchauffement de 3°C l'a plus affecté que le métabolisme secondaire (flavonoïdes) puisque l'exposition à une température plus élevée a entraîné la diminution de la teneur en sucres solubles totaux chez cinq des six espèces. Cela pourrait s'expliquer par une diminution de l'activité photosynthétique pour *M. brasiliense*, *E. densa*, *M. aquatica*, et *M. scorpioides*, mais cela paraît peu probable dans le cas de *L. hexapetala* au vu de la stimulation significative de sa croissance dans ces conditions. Une autre hypothèse serait qu'une exposition à des températures plus élevées entraînerait l'exportation des sucres simples vers d'autres parties de la plante. Cependant il est difficile de conclure sans effectuer des dosages complémentaires des contenus en sucres solubles et en amidon dans les autres organes (tiges, racines, rhizomes). Les teneurs très importantes de *M. scorpioides* en sucres totaux correspondent probablement en majeure partie à du fructane, qui est connu pour être accumulé par cette espèce (Albrecht *et al.*, 1997). En effet le fructane est un polymère de fructose qui a la particularité d'être soluble. Ainsi, il est fort possible que nous l'ayons extrait en même temps que les sucres simples solubles, et la réaction avec l'acide à chaud a ensuite hydrolysé le fructane en monomère de fructose, que nous avons dosé.

Cette étude ayant pour but de tester l'impact d'une augmentation de la température de l'eau en conditions semi-contrôlées a permis de mettre en évidence que d'un point de vue morphologique, *L. hexapetala* est la seule des six espèces étudiées dont la croissance serait favorisée par des températures d'eau plus élevées. D'autre part, les mesures physiologiques effectuées à la fin de l'expérience semblent indiquer que l'augmentation de 3°C a modifié les

capacités anti-oxydantes de deux espèces natives, et possiblement entraîné des modifications dans l'allocation des photosynthétats pour une majeure partie des espèces. Les conditions réchauffées ont donc stimulé la croissance de certaines espèces et ont conduit à des modifications physiologiques, mais pas phénologiques, notre première hypothèse est donc partiellement validée. En outre, les espèces submergées n'ont pas été spécialement plus impactées par la température de l'eau que les espèces amphiphytes, notre quatrième hypothèse est donc rejetée.

Enfin, la conception technique du dispositif ayant mis plus de temps que prévu, l'expérience réalisée ne correspond pas tout à fait aux objectifs préétablis, qui étaient de tester l'impact d'une élévation de la température sur l'ensemble de la saison de végétation, sachant que nous avons montré précédemment un impact plus important d'un réchauffement au printemps. Nous ne pouvons donc pas conclure quant à notre seconde hypothèse.

### Remerciements

Nous tenons à remercier Jean-Pierre Caudal pour son expertise indispensable à la conception et à l'installation du dispositif, et pour sa forte implication dans le projet ; Jean-Luc Foulon pour sa participation à la réalisation des structures de séparation des bassins en sous-unités ; Fouad Nassur et Thierry Fontaine pour leur aide lors de la mise en place de l'expérimentation ; Emeline Chesneau pour le suivi de la chimie de l'eau et la maintenance des bassins durant mon absence ; Valérie Gouesbet pour avoir effectué les mesures de traits morphologiques en mon absence et pour son aide lors de la récolte et de la pesée des biomasses ; Maxime Dahirel et Benjamin Bergerot pour leurs conseils concernant les analyses statistiques.

## Synthèse des principaux résultats de la partie 2

- En automne, la croissance d'*E. densa* est stimulée par une augmentation de 3°C des températures minimales et maximales de la saison. L'origine des fragments d'*E. densa* est un facteur qui entraîne de la variabilité dans la réponse de l'espèce à une augmentation de température automnale. En revanche la simulation d'un réchauffement climatique en jardin expérimental en été montre que le recouvrement par *E. densa* est plus important lorsque l'eau n'est pas réchauffée.
- Une augmentation de 3°C a plus d'impact au printemps qu'en été sur la morphologie de quatre espèces amphiphytes natives et invasives en conditions contrôlées. Cette augmentation de température génère une modification de la composition en sucres au printemps pour *L. hexapetala*, *M. brasiliense*, *M. aquatica* et *M. scorpioides*, et en été uniquement pour les deux espèces invasives.
- Les conditions réchauffées provoquent une diminution des capacités anti-oxydantes liées aux flavonols pour *M. aquatica* et *M. scorpioides*. Pour une majorité des espèces testées, les sucres solubles totaux sont potentiellement plus exportés des feuilles vers les autres organes lorsque l'eau est plus chaude.
- *L. hexapetala* est la seule espèce pour laquelle une augmentation de 3°C au printemps en conditions contrôlées induit une stimulation à la fois de la croissance apicale et latérale, et une augmentation significative de la hauteur de végétation et du pourcentage de recouvrement en jardin expérimental.

## PARTIE 3

Quelle distribution géographique des macrophytes exotiques dans le présent et dans le futur ?  
Projections pour trois taxons invasifs en Europe

►Chapitre 6 - Distribution actuelle et future de cinq espèces de plantes aquatiques : une augmentation des habitats favorables dans leurs aires d'invasion



Les expérimentations présentées dans les chapitres précédents ont permis de montrer que les capacités de germination, la croissance et le métabolisme de *L. hexapetala*, *L. peploides* subsp. *montevidensis*, *M. aquaticum* et *E. densa* pouvaient être influencés par la température, et pourraient potentiellement accroître leurs capacités de colonisation en cas de réchauffement climatique. Dans cette dernière partie, nous allons explorer la question plus globale de l'impact du changement climatique sur la distribution future de nos modèles d'études. Pour ce faire, nous avons utilisé des modèles de distribution d'espèces, appelés SDM (Species distribution models).

Les SDM sont des modèles empiriques qui prédisent l'adéquation de l'environnement pour une ou plusieurs espèces, dans le temps et dans l'espace (Guisan *et al.*, 2013). Ils sont basés sur les relations statistiques estimées entre les observations d'une espèce et les valeurs de variables biotiques ou abiotiques des localisations où l'espèce est présente ou absente. De nombreuses terminologies existent pour désigner ce type de modèle, telles que modèles de niche écologique (ecological niche models ou niche-based models), modèles d'habitat favorable (habitat suitability models) ou encore modèles d'enveloppe climatique (climate envelope models) lorsque seules des données climatiques sont utilisées. Nous considérerons ces termes comme équivalents, cependant le choix d'utiliser un terme ou l'autre peut dépendre du point de vue des utilisateurs, et est largement discuté (Elith & Leathwick, 2009; Peterson & Soberón, 2012; Guisan *et al.*, 2013). L'absence de consensus prend surtout source dans l'incertitude liée au concept de niche écologique (McInerney & Etienne, 2012), défini pour la première fois par Grinnell en 1917 comme étant l'ensemble des facteurs biotiques et abiotiques qui conditionnent la présence d'une espèce à un endroit donné (Grinnell, 1917). Hutchinson différenciera ensuite la niche fondamentale (enveloppe des conditions environnementales permettant la survie et la reproduction d'une espèce) de la niche réalisée (expression de la niche fondamentale après avoir pris en compte les interactions biotiques) (Hutchinson, 1957). La complexité des écosystèmes et la limite de disponibilité de certaines données sur les variables biotiques et abiotiques font que les modèles de distribution d'espèces utilisent le plus souvent une approximation de la niche fondamentale, ce qui implique une certaine prudence dans l'interprétation biologique des résultats. Néanmoins, les SDMs sont utilisés de manière exponentielle depuis les vingt dernières années (Lobo *et al.*, 2010) car ils constituent un moyen d'évaluer la vulnérabilité des espèces face aux changements globaux à travers les modifications de distribution. Il a récemment été démontré sur les oiseaux que les SDMs prédisaient correctement si les impacts des changements climatiques étaient positifs ou négatifs sur les espèces (Stephens *et al.*, 2016). Ainsi il peuvent notamment servir d'outils pour prioriser les actions à mener en biologie de la conservation (Guisan *et al.*, 2013; Leroy *et al.*, 2013) mais aussi pour anticiper la présence d'espèces invasives dans certaines régions (Jiménez-Valverde *et al.*, 2011; Bellard *et al.*, 2013; Meier *et al.*, 2014; Cabra-Rivas *et al.*, 2016).



Les modèles climatiques les plus récents utilisent les scénarios RCP (Representative Concentration Pathways) établis par l'IPCC pour son 5<sup>ème</sup> rapport (Moss *et al.*, 2010). Il existe quatre scénarios de référence, représentatifs de l'évolution future des concentrations en gaz à effets de serres (GES), selon les évolutions sociétales et économiques mondiales. Ces scénarios sont appelés RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6.0, RCP 8.5, les chiffres représentant le forçage radiatif<sup>9</sup>, en  $W.m^{-2}$ . Le scénario le plus optimiste, RCP 2.6, intègre l'application des décisions politiques pour réduire les émissions de GES qui limiteraient l'augmentation moyenne des températures sur l'ensemble de la Terre à 1°C en 2100. RCP 8.5 est le scénario le plus pessimiste, où l'augmentation des températures atmosphériques serait d'environ 4°C en 2100 (Fig. P3-1). Ces scénarios climatiques sont intégrés dans les modèles de circulation globale (GCM) qui permettent de simuler la circulation atmosphérique, et de prédire les climats futurs.

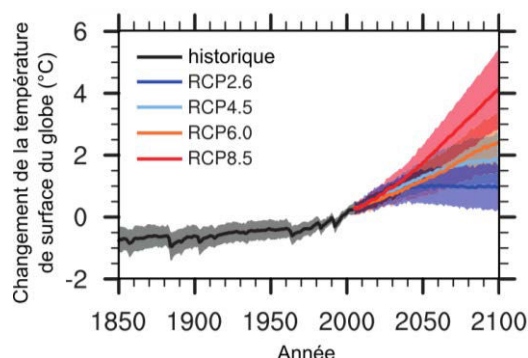


Figure P3-1. Série temporelle des températures moyennes de surface du globe historiques et prédites. Pour chaque RCP, les projections montrent la moyenne de plusieurs modèles (traits pleins) et les intervalles de confiance. Source : IPCC, 2013

Dans ce chapitre, des données d'occurrences des espèces provenant du GBIF (Global Biodiversity Information Facility) ont été utilisées. Or des risques de confusion entre *L. hexapetala* et *L. peploides* subsp. *montevidensis* sont possibles de par la forte plasticité morphologique de ces espèces en réponse aux conditions environnementales, et de par leur grande ressemblance morphologique en dehors de la période de floraison. Il n'est pas toujours possible de connaître le degré d'expertise des utilisateurs ayant signalé les occurrences dans la base de données, ce qui laisse le doute sur des mélanges potentiels entre *L. peploides* et *L. hexapetala*. A cela s'ajoutent les confusions taxonomiques entre *L. grandiflora* et *L. hexapetala* présentées dans l'encadré 1 de l'introduction générale. En effet, des erreurs de dénomination des espèces peuvent être observées dans la base de données pour certaines occurrences, tel que *Ludwigia grandiflora* (Michx.) Greuter & Burdet en Europe au lieu de *L. hexapetala* ou son synonyme *L. grandiflora* subsp. *hexapetala*. Ces raisons m'ont conduite à regrouper ces trois espèces dans le chapitre 6, sous l'appellation *Ludwigia* spp.

<sup>9</sup> Différence entre l'énergie radiative reçue et l'énergie radiative émise par un système climatique donné. Un forçage radiatif positif tend à réchauffer le système.

Dans cette troisième et dernière partie de la thèse, nous allons utiliser des SDMs pour prédire la distribution géographique potentielle actuelle et future de *M. aquaticum*, *E. densa*, et *Ludwigia spp.* à l'échelle du globe. Quelques étapes des SDMs telles qu'appliquées dans ce chapitre sont présentées dans l'encadré P3. Utiliser la modélisation comme approche pour explorer les conséquences du changement climatique permettra d'apporter des informations complémentaires quant au risque invasif futur. Cela nous permettra ensuite de confronter les résultats expérimentaux avec les projections obtenues.

### Encadré P3. Présentation succincte du fonctionnement des SDMs et de la méthodologie appliquée dans le Chapitre 6.

Les données d'entrée des modèles comprennent :

- les **données d'occurrence** des espèces, qui correspondent aux coordonnées géographiques où les espèces ont été observées depuis 1950, provenant de différentes bases de données.
- **19 variables de températures et de précipitations** correspondant au climat de 1950 à 2000.
- **3 GCM** qui prédisent des données climatiques pour le futur, selon les différents scénarios RCP.

Ici les données climatiques actuelles et futures ont été téléchargées à une résolution de  $0.8^\circ$ , soit un découpage de la planète en cellules d'environ 10 km de côté. Chaque variable climatique considérée correspond à une couche d'information pour le logiciel (Fig. P3-2).

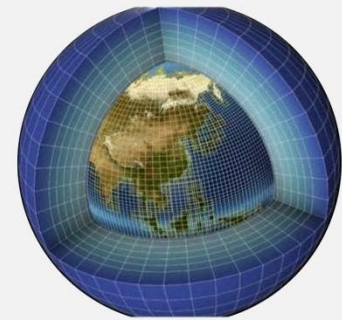


Figure P3-2. Illustration du découpage de la planète en cellules et des superpositions fictives des différentes couches d'informations.

Ces différentes données ont ensuite été utilisées par **9 algorithmes** implantés dans le package R biomod2, selon le protocole synthétisé dans la figure P3-3.

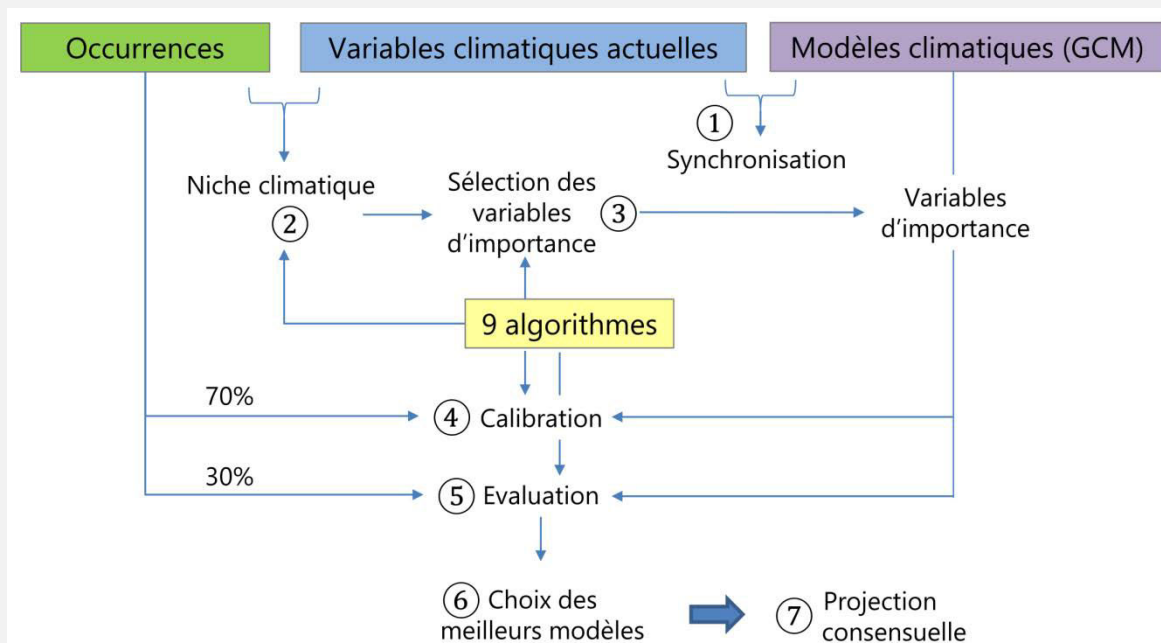


Figure P3-3. Méthodologie appliquée pour prédire la distribution future des espèces.

① La première étape consiste à synchroniser les données manquantes qui existent dans les données de variables climatiques actuelles et futures, afin que dans chaque cellule toutes les variables possibles soient disponibles.

② Estimation de la niche climatique de l'espèce : à partir des points de localisation des espèces et des variables climatiques actuelles, les algorithmes estiment statistiquement les conditions environnementales qui sont favorables à la présence de l'espèce.

③ Sélection des variables qui conditionnent le plus la présence de l'espèce.

④ Parmi les données de climats futurs de chaque GCM, les variables d'importance sélectionnées sont utilisées pour calibrer les modèles à partir de 70% des données d'occurrence, et ainsi prédire la probabilité de présence de l'espèce dans chaque cellule du globe.

⑤ La même étape est répétée, mais avec les 30% d'occurrences restants cette fois, afin de comparer les prédictions des modèles calibrés précédemment, et d'évaluer leur fiabilité.

⑥ Choix des meilleurs modèles (un modèle par algorithme utilisé) selon les résultats de l'évaluation.

⑦ Projection combinée des prédictions des modèles : les prédictions des différents algorithmes utilisés sont combinées afin d'estimer la tendance moyenne (moyenne des probabilités de présence entre tous les modèles) et l'incertitude autour de la moyenne ce qui correspond à la réalisation d'un modèle d'ensemble. On obtient ainsi des cartes de distribution consensuelles qui indiquent les probabilités de présence de l'espèce dans la zone géographique considérée. Ces cartes sont ensuite transformées en cartes de présence-absence potentielles en appliquant un seuil permettant d'optimiser les présences bien prédites et les absences bien prédites (Allouche *et al.*, 2006).

L'ensemble de ces étapes est répété pour chaque GCM. A l'issue de ce processus, si au moins deux GCM ou plus prédisent la présence de l'espèce dans une cellule, on considère qu'il y a effectivement prédiction de sa présence, sinon on considère que l'espèce est absente de la cellule : il s'agit d'une approche de consensus.



## Chapitre 6 - Distribution actuelle et future de cinq espèces de plantes aquatiques

---

### Résumé

L'objectif de cette étude est d'établir quelle est la distribution actuelle potentielle de cinq espèces de macrophytes dans leur aire native et dans les régions où elles sont exotiques, et d'évaluer le risque d'invasion par ces espèces selon les scénarios climatiques futurs. Nous avons prédit la distribution actuelle et future de cinq espèces de plantes aquatiques en utilisant des modèles de distribution d'espèces, avec neuf algorithmes différents et trois modèles de circulation globale. Nous avons restreint les cartes d'habitats favorables aux cellules contenant des écosystèmes aquatiques. Selon les prédictions, l'aire bioclimatique actuelle des taxons recouvre 6,6 à 12,3% des écosystèmes aquatiques d'eau douce à l'échelle du monde, avec de fortes variations entre les continents. En Europe et en Amérique du Nord, leurs aires d'invasion, le pourcentage d'habitats favorables devrait augmenter, même selon les scénarios d'émissions de gaz à effet de serre les plus faibles. Pour ces deux continents, les prédictions montrent que la surface potentiellement favorable à ces taxons devrait doubler d'ici 2070, selon le scénario d'émissions de gaz à effet de serre les plus élevées. Les nouvelles aires favorables seront localisées principalement au nord de leur aire de distribution potentielle actuelle. Sur les autres continents où ils sont exotiques et dans leur aire d'indigénat (Amérique du Sud), la surface des zones favorables devrait diminuer avec le changement climatique, spécialement pour *Ludwigia* spp. en Amérique du Sud (jusqu'à -55% d'ici 2070 selon le scénario RCP 8.5). Cette étude pourrait permettre la priorisation du suivi des taxons étudiés dans leurs aires d'invasion. Ainsi les efforts de suivi devraient se focaliser sur les habitats qui ne sont pas occupés par les espèces actuellement, mais qui leur sont potentiellement favorables dans le présent et dans le futur, c'est-à-dire au sein et au nord de leur distribution actuelle. Nous pensons que la sensibilisation du public pourrait être un levier majeur dans la lutte contre les espèces invasives. Au vu des résultats de cette étude et de la sensibilité connue des îles aux invasions, l'importation d'*Egeria densa* et de *Myriophyllum aquaticum* en Islande devrait être particulièrement évitée.

## Present and future distribution of five aquatic plant species: an increase of suitable environments in their invasive ranges (Article 5)

M. Gillard<sup>a</sup>, G. Thiébaud<sup>a</sup>, C. Deleu<sup>b</sup>, B. Leroy<sup>c</sup>

<sup>a</sup> ECOBIO, UMR 6553 CNRS, Université de Rennes 1, Rennes, France

<sup>b</sup> IGEPP, UMR 1349 INRA, Université de Rennes 1, Le Rheu, France

<sup>c</sup> BOREA, UMR 7208, Muséum national d'Histoire naturelle, Univ. Pierre et Marie Curie, Univ. de Caen Basse-Normandie, CNRS, IRD, Sorbonne Univ., Paris, France

Submitted in Journal of Applied Ecology

### Abstract

Continental aquatic ecosystems are vulnerable to both climate change and biological invasion. Early detection of invasive organism can prevent the establishment of new populations in order to limit the species impacts. The aim of this study was to establish the current potential distribution of five invasive plant species in their native and exotic ranges, and to assess the invasion risk by these species under future climate scenarios in their invasive ranges. We predicted the current and future distribution of five invasive macrophyte species using Species Distribution Models (SDMs), with nine different algorithms and three global circulation models. We restricted the suitability maps to cells containing aquatic ecosystems, and percentage of suitability were calculated at global scale and by continents. The current bioclimatic range of the taxa was predicted to represent 6.6 to 12.3% of their suitable habitats at the world scale, with a lot of variations between continents. In Europe and North America, their invasive ranges, the percentage of suitable environments will increase, even according to low emission scenarios. In these two continents, the species range is predicted to increase up to 2 fold by 2070, with the highest gas emission scenario. Suitable new areas will mainly be located to the north of their current range. In other continents where they are exotic and in their native range (South America), the surface areas of suitable locations are predicted to decrease with climate change, especially for *Ludwigia* spp. in South America (down to -55% by 2070 with RCP 8.5 scenario). This study could allow the monitoring of the studied taxa in their invaded ranges to be prioritised. Thus, monitoring efforts should focus on current and future unoccupied, but suitable habitats, within and to the north of the current potential distribution. We think that public awareness could be a major lever in the fight against invasive species. Given the results of this study and the known sensitivity of islands to invasion, the importation of *Egeria densa* and *Myriophyllum aquaticum* to Iceland should be particularly avoided.

**Keywords:** biological invasions · Brazilian waterweed · climate change · parrot feather · RCP scenarios · species distribution models · water primroses

## 6.1. Introduction

Climate change and biological invasions are the two main concerns of the 21<sup>st</sup> century, because of their potential impacts on health, ecosystems and biodiversity, but also due to their massive cost for society. These drivers are expected to impact all ecosystems, including continental aquatic ecosystems (Dudgeon *et al.*, 2006). Indeed, precipitation modification will particularly impact aquatic environments, due to the increase of extreme rainfall events which will lead to flooding, or on the contrary, to extreme drought episodes (Watts *et al.*, 2015). These changes will greatly impact the flow velocity of rivers, with slower flow during droughts leading to a greater increase in water temperature (Watts *et al.*, 2015). Climate change is also expected to have impacts on biological invasions, although the strength and direction of this impact varies between species (Mainka & Howard, 2010; Bellard *et al.*, 2013). There are 15 taxa living in continental aquatic ecosystems in the list of the 100 world's worst invasive species from IUCN (Lowe *et al.*, 2000), while this biotope represents less than 1% of the earth's surface. In this study, we focused on the climate change impact on the potential distribution of five invasive macrophytes that have major impacts in their introduced ranges.

Most of the aquatic invasive plant species have been introduced into their invasive range by humans for their ornamental characteristics or for their use in the aquarium trade. Once

they are released into aquatic environments, their spread is facilitated by flows and flooding events that connect water bodies. Propagules can also be dispersed by recreational boats and by birds. Dense waterweed (*Egeria densa* Planch.; Hydrocharitaceae), water primroses (*Ludwigia hexapetala*, *Ludwigia grandiflora* (Michx.) Greuter & Burdet and *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis* (Spreng.) P.H. Raven; Onagraceae), and parrot feather (*Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc.; Haloragaceae) are five aquatic plants species native from South America. They have been introduced into Europe, the US, Australia and New-Zealand, where they increasingly extended their range (Yarrow *et al.*, 2009; Hussner, 2012; Thouvenot *et al.*, 2013a). They are considered invasive species by the IUCN because of their impacts on aquatic ecosystems: by forming dense mats on the water surface, they generate, amongst others, lower water flow, dam obstruction, and cause water navigation problems. In addition, the management costs of these species in invaded areas are high (Thouvenot *et al.*, 2013a).

The European Union recently adopted Regulation (EU) No. 1143/2014 on the prevention and management of the introduction and spread of invasive alien species. This regulation will be applied to a list of 37 species including water primroses and parrot feather. The control and eradication of invasive species are known to be more



efficient during the early stages of the invasion, as well as at early stages of the plant life cycle. Thus, the challenge for managers is to detect the presence of invasive organisms as soon as possible, to avoid the colonisation of new environments and to limit their range expansion. To achieve this objective, species distribution models (SDMs) can be used as tools for the early detection of invasive species (Broennimann *et al.*, 2007; Guisan *et al.*, 2013), especially when establishing predictive scenarios, since such models have generally been proven to reflect the correct response to climate change (Stephens *et al.*, 2016). Many studies have investigated invasive plant species distribution through projection by SDM (Kriticos *et al.*, 2003; Peterson *et al.*, 2008; Qin *et al.*, 2014; Thalmann *et al.*, 2015), but only a few of them have used non-native macrophyte species (Heikkinen *et al.*, 2009; Alahuhta *et al.*, 2011). Thus, knowledge about the current potential distribution of our five model species could be of interest for European managers, but also for managers worldwide. Indeed, invasion fronts are not stabilised yet and the bioclimatic limits of these species in their invasive range under current climates are unknown. Such information could help to prioritise the monitoring of species presence in high suitability areas, and thus improve species control. For the same reasons, predicting the future potential distribution of these five aquatic plant species under different climate

change scenarios is also of interest. Indeed, climate change is expected to alter the distribution of areas with suitable climate within the next decades, as shown for other invasive species (Bellard *et al.*, 2013).

Therefore, we think that these species represent good candidates for the first large-scale study of climate change impacts on invasive macrophyte distribution. Previous studies considered the distribution of some of these species, but so far they have only been made at a country scale or based on a limited set of algorithms and General Circulation Models (GCMs) (Gallardo & Aldridge, 2013; Kelly *et al.*, 2014). By applying rigorous modelling methods, we aimed 1) to establish the current potential distribution of five invasive macrophytes and 2) to assess the invasion risk by these species under future climate scenarios at world and continental scales.

## 6.2. Materials and methods

### 6.2.1. Species data

Presence data from the entire range (native and non-native) of species are necessary to model the climatic niches of invasive species accurately (Broennimann & Guisan, 2008). Occurrences were collected from internet databases (GBIF, GISIN, AVH, speciesLink) completed by occurrences obtained from personal observations, personal communications and from published and grey literature (see Appendices D1 and D2 in

Supporting Information “Annexe D”). To ensure correspondence with environmental variables, records before 1950 were discarded, and those after 1950 were aggregated into 0.8° cells.

Water primroses have very similar morphologies, high phenotypic plasticity, and apart from the flowering period, they are often confused (Dandelot *et al.*, 2005b). Furthermore, the taxonomy of *L. grandiflora* and *L. hexapetala* is controversial. They are respectively called *L. grandiflora* subsp. *grandiflora* and *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* in Europe, and *L. grandiflora* subsp. *hexapetala* is sometimes referred to as *L. grandiflora*. These characteristics confuse the identification of the species, and as we could not be sure that the occurrences collected in databases related to the right species, we chose to consider the three taxa together. Hereafter they are called *Ludwigia* spp.

### 6.2.2. Climate data

We used bioclimatic variables from the WorldClim database (Hijmans *et al.*, 2005), averaged for the 1950-2000 period, at a 5 arc-minute resolution ( $\approx 0.8^\circ$ ). We applied a protocol to select relevant predictive variables for each taxa, selecting uncorrelated bioclimatic variables (Pearson's  $r < 0.7$ ) that best predicted the current distribution of the taxa (see Appendix D3 and Leroy *et al.*, 2013; Bellard *et al.*, 2016). The selected variables are shown in Table S3.3.

To project future changes in distributions with respect to climate change, we used the four Representative Concentration Pathway scenarios of the IPCC (RCP 2.6, 4.5, 6.0 and 8.5), based on different assumptions of greenhouse gas emissions. We chose two future periods: the 2050s and 2070s (Thirty year periods from 2041-2060 and 2061-2080). As uncertainty in forecasting future distribution is partially due to GCMs (Buisson *et al.*, 2010), we used three different GCMs that simulated the impact of the different climate scenarios for the two future periods: the Hadley Centre Coupled Model version 3 (HADCM3) (Collins *et al.*, 2001), Coupled Global Climate Model version 3 (CGCM3) (Yukimoto *et al.*, 2012) and Community Climate System Model version 4 (CCSM4) (Gent *et al.*, 2011). CGCM3 and CCSM4 were downloaded from WorldClim at 5 arc-minute resolution.

### 6.2.3. Modelling methods

Species occurrence data with no corresponding climate data were removed so that occurrence points had obligatory bioclimatic correspondence. After this operation, the number of 0.8°C cells used to train models was 837 for *E. densa*, 1454 for *L. spp.* and 1422 for *M. aquaticum*.

We performed the species distribution modelling and ensemble forecasting using the biomod2 package (Thuiller *et al.*, 2009) with R (R Development Core Team, 2015). We used nine different algorithms implemented in

biomod2, including: three regression methods, (1) a Generalized linear model (GLM) (McCullagh & Nelder, 1989), (2) a generalized additive model (GAM) (Hastie & Tibshirani, 1990) and (3) multivariate adaptive regression splines (MARS) (Friedman, 1991); two classification methods, (4) classification tree analysis (CTA) (Breiman *et al.*, 1984) and (5) flexible discriminant analysis (FDA) (Hastie *et al.*, 1994); and four machine learning methods (6) artificial neural network (ANN) (Ripley, 1996), (7) generalized boosted models (GBM) (Ridgeway, 1999), (8) maximum entropy (MAXENT) (Phillips *et al.*, 2006) and (9) random forest (RF) (Breiman, 2001). These algorithms require datasets with both presence and absence, and we had presence-only records, so we randomly generated 3 sets of pseudo-absences with equal numbers of presences (Barbet-Massin *et al.*, 2012).

We calibrated the models with 70% of randomly selected data, and evaluated the performance of each model with the remaining thirty percent. The evaluation stage was performed with three evaluation metrics, the area under the relative operating characteristic curve (ROC), the true skill statistic (TSS) and a similarity index, the Jaccard index (Jaccard, 1901). Indeed, Leroy *et al.* (submitted) suggested that both AUC (area under the curve) and TSS were dependent on prevalence, so they recommended the use of an alternative similarity index to evaluate model performances, as done by Finch *et al.*,

(2006) and Ebeling *et al.* (2008) and also recommended by Li & Guo (2013). We repeated the calibration and evaluation operations 3 times to obtain an average value of model performance. We evaluated the response of the taxa to climatic predictors with the evaluation strip method (Elith *et al.*, 2005). We used the ensemble forecast method implemented in the BIOMOD platform to combine the 9 model outputs, and thus provide a robust forecast of our model taxa distributions. Probability maps were transformed into binary maps of suitable areas or non-suitable areas using the probability threshold that maximised the TSS value (Liu *et al.*, 2005). We generated one current binary distribution map and 3 future binary distribution maps per scenario and per year. Consensus binary maps were obtained by committee averaging, i.e. by attributing presence in a cell when at least two of the three GCMs predicted presence, otherwise we assigned absence.

#### 6.2.4. Suitable aquatic environments

Since our model taxa have aquatic habitat requirements, we filtered our projected suitability maps to only include cells containing aquatic ecosystems adapted to our taxa. We downloaded land use datasets from the Global Lakes and Wetlands Database (GLWD) (Lehner & Döll, 2004), and aggregated data into 0.8° cells, corresponding to the resolution of our projection raster. We selected lakes, reservoirs and rivers for *E.*

*densa*, which is strictly affiliated to water, and added layers corresponding to freshwater marshes, floodplains, swamp forests, flooded forests, coastal wetlands, intermittent wetland and wetlands for *L. spp.* and *M. aquaticum*, which are amphiphyte taxa. For each taxa, we counted the number of cells occupied by suitable aquatic environments, and the number of those cells where models predicted presence of the taxa. Results of potential taxa distribution under current and future climates were expressed as a percentage of suitable aquatic environments, per scenario and per year, at the world scale and for six continents. Variability in future projections has been quantified per scenario and per taxa by calculating the standard deviation across the three GCMs, for the same extents the results of potential taxa distribution.

## 6.3. Results

### 6.3.1. Model evaluations

The fitted response curves of the three taxa showed a strong response to the selected predictor variable (Appendix D4). For the three taxa, the most limiting variables were temperature variables, especially the mean temperature of the warmest quarter which limited the response of all three taxa (Table 6-1).

For the three taxa, all the calibrated models had ROC values above 0.8, TSS values above 0.6 and Jaccard indices above 0.3 (meaning that all models predicted correctly at least 30% of presences in the cross-validation dataset) (Appendix D5), with an average ROC value, TSS value and Jaccard Index value higher than 0.9, 0.7 and 0.4, respectively (Table 6-2). Thus, all the calibrated models were included in the ensemble forecast.

Table 6-1. Effect of selected climatic predictor variables, based on the fitted response curves (Appendix S4). A variable was considered to have a slightly negative effect when the taxa response remained above 0.75, a slightly limiting effect when the response was between 0.5 and 0.75 for some values of the variable, and a limiting effect when the taxa response fell below 0.5. When there is a limiting effect, the variable values that limit the species response under 0.75 are indicated on the line below.

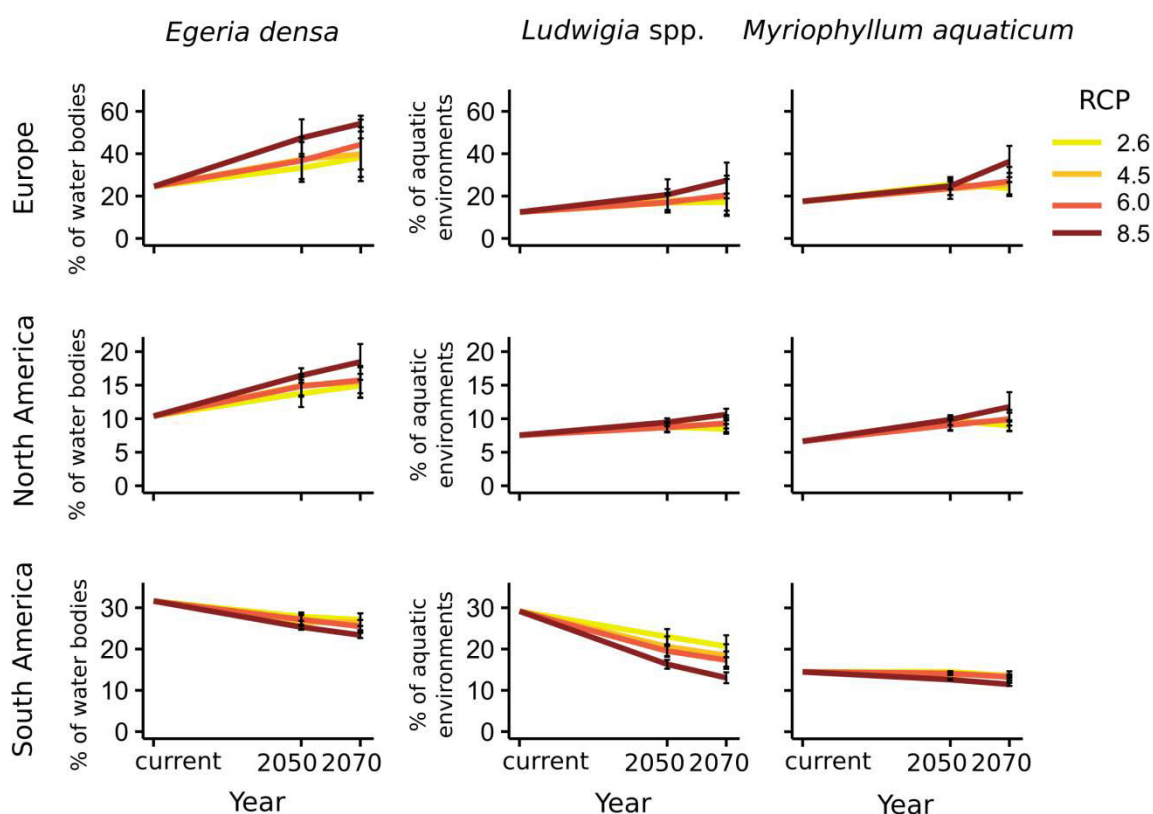
| Variable                            | <i>Egeria densa</i>       | <i>Ludwigia spp.</i> | <i>Myriophyllum aquaticum</i> |
|-------------------------------------|---------------------------|----------------------|-------------------------------|
| Mean Annual temperature             |                           | Limiting <13°C       |                               |
| Mean diurnal range                  | Slightly negative         | Slightly limiting    |                               |
| Annual Temperature Range            | Limiting<br><15 and >39°C |                      |                               |
| Mean Temperature of Warmest Quarter | <15 and >28°C             | Limiting<br>>27.5°C  | <12 and >37.5°C               |
| Mean Temperature of Coldest Quarter |                           |                      | Limiting<br><2 and >19°C      |
| Annual Precipitation                | Slightly limiting         |                      | Slightly negative             |
| Precipitation Seasonality           | Slightly limiting         |                      | Slightly negative             |
| Precipitation of Driest Quarter     | Slightly limiting         | Limiting<br>>480 mm  | >500 mm                       |
| Precipitation of Coldest Quarter    | Slightly limiting         |                      | Slightly negative             |

Table 6-2. Models evaluation metrics.

| Species                       | Mean values (calibrated models) |      |         | Ensemble modelling values |      |
|-------------------------------|---------------------------------|------|---------|---------------------------|------|
|                               | ROC                             | TSS  | Jaccard | ROC                       | TSS  |
| <i>Egeria densa</i>           | 0.94                            | 0.78 | 0.41    | 0.97                      | 0.83 |
| <i>Ludwigia spp.</i>          | 0.92                            | 0.74 | 0.44    | 0.96                      | 0.80 |
| <i>Myriophyllum aquaticum</i> | 0.95                            | 0.83 | 0.46    | 0.98                      | 0.84 |

Table 6-3. Results of potential current species distribution at the world and continental scales, expressed in percentage of suitable water bodies for *Egeria densa*, and in percentage of aquatic environments for *Ludwigia spp.* and *Myriophyllum aquaticum*.

|               | % of suitable environment |                      |                               |
|---------------|---------------------------|----------------------|-------------------------------|
|               | <i>Egeria densa</i>       | <i>Ludwigia spp.</i> | <i>Myriophyllum aquaticum</i> |
| World         | 12.3                      | 9.1                  | 6.6                           |
| Africa        | 20.3                      | 13.5                 | 1.6                           |
| Asia          | 4.1                       | 1.5                  | 2.7                           |
| Oceania       | 69.5                      | 30.3                 | 17.3                          |
| Europe        | 24.6                      | 12.5                 | 17.5                          |
| North America | 10.4                      | 7.5                  | 6.6                           |
| South America | 31.6                      | 29.2                 | 14.5                          |

Figure 6-1. Percentage of suitable areas for *Egeria densa*, *Ludwigia spp.* and *Myriophyllum aquaticum* with current climatic conditions, and for 2050 and 2070 with the four RCP scenarios in Europe, North America and South America. The error bars are standard deviation across the three GCMs, represented for each future scenario.

### 6.3.2. Current potential distribution

The current bioclimatic range of the three taxa was predicted to represent 6.6 to 12.3% of their suitable habitats, with a large variation between continents (Table 6-3). In their native continent (South America), *L. spp.* and *E. densa* are predicted to have a suitable bioclimatic range in around 30% of the aquatic habitats and/or water bodies, while 14.5% of aquatic habitats are likely to be climatically suitable for *M. aquaticum*.

Outside their native continent, Oceania was the most suitable continent with 17.3% (*M. aquaticum*), 30.3% (*L. spp.*) and 69.5% (*E. densa*) of suitable aquatic habitats. In New-Zealand, a large proportion of the aquatic habitats was predicted to be suitable for the three taxa, except at high altitudes in South Island. In Australia, the suitable areas were located in the north-east, south-east and in Tasmania, while the centre and north of the country were not predicted to be suitable. Asia was the least suitable continent with less than 5% of their aquatic habitats predicted to be suitable for all taxa. Differences occurred between taxa, e.g. Africa was predicted to be almost unsuitable for *M. aquaticum* (1.6%), but suitable for both *E. densa* (20.3%) and *L. spp.* (13.5%). In Europe and North America, the two continents where the three taxa are invasive, their potential current distribution represented respectively 12 to 25% and 7 to 10% of their specific suitable habitats (Table 6-3, Fig. 6-1)

### 6.3.3. Future potential distribution

Europe and North America are the only two continents where our models predicted future increases in the size of the bioclimatic range for the three aquatic taxa (Fig. 6-1, Appendix D6), which were proportional to gas emission scenarios. According to the results using the RCP 8.5 scenario, by 2070, the three macrophyte taxa will increase their range up to 2.2-fold in Europe and between 1.4-fold and 1.8-fold in North America (Fig. 6-1).

In Europe, new areas, such as Iceland, are predicted to become suitable to *M. aquaticum* after 2050, even with the low gas emission increase scenario (Fig. 6-2). Although the climatic conditions of southern Norway and southern Sweden are predicted to be currently suitable for *E. densa* and *M. aquaticum*, their bioclimatic ranges will probably move further north and inland, independently of the future period or of the scenario considered (Fig. 6-2, Appendix S7). The bioclimatic range of *L. spp.*, which is currently at lower latitudes than those of the other taxa, is predicted to increase northwards, especially into Ireland, the UK, Germany, the Netherlands and Denmark. Some areas in Central and Eastern Europe are predicted to become suitable for the three taxa, more or less severely, depending on the period and on the gas emission scenario considered (Fig. 6-2, Appendix D7). On the other hand, the ranges of the three macrophytes are predicted



decrease in the Mediterranean region, particularly under high gas emission scenarios.

In North America, the climate of the Great Lake region is predicted to become suitable for the studied taxa from 2050, even with RCP 2.6, and especially for Lakes Ontario and Erie, and for the south of Lakes Huron and Michigan (Fig. 6-3). Climates of other large lakes of Canada are not predicted to become suitable for the three taxa (Fig. 6-3), which explains the relatively low increase of the percentage of suitable areas for future climates

for this continent (Fig. 6-1). Other regions of North America are predicted to become suitable for the taxa, with a global progression northwards, in particular on the coasts, but with differences between taxa. The four scenarios show that water bodies located at the eastern border between Canada and the US are predicted to become suitable for *M. aquaticum*, while *E. densa* could even reach water bodies located on the left bank of the St Lawrence River (Fig. 6-3).

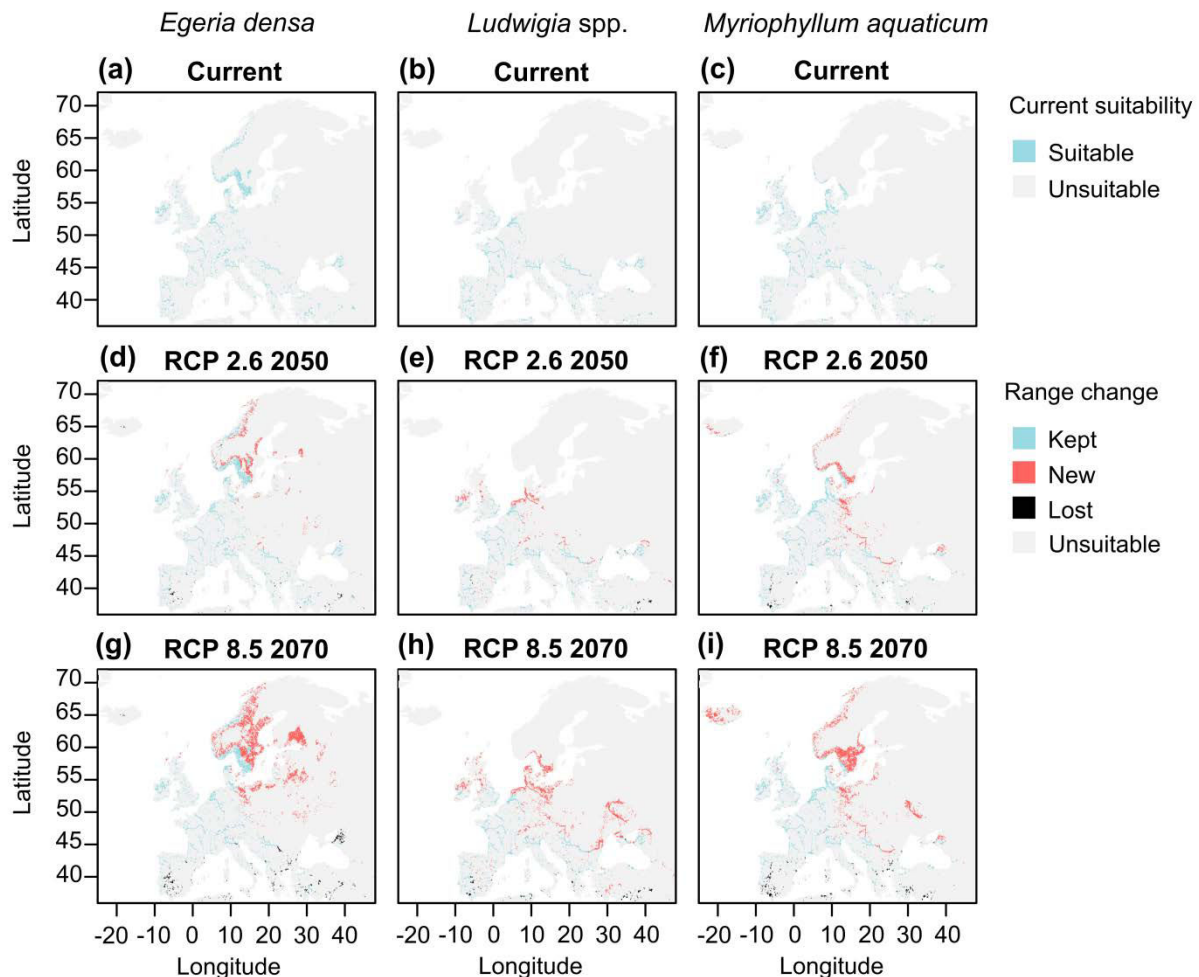


Figure 6-2. Current and projected future environmental suitability of Europe for *Egeria densa*, *Ludwigia* spp. and *Myriophyllum aquaticum*, according to two different climate scenarios (RCP 2.6 and RCP 8.5). (a), (b), (c) : Current climate suitability; (d), (e), (f): changes in the predicted distribution range of the species by 2050 according to RCP scenario 2.6 ; (g), (h), (i): changes in the predicted distribution range of the species by 2070 according to RCP scenario 8.5.



The west of British Columbia and South Alaska are likewise predicted to become suitable areas for these two taxa. The range of *L. spp.* is also predicted to move further north than at present, particularly in the Great Lakes region, and some aquatic ecosystems in central US will become suitable environments. For the three macrophyte taxa, some areas which are currently suitable, are predicted to become unsuitable, especially in Mexico, Cuba, the central US and southern Florida under some scenarios.

In their native range, the distribution ranges of our model taxa will decrease proportionally to greenhouse gas emission

scenarios (Fig. 6-1). Under the RCP 8.5 scenario, *E. densa*, *L. spp.* and *M. aquaticum* are predicted to lose 26%, 55%, and 20% respectively, of their current suitable areas. In other continents, future climate change will either decrease the proportion of areas suitable for these taxa, or maintain it, such as for *E. densa* in Oceania, where suitable environments are predicted to decrease slightly in Australia, but to increase in New Zealand (Appendix D6).

## 6.4. Discussion

In this study, we predicted the global changes in climate suitability for three invasive aquatic taxa which have massive economic

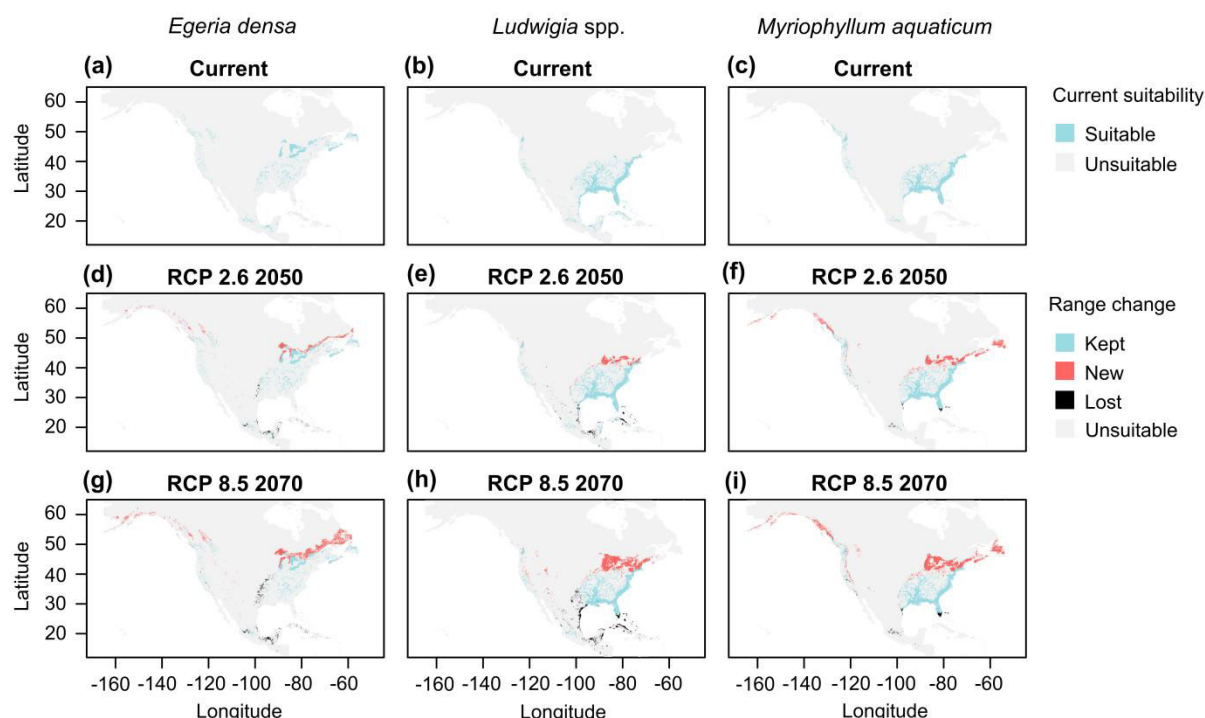


Figure 6-3. Current and projected future environmental suitability of North America for *Egeria densa*, *Ludwigia spp.* and *Myriophyllum aquaticum*, according to two different climate scenarios (RCP 2.6 and RCP 8.5). (a), (b), (c): Current climate suitability; (d), (e), (f): changes in the predicted distribution range of the species by 2050 according to RCP scenario 2.6 ; (g), (h), (i): changes in the predicted distribution range of the species by 2070 according to RCP scenario 8.5.

and ecological impacts: dense waterweed (*E. densa*), water primroses (*L. spp.*), and parrot feather (*M. aquaticum*). Our results highlighted that large portions of aquatic ecosystems are predicted to be suitable for these taxa in most regions of the world. In addition, our results showed that climate change is predicted to have negative impacts in their native range, but positive impacts in their invasive range, which has important implications for their management.

#### 6.4.1. Taxa bioclimatic ranges and impacts of climate change

The predicted responses of taxa to bioclimatic variables (see Table 2) are consistent with known temperature tolerance and preferences (Getsinger & Dillon, 1984; Hussner & Champion, 2011; Thouvenot *et al.*, 2013a). Our results suggested large differences in the proportion of suitable aquatic ecosystems between taxa for some regions of the world (*e.g.*, Asia, Africa), with *E. densa* generally having the highest habitat suitability and *M. aquaticum* having the lowest suitability throughout the world. These differences can be explained by their different climatic niches, but also by the differences between the types of aquatic environments considered suitable for the different taxa. For example, in Oceania, water bodies are rare, and most of them are in areas with suitable climates for *E. densa*, which explains the high proportion of this taxa in this particular range. Another example is the difference between *M. aquaticum* and *L. spp.* which have similar life

forms (amphiphytes) but different environmental preferences. The predicted range of *M. aquaticum* shows that this species has suitable bioclimatic areas at latitudes which are further north than those suitable for *L. spp.*, a result consistent with models by Kelly *et al.* (2014) in Ireland. The higher cold tolerance of *M. aquaticum* and *E. densa* may allow them to proliferate in Nordic countries and in southern Alaska from 2050 onwards, contrary to *L. spp.* Our results suggest that all three taxa will benefit from climate change in their invasive range, where they could expand their distribution. Unsurprisingly, their range is predicted to shift northwards in Europe and North America, with a more severe progression for high greenhouse gas concentration scenarios. This result is consistent with the predictions of Gallardo & Aldridge (2013) and Kelly *et al.* (2014) in Ireland and in Great Britain, but also with predictions for other macrophyte species (Heikkinen *et al.*, 2009; Alahuhta *et al.*, 2011). However, the proportion of suitable environments is predicted to decrease in the future in their native range, as well as in other areas of the world where they have not yet been reported. In general, higher greenhouse gas concentration scenarios should create less suitable climatic niches than lower ones. *L. spp.* is the taxa which may undergo the most severe loss of environmental niches in South America, and suitable climatic conditions are predicted to almost disappear from parts of

the continent, which may threaten the taxa in its native range.

#### 6.4.2. Sources of uncertainties

The protocol applied was devised with the aim to mitigate uncertainties. The high number of occurrences used to calibrate the models ensured good precision for the niche modelling, even though there is more monitoring and knowledge about taxa presence in their invaded ranges.

Our predictions illustrate the potential bioclimatic range of species based on their modelled environmental niches, and the occurrence of species within their suitable bioclimatic range is conditional upon multiple factors that can impede the colonisation of new environments by these plant taxa (see Figure 1 in Guisan & Thuiller 2005). Firstly, species have to disperse to a suitable area, which happens mainly by vegetative reproduction and is often human mediated. Prevention of the species dispersion by humans might be more manageable and efficient than controlling the invasive species once they have colonised new sites (see below).

Secondly, our models did not consider local factors such as water body size, water depth, or water quality (pH, nutrients, turbidity, etc.) which can greatly influence the suitability of aquatic environments for the taxa studied (Feijoó *et al.*, 2002; Hussner *et al.*, 2009; Bornette & Puijalon, 2010; Hussner, 2010). In addition, photoperiod is another

factor that was not represented in the predictive variables, even though it influences plant growth, and could limit their spread, especially at high latitudes. Nonetheless, large differences in photoperiod during the year also have consequences on local climates, and thus should be reflected indirectly in the climatic variables used.

Thirdly, the spread of the studied taxa throughout wetlands and water bodies might be impacted by competition with other native and invasive plant taxa. For example, studies have shown that *Elodea canadensis*, has recently experienced a northward range shift in its introduced range in Europe (Heikkinen *et al.*, 2009) and that the current potential distribution of *Hydrilla verticillata*, exotic in North America, is comparable with that of *E. densa* (Peterson *et al.*, 2003). Furthermore, in their native range *E. canadensis* and *Elodea nuttallii* recently became established in Alaska (Carey *et al.*, 2016). These species are from the same family as *E. densa* (Hydrocharitaceae) and may therefore colonise the same water bodies as our studied species, currently and in the future. Given the fast spread and the high growth rate of these species in their invaded ranges, the first of them to reach a water body might impede the colonisation of the other as a result of competition for light and other resources. Nonetheless, the taxa investigated in this study do not seem to be adversely affected by competition with other species (Stiers *et al.*, 2011; Thouvenot *et al.*, 2013b).

Thus, the colonisation of the same sites by these species might be more likely to lead to a succession of dominant invasives, or to communities of invasive plants. Consistent with this idea, (Gallardo & Aldridge, 2013) showed that the invasive species richness of aquatic plants may increase in Ireland in the future.

In addition, the GLWD database, used in this study to limit the potential presence of the taxa to aquatic environments and wetlands, represents current locations of water bodies and wetlands. In the future, a decrease in precipitation and the modification of rainfall frequency could lead to modifications of water bodies and wetland size and location. To be more accurate in our predictions, we need an estimation of the future potential distribution of water bodies and wetlands.

Finally, the modelled distribution of *L. spp.* might be either more or less accurate than for the two other taxa studied, as it groups together three different species from the *Ludwigia* genus. The results presented in this study represent average potential distributions and if the three Onagraceae species do not have the same climatic limits, the results might be under- or overestimated compared with an analysis of individual species. On the other hand, if they present similar bioclimatic niches, considering them together might have enhanced the prediction.

#### 6.4.3. Priorisation of management policy

Our predictions of the current climate ranges of the three invasive taxa presented in this study do not reflect their current distribution, especially outside their native range. Indeed, taxa have not yet been introduced into every continent, and, among other factors, the time since introduction of the taxa into their invasive range has not always allowed them to be in equilibrium with the environment, so they probably have not reached all of their suitable environments yet. Our results therefore highlight, not only an imminent risk of colonisation of new areas by the taxa, but also an opportunity to control the progression of the invasion front. The taxa spread mainly vegetatively in their exotic ranges, but *L. spp.* are also capable of sexual reproduction, which could increase their dispersion capacity (Ruaux *et al.*, 2009). In water bodies already colonised, propagules are mainly dispersed by water flow (Santamaría, 2002; Li, 2014). However, the colonisation of new watersheds can occur when propagules are transported by birds (Santamaría, 2002), even though humans are the main vector of introduction and spread through water bodies (Zhang & Boyle, 2010; Gallardo & Aldridge, 2013).

In order to control the invasion front, part of the policy could be to sensitise people who are susceptible to use the water bodies to recognise the species, and to report presences to local organisations or to a database.

Fishermen would therefore be able to remove invasive plant fragments from their boats when moving from one water body to another. Limiting the trade of these taxa could also be a solution, if coupled with increasing the awareness of people owning aquariums and garden ponds to the necessity of not introducing the species into natural ecosystems. Given the high human influence on the dispersion of aquatic plant species (Gallardo & Aldridge, 2013), educating people about the species could be a solution to preclude these macrophytes from reaching new suitable environments.

Furthermore, our models predicted future northward shifts in the bioclimatic ranges of the taxa in their invasive ranges (Europe and North America). The increase in bioclimatic suitability may accelerate the rate of expansion of their northernmost invasion front. In addition, the possible increase in flooding events due to more frequent heavy precipitation events (IPCC, 2012) may facilitate the ability of these taxa to disperse into new habitats, both within and outside their invasive ranges. Consequently, future monitoring of species presence should be prioritised both in current and future unoccupied but suitable habitats, within and to the north of current potential distributions. In Europe, the climate of Iceland is currently unsuitable for the three taxa, but is predicted to become suitable for *E. densa* and *M. aquaticum* under future climatic conditions.

Given the known sensitivity of islands to invasion, any importations of these species to Iceland should be avoided. Water bodies of Australia and New-Zealand are predicted to remain highly suitable for *E. densa*, but the long distances between some water bodies in Australia could prevent the dispersion of this species across the whole of the southeastern and southwestern parts of the country.

### Acknowledgement

We kindly thank Márcio José Silveira for providing the occurrences of the studied taxa in Brazil, and Aldyth Nys for the English editing of the manuscript. This work was supported by a Ph.D. fellowship from the French Ministry for Higher Education and Research to MG.

### Author contributions

B.L., G.T. and M.G. conceived the ideas. B.L. conceived the methods, and guided M.G. to perform modelling work. M.G. collected the data, ran the simulations and performed the analyses. M.G. wrote the manuscript, with contributions from all of the authors.

### Supporting Information: see Annexe D

**Appendix D1** Known records of the species

**Appendix D2** Data sources

**Appendix D3** Variable selection

**Appendix D4** Response of the species to climatic predictive variables

**Appendix D5** Evaluation metrics

**Appendix D6** Future suitable climate range

**Appendix D7** Future species distribution

### Synthèse des principaux résultats de la partie 3

- Le pourcentage d'habitats favorables augmentera pour *Myriophyllum aquaticum*, *Egeria densa* et *Ludwigia* spp. en Europe et en Amérique du Nord, où elles sont invasives.
- Ces nouveaux environnements seront localisés principalement au nord de leur aire de répartition potentielle actuelle, et seront d'autant plus nombreux que les émissions de gaz à effets de serres seront élevées.
- Dans les autres continents où elles sont exotiques, les espèces étudiées disposeront de moins d'habitats favorables.
- En Amérique du Sud, d'où elles sont natives, la surface des aires adaptées pour les espèces diminuera également, notamment pour *Ludwigia* spp.



## SYNTHÈSE, PERSPECTIVES ET CONCLUSIONS



### SYNTHÈSE

L'objectif général de mon travail de thèse était d'étudier les réponses de quatre espèces de macrophytes invasifs face au réchauffement climatique à travers l'impact de la température sur la croissance, le métabolisme, la germination, la phénologie ou la distribution d'une ou plusieurs de ces espèces. Pour répondre à cet objectif, nous avons mené des expériences à différents niveaux d'organisation biologique, de l'organisme à l'espèce en passant par la population, et à travers différentes approches.

#### **Capacité de germination des graines de Jussies exposées à une augmentation des températures**

Dans un premier temps nous nous sommes focalisées sur la reproduction sexuée des Jussies, et notamment sur la capacité de germination des graines et sur la survie et l'établissement des plantules. Les résultats montrent que des températures plus élevées améliorent modérément les capacités de germination, en conditions contrôlées comme en jardin expérimental, mais diminuent la survie des plantules tout en augmentant la production de biomasse de celles qui survivent (Chapitres 1 et 2). Les bénéfices apportés par une germination plus précoce et des taux de germination plus élevés pourraient donc être annulés en cas de températures plus élevées. Néanmoins la vigueur plus importante des plantules dans ces conditions pourrait leur conférer un avantage compétitif.

Par ailleurs, à notre connaissance la germination des populations étudiées dans nos expérimentations n'avait jamais été testée auparavant. Indépendamment des températures testées, les populations françaises de *L. peploides* avaient toujours un taux de germination plus important que celui de *L. hexapetala* en moyenne (68% contre 41% toutes expériences et toutes populations confondues). Ces résultats rejoignent ceux de Dandelot *et al.* (2005) et de Ruaux *et al.* (2009) qui font respectivement état d'une fructification et d'une viabilité des graines plus importantes pour *L. peploides* en France. En outre, il est intéressant de constater qu'en Californie les capacités de germination des deux espèces sont inversées par rapport aux populations françaises, puisque nous avons montré que les graines de *L. hexapetala* germent plus abondamment que celles de *L. peploides*. Pour l'heure, il est difficile d'établir si ces différences sont dues à des histoires d'invasion différentes, à des différences génétiques ou encore à une adaptation aux conditions climatiques locales.

La comparaison des taux de germination des populations françaises communes aux deux expérimentations (conditions contrôlées et jardin expérimental) permet de souligner d'autres différences entre *L. hexapetala* et *L. peploides*. En effet, les taux moyens de germination de *L.*

*hexapetala* étaient de 40% en chambre climatique et de 43% en jardin expérimental, alors que ceux de *L. peploides* étaient de 92 et 62%, respectivement. Ces comparaisons reflètent seulement des tendances puisqu'elles n'ont pas été testées statistiquement. Néanmoins nous pouvons avancer l'hypothèse que les différences observées résultent d'une plus grande sensibilité à l'amplitude thermique des graines de *L. peploides* provenant de France, étant donné que l'amplitude thermique journalière était constante en conditions contrôlées (10°C), alors qu'elle était plus variable en jardin expérimental. D'autre part, on peut également supposer que les radicules et les jeunes cotylédons de *L. peploides* étaient moins vigoureux que ceux de *L. hexapetala*, entraînant une difficulté à émerger du substrat dans l'expérience menée en jardin expérimental.

Les expériences menées dans les Chapitres 1 et 2 soulignent globalement des différences importantes entre les deux espèces, sans qu'il soit possible d'en déterminer les causes. Les résultats qui montrent un avantage en faveur de *L. hexapetala* pourraient s'expliquer par la décaploïdie de cette espèce, puisque la polyploïdie apporte des avantages compétitifs liés à une diversité génétique plus importante (Suda *et al.*, 2015; te Beest *et al.*, 2015). Cependant cette caractéristique ne peut à elle seule expliquer les différences de performance de ces deux espèces, puisque malgré sa diploïdie, *L. peploides* est plus compétitive que sa congénère pour certains traits (Grewell *et al.*, 2016b), notamment ceux relevant de la reproduction sexuée. Néanmoins, les taux de germination élevés mesurés pour les deux espèces de Jussies soulignent l'importance de leur potentiel de régénération à partir des graines. Ainsi il serait nécessaire d'éliminer au maximum les banques de graines de *L. hexapetala* et *L. peploides* dans les opérations de gestion afin d'éviter la régénération des populations via la reproduction sexuée.

### **Réponses morphologiques, phénologiques, et métaboliques des espèces soumises à une augmentation de température**

Dans un second temps, nous nous sommes intéressés à l'impact d'une augmentation de 3°C à différentes saisons sur les traits morphologiques, physiologiques ou phénologiques de différentes espèces. Pour l'espèce submergée *E. densa*, il est apparu qu'une augmentation de 3°C en conditions contrôlées des températures automnales minimales et maximales montrait des résultats différents selon la température considérée. Ainsi l'élévation de 3°C des températures minimales favorise la croissance apicale de cette espèce, alors que ce sont la régénération et la colonisation de l'espèce qui sont accrues lorsque c'est la température moyenne maximale qui est augmentée (Chapitre 3). En cas de réchauffement du climat, la croissance automnale d'*E. densa* pourrait donc être stimulée, avec de possibles conséquences positives sur la survie des individus en hiver et sur leur reprise de croissance au printemps. En revanche, l'expérience menée en conditions semi-

contrôlées a révélé qu'une augmentation de 3°C de la fin du printemps jusqu'au début de l'automne diminuait le recouvrement d'*E. densa* (Chapitre 5). Cette espèce n'est donc pas impactée de la même manière par une augmentation de température selon la saison considérée et la durée d'exposition.

En conditions contrôlées, une augmentation de température au printemps stimule davantage la croissance apicale, latérale ou racinaire d'espèces amphiphytes qu'une augmentation de température en été (Chapitre 4). Nous avons montré par ailleurs qu'une augmentation de 3°C en jardin expérimental stimulait significativement la croissance apicale et latérale de *L. hexapetala*. En revanche la forte variabilité intraspécifique n'a pas permis de mettre en évidence l'influence d'un réchauffement sur la croissance de *M. aquaticum*, *M. aquatica*, *M. scorpioides* et *P. crispus*, ni sur la phénologie de la floraison des six espèces testées (Chapitre 5).

Il s'avère que l'absence de modifications morphologiques ne signifie pas pour autant l'absence de changements physiologiques tels que des modifications d'ordre métabolique (Chapitres 4 et 5). Ainsi en conditions semi-contrôlées nous avons mis en évidence une diminution de la capacité anti-oxydante liée aux flavonols pour *M. aquatica* et *M. scorpioides*, sans que les traits morphologiques étudiés ne soient affectés. De plus, pour cinq des six espèces étudiées dans le Chapitre 5, la teneur en sucres solubles totaux était plus faible dans les feuilles après une exposition à des températures plus élevées de 3°C. Nous supposons que cette baisse pourrait être due à une exportation accrue vers d'autres organes, bien que cette hypothèse reste à vérifier. Par ailleurs un réchauffement au printemps en conditions contrôlées (Chapitre 4) n'a pas le même effet sur la teneur en sucres selon les espèces considérées : elle est modifiée qualitativement pour *M. aquaticum* et *M. scorpioides*, et quantitativement pour *L. hexapetala* et *M. aquaticum* ce qui pourrait traduire une réorientation différentielle des photosynthétats suite à la stimulation de la photosynthèse (Chapitre 4). En été en revanche, seule la composition en sucres des espèces invasives est modifiée. Le métabolisme carboné de *L. hexapetala* et *M. aquaticum* est affecté aux deux saisons testées, alors que des changements morphologiques sont observés seulement au printemps. Ces résultats supposent l'existence de mécanismes physiologiques communs face à l'augmentation des températures pour ces deux espèces invasives amphiphytes. Pour préciser les effets observés sur les sucres, il serait nécessaire à l'avenir de déterminer les teneurs en sucres dans d'autres organes ou bien d'élargir à d'autres métabolites afin de mieux comprendre les modifications métaboliques générées par ces espèces face à une augmentation de température modérée.

Nos expérimentations incluant à la fois des espèces invasives et des espèces natives ne permettent pas de conclure clairement quant à une meilleure performance écologique des espèces

invasives face à l'augmentation des températures. Nous n'avons pas non plus mis en évidence des différences de stratégies liées au type biologique des espèces (Chapitre 5). *L. hexapetala* est la seule espèce qui bénéficie d'une croissance apicale et latérale accrue suite à un réchauffement, que ce soit en conditions contrôlées ou en jardin expérimental. Plus qu'une opposition liée à l'origine géographique ou au type biologique des espèces, nos résultats mettent plutôt en avant que les capacités de colonisation déjà importantes de *L. hexapetala* pourraient être stimulées dans un contexte de réchauffement climatique, potentiellement via une stimulation de sa photosynthèse.

### **Distribution des espèces dans le contexte du changement climatique**

Dans un troisième temps, nous avons exploré quels pourraient être les changements de distribution de trois taxons invasifs face aux changements climatiques, selon les différents scénarios de l'IPCC. Nous avons utilisé des modèles de distribution d'espèces pour prédire la répartition potentielle actuelle et future de *M. aquaticum*, *Ludwigia* spp. et *E. densa* à partir de différentes variables de températures et de précipitations.

Le front d'invasion de ces taxons n'étant pas stabilisé, les projections à partir des valeurs climatiques du présent ont permis de prédire l'étendue maximale de leur aire de distribution potentielle actuelle. De plus, les prédictions dans le futur ont montré une extension vers le Nord de l'aire de distribution des trois taxons en Europe et en Amérique du Nord, liée au changement climatique. Plus les scénarios climatiques considérés incluent des émissions de gaz à effets de serre élevées, plus la présence des taxons dans leurs aires d'invasion s'étendrait jusqu'à des latitudes élevées. En revanche sur les autres continents, les modèles prédisent une diminution de l'aire de distribution des trois taxons face au changement climatique, y compris dans leur aire native. À l'avenir les conditions climatiques sur ces continents devraient donc être moins favorables qu'actuellement à la présence des taxons étudiés.

Les modèles utilisés présentent des limites du fait qu'ils reposent sur une estimation de la niche fondamentale des espèces, et non pas de la niche réalisée. L'intégration d'autres facteurs abiotiques (turbidité, teneurs en nutriments etc.), paysagers (fragmentation des habitats, degrés de connectivité des hydrosystèmes), mais surtout biotiques (compétition, facilitation, ennemis naturels) permettrait des prédictions plus précises. Néanmoins les prédictions obtenues avec le protocole appliqué peuvent permettre de cibler les zones à surveiller dans l'objectif de limiter l'expansion de ces trois taxons invasifs en Europe et en Amérique du Nord.

### PERSPECTIVES DE RECHERCHE

Ce travail de thèse a apporté des éléments de réponse à la question de l'impact du réchauffement et du changement climatique sur trois taxons de plantes aquatiques invasives en Europe. De nombreuses pistes de recherche restent néanmoins à explorer afin de mieux comprendre les réponses des macrophytes aux changements globaux, et pour anticiper les phénomènes de colonisation de nouveaux territoires par ces espèces.

#### Explorer l'influence d'autres facteurs climatiques

Nous nous sommes principalement focalisés sur l'impact de l'augmentation des températures, qui, bien qu'étant une composante essentielle du changement climatique, est loin d'être la seule. Il est incontestable que d'autres facteurs pourront influencer les capacités de colonisation des plantes invasives étudiées et expliquer leur distribution. Eusebio Malheiro *et al.* (2013) ont par exemple montré que la disponibilité en CO<sub>2</sub> avait un impact plus important que la lumière et la température sur la croissance et les réponses phénotypiques de *M. aquaticum*. L'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique dans les années à venir pourrait donc entraîner des modifications au sein des communautés végétales aquatiques. En outre la salinisation des eaux par intrusion saline ou due aux activités humaines pourrait limiter la colonisation des eaux saumâtres par *L. hexapetala*, mais ne freinerait pas celle de *M. aquaticum* (Thouvenot *et al.*, 2012).

Par ailleurs, les plantes aquatiques sont par définition très dépendantes de la hauteur de la colonne d'eau, et plus largement de la disponibilité en eau, qui sera affectée par les modifications des régimes des précipitations. La tolérance à la dessiccation dépend de l'espèce considérée (Barnes *et al.*, 2013). Des expérimentations menées sur le terrain sur des espèces submergées ont montré que leur exposition à l'air pendant plusieurs semaines diminue largement la survie des fragments, mais permet néanmoins la régénération des populations, à partir des turions notamment (Barrat-Segretain & Cellot, 2007). En outre, toujours pour des espèces submergées, la rapidité de la dessiccation dépend du type de sédiments sur lequel elles se trouvent lorsque la colonne d'eau est inexistante (Silveira *et al.*, 2009). Des espèces amphiphytes telles que *M. aquaticum* peuvent être relativement tolérantes à la dessiccation (Barnes *et al.*, 2013), et il serait intéressant d'étudier leur réponse suite à une exondation prolongée due à un étiage sévère combiné à des températures élevées. Il pourrait s'agir par exemple d'étudier les changements de la profondeur d'enracinement, la densité de ramifications racinaires, ou encore le ratio biomasse racinaire sur biomasse aérienne de ces espèces, dans différents types de substrats naturels.

### **Approfondir les connaissances sur la reproduction sexuée des Jussies**

Ce travail de thèse et de précédents travaux (Touzot & Dutartre, 2002; Dandelot, 2004; Ruaux, 2008) ont apporté des éléments nouveaux sur les connaissances liées à la reproduction sexuée des Jussies en France, qui mériteraient d'être approfondies. Concernant la germination par exemple, il serait indispensable d'établir les conditions optimales de germination de *L. hexapetala* et *L. peploides*, tant en testant une large gamme de températures qu'en appliquant différentes conditions et différentes durées de vernalisation, ou encore l'impact de l'âge des graines. En outre, les expérimentations présentées dans cette thèse sont relativement éloignées de la réalité du terrain, notamment parce que nous avons décortiqué les capsules pour en extraire les graines. De plus, afin de dissocier les potentiels effets des conditions environnementales au moment de la formation des fruits de différentes populations, il serait nécessaire de produire des graines à partir de plantes mères cultivées dans des conditions similaires. Des expérimentations complémentaires visant à évaluer les distances de dispersion de propagules sexuées et asexuées dans des milieux lotiques apporteraient des informations qui permettraient de mieux appréhender le potentiel de dispersion des Jussies via ces deux modes de reproduction.

### **Continuer d'étudier les caractéristiques physiologiques des macrophytes invasifs**

L'étude de la physiologie des organismes invasifs est un moyen de mieux comprendre leur succès invasif et leur tolérance à des conditions environnementales variées. Le travail entrepris dans cet objectif concernant les réponses des macrophytes à l'augmentation des températures pourrait être étoffé par des profilages métaboliques plus complets, ciblant par exemple différents organes, d'autres métabolites primaires ou des métabolites secondaires connus pour être abondants dans ce type de plantes. Des résultats préliminaires obtenus à partir de profils RMN sur des extraits bruts de nos espèces ont effectivement révélé l'existence de molécules spécifiques qu'il reste à identifier. La mise en relation de telles données via l'établissement de réseaux biologiques pourrait faciliter la mise en évidence de profils de réponse à des facteurs abiotiques (Junker *et al.*, 2006).

### **Intégrer les résultats d'expérimentations à des modèles prédictifs**

L'évaluation de modèles de distribution d'espèces par des expérimentations est parfois effectuée (Ebeling *et al.*, 2008; Pattison & Mack, 2008; Sheppard *et al.*, 2014) mais reste relativement rare. Certains auteurs utilisent directement les traits des espèces pour prédire la vitesse et la probabilité de changement d'aire de répartition (Estrada *et al.*, 2015). L'idéal serait de pouvoir combiner ces deux types d'approches, en intégrant des résultats expérimentaux et des variables environnementales à des modèles prédictifs. L'utilisation de la base de données TRY,

qui recense les valeurs de différents traits biologiques pour de nombreuses espèces de plantes, dont celles utilisées durant ce travail de thèse, peut être une base pour de tels modèles. Dans le cadre des invasions des écosystèmes aquatiques, il pourrait également être pertinent d'utiliser des modèles pour simuler la dynamique de végétation et la dispersion des espèces à l'échelle d'un bassin versant.

### **Avoir recours à la biologie moléculaire pour étudier les invasions par les macrophytes**

Pour la plupart des espèces invasives, les connaissances sur les voies d'introduction sont basées sur des données historiques et des observations. L'utilisation de marqueurs moléculaires permet de retracer les routes d'invasion, et peut donc fournir des informations sur l'histoire du processus d'invasion, telles que le nombre d'introduction à l'origine de l'invasion, mais aussi sur l'origine géographique et la composition génétique des populations invasives (Guillemaud *et al.*, 2010; Weyl *et al.*, 2016). De plus, une identification précise des population sources dans l'aire native peut contribuer au choix d'agents biologiques ayant la même origine géographique que les populations invasives (Estoup & Guillemaud, 2010). Des analyses génétiques peuvent aussi permettre de mettre en évidence des événements de polyploïdisation, la détection d'hybrides entre espèces invasives congénères, mais aussi la détection précoce de la présence d'une espèce invasive dans un milieu (Darling, 2014; Chown *et al.*, 2015). Ainsi l'utilisation d'outils moléculaires dans le cadre des invasions biologiques aquatiques serait enrichissante puisqu'elle permet d'aborder à la fois des questions théoriques et appliquées.

### **Un besoin de connaissances sur l'écologie des espèces dans leur aire d'indigénat**

Les connaissances disponibles sur les espèces aquatiques étudiées dans cette thèse portent principalement sur leurs caractéristiques dans leur aire d'introduction. Or il existe un besoin d'informations sur ces espèces dans leur milieu indigène, telles que leurs stratégies de réponse et leur plasticité vis-à-vis des conditions environnementales, leur capacité reproductive, la composition et la structure des communautés dans lesquelles elles évoluent, ou encore les ennemis naturels qui permettent de réguler l'expansion des populations. Des mesures et des expériences menées à la fois sur des individus natifs et des individus invasifs pourraient permettre de mettre en lumière les caractères qui diffèrent entre eux, et ainsi d'expliquer leur potentiel invasif en Europe et en Amérique du Nord.



## CONCLUSIONS

Ce travail de thèse a permis de mettre en évidence que les quatre espèces végétales aquatiques invasives étudiées seront impactées par le réchauffement et le changement climatique à venir. Cependant ces résultats obtenus par des expériences en monoculture ne permettent pas de conclure qu'elles seront plus avantagées que des espèces indigènes. C'est pourquoi des expérimentations complémentaires seraient nécessaires pour étudier l'impact de températures plus élevées sur des communautés mixtes composées d'espèces exotiques et indigènes, afin d'évaluer la compétition entre espèces et l'éventuelle dominance des espèces invasives dans des conditions changeantes. L'étude des macrophytes indigènes paraît nécessaire afin de déterminer la sensibilité future des communautés aux changements climatiques et aux invasions biologiques. Mis à part les températures, d'autres facteurs pourront influencer les performances futures des espèces, tels que les précipitations, incluses dans le chapitre 6 pour modéliser la distribution des espèces, ou la concentration atmosphérique en CO<sub>2</sub>.

Dans trois chapitres de cette thèse nous avons démontré l'existence de forts effets populations sur les réponses d'*E. densa*, *L. hexapetala* et *L. peploides* à la température, et ce même pour des populations provenant de sites géographiquement proches. Ces effets peuvent être dus à des conditions environnementales différentes dans les milieux, à des adaptations locales ou à des différences génétiques. La prise en compte de différentes populations semble donc nécessaire dans l'étude d'une espèce lorsque l'on souhaite connaître de manière exhaustive l'étendue de sa gamme de réponse à différents facteurs.

Un autre résultat mis en exergue par nos études est que les Jussies, notamment *L. hexapetala*, pourraient être particulièrement avantagées par un climat plus chaud, avec une stimulation de leur croissance et de leur germination, et donc de leurs capacités de colonisation. Parmi les taxons étudiés, ce dernier serait donc le plus agressif face à l'augmentation des températures, cependant les prédictions de distribution montrent que ce sont les niches climatiques de *M. aquaticum* et *E. densa* qui seraient situées aux latitudes les plus élevées dans le futur. Actuellement les Jussies font néanmoins partie des espèces les plus problématiques actuellement en milieu aquatique, et leurs impacts devraient être accentués puisque désormais elles colonisent également le milieu terrestre (Haury *et al.*, 2012). Nos travaux démontrent que le réchauffement climatique ne facilitera pas la régulation des populations de *L. hexapetala* et *L. peploides*, et soulignent la nécessité de prendre en compte leur potentiel de régénération à partir des graines.

Enfin, les invasions biologiques constituent une problématique anthropocentrée, des causes d'introduction d'espèces exotiques jusqu'à leurs conséquences sur les usages des écosystèmes, et

les moyens consacrés pour lutter contre elles le sont principalement parce que l'Homme est affecté dans sa santé ou ses activités. Si la colonisation des écosystèmes par certaines espèces est rapide et impressionnante à l'échelle de temps humaine, à une échelle de temps plus longue, les écosystèmes trouveront probablement un nouvel équilibre intégrant des espèces exotiques ainsi que des espèces qui n'existent pas actuellement. De plus il existe des exemples d'espèces exotiques qui après une phase d'expansion dans le milieu aquatique sont en nette régression (*Caulerpa taxifolia*, *Elodea canadensis*) (Simpson, 1984; Jaubert *et al.*, 2003). Néanmoins, la sensibilisation du public vis-à-vis des espèces invasives pourrait être un levier important dans la lutte contre les invasions biologiques. La connaissance des principales espèces invasives par les particuliers pourrait leur permettre de signaler la localisation de nouvelles populations aux experts ou dans des bases de données, facilitant le suivi des fronts d'invasion et permettant l'éradication précoce des propagules. En outre, la diffusion d'informations auprès des usagers des milieux concernant les conséquences du prélèvement et du transport d'espèces qu'ils ne connaissent pas permettrait également d'éviter l'établissement de nouvelles populations d'espèces invasives.



## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

## A

- Ågren G.I. (1985) Theory for growth of plants derived from the nitrogen productivity concept. *Physiologia Plantarum*, **64**, 17–28.
- Alahuhta J., Heino J., & Luoto M. (2011) Climate change and the future distributions of aquatic macrophytes across boreal catchments. *Journal of Biogeography*, **38**, 383–393.
- Albrecht G., Biemelt S., & Baumgartner S. (1997) Accumulation of fructans following oxygen deficiency stress in related plant species with different flooding tolerances. *New Phytologist*, **136**, 137–144.
- Allouche O., Tsoar A., & Kadmon R. (2006) Assessing the accuracy of species distribution models: Prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, **43**, 1223–1232.
- Almeselmani M., Deshmukh P.S., Sairam R.K., Kushwaha S.R., & Singh T.P. (2006) Protective role of antioxidant enzymes under high temperature stress. *Plant Science*, **171**, 382–388.
- Alpert P., Bone E., & Holzapfel 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.
- Atkin O.K. & Tjoelker M.G. (2003) Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends in Plant Science*, **8**, 343–351.
- Azuma A., Yakushiji H., Koshita Y., & Kobayashi S. (2012) Flavonoid biosynthesis-related genes in grape skin are differentially regulated by temperature and light conditions. *Planta*, **236**, 1067–1080.

## B

- Baniwal S.K., Bharti K., Chan K.Y., Fauth M., Ganguli A., Kotak S., Mishra S.K., Nover L., Port M., Scharf K.-D., Tripp J., Weber C., Zielinski D., & von Koskull-Döring P. (2004) Heat stress response in plants: a complex game with chaperones and more than twenty heat stress transcription factors. *Journal of Biosciences*, **29**, 471–487.
- Barbe J. (1984) Les végétaux aquatiques. Données biologiques et écologiques, clés de détermination des macrophytes de France. *Bulletin Français de Pisciculture*, **42**.
- Barbet-Massin M., Jiguet F., Albert C.H., & Thuiller W. (2012) Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 327–338.
- Barko J.W. & Smart R.M. (1981) Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecological Monographs*, **51**, 219–235.
- Barnes M.A., Jerde C.L., Keller D., Chadderton W.L., Howeth J.G., & Lodge D.M. (2013) Viability of aquatic plant fragments following desiccation. *Invasive Plant Science and Management*, **6**, 320–325.
- Barnosky A.D., Matzke N., Tomiya S., Wogan G.O.U., Swartz B., Quental T.B., Marshall C., McGuire J.L., Lindsey E.L., Maguire K.C., Mersey B., & Ferrer E.A. (2011) Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, **471**, 51–57.
- Barrat-Segretain M.H. & Bornette G. (2000) Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: Effect of disturbance seasonality. *Hydrobiologia*, **421**, 31–39.
- Barrat-Segretain M.H., Bornette G., & Hering-Vilas-Bôas A. (1998) Comparative abilities of

- vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. *Aquatic Botany*, **60**, 201–211.
- Barrat-Segretain M.H. & Cellot B. (2007) Response of invasive macrophyte species to drawdown: The case of *Elodea* sp. *Aquatic Botany*, **87**, 255–261.
- Barrett S.C.H., Colautti R.I., & Eckert C.G. (2008) Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Molecular Ecology*, **17**, 373–383.
- Bartomeus I., Park M.G., Gibbs J., Danforth B.N., Lakso A.N., & Winfree R. (2013) Biodiversity ensures plant-pollinator phenological synchrony against climate change. *Ecology Letters*, **16**, 1331–1338.
- Barton K. (2016) MuMIn: Multi-Model Inference.
- Baskin C.C. & Baskin J.M. (1998) *Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. San Diego, Academic Press.
- Baskin C.C. & Baskin J.M. (2014) *Seed. Ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination, Second edition*. San Diego, Academic Press.
- Bates D., Maechler M., Bolker B., & Walker S. (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, **67**, 1–48.
- Beer S. & Wetzel R.G. (1982) Photosynthesis in submersed macrophytes of a temperate lake. *Plant physiology*, **70**, 488–492.
- Bellard C., Leclerc C., Leroy B., Bakkenes M., Veloz S., Thuiller W., & Courchamp F. (2014) Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 1376–1386.
- Bellard C., Leroy B., Thuiller W., Rysman J.F., & Courchamp F. (2016) Major drivers of invasion risks throughout the world. *Ecosphere*, **7**, 1–14.
- Bellard C., Thuiller W., Leroy B., Genovesi P., Bakkenes M., & Courchamp F. (2013) Will climate change promote future invasions? *Global Change Biology*, **19**, 3740–3748.
- Benaglia T., Chauveau D., Hunter D.R., & Young D.S. (2009) mixtools: An R Package for Analyzing Mixture Models. *Journal of Statistical Software*, **32**, .
- Berg M.P., Kiers E.T., Driessen G., van der Heijden M., Kooi B.W., Kuenen F., Liefting M., Verhoef H.A., & Ellers J. (2010) Adapt or disperse: understanding species persistence in a changing world. *Global Change Biology*, **16**, 587–598.
- Berner L. (1971) Note sur Jussieu en France. *Bulletin du Centre d'Etudes et de Recherche Scientifique de Biarritz*, **8**, 675–692.
- Blackburn T.M., Pyšek P., Bacher S., Carlton J.T., Duncan R.P., Jarošík V., Wilson J.R.U., & Richardson D.M. (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in ecology and evolution*, **26**, 333–9.
- Blossey B. & Nötzold R. (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, **83**, 887–889.
- Bolduan B.R., Van Eeckhout G.C., Quade H.W., & Gannon J.E. (1994) *Potamogeton crispus* – The Other Invader. *Lake and Reservoir Management*, **10**, 113–125.
- Bonilla N.O. & Pringle E.G. (2015) Contagious seed dispersal and the spread of avian-dispersed exotic plants. *Biological Invasions*, **17**, 3409–3418.
- Bornette G. & Pujalon S. (2010) Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquatic Sciences*, **73**, 1–14.

- Boudouresque C.F. & Verlaque M. (2002) Biological pollution in the Mediterranean Sea : invasive versus introduced macrophytes. *Marine pollution bulletin*, **44**, 32–38.
- Bowes G., Rao S.K., Estavillo G.M., & Reiskind J.B. (2002) C4 mechanisms in aquatic angiosperms: comparisons with terrestrial C4 systems. *Functional Plant Biology*, **29**, 379–392.
- Bozinovic F. & Pörtner H.O. (2015) Physiological ecology meets climate change. *Ecology and Evolution*, **5**, 1025–1030.
- Bradford K.J. (2002) Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. *Weed Science*, **50**, 248–260.
- Bradley B.A., Oppenheimer M., & Wilcove D.S. (2009) Climate change and plant invasions: restoration opportunities ahead? *Global Change Biology*, **15**, 1511–1521.
- Bradley N.L., Leopold A.C., Ross J., & Huffaker W. (1999) Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**, 9701–9704.
- Brändle M., Stadler J., Klotz S., & Brandl R. (2003) Distributional range size of weedy plant species is correlated to germination patterns. *Ecology*, **84**, 136–144.
- Breiman L. (2001) Random forests. *Machine learning*, **45**, 5–32.
- Breiman L., Friedman J.H., Olshen R.A., & Stone C.J. (1984) *Classification and regression trees*. Chapman and Hall,
- Brisson J., Paradis E., & Bellavance M.-E. (2008) Evidence of sexual reproduction in the invasive Common Reed (*Phragmites australis* subsp. *australis*; Poaceae) in Eastern Canada: A possible consequence of global warming? *Rhodora*, **110**, 225–230.
- Bristow J.M. & Whitcombe M. (1971) The role of roots in the nutrition of aquatic vascular plants. *American Journal of Botany*, **58**, 8–13.
- Broennimann O. & Guisan A. (2008) Predicting current and future biological invasions: both native and invaded ranges matter. *Biology Letters*, **4**, 585–589.
- Broennimann O., Treier U.A., Müller-Schärer H., Thuiller W., Peterson A.T., & Guisan A. (2007) Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, **10**, 701–9.
- Bruckerhoff L., Havel J., & Knight S. (2014) Survival of invasive aquatic plants after air exposure and implications for dispersal by recreational boats. *Hydrobiologia*, **746**, 113–121.
- Buisson L., Thuiller W., Casajus N., Lek S., & Grenouillet G. (2010) Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Global Change Biology*, **16**, 1145–1157.
- Burkhardt A., Internicola A., & Bernasconi G. (2009) Effects of pollination timing on seed paternity and seed mass in *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *Annals of Botany*, **104**, 767–773.
- Burnett D.A., Champion P.D., Clayton J.S., & Ogden J. (2007) A system for investigation of the temperature responses of emergent aquatic plants. *Aquatic Botany*, **86**, 187–190.
- Burns J.H. & Winn A.A. (2006) A comparison of plastic responses to competition by invasive and non-invasive congeners in the Commelinaceae. *Biological Invasions*, **8**, 797–807.
- Byars S.G. & Hoffmann A.A. (2009) Lack of strong local adaptation in the alpine forb *Craspedia lamicola* in Southeastern Australia. *International Journal of Plant Sciences*, **170**, 906–917.
- Byun C., de Blois S., & Brisson J. (2015) Interactions between abiotic constraint, propagule pressure, and biotic resistance regulate plant invasion. *Oecologia*, **178**, 285–296.

# C

- Cabra-Rivas I., Saldaña A., Castro-Díez P., & Gallien L. (2016) A multi-scale approach to identify invasion drivers and invaders' future dynamics. *Biological Invasions*, **18**, 411–426.
- Callaway R.M. & Ridenour W.M. (2004) Novel weapons : invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 436–443.
- Capon S.J. & Brock M.A. (2006) Flooding, soil seed bank dynamics and vegetation resilience of a hydrologically variable desert floodplain. *Freshwater Biology*, **51**, 206–223.
- Capon S.J., Chambers L.E., Mac Nally R., Naiman R.J., Davies P., Marshall N., Pittock J., Reid M., Capon T., Douglas M., Catford J., Baldwin D.S., Stewardson M., Roberts J., Parsons M., & Williams S.E. (2013) Riparian Ecosystems in the 21st Century: Hotspots for Climate Change Adaptation? *Ecosystems*, **16**, 359–381.
- Carey M.P., Sethi S.A., Larsen S.J., & Rich C.F. (2016) A primer on potential impacts, management priorities, and future directions for *Elodea* spp. in high latitude systems: learning from the Alaskan experience. *Hydrobiologia*, **777**, 1–19.
- Carón M.M., De Frenne P., Chabrierie O., Cousins S.A.O., De Backer L., Decocq G., Diekmann M., Heinken T., Kolb A., Naaf T., Plue J., Selvi F., Strimbeck G.R., Wulf M., & Verheyen K. (2015) Impacts of warming and changes in precipitation frequency on the regeneration of two *Acer* species. *Flora*, **214**, 24–33.
- Carpenter S.R., Fisher S.G., Grimm N.B., & Kitchell J.F. (1992) Global change and freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology, and Systematics*, **23**, 119–139.
- Carrillo Y., Guarín A., & Guillot G. (2006) Biomass distribution, growth and decay of *Egeria densa* in a tropical high-mountain reservoir (NEUSA, Colombia). *Aquatic Botany*, **85**, 7–15.
- Carruthers R.I., Franc M.K., Gee W.S., Cossé A. a., Grewell B.J., & Beck J.J. (2011) Volatile emissions from the flea beetle *Altica litigata* (Coleoptera: Chrysomelidae) associated with invasive *Ludwigia hexapetala*. *Chemoecology*, **21**, 253–259.
- Catford J.A., Jansson R., & Nilsson C. (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, **15**, 22–40.
- Cayton H.L., Haddad N.M., Gross K., & Diamond S.E. (2015) Do growing degree days predict phenology across butterfly species ? **96**, 1473–1479.
- Chapin F.S., Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C., & Díaz S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**, 234–42.
- Chown S.L., Hodgins K.A., Griffin P.C., Oakeshott J.G., Byrne M., & Hoffmann A.A. (2015) Biological invasions, climate change and genomics. *Evolutionary Applications*, **8**, 23–46.
- Chuine I., Morin X., Sonié L., Collin C., Fabreguettes J., Degueldre D., Salager J.L., & Roy J. (2012) Climate change might increase the invasion potential of the alien C4 grass *Setaria parviflora* (Poaceae) in the Mediterranean Basin. *Diversity and Distributions*, **18**, 661–672.
- Cleland E.E., Chuine I., Menzel A., Mooney H.A., & Schwartz M.D. (2007) Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 357–365.
- Cleland E.E., Esch E., & McKinney J. (2015) Priority effects vary with species identity and origin in an experiment varying the timing of seed arrival. *Oikos*, **124**, 33–40.
- Clements D.R. & Ditommaso A. (2011) Climate change and weed adaptation: can evolution of



- invasive plants lead to greater range expansion than forecasted? *Weed Research*, **51**, 227–240.
- Cochrane A., Yates C.J., Hoyle G.L., & Nicotra A.B. (2015) Will among-population variation in seed traits improve the chance of species persistence under climate change? *Global Ecology and Biogeography*, **24**, 12–24.
- Colautti R., Parker J.D., Cadotte M.W., Pyšek P., Brown C.S., Sax D., & Richardson D. (2014) Quantifying the invasiveness of species. *NeoBiota*, **21**, 7–27.
- Colautti R.I., Grigorovich I.A., & MacIsaac H.J. (2006) Propagule pressure: A null model for biological invasions. *Biological Invasions*, **8**, 1023–1037.
- Collins M., Knutti R., Arblaster H., Dufresne J.-L., Fichefet, T. Friedlingstein, P. Gao X., Gutowski W.J., Johns T., Krinner G., Shongwe M., Tebaldi C., Weaver A.J., & Wehner M. (2013) *IPCC, 2013: Long-term climate change: projections, commitments and irreversibility. In: Climate Change 2013: The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.* Cambridge, New York.
- Collins M., Tett S.F.B., & Cooper C. (2001) The internal climate variability of HadCM3, a version of the Hadley Centre coupled model without flux adjustments. *Climate Dynamics*, **17**, 61–81.
- Cook C.D., & Urmi-König K. (1984) A revision of the genus *Egeria* (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany*, **19**, 73–96.
- Corlett R.T. & Westcott D.A. (2013) Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology and Evolution*, **28**, 482–488.
- Čuda J., Skálová H., Janovský Z., & Pyšek P. (2016) Juvenile biological traits of *Impatiens* species are more strongly associated with naturalization in temperate climate than their adult traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **20**, 1–10.
- Curt M.D., Curt G., Aguado P.L., & Fernández J. (2010) Proposal for the biological control of *Egeria densa* in small reservoirs : A spanish case. *Journal of Aquatic plant management*, **48**, 124–127.

## D

---

- D'Antonio C.M. & Meyerson L.A. (2002) Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration. *Restoration Ecology*, **10**, 703–713.
- DaMatta F.M., Grandis A., Arenque B.C., & Buckeridge M.S. (2010) Impacts of climate changes on crop physiology and food quality. *Food Research International*, **43**, 1814–1823.
- Dandelot S. (2004) *Les Ludwigia spp. invasives du Sud de la France : historique, biosystématique, biologie et écologie.* Université d'Aix-Marseille
- Dandelot S., Matheron R., Le Petit J., Verlaque R., & Cazaubon A. (2005a) Temporal variations of physicochemical and microbiological parameters in three freshwater ecosystems (southeastern France) invaded by *Ludwigia* spp. *Comptes Rendus Biologies*, **328**, 991–9.
- Dandelot S., Robles C., Pech N., Cazaubon A., & Verlaque R. (2008) Allelopathic potential of two invasive alien *Ludwigia* spp. *Aquatic Botany*, **88**, 311–316.
- Dandelot S., Verlaque R., Dutartre A., & Cazaubon A. (2005b) Ecological, dynamic and taxonomic problems due to *Ludwigia* (Onagraceae) in France. *Hydrobiologia*, **551**, 131–136.
- Darling J.A. (2014) Genetic studies of aquatic biological invasions: closing the gap between research and management. *Biological Invasions*, 951–971.
- Darrin H. (2009) Invasive Species of the Pacific Northwest : Brazilian Elodea, *Egeria densa* , *Anacharis*, *Philotria densa*, Giant Elodea, Brazilian waterweed. *Washington Department of*

*Ecology: Aquatic Weeds, USA, .*

- Davis M.A., Chew M.K., Hobbs R.J., Lugo A.E., Ewel J.J., Vermeij G.J., Brown J.H., Rosenzweig M.L., Gardener M.R., Carroll S.P., Thompson K., Pickett S.T.A., Stromberg J.C., Del Tredici P., Suding K.N., Ehrenfeld J.G., Grime J.P., Mascaro J., & Briggs J.C. (2011) Don't judge species on their origins. *Nature*, **474**, 153–154.
- Davis M.A. & Thompson K. (2001) Invasion terminology: Should ecologists define their terms differently than others? No, not if we want to be of any help! *Bulletin of the Ecological Society of America*, **82**, 206.
- de Bello F., Lavorel S., Díaz S., Harrington R., Cornelissen J.H.C., Bardgett R.D., Berg M.P., Cipriotti P., Feld C.K., Hering D., da Silva P.M., Potts S.G., Sandin L., Sousa J.P., Storkey J., Wardle D.A., & Harrison P.A. (2010) Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 2873–2893.
- De Frenne P., Graae B.J., Rodríguez-Sánchez F., Kolb A., Chabrierie O., Decocq G., De Kort H., De Schrijver A., Diekmann M., Eriksson O., Gruwez R., Hermy M., Lenoir J., Plue J., Coomes D.A., & Verheyen K. (2013) Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature. *Journal of Ecology*, **101**, 784–795.
- Delello D. (2008) *Composição e distribuição (espacial e temporal) de macrófitas aquáticas no reservatório do Lobo (Broa), Itirapina/Brotas, SP*. Universidade de São Paulo,
- Denny M. & Helmuth B. (2009) Confronting the physiological bottleneck: A challenge from ecomechanics. *Integrative and Comparative Biology*, **49**, 197–201.
- Dhir B. (2015) Status of aquatic macrophytes in changing climate: A perspective. *Journal of Environmental Science and Technology*, **8**, 139–148.
- Didham R.K., Tylianakis J.M., Hutchison M.A., Ewers R.M., & Gemmell N.J. (2005) Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in ecology & evolution*, **20**, 470–474.
- Diez J.M., D'Antonio C.M., Dukes J.S., Grosholz E.D., Olden J.D., Sorte C.J., Blumenthal D.M., Bradley B.A., Early R., Ibáñez I., Jones S.J., Lawler J.J., & Miller L.P. (2012) Will extreme climatic events facilitate biological invasions? *Frontiers in Ecology and the Environment*, **10**, 249–257.
- Di Nino F., Thiébaud G., & Muller S. (2007) Phenology and phenotypic variation of genetically uniform populations of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St John at sites of different trophic states. *Fundamental and Applied Limnology*, **168**, 335–343.
- Dokulil M.T. (2013) Predicting summer surface water temperatures for large Austrian lakes in 2050 under climate change scenarios. *Hydrobiologia*, **731**, 19–29.
- Dong M., Lu B.-R., Zhang H.-B., Chen J.-K., & Li B. (2006) Role of sexual reproduction in the spread of an invasive clonal plant *Solidago canadensis* revealed using intersimple sequence repeat markers. *Plant Species Biology*, **21**, 13–18.
- Donohue K. (2005) Seeds and seasons: interpreting germination timing in the field. *Seed Science Research*, **15**, 175–187.
- Donohue K., Rubio de Casas R., Burghardt L., Kovach K., & Willis C.G. (2010) Germination, postgermination adaptation, and species ecological ranges. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **41**, 293–319.
- Dray S. & Dufour A.B. (2007) The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1–20.
- Dudgeon D., Arthington A.H., Gessner M.O., Kawabata Z.-I., Knowler D.J., Lévêque C.,

Naiman R.J., Prieur-Richard A.-H., Soto D., Stiasny M.L.J., & Sullivan C.A. (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, **81**, 163–82.

Dukes J.S. & Mooney H.A. (1999) Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 135–139.

Dutartre A. & Petelczyc M. (2005) Germination et dynamique de développement des plantules de *Ludwigia grandiflora* en milieu naturel et en conditions de laboratoire.

## E

---

Ebeling S.K., Welk E., Auge H., & Bruelheide H. (2008) Predicting the spread of an invasive plant: Combining experiments and ecological niche model. *Ecography*, **31**, 709–719.

Elith J., Ferrier S., Huettmann F., & Leathwick J. (2005) The evaluation strip: A new and robust method for plotting predicted responses from species distribution models. *Ecological Modelling*, **186**, 280–289.

Elith J. & Leathwick J.R. (2009) Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**, 677–697.

Elton C.S. (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, Londres.

EPPO (2011) *Ludwigia grandiflora* and *L. peploides* Onagraceae - Water primroses. *EPPO Bulletin*, **41**, 414–418.

Erfmeier A. & Bruelheide H. (2005) Invasive and native *Rhododendron ponticum* populations: Is there evidence for genotypic differences in germination and growth? *Ecography*, **28**, 417–428.

Estoup A. & Guillemaud T. (2010) Reconstructing routes of invasion using genetic data: Why, how and so what? *Molecular Ecology*, **19**, 4113–4130.

Estrada A., Morales-Castilla I., Caplat P., & Early R. (2015) Usefulness of species traits in predicting range shifts. *Trends in Ecology and Evolution*, .

Estrada J.A., Wilson C.H., NeSmith J.E., & Flory S.L. (2016) Propagule quality mediates invasive plant establishment. *Biological Invasions*, .

Eusebio Malheiro A.C., Jahns P., & Hussner A. (2013) CO<sub>2</sub> availability rather than light and temperature determines growth and phenotypical responses in submerged *Myriophyllum aquaticum*. *Aquatic Botany*, **110**, 31–37.

## F

---

Falk-Petersen J., Bøhn T., & Sandlund O.T. (2006) On the numerous concepts in invasion biology. *Biological Invasions*, **8**, 1409–1424.

Feijoó C., García M.E., Momo F., & Toja J. (2002) Nutrient absorption by the submerged macrophyte *Egeria densa* Planch.: Effect of ammonium and phosphorus availability in the water column on growth and nutrient uptake. *Limnetica*, **21**, 93–104.

Felker-Quinn E., Schweitzer J.A., & Bailey J.K. (2013) Meta-analysis reveals evolution in invasive plant species but little support for Evolution of Increased Competitive Ability (EICA). *Ecology and Evolution*, **3**, 739–751.

Fenner M. (1985) *Seed ecology*. Chapman and Hall, London.

Fenster C.B. & Galloway L.F. (2000) Inbreeding and outbreeding depression in natural populations of *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae). *Conservation Biology*, **14**, 1406–1412.

- Feuillade J. (1961a) Une plante aquatique nouvelle pour la France *Elodea densa* (Planch.) Casp. *Bulletin de la Societe Lineenne de Normandie*, **10**, 47–51.
- Feuillade J. (1961b) Note complémentaire sur *Elodea densa* (Planch.) Casp. *Bulletin de la Societe Lineenne de Normandie*, **10**, 185–188.
- Figuerola J., Santamaría L., Green A.J., Luque I., Alvarez R., & Charalambidou I. (2005) Endozoochorous dispersal of aquatic plants: Does seed gut passage affect plant performance? *American Journal of Botany*, **92**, 696–699.
- Finch J.M., Samways M.J., Hill T.R., Piper S.E., & Taylor S. (2006) Application of predictive distribution modelling to invertebrates: Odonata in South Africa. *Biodiversity and Conservation*, **15**, 4239–4251.
- Fitter A.H., Fitter R.S.R., Harris I.T.B., & Williamson M.H. (1995) Relationships between 1st flowering date and temperature in the flora of a locality in central England. *Functional Ecology*, **9**, 55–60.
- Forman J. & Kesseli R. V. (2003) Sexual reproduction in the invasive species *Fallopia japonica* (Polygonaceae). *American Journal of Botany*, **90**, 586–592.
- Fox J. & Weisberg S. (2011) An R Companion to applied regression, Second edition. .
- Friedman J.H. (1991) Multivariate adaptive regression splines. *The annals of statistics*, **19**, 1–67.

## G

- Gaertner M., Biggs R., Te Beest M., Hui C., Molofsky J., & Richardson D.M. (2014) Invasive plants as drivers of regime shifts: identifying high-priority invaders that alter feedback relationships. *Diversity and Distributions*, **20**, 733–744.
- Gallardo B. & Aldridge D.C. (2013) The “dirty dozen”: socio-economic factors amplify the invasion potential of 12 high-risk aquatic invasive species in Great Britain and Ireland. *Journal of Applied Ecology*, **50**, 757–766.
- Gallinat A.S., Primack R.B., & Wagner D.L. (2015) Autumn , the neglected season in climate change research. *Trends in Ecology and Evolution*, **30**, 1–8.
- Galloway L.F. (2001) Parental environmental effects on life history in the herbaceous plant *Campanula americana*. *Ecology*, **82**, 2781.
- Gao H., Gao Y.B., Ren A.Z., & Ruan W. Bin (2013) Shifts of sexual reproductive and vegetative growth allocation in *Stipa grandis* along a climate gradient in inner Mongolia steppe. *Advanced Materials Research*, **726–731**, 4431–4435.
- Garcia R.A., Araújo M.B., Burgess N.D., Foden W.B., Gutsche A., Rahbek C., & Cabeza M. (2014) Matching species traits to projected threats and opportunities from climate change. *Journal of Biogeography*, **41**, 724–735.
- García-Álvarez A., van Leeuwen C.H.A., Luque C.J., Hussner A., Vélez-Martín A., Pérez-Vázquez A., Green A.J., & Castellanos E.M. (2015) Internal transport of alien and native plants by geese and ducks: an experimental study. *Freshwater Biology*, **60**, 1316–1329.
- Gardner S.N. & Mangel M. (1999) Modeling investments in seeds, clonal offspring, and translocation in a clonal plant. *Ecology*, **80**, 1202.
- Gargominy O., Tercerie S., Régnier C., Ramage T., Schoelinck C., Dupont P., Vandel E., Daszkiewicz P., & Poncet L. (2015) TAXREF v9.0, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en oeuvre et diffusion. .
- Gassmann A., Cock M.J.W., Shaw R., & Evans H.C. (2006) The potential for biological control

- of invasive alien aquatic weeds in Europe: a review. *Hydrobiologia*, **570**, 217–222.
- Genovesi P., Carboneras C., Vilà M., & Walton P. (2014) EU adopts innovative legislation on invasive species: a step towards a global response to biological invasions? *Biological Invasions*, 1307–1311.
- Gent P.R., Danabasoglu G., Donner L.J., Holland M.M., Hunke E.C., Jayne S.R., Lawrence D.M., Neale R.B., Rasch P.J., Vertenstein M., Worley P.H., Yang Z.L., & Zhang M. (2011) The community climate system model version 4. *Journal of Climate*, **24**, 4973–4991.
- Getsinger K.D. & Dillon C.R. (1984) Quiescence, growth and senescence of *Egeria densa* in Lake Marion. *Aquatic Botany*, **20**, 329–338.
- Ghalambor C.K., McKay J.K., Carroll S.P., & Reznick D.N. (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, **21**, 394–407.
- Gherardi F. (2007) *Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats*.
- Gilman S.E., Urban M.C., Tewksbury J., Gilchrist G.W., & Holt R.D. (2010) A framework for community interactions under climate change. *Trends in ecology and evolution*, **25**, 325–31.
- GISD (Global Invasive Species Database) (2015) Available at: <http://www.issg.org/database/species/search.asp?sts=sss&st=sss&fr=1&x=23&y=1&sn=Egeria+densa&rn=&hci=-1&ci=-1&lang=EN>.
- González-Moreno P., Diez J.M., Ibáñez I., Font X., & Vilà M. (2014) Plant invasions are context-dependent: multiscale effects of climate, human activity and habitat. *Diversity and Distributions*, **20**, 720–731.
- Graves S., Piepho H.-P., Selzer L., & Sundar D.-R. with help from (2012) multcompView: Visualizations of Paired Comparisons. .
- Grewell B.J., Netherland M.D., & Skaer Thomason M.J. (2016a) Establishing research and management priorities for invasive water primroses (*Ludwigia* spp.). *ERDC/EL TR-16-2, US Army Corps of Engineers Research and Development Center, Environmental Laboratory, Vicksburg, Mississippi, USA*, 45.
- Grewell B.J., Skaer Thomason M.J., Futrell C.J., Iannucci M., & Drenovsky R.E. (2016b) Trait responses of invasive aquatic macrophyte congeners: colonizing diploid outperforms polyploid. *AOB Plants*, **8**, .
- Grime A.J.P., Mason G., Curtis A. V, Rodman J., Band S.R., Grime J.P., Mowforth M.A.G., Neal A.M., & Shaw S. (1981) A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology*, **69**, 1017–1059.
- Grinnell J. (1917) The niche-relationships of the California thrasher. *American Ornithologists Union*, **34**, 427–433.
- Guillemaud T., Beaumont M.A., Ciosi M., Cornuet J.-M., & Estoup A. (2010) Inferring introduction routes of invasive species using approximate Bayesian computation on microsatellite data. *Heredity*, **104**, 88–99.
- Guisan A. & Thuiller W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**, 993–1009.
- Guisan A., Tingley R., Baumgartner J.B., Naujokaitis-Lewis I., Sutcliffe P.R., Tulloch A.I.T., Regan T.J., Brotons L., McDonald-Madden E., Mantyka-Pringle C., Martin T.G., Rhodes J.R., Maggini R., Setterfield S.A., Elith J., Schwartz M.W., Wintle B.A., Broennimann O., Austin M., Ferrier S., Kearney M.R., Possingham H.P., & Buckley Y.M. (2013) Predicting



- species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters*, **16**, 1424–1435.
- Gunderson C.A., Norby R.J., & Wullschlegel S.D. (2000) Acclimation of photosynthesis and respiration to simulated climatic warming in northern and southern populations of *Acer saccharum*: laboratory and field evidence. *Tree Physiology*, **20**, 87–96.
- Gurevitch J. & Padilla D.K. (2004) Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in ecology & evolution*, **19**, 470–4.
- Gutiérrez J.L., Jones C.G., & Sousa R. (2014) Toward an integrated ecosystem perspective of invasive species impacts. *Acta Oecologica*, **54**, 131–138.
- Guy C., Kaplan F., Kopka J., Selbig J., & Hinch D.K. (2008) Metabolomics of temperature stress. *Physiologia Plantarum*, **132**, 220–235.

## H

- Hahn M.A., Lanz T., Fasel D., & Müller-Schärer H. (2013) Increased seed survival and seedling emergence in a polyploid plant invader. *American Journal of Botany*, **100**, 1555–1561.
- Hanson M.L., Knapp C.W., & Graham D.W. (2006) Field assessment of oxytetracycline exposure to the freshwater macrophytes *Egeria densa* Planch. and *Ceratophyllum demersum* L. *Environmental Pollution*, **141**, 434–442.
- Haramoto T. & Ikusima I. (1988) Life-cycle of *Egeria densa* Planch., an aquatic plant naturalized in Japan. *Aquatic Botany*, **30**, 389–403.
- Hasanuzzaman M., Nahar K., Alam M.M., Roychowdhury R., & Fujita M. (2013) Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, **14**, 9643–9684.
- Hassall C., Thompson D.J., French G.C., & Harvey I.F. (2007) Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate. *Global Change Biology*, **13**, 933–941.
- Hastie T. & Tibshirani R. (1990) *Generalized Additive Models*. Chapman and Hall, London.
- Hastie T., Tibshirani R., & Buja A. (1994) Flexible discriminant analysis by optimal scoring. *Journal of the American Statistical Association*, **89**, 1255–1270.
- Hatch M.D. & Boardman N.K. (2014) Volume 8: Photosynthesis. *The Biochemistry of Plants, A Comprehensive Treatise* (ed. by P.K. Stumpf and E.E. Conn), pp. 521. Academic Press,
- Haury J., Damien J., Maisonneuve J., & Bottner B. (2012) La gestion des Jussies en milieu aquatique et en prairies humides. *Plantes invasives, la nécessité de différentes approches* pp. 266.
- Haury J., Druel A., Cabral T., Paulet Y., Bozec M., & Coudreuse J. (2014) Which adaptations of some invasive *Ludwigia* spp. (Rosidae, Onagraceae) populations occur in contrasting hydrological conditions in Western France? *Hydrobiologia*, **737**, 45–56.
- Havel J.E., Kovalenko K.E., Thomaz S.M., Amalfitano S., & Kats L.B. (2015) Aquatic invasive species: challenges for the future. *Hydrobiologia*, 147–170.
- Havelange A., Lejeune P., & Bernier G. (2000) Sucrose/cytokinin interaction in *Sinapis alba* at floral induction: A shoot-to-root-to-shoot physiological loop. *Physiologia Plantarum*, **109**, 343–350.
- Hedhly A., Hormaza J.I., & Herrero M. (2009) Global warming and sexual plant reproduction. *Trends in Plant Science*, **14**, 30–36.
- Heikkinen R., Leikola N., Fronzek S., Lampinen R., & Toivonen H. (2009) Predicting distribution patterns and recent northward range shift of an invasive aquatic plant: *Elodea canadensis* in Europe. *BioRisk*, **2**, 1–32.

- Hellmann J.J., Byers J.E., Bierwagen B.G., & Dukes J.S. (2008) Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology*, **22**, 534–43.
- Hereford J. (2009) A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs. *The American naturalist*, **173**, 579–88.
- Hierro J.L., Eren Ö., Khetsuriani L., Diaconu A., Török K., Montesinos D., Andonian K., Kikodze D., Janoian L., Villarreal D., Estanga-Mollica M.E., & Callaway R.M. (2009) Germination responses of an invasive species in native and non-native ranges. *Oikos*, **118**, 529–538.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., & Jarvis A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**, 1965–1978.
- Hirst M.J., Sexton J.P., & Hoffmann A.A. (2016) Extensive variation, but not local adaptation in an Australian alpine daisy. *Ecology and Evolution*, **6**, 5459–5472.
- Hoch P.C. & Grewell B.J. (2012) *Ludwigia*. *The Jepson Manual: Vascular Plants of California* (ed. by B.G. Baldwin), pp. 948–949. University of California Press, Berkeley.
- Hornoy B., Tarayre M., Hervé M., Gigord L., & Atlan A. (2011) Invasive plants and enemy release: Evolution of trait means and trait correlations in *Ulex europaeus*. *PLoS ONE*, **6**, 1–10.
- Hoya A., Shibaike H., Morita T., & Ito M. (2007) Germination characteristics of native Japanese dandelion autopolyploids and their putative diploid parent species. *Journal of Plant Research*, **120**, 139–147.
- Hughes L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 56–61.
- Hui C., Richardson D.M., Landi P., Minoarivelo H.O., Garnas J., & Roy H.E. (2016) Defining invasiveness and invasibility in ecological networks. *Biological Invasions*, **18**, 971–983.
- Hulme P.E. (2016) Climate change and biological invasions: evidence, expectations, and response options. *Biological Reviews*, .
- Humair F., Edwards P.J., Siegrist M., & Kueffer C. (2014) Understanding misunderstandings in invasion science: why experts don't agree on common concepts and risk assessments. *NeoBiota*, **20**, 1–30.
- Hunt R. (1990) *Basic Growth Analysis: Plant Growth Analysis for Beginners*.
- Hunt R., Thomas B., Murphy D.J., & Murray D. (2003) Growth analysis, individual plants. *Encyclopaedia Applied Plant Sciences*, 579–588.
- Hussner A. (2009) Growth and photosynthesis of four invasive aquatic plant species in Europe. *Weed Research*, **49**, 506–515.
- Hussner A. (2010) Growth response and root system development of the invasive *Ludwigia grandiflora* and *Ludwigia peploides* to nutrient availability and water level. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, **177**, 189–196.
- Hussner A. (2012) Alien aquatic plant species in European countries. *Weed Research*, **52**, 297–306.
- Hussner A. & Champion P.D. (2011) *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdcourt (parrot feather). *A Handbook of Global Freshwater Invasive Species* pp. 456. Routledge,
- Hussner A., van Dam H., Vermaat J.E., & Hilt S. (2014) Comparison of native and neophytic aquatic macrophyte developments in a geothermally warmed river and thermally normal



- channels. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, **185**, 155–165.
- Hussner A. & Lösch R. (2007) Growth and photosynthesis of *Hydrocotyle ranunculoides* L. fil. in Central Europe. *Flora*, **202**, 653–660.
- Hussner A., Meyer C., & Busch J. (2009) The influence of water level and nutrient availability on growth and root system development of *Myriophyllum aquaticum*. *Weed Research*, **49**, 73–80.
- Hutchinson G.E. (1957) Cold spring harbor symposium on quantitative biology. *Concluding remarks*, **22**, 415–427.
- Hyldgaard B., Sorrell B., & Brix H. (2014) Closely related freshwater macrophyte species, *Ceratophyllum demersum* and *C. submersum*, differ in temperature response. *Freshwater Biology*, **59**, 777–788.

## I

- IPCC (2007) Climate Change 2007 : Synthesis of the fourth assessment report. .
- IPCC (2012) *Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- IPCC (2013) Long-term climate change: projections, commitments and irreversibility. *Climate Change 2013 - The Physical Science Basis* pp. 1029–1136. Cambridge University Press, Cambridge.
- IPCC (2014a) Climate Change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability. Contribution of working group II to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. pp. 1132. Cambridge University Press,
- IPCC (2014b) Chapter 4, Terrestrial and Inland Water Systems.

## J

- Jaccard P. (1901) Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Drouces et dans quelques régions voisines. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, **37**, 241–272.
- Jaubert J.M., Chisholm J.R.M., Minghelli-Roman A., Marchioretti M., Morrow J.H., & Ripley H.T. (2003) Re-evaluation of the extent of *Caulerpa taxifolia* development in the northern Mediterranean using airborne spectrographic sensing. *Marine Ecology Progress Series*, **263**, 75–82.
- Javaid M.M. & Tanveer A. (2014) Germination ecology of *Emex spinosa* and *Emex australis*, invasive weeds of winter crops. *Weed Research*, **54**, 565–575.
- Jeppesen E., Meerhoff M., Holmgren K., González-Bergonzoni I., Teixeira-de Mello F., Declerck S.A.J., De Meester L., Søndergaard M., Lauridsen T.L., Bjerring R., Conde-Porcuna J.M., Mazzeo N., Iglesias C., Reizenstein M., Malmquist H.J., Liu Z., Balayla D., & Lazzaro X. (2010) Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia*, **646**, 73–90.
- Jeschke J., Gómez Aparicio L., Haider S., Heger T., Lortie C., Pyšek P., & Strayer D. (2012) Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. *NeoBiota*, **14**, 1–20.
- Jeschke J.M. (2014) General hypotheses in invasion ecology. *Diversity and Distributions*, **20**, 1229–1234.
- Jian Y., Li B., Wang J., & Chen J. (2003) Control of turion germination in *Potamogeton crispus*. *Aquatic Botany*, **75**, 59–69.

- Jiménez-Valverde A., Peterson A.T., Soberón J., Overton J.M., Aragón P., & Lobo J.M. (2011) Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological Invasions*, **13**, 2785–2797.
- Johansson J., Nilsson J.-Å., & Jonzén N. (2015) Phenological change and ecological interactions: an introduction. *Oikos*, **124**, 1–3.
- Junker B.H., Klukas C., & Schreiber F. (2006) VANTED: A system for advanced data analysis and visualization in the context of biological networks. *BMC Bioinformatics*, **7**, 109.

## K

---

- Kadono Y., Nakamura T., & Suzuki T. (1997) Genetic uniformity of two aquatic plants, *Egeria densa* Planch. and *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John, introduced in Japan. *Japan Journal Limnology*, **58**, 197–203.
- Kaplan F., Kopka J., Haskell D.W., Zhao W., Schiller K.C., Gatzke N., Sung D.Y., & Guy C.L. (2004) Exploring the temperature-stress metabolome of *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, **136**, 4159–4168.
- Kassambara A. & Mundt F. (2016) factoextra: Extract and visualize the results of multivariate data analyses. .
- Kawecki T.J. & Ebert D. (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, **7**, 1225–1241.
- Keane R.M. & Crawley M.J. (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. **17**, 164–170.
- Kelly R., Leach K., Cameron A., Maggs C.A., & Reid N. (2014) Combining global climate and regional landscape models to improve prediction of invasion risk. *Diversity and Distributions*, **20**, 884–894.
- Kolb P.F. & Robberecht R. (1996) High temperature and drought stress effects on survival of *Pinus ponderosa* seedlings. *Tree physiology*, **16**, 665–672.
- Koutecká E. & Lepš J. (2009) Effect of light and moisture conditions and seed age on germination of three closely related myosotis species. *Folia Geobotanica*, **44**, 109–130.
- Kriticos D.J., Sutherst R.W., Brown J.R., Adkins S.W., & Maywald G.F. (2003) Climate change and the potential distribution of an invasive alien plant: *Acacia nilotica* ssp. *indica* in Australia. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 111–124.

## L

---

- Lacoul P. & Freedman B. (2006) Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. **136**, 89–136.
- Lafta A.M. & Lorenzen J.H. (1995) Effect of high temperature on plant growth and carbohydrate metabolism in potato. *Plant Physiology*, **109**, 637–643.
- Lee C. (2002) Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 386–391.
- Legendre P. & Legendre L. (1998) *Numerical ecology : second english edition*. Elsevier, Amsterdam.
- Lehner B. & Döll P. (2004) Development and validation of a global database of lakes, reservoirs and wetlands. *Journal of Hydrology*, **296**, 1–22.
- Leishman M.R. & Gallagher R. V. (2015) Will there be a shift to alien-dominated vegetation assemblages under climate change? *Diversity and Distributions*, **21**, 848–852.
- Leroy B., Paschetta M., Canard A., Bakkenes M., Isaia M., & Ysnel F. (2013) First assessment of

- effects of global change on threatened spiders: Potential impacts on *Dolomedes plantarius* (Clerck) and its conservation plans. *Biological Conservation*, **161**, 155–163.
- Li W. (2014) Environmental opportunities and constraints in the reproduction and dispersal of aquatic plants. *Aquatic Botany*, **118**, 62–70.
- Li W. & Guo Q. (2013) How to assess the prediction accuracy of species presence-absence models without absence data? *Ecography*, **36**, 788–799.
- Li Z., He L., Zhang H., Urrutia-Cordero P., Ekvall M.K., Hollander J., & Hansson L.-A. (2016) Climate warming and heat waves affect reproductive strategies and interactions between submerged macrophytes. *Global Change Biology*, 1–9.
- Lisec J., Schauer N., Kopka J., Willmitzer L., & Fernie A.R. (2006) Gas chromatography mass spectrometry–based metabolite profiling in plants. *Nature Protocols*, **1**, 387–396.
- Liu C., Berry P.M., Dawson T.P., & Pearson R.G. (2005) Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography*, **28**, 385–393.
- Liu J., Kattel G., Arp H.P.H., & Yang H. (2015) Towards threshold-based management of freshwater ecosystems in the context of climate change. *Ecological Modelling*, **318**, 265–274.
- Lobo J.M., Jiménez-Valverde A., & Hortal J. (2010) The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography*, **33**, 103–114.
- Lockwood J.L., Cassey P., & Blackburn T. (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 223–228.
- Lonsdale W.M. (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, **80**, 1522–1536.
- Lorenzo P., Luís G., & Manuel J.R. (2010) The genus *Acacia* as invader : the characteristic case of *Acacia dealbata* Link in Europe. *Annals of Forest Science*, **67**, 101.
- Lovett J. V. & Weerakoon W.L. (1983) Weed characteristics of the Labiatae, with special reference to allelopathy. *Biological Agriculture and Horticulture*, **1**, 145–158.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., & De Poorter M. (2000) 100 of the World'S Worst Invasive Alien Species a Selection From the Global Invasive Species Database. Invasive Species Specialist Group, Species Survival Commission, World Conservation Union (IUCN). .
- Luque E.G., Fernández I.C.D., & Mercado F.G. (2013) Effect of salinity and temperature on seed germination in *Limonium cossonianum*. *Botany*, **91**, 12–16.

## M

- Maberly S. & Spence D.H. (1989) Photosynthesis and photorespiration in freshwater organisms : amphibious plants. *Aquatic Botany*, **34**, 267–286.
- MacDougall A.S. & Turkington R. (2005) Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology*, **86**, 42–55.
- Madanes N., Quintana R.D., Kandus P., & Bó R.F. (2015) Species richness and functional groups of angiosperms from the Paraná River Delta region (Argentina). *Check List*, **11**, 1803.
- Madsen T. V. & Brix H. (1997) Growth, photosynthesis and acclimation by two submerged macrophytes in relation to temperature. *Oecologia*, **110**, 320–327.
- Mainka S.A. & Howard G.W. (2010) Climate change and invasive species: double jeopardy. *Integrative zoology*, **5**, 102–111.
- Marchin R.M., Salk C.F., Hoffmann W.A., & Dunn R.R. (2015) Temperature alone does not

- explain phenological variation of diverse temperate plants under experimental warming. *Global Change Biology*, **21**, 3138–3151.
- Mathieu A.S., Lutts S., Vandoorne B., Descamps C., Périlleux C., Dielen V., Van Herck J.-C.C., & Quinet M. (2014) High temperatures limit plant growth but hasten flowering in root chicory (*Cichorium intybus*) independently of vernalisation. *Journal of Plant Physiology*, **171**, 109–118.
- Mathur S., Agrawal D., & Jajoo A. (2014) Photosynthesis: Response to high temperature stress. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, **137**, 116–126.
- Mayfield M.M., Dwyer J.M., Main A., & Levine J.M. (2014) The germination strategies of widespread annual plants are unrelated to regional climate. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 1430–1439.
- Mazerolle M. (2016) AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). .
- McCullagh P. & Nelder J.A. (1989) *Generalized Linear Models, Second edition*. Chapman and Hall,
- McInerny G.J. & Etienne R.S. (2012) Ditch the niche - is the niche a useful concept in ecology or species distribution modelling? *Journal of Biogeography*, **39**, 2096–2102.
- McKee D., Atkinson D., Collings S.E., Eaton J.W., Gill A.B., Harvey I., Hatton K., Heyes T., Wilson D., & Moss B. (2003) Response of freshwater microcosm communities to nutrients, fish, and elevated temperature during winter and summer. *Limnology and Oceanography*, **48**, 707–722.
- McKee D., Hatton K., Eaton J.W., Atkinson D., Atherton A., Harvey I., & Moss B. (2002) Effects of simulated climate warming on macrophytes in freshwater microcosm communities. *Aquatic Botany*, **74**, 71–83.
- Meier E.S., Dullinger S., Zimmermann N.E., Baumgartner D., Gattlinger A., & Hülber K. (2014) Space matters when defining effective management for invasive plants. *Diversity and Distributions*, **20**, 1029–1043.
- Meis S., Thackeray S.J., & Jones I.D. (2009) Effects of recent climate change on phytoplankton phenology in a temperate lake. *Freshwater Biology*, **54**, 1888–1898.
- Michaletz S.T., Weiser M.D., Zhou J., Kaspari M., & Helliker B.R. (2015) Plant thermoregulation : Energetics, trait -environment interactions, and carbon economics. *Trends in Ecology and Evolution*, **30**, 714–724.
- Mondoni A., Rossi G., Orsenigo S., & Probert R.J. (2012) Climate warming could shift the timing of seed germination in alpine plants. *Annals of Botany*, **110**, 155–164.
- Monty A. & Mahy G. (2009) Évolution des traits d ’ histoire de vie lors des invasions végétales. **13**, 449–458.
- Moreira I., Monteiro A., & Ferreira T. (1999) Biology and control of parrotfeather (*Myriophyllum aquaticum*) in Portugal. *Ecology, Environment and Conservation*, **5**, 171–179.
- Mormul R.P., Ahlgren J., Ekvall M.K., Hansson L.-A., & Brönmark C. (2012) Water brownification may increase the invasibility of a submerged non-native macrophyte. *Biological Invasions*, **14**, 2091–2099.
- Moss R.H., Edmonds J.A., Hibbard K.A., Manning M.R., Rose S.K., van Vuuren D.P., Carter T.R., Emori S., Kainuma M., Kram T., Meehl G.A., Mitchell J.F.B., Nakicenovic N., Riahi K., Smith S.J., Stouffer R.J., Thomson A.M., Weyant J.P., & Wilbanks T.J. (2010) The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature*, **463**, 747–56.

- Moyle P.B. & Light T. (1996) Biological invasions of fresh water: Empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation*, **78**, 149–161.
- Muller S. (2004) *Plantes invasives en France: état des connaissances et propositions d'actions*. Publications scientifiques du Muséum d'Histoire naturelle, Paris.

## N

- Nakagawa S. & Schielzeth H. (2013) A general and simple method for obtaining R<sup>2</sup> from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 133–142.
- Nesom G.L. & Kartesz J.T. (2000) Observations on the *Ludwigia uruguayensis* complex (Onagraceae) in the United States. *Castanea*, **65**, 123–125.
- Ness J.H. (2006) A mutualism's indirect costs: The most aggressive plant bodyguards also deter pollinators. *Oikos*, **113**, 506–514.
- Netten J.J.C., Arts G.H.P., Gylstra R., van Nes E.H., Scheffer M., & Roijackers R.M.M. (2010) Effect of temperature and nutrients on the competition between free-floating *Salvinia natans* and submerged *Elodea nuttallii* in mesocosms. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, **177**, 125–132.
- Netten J.J.C., van Zuidam J., Kosten S., & Peeters E.T.H.M. (2011) Differential response to climatic variation of free-floating and submerged macrophytes in ditches. *Freshwater Biology*, **56**, 1761–1768.
- Nichols S.A. & Shaw B.H. (1986) Ecological life histories of the three aquatic nuisance plants, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus* and *Elodea canadensis*. *Hydrobiologia*, **131**, 3–21.
- Nicotra A.B., Atkin O.K., Bonser S.P., Davidson A.M., Finnegan E.J., Mathesius U., Poot P., Purugganan M.D., Richards C.L., Valladares F., & van Kleunen M. (2010) Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in plant science*, **15**, 684–92.
- Nilsson C., Brown R.L., Jansson R., & Merritt D.M. (2010) The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews*, **85**, 837–858.

## O

- Okada M., Grewell B.J., & Jasieniuk M. (2009) Clonal spread of invasive *Ludwigia hexapetala* and *L. grandiflora* in freshwater wetlands of California. *Aquatic Botany*, **91**, 123–129.
- Olsen K.M., Slimestad R., Lea U.S., Brede C., Løvdaal T., Ruoff P., Verheul M., & Lillo C. (2009) Temperature and nitrogen effects on regulators and products of the flavonoid pathway: Experimental and kinetic model studies. *Plant, Cell and Environment*, **32**, 286–299.

## P

- Palmer M.A., Reidy Liermann C.A., Nilsson C., Flörke M., Alcamo J., Lake P.S., & Bond N. (2008) Climate change and the world's river basins: anticipating management options. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **6**, 81–89.
- Parmesan C. (2006) Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37**, 637–669.
- Pattison R.R. & Mack R.N. (2008) Potential distribution of the invasive tree *Triadica sebifera* (Euphorbiaceae) in the United States: Evaluating CLIMEX predictions with field trials. *Global Change Biology*, **14**, 813–826.
- Peeters E.T.H.M., van Zuidam J.P., van Zuidam B.G., Van Nes E.H., Kosten S., Heuts P.G.M., Roijackers R.M.M., Netten J.J.C., & Scheffer M. (2013) Changing weather conditions and floating plants in temperate drainage ditches. *Journal of Applied Ecology*, **50**, 585–593.



- Peltre M. & Dutartre A. (1997) Biologie des macrophytes à potentiel proliférant. *Ingénieries*, 109–123.
- Peterson A.T., Papes M., & Kluza D.A. (2003) Predicting the potential invasive distributions of four alien plant species in North America. *Weed Science*, **51**, 863–868.
- Peterson A.T. & Soberón J. (2012) Species distribution modeling and ecological niche modeling : Getting the concepts right. *Natureza and Conservação*, **10**, 1–6.
- Peterson A.T., Stewart A., Mohamed K.I., & Araújo M.B. (2008) Shifting global invasive potential of European plants with climate change. *PloS one*, **3**, .
- Phillips S.J., Anderson R.P., & Schapire R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231–259.
- Pimm S.L. & Raven P. (2000) Extinction by numbers. *Nature*, **403**, 843–845.
- Pipet N., Dutartre A., Bou M., Havet F., Chapeau V., Legrand C., Poirier G., & Prunault L. (2003) Etude des capacités de germination des jussies du marais poitevin en conditions de laboratoire.
- Pistori R.E., Camargo A.F., & Henry-Silva G.. (2004) Relative growth rate and doubling time of the submerged aquatic macrophyte. *Aquatic Ecology*, **16**, 77–84.
- Pizzolato L., Howell S.E.L., Derksen C., Dawson J., & Copland L. (2014) Changing sea ice conditions and marine transportation activity in Canadian Arctic waters between 1990 and 2012. *Climatic Change*, **123**, 161–173.
- Pörtner H.O. & Farrell A.P. (2008) Physiology and Climate Change. *Science*, **322**, 690–692.
- Price M. V & Waser N.M. (1998) Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow. *Ecology*, **79**, 1261–1271.
- Pyšek P., Hulme P.E., & Nentwig W. (2009) Glossary of the main technical terms used in the handbook. *Diversity*, 375–379.
- Pyšek P. & Prach K. (1994) How important are rivers for supporting plant invasions? *Ecology and Management of Invasive Riverside Plants*, 19–26.
- Pyšek P. & Richardson D.M. (2007) Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? *Biological Invasions*, **193**, 97–125.
- Pyšek P., Richardson D.M., Rejmánek 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.

## Q

---

- Qin Z., DiTommaso A., Wu R.S., & Huang H.Y. (2014) Potential distribution of two *Ambrosia* species in China under projected climate change. *Weed Research*, **54**, 520–531.

## R

---

- R Development Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing.
- R Development Core Team (2015) R: A language and environment for statistical computing.
- Radford I.J. & Cousens R.D. (2000) Invasiveness and comparative life-history traits of exotic and indigenous *Senecio* species in Australia. *Oecologia*, **125**, 531–542.
- Rahel F.J. & Olden J.D. (2008) Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology*, **22**, 521–533.

- Rattray M.R., Howard-Williams C., & Brown J.M.A. (1991) Sediment and water as sources of nitrogen and phosphorus for submerged rooted aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, **40**, 225–237.
- Reeder B.C. (2011) Assessing constructed wetland functional success using diel changes in dissolved oxygen, pH, and temperature in submerged, emergent, and open-water habitats in the Beaver Creek Wetlands Complex, Kentucky (USA). *Ecological Engineering*, **37**, 1772–1778.
- Rejmánek M., Richardson D.M., & Pyšek P. (2005) 13. Plant invasions and invasibility of plant communities. *Vegetation ecology*, 332–355.
- Rejmánková E. (1992) Ecology of creeping macrophytes with special reference to *Ludwigia peploides* (H.B.K.) Raven. *Aquatic Botany*, **43**, 283–299.
- Revich B., Tokarevich N., & Parkinson A.J. (2012) Climate change and zoonotic infections in the Russian Arctic. *International journal of circumpolar health*, **71**, 18792.
- Ricciardi A. (2006) Patterns of invasion in the Laurentian Great Lakes in relation to changes in vector activity. *Diversity and Distributions*, **12**, 425–433.
- Ricciardi A. & Cohen J. (2007) The invasiveness of an introduced species does not predict its impact. *Biological Invasions*, **9**, 309–315.
- Richards C.L., Bossdorf O., Muth N.Z., Gurevitch J., & Pigliucci M. (2006) Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, **9**, 981–993.
- Richardson D.M. & Pyšek P. (2006) Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, **30**, 409–431.
- Richardson D.M., Pyšek P., Carlton J.T., Pyšek P., & Carlton J.T. (2011) A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton* pp. 409–420.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Panetta F.D., & West C.J. (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, **6**, 93–107.
- Ridgeway G. (1999) The state of boosting. *Computing Science and Statistics*, **31**, 172–181.
- Riis T., Madsen T. V., & Sennels R.S.H. (2009) Regeneration, colonisation and growth rates of allofragments in four common stream plants. *Aquatic Botany*, **90**, 209–212.
- Riis T. & Sand-Jensen K. (2006) Dispersal of plant fragments in small streams. *Freshwater Biology*, **51**, 274–286.
- Ripley B.D. (1996) *Neural networks and pattern recognition*. Cambridge University,
- Rivero R.M., Ruiz J.M., García P.C., López-Lefebvre L.R., Sánchez E., & Romero L. (2001) Resistance to cold and heat stress: Accumulation of phenolic compounds in tomato and watermelon plants. *Plant Science*, **160**, 315–321.
- Rogelj J., Meinshausen M., & Knutti R. (2012) Global warming under old and new scenarios using IPCC climate sensitivity range estimates. *Nature Climate Change*, **2**, 248–253.
- Rooney N. & Kalff J. (2000) Inter-annual variation in submerged macrophyte community biomass and distribution: The influence of temperature and lake morphometry. *Aquatic Botany*, **68**, 321–335.
- Rosa M., Prado C., Podazza G., Interdonato R., González J.A., Hilal M., & Prado F.E. (2009) Soluble sugars. *Plant Signaling & Behavior*, **4**, 388–393.



- Ruau B. (2008) *Les plantes envahissantes des corridors fluviaux : traits biologiques, impacts de *Ludwigia peploides* et *L. grandiflora* en Loire moyenne et implications pour la gestion*. Université François-Rabelais de Tours
- Ruau B., Greulich S., Haury J., & Berton J.-P. (2009) Sexual reproduction of two alien invasive *Ludwigia* (Onagraceae) on the middle Loire River, France. *Aquatic Botany*, **90**, 143–148.
- Ruprecht E., Fenesi A., & Nijs I. (2013) Are plasticity in functional traits and constancy in performance traits linked with invasiveness? An experimental test comparing invasive and naturalized plant species. *Biological Invasions*, **16**, 1359–1372.

## S

- Sage R.F. & Kubien D.S. (2007) The temperature response of C3 and C4 photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, **30**, 1086–1106.
- Sala O.E., Chapin III F.S., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L.F., Jackson R.B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D.M., Mooney H.A., Oesterheld M., Le Roy Poff N., Sykes M.T., Walker B.H., Walker M., & Wall D.H. (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, **287**, 1770–1774.
- Santamaría L. (2002) Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecologica*, **23**, 137–154.
- Sarat E., Mazaubert E., Dutartre A., Poulet N., & Soubeyran Y. (2015) Les espèces exotiques envahissantes dans les milieux aquatiques - Connaissances pratiques. *Comprendre pour agir - ONEMA*, **1**, 250.
- Schindler D.W. (1997) Widespread effects of climatic warming on freshwater ecosystems in North America. *Hydrological Processes*, **11**, 1043–1067.
- Seavy N.E., Gardali T., Golet G.H., Griggs F.T., Howell C.A., Kelsey R., Small S.L., Viers J.H., & Weigand J.F. (2009) Why climate change makes riparian restoration more important than ever: Recommendations for practice and research. *Ecological Restoration*, **27**, 330–338.
- Segura F., Vicente M.J., Franco J.A., & Martínez-Sánchez J.J. (2015) Effects of maternal environmental factors on physical dormancy of *Astragalus nitidiflorus* seeds (Fabaceae), a critically endangered species of SE Spain. *Flora*, **216**, 71–76.
- Sexton J.P., McKay J.K., & Sala A. (2002) Plasticity and Genetic Diversity May Allow Saltcedar to Invade Cold Climates in North America. **12**, 1652–1660.
- Sheppard C.S., Burns B.R., & Stanley M.C. (2014) Predicting plant invasions under climate change: are species distribution models validated by field trials? *Global change biology*, 1–15.
- Sherry R.A., Zhou X.H., Gu S.L., Arnone J.A., Schimel D.S., Verburg P.S., Wallace L.L., & Luo Y.Q. (2007) Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**, 198–202.
- Silveira M.J., Thomaz S.M., Mormul R.P., & Camacho F.P. (2009) Effects of desiccation and sediment type on early regeneration of plant fragments of three species of aquatic macrophytes. *International Review of Hydrobiology*, **94**, 169–178.
- Silvertown J. (2008) The evolutionary maintenance of sexual reproduction: evidence from the ecological distribution of asexual reproduction in clonal plants. *International Journal of Plant Sciences*, **169**, 157–168.
- Simberloff D. & Holle B. Von (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*, 21–32.

- Simberloff D., Martin J.-L., Genovesi P., Maris V., Wardle D.A., Aronson J., Courchamp F., Galil B., García-Berthou E., Pascal M., Pyšek P., Sousa R., Tabacchi E., & Vilà M. (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in ecology and evolution*, **28**, 58–66.
- Simpson D.A. (1984) A short history of the introduction and spread of *Elodea* Michx in the British Isles. *Watsonia*, **15**, 1–9.
- Sinclair J.S. & Arnott S.E. (2012) Strength in size not numbers : propagule size more important than number in sexually reproducing populations. *Biological Invasions*, **18**, 497–505.
- Sorte C.J.B., Ibañez I., Blumenthal D.M., Molinari N.A., Miller L.P., Grosholz E.D., Diez J.M., D'Antonio C.M., Olden J.D., Jones S.J., & Dukes J.S. (2013) Poised to prosper? A cross-system comparison of climate change effects on native and non-native species performance. *Ecology Letters*, **16**, 261–270.
- St John H. (1961) Monograph of the genus *Egeria* Planchon. *Darwiniana*, **12**, 299–310.
- Stephens P.A., Mason L.R., Green R.E., Gregory R.D., Sauer J.R., Alison J., Aunins A., Brotons L., Butchart S.H.M., Campedelli T., Chodkiewicz T., Chylarecki P., Crowe O., Elts J., Escandell V., Foppen R.P.B., Heldbjerg H., Herrando S., Husby M., Jiguet F., Lehtikainen A., Lindstrom A., Noble D.G., Paquet J.-Y., Reif J., Sattler T., Szep T., Teufelbauer N., Trautmann S., van Strien A.J., van Turnhout C.A.M., Vorisek P., & Willis S.G. (2016) Consistent response of bird populations to climate change on two continents. *Science*, **352**, 84–87.
- Stewart A.J., Chapman W., Jenkins G.I., Graham I., Martin T., & Crozier A. (2001) The effect of nitrogen and phosphorus deficiency on flavonol accumulation in plant tissues. *Plant, Cell and Environment*, **24**, 1189–1197.
- Stiers I., Coussement K., & Triest L. (2014) The invasive aquatic plant *Ludwigia grandiflora* affects pollinator visitants to a native plant at high abundances. *Aquatic Invasions*, **9**, 357–367.
- Stiers I., Crohain N., Josens G., & Triest L. (2011) Impact of three aquatic invasive species on native plants and macroinvertebrates in temperate ponds. *Biological Invasions*, **13**, 2715–2726.
- Strayer D.L. (2010) Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology*, **55**, 152–174.
- Suda J., Meyerson L.A., Leitch I.J., & Pyšek P. (2015) The hidden side of plant invasions: the role of genome size. *New Phytologist*, **205**, 994–1007.

## T

- Tanner C.C., Clayton J.S., & Wells R.D.S. (1993) Effects of suspended solids on the establishment and growth of *Egeria densa*. *Aquatic Botany*, **45**, 299–310.
- te Beest M., Esler K.J., & Richardson D.M. (2015) Linking functional traits to impacts of invasive plant species: a case study. *Plant Ecology*, **216**, 293–305.
- te Beest M., Le Roux J.J., Richardson D.M., Brysting A.K., Suda J., Kubešová M., & Pyšek P. (2012) The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Annals of Botany*, **109**, 19–45.
- ter Braak C.J.F. & van Tongeren O.F. (1995) Ordination. *Data analysis in community and landscape ecology* pp. 91–169. Cambridge University Press, Cambridge.
- Thalmann D.J.K., Kikodze D., Khutsishvili M., Kharazishvili D., Guisan A., Broennimann O., & Müller-Schärer H. (2015) Areas of high conservation value in Georgia: present and future threats by invasive alien plants. *Biological Invasions*, **17**, 1041–1054.

- Theoharides K.A. & Dukes J.S. (2007) Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New phytologist*, **176**, 256–73.
- Thévenot J. (2013) Synthèse et réflexions sur des définitions relatives aux invasions biologiques. *Mnhn-Spn*, 1–31.
- Thiébaud G. (2007) Invasion success of non-indigenous aquatic and semi-aquatic plants in their native and introduced ranges. A comparison between their invasiveness in North America and in France. *Biological Invasions*, **9**, 1–12.
- Thouvenot L., Deleu C., Berardocco S., Haury J., & Thiébaud G. (2015) Characterization of the salt stress vulnerability of three invasive freshwater plant species using a metabolic profiling approach. *Journal of plant physiology*, **175**, 113–121.
- Thouvenot L., Haury J., & Thiébaud G. (2013a) A success story: water primroses, aquatic plant pests. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **23**, 790–803.
- Thouvenot L., Haury J., & Thiébaud G. (2012) Responses of two invasive macrophyte species to salt. *Hydrobiologia*, **686**, 213–223.
- Thouvenot L., Puech C., Martinez L., Haury J., & Thiébaud G. (2013b) Strategies of the invasive macrophyte *Ludwigia grandiflora* in its introduced range: Competition, facilitation or coexistence with native and exotic species? *Aquatic Botany*, **107**, 8–16.
- Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., & Araújo M.B. (2009) BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, **32**, 369–373.
- Thuiller W., Richardson D.M., & Midgley G.F. (2007) Will climate change promote alien plant invasions? *Biological invasions*, **193**, 197–211.
- Touzot O. & Dutartre A. (2002) Expérimentation de germination de graines et de développement de plantules de Jussies en conditions de laboratoire. 8.
- Travis J.M.J., Delgado M., Bocedi G., Baguette M., Bartoń K., Bonte D., Boulangeat I., Hodgson J.A., Kubisch A., Penteriani V., Saastamoinen M., Stevens V.M., & Bullock J.M. (2013) Dispersal and species' responses to climate change. *Oikos*, **122**, 1532–1540.

## U

- Udo N. (2016) *Quels sont les facteurs naturels et humains conduisant au statut public d'espèce invasive? Le cas de l'ajonc d'Europe (Ulex europaeus) sur l'île de la Réunion*. Université de Rennes 1

## V

- Valéry L., Fritz H., & Lefeuvre J.C. (2013) Another call for the end of invasion biology. *Oikos*, **122**, 1143–1146.
- Valéry L., Fritz H., Lefeuvre J.-C., & Simberloff D. (2009) Invasive species can also be native... *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 585–585.
- van der Valk A.G. (1981) Succession in wetlands: a Gleasonian approach. *Ecology*, **62**, 688–69.
- van der Putten W.H., de Ruiter P.C., Martijn Bezemer T., Harvey J. a., Wassen M., & Wolters V. (2004) Trophic interactions in a changing world. *Basic and Applied Ecology*, **5**, 487–494.
- van Kleunen M., Weber E., & Fischer M. (2010) A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology letters*, **13**, 235–45.
- Vári Á. (2013) Colonisation by fragments in six common aquatic macrophyte species. *Fundamental and Applied Limnology*, **183**, 15–26.
- Verlinden M., De Boeck H.J., & Nijs I. (2014) Climate warming alters competition between two

- highly invasive alien plant species and dominant native competitors. *Weed Research*, **54**, 234–244.
- Verlinden M. & Nijs I. (2010) Alien plant species favoured over congeneric natives under experimental climate warming in temperate Belgian climate. *Biological Invasions*, **12**, 2777–2787.
- Viana D.S., Santamaría L., Michot T.C., & Figuerola J. (2013) Migratory strategies of waterbirds shape the continental-scale dispersal of aquatic organisms. *Ecography*, **36**, 430–438.
- Vickery R.K. (1967) Ranges of Temperature Tolerance For Germination of Mimulus Seeds From Diverse Populations. *Ecology*, **48**, 647–651.
- Vilà M., Basnou C., Pyšek P., Josefsson M., Genovesi P., Gollasch S., Nentwig W., Olenin S., Roques A., Roy D., & Hulme P.E. (2010) How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **8**, 135–144.
- Vilà M., Espinar J.L., Hejda M., Hulme P.E., Jarošík V., Maron J.L., 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. *Ecology letters*, **14**, 702–8.
- Vilà M. & Weiner J. (2004) Are invasive plant species better competitors than native plant species? evidence from pair-wise experiments. *Oikos*, **105**, 229–238.
- 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**, 882–892.
- Vitousek P.M., D'Antonio C.M., Loope L.L., & Westbrooks R. (1996) Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, **84**, 218–228.

## W

- Wagner W.L., Hoch P.C., & Raven P.H. (2007) Revised classification of Onagraceae. *Systematic Botany Monography*, **83**, 1–222.
- Walck J.L., Hidayati S.N., Dixon K.W., Thompson K., & Poschod P. (2011) Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, **17**, 2145–2161.
- Walther G., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.-M., Hoegh-guldberg O., & Bairlein F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 389–395.
- Walther G.-R. (2010) Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **365**, 2019–24.
- Walther G.-R., Roques A., Hulme P.E., Sykes M.T., Pyšek P., Kühn I., Zobel M., Bacher S., Botta-Dukát Z., Bugmann H., Czúcz B., Dauber J., Hickler T., Jarošík V., Kenis M., Klotz S., Minchin D., Moora M., Nentwig W., Ott J., Panov V.E., Reineking B., Robinet C., Semchenko V., Solarz W., Thuiller W., Vilà M., Vohland K., & Settele J. (2009) Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends in ecology and evolution*, **24**, 686–93.
- Wang S.Y. & Zheng W. (2001) Effect of plant growth temperature on antioxidant capacity in strawberry. *J Agric Food Chem*, **49**, 4977–4982.
- Waters C.N., Zalasiewicz J., Summerhayes C., Barnosky A.D., Poirier C., Galuszka A., Cearreta A., Edgeworth M., Ellis E.C., Ellis M., Jeandel C., Leinfelder R., McNeill J.R., Richter D., Steffen W., Syvitski J., Vidas D., Waples M., Williams M., Zhisheng A., Grinevald J., Odada E., Oreskes N., & Wolfe A.P. (2016) The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene. *Science*, **351**, 137–158.

- Watts G., Battarbee R.W., Bloomfield J.P., Crossman J., Daccache A., Durance I., Elliott J.A., Garner G., Hannaford J., Hannah D.M., Hess T., Jackson C.R., Kay A.L., Kernan M., Knox J., Mackay J., Monteith D.T., Ormerod S.J., Rance J., Stuart M.E., Wade A.J., Wade S.D., Weatherhead K., Whitehead P.G., & Wilby R.L. (2015) Climate change and water in the UK - past changes and future prospects. *Progress in Physical Geography*, **39**, 6–28.
- Wedekind C. & K  ng C. (2010) Shift of spawning season and effects of climate warming on developmental stages of a grayling (Salmonidae). *Conservation Biology*, **24**, 1418–1423.
- Weiner J. (2004) Allocation , plasticity and allometry. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **6**, 205–206.
- Wersal R.M., Cheshier J.C., Madsen J.D., & Gerard P.D. (2011) Phenology, starch allocation, and environmental effects on *Myriophyllum aquaticum*. *Aquatic Botany*, **95**, 194–199.
- Weyl P.S.R., Thum R.A., Moody M.L., Newman R.M., & Coetzee J.A. (2016) Was *Myriophyllum spicatum* L. (Haloragaceae) recently introduced to South Africa from Eurasia? *Aquatic Botany*, **128**, 7–12.
- Whitehead P.G., Wilby R.L., Battarbee R.W., Kernan M., & Wade A.J. (2009) A review of the potential impacts of climate change on surface water quality. *Hydrological Sciences Journal*, **54**, 101–123.
- Wickham H. (2007) Reshaping Data with the reshape Package. *Journal of Statistical Software*, **21**, 1–20.
- Wickham H. (2009) ggplot2: elegant graphics for data analysis. .
- Wilke C.O. (2015) cowplot: Streamlined plot theme and plot annotations for “ggplot2.” .
- Williamson M., Fitter A., Ecology S., & Sep N. (1996) The Varying Success of Invaders. **77**, 1661–1666.
- Williamson M.H. & Fitter A. (1996) The characters of successful invaders. *Biological Conservation*, **78**, 163–170.
- Winter J. (2013) Using the Student ’ s t -test with extremely small sample sizes. *Practcial Assessment, Research and Evalutaion*, **18**, 1–12.
- Wittaker R.H. & Gauch H.G. (1982) Evaluation of ordination techniques. *Ordination of Plant Communities* pp. 279–336.

## Y

---

- Yarrow M., Marin V.H., Finlayson M., Tironi A., Delgado L.E., & Fisher F. (2009) The ecology of *Egeria densa* Planchon (Liliopsida : Alismatales): A wetland ecosystem engineer? *Revista Chilena de Histoiria Natural*, **82**, 299–313.
- Yemm E.W. & Willis A.J. (1954) The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. *The Biochemical journal*, **57**, 508–514.
- You W.-H., Han C.-M., Fang L.-X., & Du D.-L. (2016) Propagule pressure, habitat conditions and clonal integration influence the establishment and growth of an invasive clonal plant, *Alternanthera philoxeroides*. *Frontiers in Plant Science*, **7**, 1–11.
- Yukimoto S., Adachi Y., Hosaka M., Sakami T., Yoshimura H., Hirabira M., Tanaka T.Y., Shindo E., Tsujino H., Deushi M., Mizuta R., Yabu S., Obata A., Nakano H., Koshiro T., Ose T., & Kitoh A. (2012) A New Global Climate Model of the Meteorological Research Institute: MRI-CGCM3. *Journal of the Meteorological Society of Japan*, **90A**, 23–64.

## Z

- Zardini E.M., Gu H., & Raven P.H. (1991) On the separation of two species within the *Ludwigia uruguayensis* complex (Onagraceae). *Systematic Botany*, **16**, 242–244.
- Zhang C. & Boyle K.J. (2010) The effect of an aquatic invasive species (Eurasian watermilfoil) on lakefront property values. *Ecological Economics*, **70**, 394–404.
- Zhang P., Bakker E.S., Zhang M., & Xu J. (2016) Effects of warming on *Potamogeton crispus* growth and tissue stoichiometry in the growing season. *Aquatic Botany*, **128**, 13–17.
- Zinn K.E., Tunc-Ozdemir M., & Harper J.F. (2010) Temperature stress and plant sexual reproduction: Uncovering the weakest links. *Journal of Experimental Botany*, **61**, 1959–1968.





# ANNEXES

|                                                                                                                                          |       |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------|
| <b>Annexe A</b> – Informations complémentaires liées au Chapitre 2.....                                                                  | p 174 |
| <b>Annexe B</b> – Informations complémentaires liées au Chapitre 4.....                                                                  | p 178 |
| <b>Annexe C</b> – Conception d'un dispositif expérimental de chauffage et de circulation de l'eau en extérieur (liée au Chapitre 5)..... | p 179 |
| <b>Annexe D</b> – Informations complémentaires liées au Chapitre 6.....                                                                  | p 185 |

## ANNEXE A (Chapitre 2)

### Appendix A1 – Soil analysis results

Table A1. Results of soil analysis performed on five samples collected from each site where the capsules used in this study were collected.

| Site  | Organic matter<br>Loss on ignition % | Carbon<br>mg.g <sup>-1</sup> | Nitrogen<br>mg.g <sup>-1</sup> | Phosphorus<br>mg.g <sup>-1</sup> | Extractable P<br>mg.kg <sup>-1</sup> |
|-------|--------------------------------------|------------------------------|--------------------------------|----------------------------------|--------------------------------------|
| CALH1 | 6.8±2.8                              | 21.6±8.70                    | 2.1±0.9                        | 0.7±0.2                          | 71.8±14.7                            |
| CALH2 | 17.2±3.1                             | 74.5±12.4                    | 5.7±1.2                        | 1.1±0.2                          | 83.8±23.3                            |
| FRLH1 | 21.6±2.0                             | 83.2±4.90                    | 6.4±0.5                        | 1.4±0.4                          | 154.8±59.0                           |
| FRLH2 | 11.3±6.6                             | 45.1±25.5                    | 3.3±1.8                        | 0.7±0.3                          | 81.3±42.1                            |
| CALP1 | 9.9±0.6                              | 25.7±5.10                    | 2.1±0.3                        | 0.4±0.0                          | 23.8±3.00                            |
| CALP2 | 24.3±1.4                             | 109±1.40                     | 8.3±0.7                        | 0.5±0.0                          | 89.4±16.1                            |
| FRLP1 | 3.8±0.1                              | 6.5±0.70                     | 1.1±0.2                        | 0.6±0.0                          | 12.9±1.90                            |
| FRLP2 | 24.6±5.6                             | 96.8±32.1                    | 6.6±2.2                        | 0.4±0.1                          | 57.3±8.20                            |

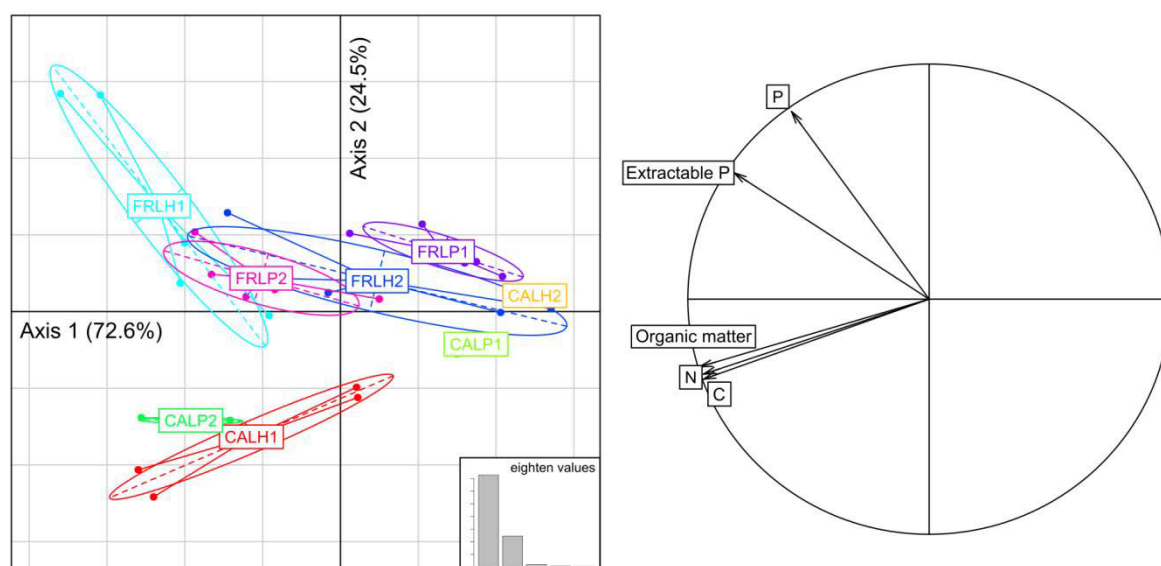


Figure A1. PCA performed on the soil analysis results.

### Appendix A2 – Proportion of models variability explained (analysis of deviance)

Table A2. Proportion of the variability explained by fixed effects (climate, range and species) and random effects (population) of the generalized linear models for binomial data.

|                        | Seed germination | Seedlings<br>survival | Seed<br>viability |
|------------------------|------------------|-----------------------|-------------------|
| Fixed effects          | 17.7%            | 44.8%                 | 18.1%             |
| Random effects         | 1.4%             | 0                     | 1.4%              |
| Fixed + random effects | 19.1%            | 44.8%                 | 19.5%             |

Table A3. Proportion of the variability explained by fixed effects (seedling age, climate, range and species) and random effects (tank, capsule and population) of the models for seedlings characteristics.

|                        | Shoot<br>length | Root<br>length | Ratio shoot/<br>root length | Shoot<br>weight | Root<br>weight | Number of<br>branches |
|------------------------|-----------------|----------------|-----------------------------|-----------------|----------------|-----------------------|
| Fixed effects          | 47%             | 52%            | 3%                          | 59%             | 55%            | 38%                   |
| Random effects         | 16%             | 9%             | 1%                          | 14%             | 13%            | 8%                    |
| Fixed + random effects | 63%             | 61%            | 4%                          | 73%             | 68%            | 46%                   |

## Appendix A3 – Models results on seedlings characteristics

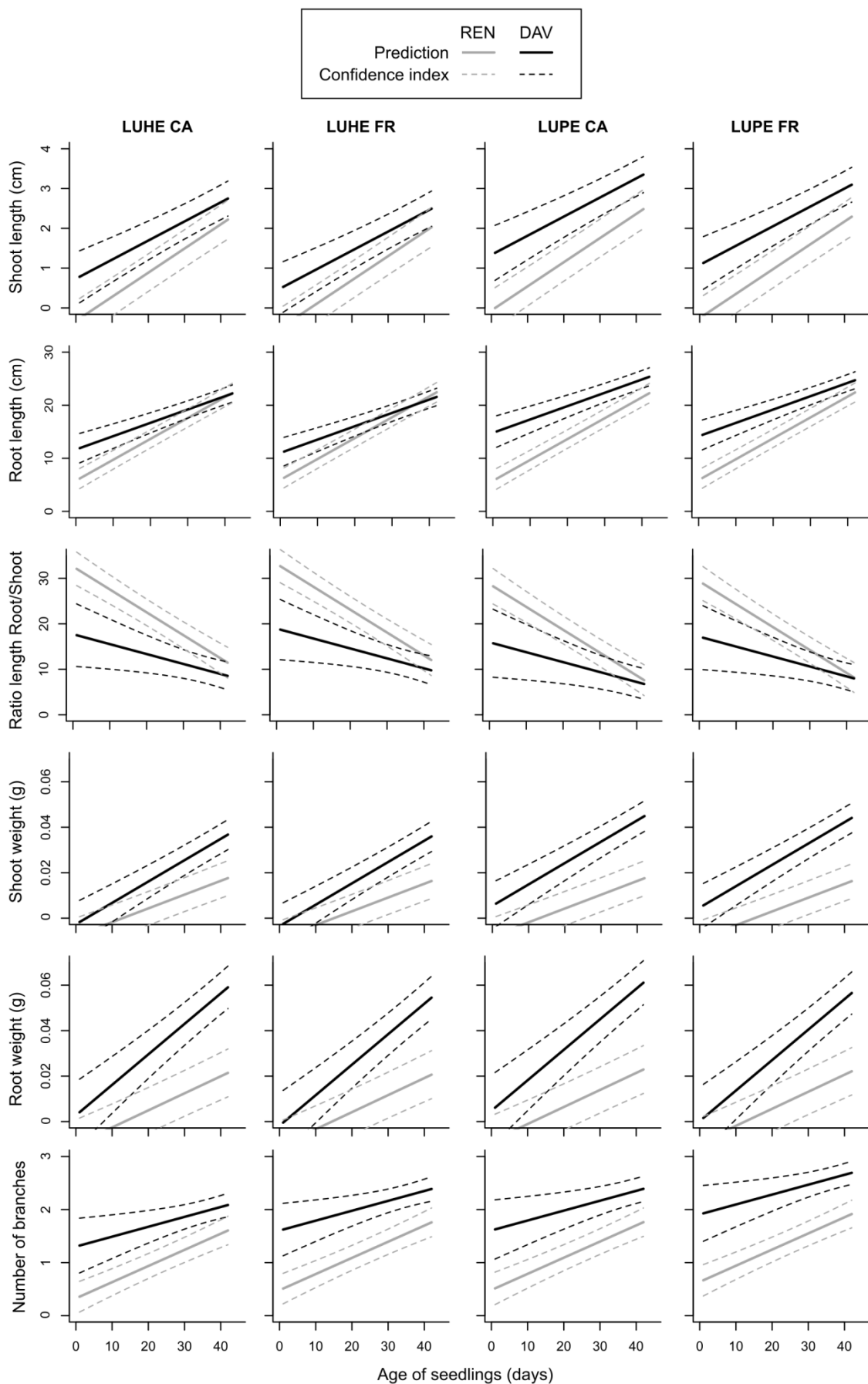


Figure A2. Predictions from linear models with mixed effects of seedlings characteristics, depending on their age, of *Ludwigia hexapetala* and *L. peploides* from two invasive range and exposed to two contrasted climates.

## Appendix A4- Capsules characteristics

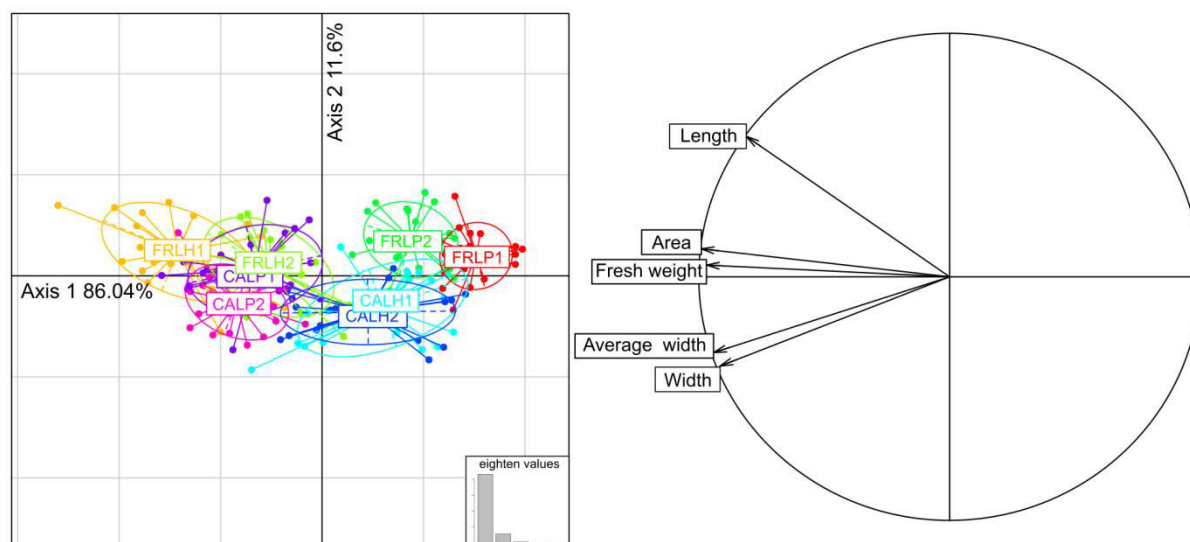


Figure A3. PCA on the characteristics of capsules from the 8 populations studied.

Table A4. Correlation between capsules characteristics and final germination percentage (FGP), mean time to germination (MTG), percentage of dead seedlings and seed viability. High negative correlation ( $<-0.4$ ) are highlighted in red, and high positive correlation ( $>0.4$ ) are highlighted in green.

|                  | Length | Average width | Fresh weight |
|------------------|--------|---------------|--------------|
| population FRLH1 |        |               |              |
| FGP              | 0.44   | -0.11         | 0.41         |
| MTG              | -0.56  | 0.21          | -0.45        |
| % dead seedlings | 0.32   | -0.16         | 0.23         |
| % seeds viable   | -0.13  | -0.10         | -0.16        |
| population FRLH2 |        |               |              |
| FGP              | 0.34   | 0.16          | 0.58         |
| MTG              | -0.45  | 0.13          | -0.44        |
| % dead seedlings | 0.19   | -0.22         | 0.16         |
| % seeds viable   | -0.27  | -0.34         | -0.36        |
| population CALH1 |        |               |              |
| FGP              | -0.51  | -0.24         | -0.19        |
| MTG              | 0.40   | 0.71          | 0.58         |
| % dead seedlings | -0.61  | -0.56         | -0.46        |
| % seeds viable   | 0.16   | -0.02         | 0.04         |
| population CALH2 |        |               |              |
| FGP              | -0.31  | -0.49         | -0.39        |
| MTG              | 0.52   | 0.76          | 0.63         |
| % dead seedlings | -0.63  | -0.82         | -0.72        |
| % seeds viable   | -0.16  | -0.19         | -0.16        |
| population FRLP1 |        |               |              |
| FGP              | 0.12   | -0.27         | 0.23         |
| MTG              | -0.13  | 0.47          | -0.31        |
| % dead seedlings | 0.18   | -0.64         | 0.20         |
| % seeds viable   | 0.39   | 0.11          | 0.13         |
| population FRLP2 |        |               |              |
| FGP              | 0.34   | -0.17         | 0.19         |
| MTG              | -0.48  | 0.54          | -0.15        |
| % dead seedlings | 0.41   | -0.55         | 0.22         |
| % seeds viable   | -0.43  | 0.22          | -0.13        |
| population CALP1 |        |               |              |
| FGP              | -0.12  | 0.31          | 0.12         |
| MTG              | 0.04   | 0.63          | 0.48         |
| % dead seedlings | -0.40  | -0.11         | -0.17        |
| % seeds viable   | 0.00   | -0.50         | -0.35        |
| population CALP2 |        |               |              |
| FGP              | -0.02  | -0.27         | -0.29        |
| MTG              | -0.08  | 0.33          | -0.37        |
| % dead seedlings | -0.25  | -0.39         | 0.04         |
| % seeds viable   | 0.08   | -0.19         | 0.44         |

## Appendix A5 – Comparison of the 2015 and 2016 experiments in Davis

Table A5. Comparison of sand temperatures recorded in Davis in 2015 and 2016 during the experiment duration. Averages are expressed  $\pm$  standard development.

|                                  | Davis 2015 (°C) | Davis 2016 (°C) | Difference (°C) |
|----------------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Average temperature              | 24.4 $\pm$ 6.8  | 23.5 $\pm$ 7.6  | 0.9             |
| Average minimum temperature      | 16.5 $\pm$ 3.7  | 14.4 $\pm$ 2.3  | 2.1             |
| Average maximum temperature      | 34.2 $\pm$ 2.7  | 34.7 $\pm$ 3.4  | 0.5             |
| Minimum temperature recorded     | 9.9             | 9.1             | 0.8             |
| Maximum temperature recorded     | 39.4            | 39.8            | 0.4             |
| Average thermal amplitude on 24h | 17.7 $\pm$ 5.0  | 20.4 $\pm$ 2.5  | 2.7             |
| Minimum thermal amplitude on 24h | 4.7             | 13.2            | 8.5             |
| Maximum thermal amplitude on 24h | 25.5            | 24.8            | 0.7             |

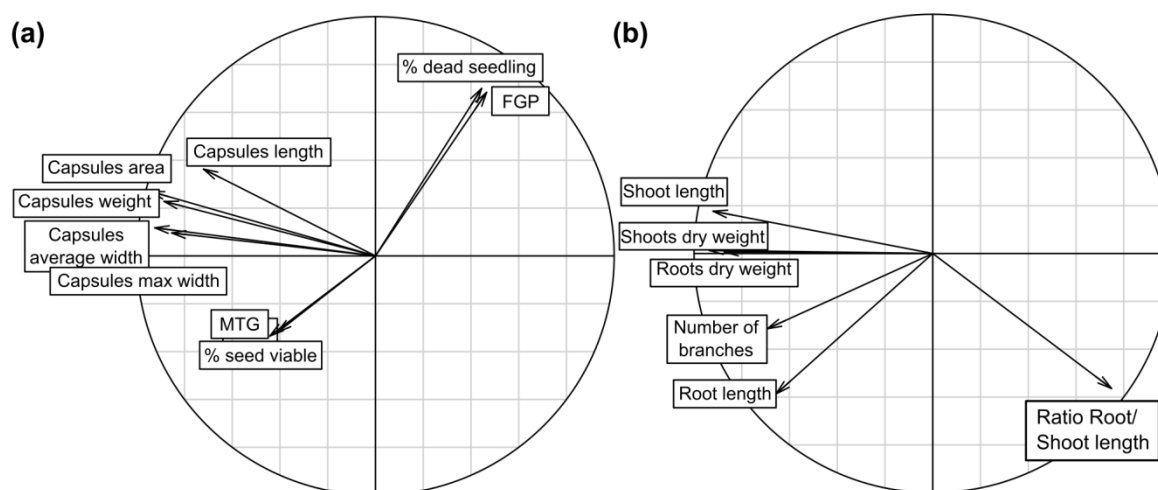


Figure A4. Correlation circle corresponding to PCA of Figure 3. Panel (a) shows the correlation of germination percentage, survival percentage, seed viability percentage and capsules characteristics and panel (b) represents correlation between seedlings characteristics.

## ANNEXE B (Chapitre 4)

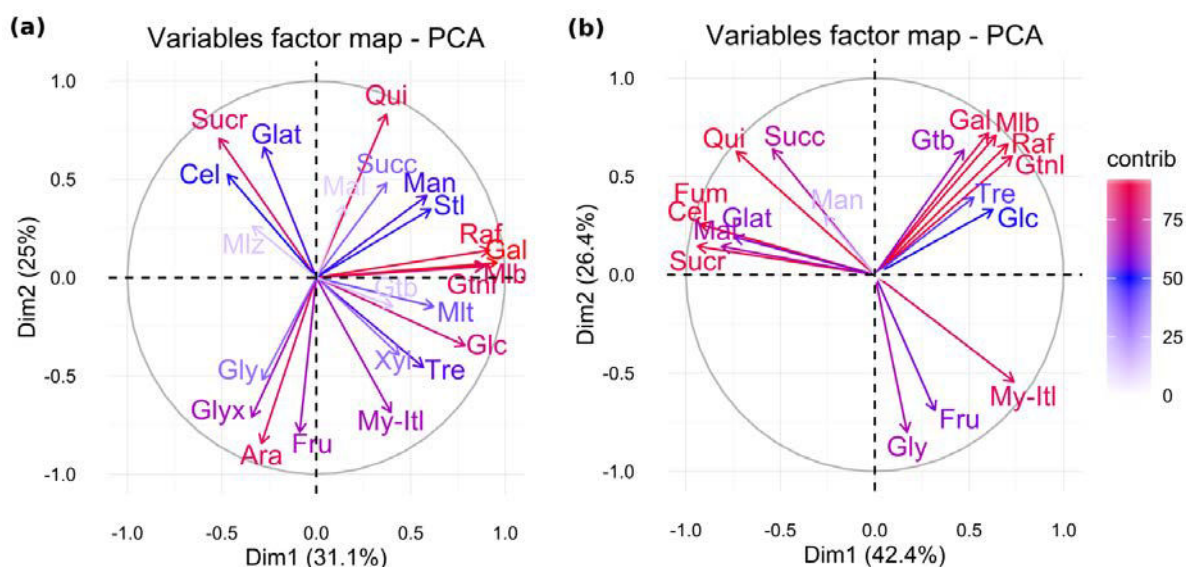


Figure B1. Projection of the variables on the correlation circle linked to the Principal Component Analysis (PCA) performed on carbohydrates of four species (*Ludwigia hexapetala*, *Myriophyllum brasiliense*, *Mentha aquatica*, *Myosotis scorpioides*) at spring temperature (a) and at summer temperature (b). Variables color indicates the value of their contribution. Ara. Arabinose; Cel. Cellobiose; Fru. Fructose; Fum. Fumarate ; Gtnl. Galactinol; Gal. Galactose; Gtb. Gentiobiose; Glc. Glucose; Gly. Glycerate; Glat. Glycolate; Glyx. Glyoxylate; Mal. Malate; Mlt. Maltose; Man. Mannose= Man; Mlz. Melezitose; Mlb. Mellibiose; My-Itl. Myo-Inositol; Qui. Quinate; Raf. Raffinose; Sucr. Sucrose; Stl. Sorbitol; Succ. Succinate; Tre. Trehalose; Xyl. Xylose.

Table B1. Carbohydrate contents ( $\pm$ SE) of *Ludwigia hexapetala*, *Myriophyllum brasiliense*, *Mentha aquatica* and *Myosotis scorpioides* for compounds that differentiate *M. aquatica* from the 3 other species at 16 °C and 19 °C. nd = not detected.

| Species               | Temperature | Maltose         | Mellibiose      | Raffinose        | Sorbitol        |
|-----------------------|-------------|-----------------|-----------------|------------------|-----------------|
| <i>L. hexapetala</i>  | 16 °C       | nd              | nd              | 1.81 $\pm$ 0.14  | nd              |
|                       | 19 °C       | nd              | nd              | 1.38 $\pm$ 0.12  | nd              |
| <i>M. brasiliense</i> | 16 °C       | nd              | nd              | 0.06 $\pm$ 0.06  | nd              |
|                       | 19 °C       | nd              | nd              | 0.15 $\pm$ 0.04  | nd              |
| <i>M. aquatica</i>    | 16 °C       | 0.29 $\pm$ 0.05 | 2.33 $\pm$ 1.13 | 10.77 $\pm$ 1.37 | nd              |
|                       | 19 °C       | nd              | 3.17 $\pm$ 0.67 | 10.65 $\pm$ 1.62 | 0.73 $\pm$ 0.20 |
| <i>M. scorpioides</i> | 16 °C       | nd              | nd              | nd               | nd              |
|                       | 19 °C       | nd              | nd              | nd               | nd              |

Table B2. Carbohydrate contents ( $\pm$ SE) of *Ludwigia hexapetala*, *Myriophyllum brasiliense*, *Mentha aquatica* and *Myosotis scorpioides* for compounds that differentiates *M. scorpioides* from the 3 other species at 23 °C and 26 °C. nd = not detected.

| Species               | Temperature | Cellobiose      | Glycolate       | Malate           | Quinate          | Sucrose          |
|-----------------------|-------------|-----------------|-----------------|------------------|------------------|------------------|
| <i>L. hexapetala</i>  | 23 °C       | nd              | nd              | 8.05 $\pm$ 0.45  | 0.91 $\pm$ 0.07  | 19.95 $\pm$ 0.91 |
|                       | 26 °C       | nd              | nd              | 8.01 $\pm$ 1.41  | 1.31 $\pm$ 0.18  | 20.18 $\pm$ 0.66 |
| <i>M. brasiliense</i> | 23 °C       | nd              | nd              | 10.68 $\pm$ 0.46 | 1.15 $\pm$ 0.04  | 14.94 $\pm$ 0.24 |
|                       | 26 °C       | nd              | nd              | 9.06 $\pm$ 0.62  | 1.05 $\pm$ 0.06  | 13.75 $\pm$ 0.97 |
| <i>M. aquatica</i>    | 23 °C       | nd              | nd              | 8.99 $\pm$ 1.92  | 7.05 $\pm$ 1.21  | 13.01 $\pm$ 1.01 |
|                       | 26 °C       | nd              | nd              | 7.01 $\pm$ 0.80  | 6.61 $\pm$ 1.53  | 13.12 $\pm$ 0.51 |
| <i>M. scorpioides</i> | 23 °C       | 0.43 $\pm$ 0.1  | 1.09 $\pm$ 0.57 | 17.56 $\pm$ 1.83 | 15.84 $\pm$ 1.12 | 45.40 $\pm$ 4.50 |
|                       | 26 °C       | 0.37 $\pm$ 0.04 | 0.94 $\pm$ 0.48 | 26.37 $\pm$ 4.78 | 13.43 $\pm$ 1.32 | 42.31 $\pm$ 2.44 |

---

## ANNEXE C (Chapitre 5)

### Conception d'un dispositif expérimental de chauffage et de circulation de l'eau en extérieur

---

Les expérimentations en conditions semi-naturelles sont une solution adaptée pour tester l'impact de l'augmentation des températures sur des espèces invasives, de manière plus intégrative qu'en conditions contrôlées. En soit, augmenter la température de l'eau ou de l'air n'est pas l'aspect le plus compliqué d'un tel dispositif. En revanche, le maintien constant d'un même delta de température entre les conditions témoins et les conditions réchauffées implique une régulation fine et l'homogénéisation des conditions thermiques sur l'ensemble du dispositif expérimental. Ces conditions peuvent être obtenues notamment par gestion des flux (d'air ou d'eau) entrants et sortants. De rares travaux font état de dispositifs expérimentaux visant à contrôler la température de l'eau en extérieur dans le but d'étudier l'impact de la température sur des macrophytes (Burnett *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2016).

Afin de réaliser l'expérimentation présentée dans le chapitre 5, une phase de réflexion quant aux développements techniques nécessaires a été menée et a abouti à la conception d'un dispositif expérimental en extérieur. Ce dernier est basé sur un système de circulation et de chauffage de l'eau dans des bassins préexistants du jardin expérimental d'ECOBIO, sur le campus de Beaulieu de l'Université de Rennes 1. Les objectifs techniques étaient multiples, il s'agissait i) de maintenir le même niveau d'eau dans les bassins, tout en faisant circuler l'eau pour homogénéiser la composition du milieu, ii) d'augmenter la température de l'eau pour la moitié du dispositif, afin de simuler un réchauffement climatique en maintenant un delta de  $+3^{\circ}\text{C}$  (conditions réchauffées) par rapport à la température ambiante de l'eau (conditions témoins). Le but de cette annexe est de présenter la conception de ce dispositif, tout en expliquant son fonctionnement.

#### I. Structures de séparation en sous-unités

Dans un premier temps nous avons souhaité concevoir et construire des structures pour séparer les bassins en six sous-unités de sorte qu'elles puissent résister au temps, aux conditions météorologiques et qu'elles soient réutilisables. Pour ce faire, nous avons choisi d'utiliser des plaques en PVC expansé pour sa légèreté, son faible coût, sa durabilité, et également parce qu'il s'agit d'un matériau inerte.



La séparation des six sous-unités a été faite avec du voile de forçage qui permet de laisser circuler l'eau et les nutriments (Fig. C.1). De plus, sa souplesse permet de modifier la hauteur d'eau disponible pour les plantes en ajoutant des parpaings (par exemple) en dessous. Dix structures permettant de séparer les dix bassins en six sous-unités ont ainsi été construites.



Figure C.1. Structure de séparation en six sous-unités.

## II. Dispositif expérimental et circulation de l'eau

Le dispositif expérimental est constitué de deux types de bassins, deux bassins dit réservoirs, et de dix bassins expérimentaux (Fig. C.2). Les bassins réservoirs (à droite sur la figure C.2) permettent d'alimenter les bassins expérimentaux en eau à température ambiante (en bleu) ou en eau réchauffée de  $+3^{\circ}\text{C}$  (en rouge) à l'aide de pompes qui fonctionnent en permanence. Le retour de l'eau dans les bassins réservoirs est effectué à l'aide d'un deuxième type de pompes, à raison d'une pompe par bassin expérimental. Chacune de ces pompes est couplée à un capteur de niveau, qui est interrogé par un programme toutes les dix minutes. Si le capteur de niveau indique un surplus d'eau par rapport au niveau voulu, la pompe liée se met en marche pendant deux minutes pour évacuer le surplus d'eau vers le bassin réservoir.

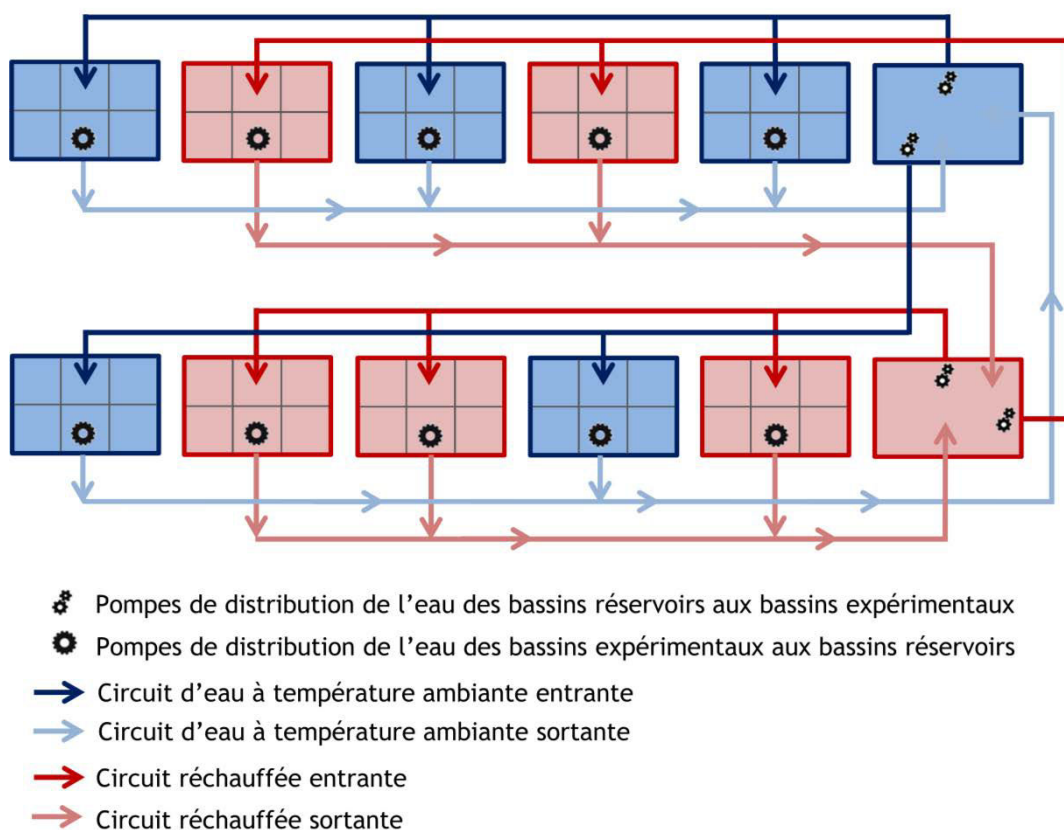


Figure C.2. Schéma du design expérimental et de la circulation de l'eau entre les bassins.

Le terrain du jardin expérimental étant légèrement en pente, les bassins réservoir ont été placés en aval des bassins expérimentaux, afin d'éviter tout débordement dans les bassins expérimentaux lors de pluies intenses par exemple. Les bassins expérimentaux séparés en six sous-unités sont disposés de manière semi-aléatoire, avec une alternance de bassins à température ambiante et de bassins réchauffés.

Les pompes des bassins réservoirs font monter l'eau jusqu'à environ 1,80 m de hauteur pour ensuite la distribuer dans les bassins expérimentaux par gravité. Un système permettant de réguler le débit par trop-plein permet d'alimenter tous les bassins expérimentaux avec un débit constant (Fig. C.3). Le trop-plein assure une pression constante sur les trois tuyaux de sortie, et donc un débit constant. Au bout de ces trois tuyaux, nous avons ajouté des cônes de pipettes afin de diminuer la section d'écoulement et donc le débit. Le retour de l'eau dans les bassins réservoirs s'effectue à l'aide de la pente naturelle du terrain.

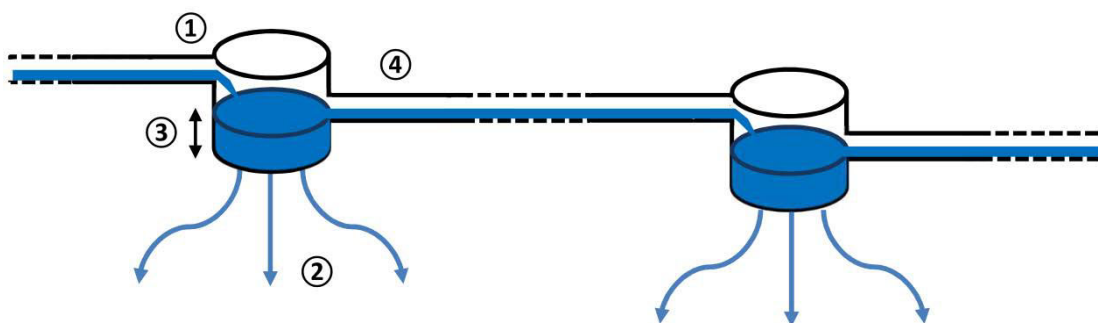


Figure C.3. Schéma du système de régulation du débit de l'eau par trop plein. L'eau provenant du bassin réservoir arrive dans une structure cylindrique ①. Elle est distribuée dans le bassin par trois tuyaux d'un diamètre de 1 cm ② afin d'homogénéiser l'apport d'eau dans le bassin. Le cylindre se remplit jusqu'à ce que la hauteur d'eau atteigne 3.5 cm ③. À cette hauteur se situe un tuyau de 3 cm de diamètre qui permet de continuer à faire circuler l'eau jusqu'au cylindre suivant ④, assurant la distribution de l'eau en chaîne dans les différents bassins expérimentaux.

L'ensemble du circuit électrique est géré par des boîtiers d'alimentation, qui comportent notamment un programme pour gérer l'activation des pompes qui évacuent l'eau des bassins expérimentaux. La sécurité du manipulateur est assurée puisque ces boîtiers d'alimentation comportent un bouton d'arrêt d'urgence, et l'ensemble du circuit électrique à la sortie des boîtiers est en basse tension (12V).

Des structures PVC ont été conçues pour assembler les couples capteurs de niveau-pompes des bassins expérimentaux, mais aussi pour filtrer grossièrement l'eau en amont des pompes (Fig. C.4a). Le réglage de la position du couple pompe-capteur de niveau se fait manuellement à l'aide de profilés aluminium qui coulisent à la hauteur d'eau voulue (Fig. C.4b). Il a été nécessaire d'ajouter un filtre supplémentaire dans les bassins réservoirs à cause de la présence trop

importante de lentilles d'eau (Fig. C.4c). Une structure de soutien de la tuyauterie lui permet de supporter le poids de l'eau (Fig. C.4d).

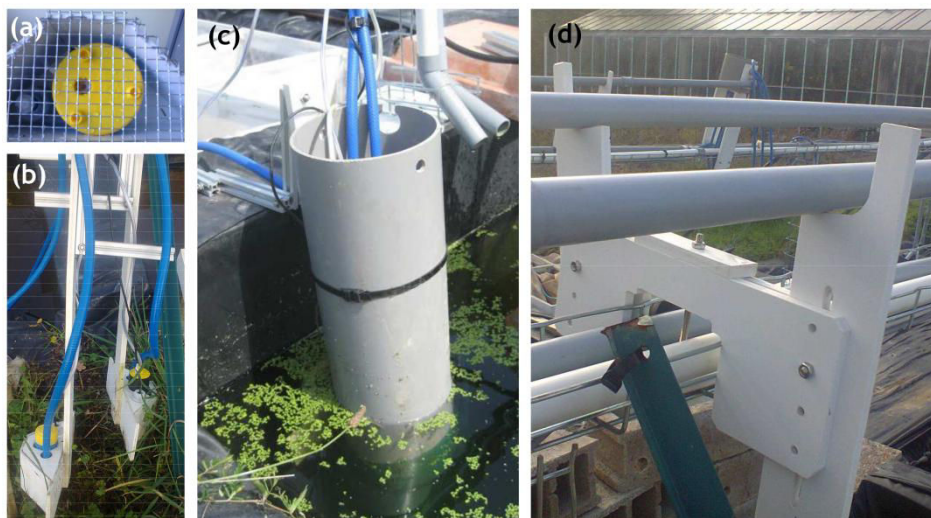


Figure C.4. Photos de différents systèmes conçus pour les besoins de l'expérience : couplage pompe-capteur de niveau et filtration grossière de l'eau (a), réglage de la position du couple pompe-capteur de niveau (b), filtration de l'eau dans les bassins réservoirs (c), soutien de la tuyauterie (d).

### III. Réchauffement de l'eau

Le réchauffement de l'eau d'une partie du dispositif a lieu dans un des bassins réservoirs, à l'aide d'une grosse résistance de chauffage type chauffe-lait en téflon. La température de l'eau des bassins a été mesurée de manière hebdomadaire, à l'aide d'un capteur de température NTC couplé à une cellule conductimétrique Tetra Con 325 (conductimètre WTW Cond 3110 Set 1).

Ce dispositif s'est montré globalement satisfaisant, puisque seulement deux anomalies ont été détectées durant son fonctionnement pendant l'expérience, soit deux périodes où le delta de 3°C n'était pas maintenu (Fig. C.5). Une première fin juin, lors de journées de forte chaleur, où la température de l'eau des bassins était supérieure à 25°C, ce qui a dû provoquer une évaporation importante de l'eau des bassins réservoirs, notamment celui de l'eau réchauffée. L'ajout d'eau du robinet, plus froide, a sûrement eu lieu le même jour que celui où les mesures de température étaient effectuées, ce qui expliquerait le delta négatif. La deuxième anomalie a eu lieu entre mi-août et début septembre, où le dysfonctionnement des pompes alimentant les bassins expérimentaux a nécessité leur changement, qui n'a pas été immédiat. En dehors de ces deux anomalies, sur l'ensemble de la période d'expérimentation, la température de l'eau des bassins réchauffés était en moyenne supérieure de 3,1°C par rapport à celle des bassins à température ambiante. Nous pouvons considérer que globalement le système de réchauffement de la température répond aux objectifs établis.

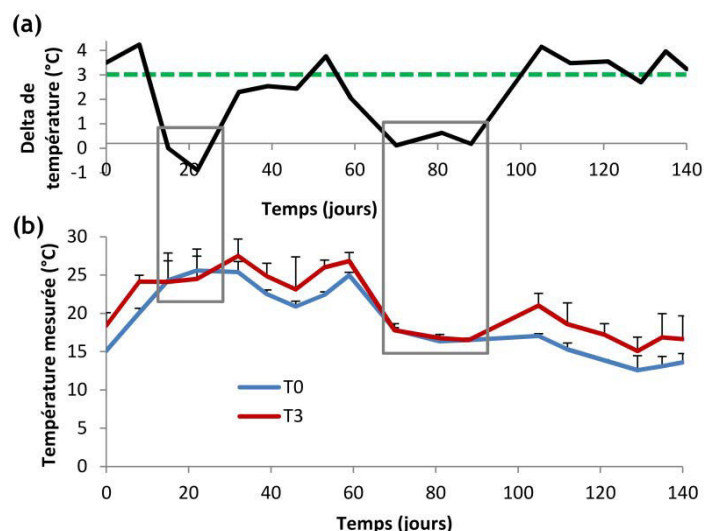


Figure C.5. Delta moyen de température entre l'eau réchauffée et l'eau à température ambiante (a) et température mesurée ( $\pm$  écart type) pour les deux conditions au cours de 140 jours d'expérimentation. La ligne pointillée verte représente le delta de 3°C recherché. Les cadres gris mettent en évidence deux périodes où ce delta n'était pas maintenu.

#### IV. Améliorations possibles et perspectives

Le dispositif expérimental présenté dans ce chapitre est perfectible, et notre expérience a permis d'établir des points d'amélioration, répertoriés ci-dessous, par ordre d'importance.

- Capteurs de température : Bien que d'après nos mesures hebdomadaires le système de réchauffement de l'eau semble fonctionner, un capteur de température par bassin permettrait une validation technique plus précise, et de vérifier le maintien du delta de température jour et nuit, quelles que soient la température extérieure et les conditions météorologiques.

- 3<sup>e</sup> bassin réservoir : L'installation d'un troisième bassin réservoir en amont des deux autres aurait pour rôles i) d'alimenter les deux autres bassins réservoirs, ce qui éviterait la séparation des deux circuits d'eau, et donc d'assurer une qualité de l'eau homogène ii) d'assurer un maintien du niveau d'eau dans les deux autres réservoirs, même en cas de forte évaporation de l'eau, et permettrait de surcroît de tempérer les différences de températures entraînées par l'ajout d'eau.

- Isolation de la tuyauterie : L'isolation de l'ensemble de la tuyauterie par de la mousse isolante éviterait les potentielles pertes ou gains de chaleur pendant le transport de l'eau réchauffée. L'isolation des tuyaux permettrait par ailleurs l'utilisation du dispositif en hiver.

Ce dispositif de circulation de l'eau peut être réutilisé, couplé ou non au système de réchauffement, pour réaliser des expériences nécessitant une circulation de l'eau pour une homogénéisation de sa qualité, ou encore afin de simuler un réchauffement climatique sur des organismes aquatiques ou terrestres.



Figure C.6. Le système de chauffage et de circulation de l'eau dans le jardin expérimental d'Ecobio.



---

## ANNEXE D (Chapitre 6)

---

### Appendix D1 -Known records of the species

Figure D1-1. Known records of *Egeria densa*.

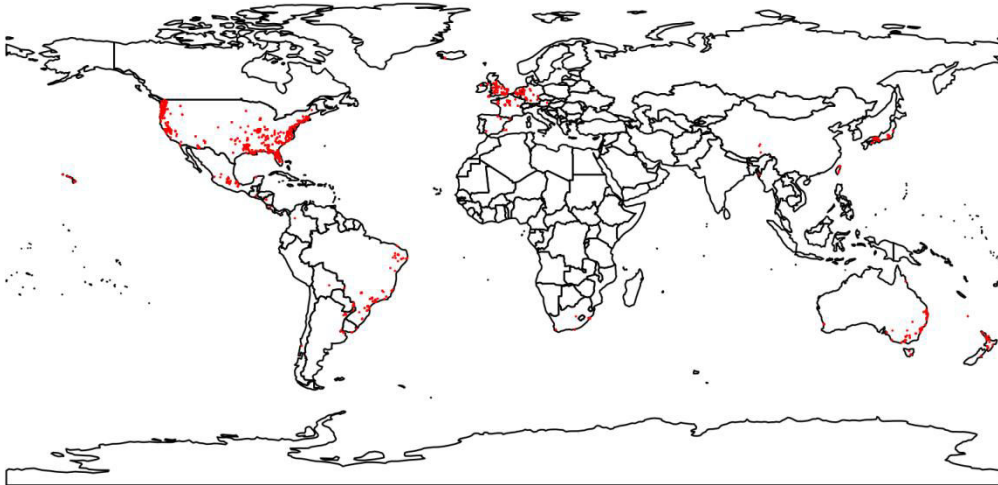


Figure D1-2. Known records of *Ludwigia* spp.

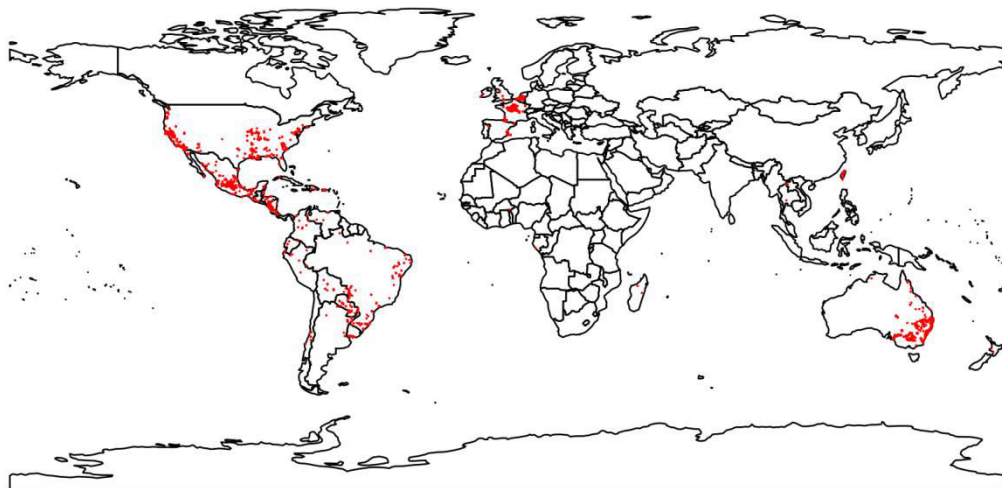
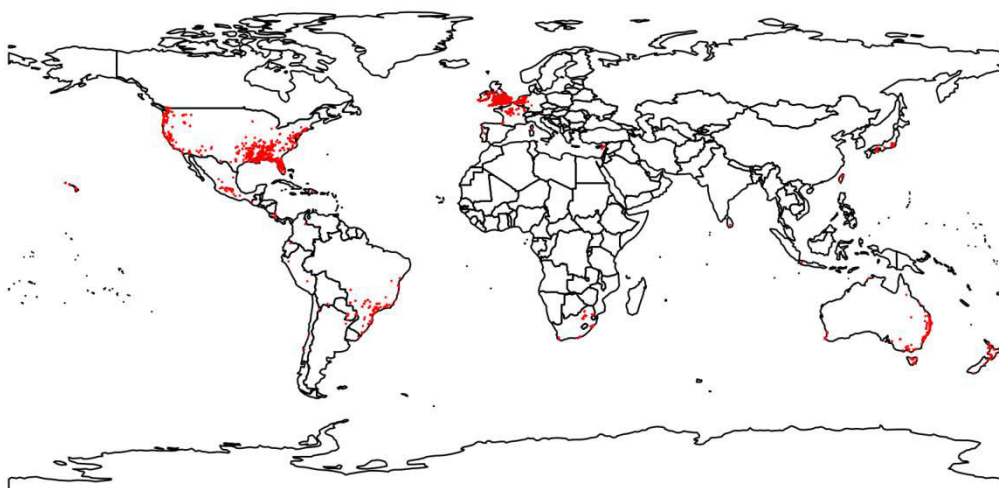


Figure D1-3. Known records of *Myriophyllum aquaticum*.



## Appendix D2 - Data sources. A. Literature sources, B. Databases, C. Personal communication

### A- Literature sources

| Year         | Authors                                  | Title                                                                                                                                                                                                    | Journal                                                         | Volume | Pages     |
|--------------|------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|--------|-----------|
| 2010         | Alfasane <i>et al.</i>                   | <i>Egeria densa</i> Planchon (Hydrocharitaceae): a new angiospermic record for Bangladesh                                                                                                                | Bangladesh J. Plant Taxon                                       | 17     | 209-213   |
| 2007         | Boettcher                                | Variación comparativa de biomasa estacional en dos macrófitos de la región de Valdivia, Chile                                                                                                            | Ciencia y Trabajo                                               | 9      | 191-199   |
| 1996         | Feijoo <i>et al.</i>                     | Factors influencing biomass and nutrient content of the submersed macrophyte <i>Egeria densa</i> Planch. in a pampasic stream                                                                            | Hydrobiologia                                                   | 341    | 21-26     |
| 2001         | Gantes and Caro                          | Environmental heterogeneity and spatial distribution of macrophytes in plain streams                                                                                                                     | Aquatic botany                                                  | 70     | 225-236   |
| 2002         | Graça <i>et al.</i>                      | In situ tests for water quality assessment: a case study in Pampean rivers                                                                                                                               | Water Research                                                  | 36     | 4033-4040 |
| 2003         | Mazzeo <i>et al.</i>                     | Effects of <i>Egeria densa</i> Planch. beds on a shallow lake without piscivorous fish                                                                                                                   | Hydrobiologia                                                   | 506    | 591-602   |
| 2006         | Momo <i>et al.</i>                       | Relationship Between Micro-Invertebrates and Macrophytes in a Wetland: Laguna Iberá (Corrientes, Argentina). Implications for Water Quality Monitoring                                                   | Environmental Monitoring and Assessment                         | 112    | 271-281   |
| 2012         | Mori <i>et al.</i>                       | Genetic diversity in <i>Egeria densa</i> and <i>E. najas</i> in Jupia Reservoir, Brazil                                                                                                                  | Ciencia e Investigación agraria                                 | 39     | 321-330   |
| 2010<br>2011 | Pórðarson<br>Vanderstukken <i>et al.</i> | Biological control of phytoplankton by the subtropical submerged macrophytes <i>Egeria densa</i> and <i>Potamogeton illinoensis</i> : a mesocosm study                                                   | Freshwater biology                                              | 56     | 1837-1849 |
| 2012         | Walsh <i>et al.</i>                      | Biology and ecology of Brazilian elodea ( <i>Egeria densa</i> ) and its specific herbivore, <i>Hydrellia</i> sp., in Argentina                                                                           | BioControl                                                      | 58     | 133-147   |
| 2006         | Petelczyc <i>et al.</i>                  | La jussie ( <i>Ludwigia grandiflora</i> ) plante-hôte d' <i>Altica lythri</i> Aubé (Coleoptera Chrysomelidae): observations in situ dans la Réserve Naturelle du Marais d'Orx (Landes) et en laboratoire | Bulletin de la société linnéenne de Bordeaux                    | 141    | 221-228   |
| 2010         | Capitulo <i>et al.</i>                   | Global changes in pampean lowland streams (Argentina): implications for biodiversity and functioning                                                                                                     | Hydrobiologia                                                   | 657    | 53-70     |
| 1986         | Dutartre                                 | Aquatic plants introduced in freshwater lakes and ponds of Aquitaine (France) : Dispersion and ecology of <i>Lagarosiphon major</i> and <i>Ludwigia peploides</i>                                        | Proceedings EWRS/AAB 7 <sup>th</sup> Symposium on Aquatic Weeds |        |           |
| 1993         | Dutartre et Oyarzabal                    | Gestion des plantes aquatiques dans les lacs et les étangs landais                                                                                                                                       | Hydroécologie Appliquée                                         | 2      | 43-60     |
| 2005         | Dutartre <i>et al.</i>                   | Interventions du Syndicat mixte Géolandes dans la régulation des plantés aquatiques envahissantes des lacs et des étangs du littoral landais                                                             | Aestuaria                                                       | 5      | 79-97     |



| <b>B- Databases</b>                                                                                   |                 |                            |                             |                                      |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------|----------------------------|-----------------------------|--------------------------------------|
| <b>Institution</b>                                                                                    | <b>Website</b>  | <b><i>Egeria densa</i></b> | <b><i>Ludwigia</i> spp.</b> | <b><i>Myriophyllum aquaticum</i></b> |
| AVH & Australian Virtual Herbarium                                                                    | avh.chah.org.au | Accessed 2014-08-25        | -                           | Accessed 2014-09-10                  |
| GBIF & American Museum of Natural History                                                             | gbif.org        | Accessed 2014-08-14        | -                           | -                                    |
| GBIF & Aranzadi Science Society                                                                       | gbif.org        | Accessed 2014-08-14        | -                           | -                                    |
| GBIF & Asociación Biodiversidad en Galicia                                                            | gbif.org        | -                          | -                           | Accessed 2014-09-10                  |
| GBIF & Atlas des plantes vasculaires de Lorraine                                                      | gbif.org        | -                          | Accessed 2014-04-06         | Accessed 2014-04-06                  |
| GBIF & Bernice Pauahi Bishop Museum                                                                   | gbif.org        | Accessed 2014-08-14        | -                           | Accessed 2014-04-06                  |
| GBIF & Botanical Information System of Geneva                                                         | gbif.org        | -                          | -                           | Accessed 2014-04-06                  |
| GBIF & Botanical Institute of Barcelona                                                               | gbif.org        | -                          | Accessed 2014-04-06         | -                                    |
| GBIF & Botanical Research Institute of Texas                                                          | gbif.org        | -                          | Accessed 2014-05-17         | -                                    |
| GBIF & Botanical Society of the British Isles                                                         | gbif.org        | Accessed 2014-08-14        | Accessed 2014-04-06         | Accessed 2014-04-06                  |
| GBIF & Bristol Regional Environmental Records Center                                                  | gbif.org        | -                          | -                           | Accessed 2014-04-06                  |
| GBIF & California Academy of Sciences                                                                 | gbif.org        | -                          | Accessed 2014-05-17         | -                                    |
| GBIF & Center for Australian National Biodiversity Research                                           | gbif.org        | Accessed 2014-08-14        | Accessed 2014-05-17         | Accessed 2014-04-06                  |
| GBIF & Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste                                              | gbif.org        | -                          | Accessed 2014-05-17         | -                                    |
| GBIF & Centro Iberoamericano de la Biodiversidad                                                      | gbif.org        | -                          | Accessed 2014-04-06         | -                                    |
| GBIF & Centro Interdisciplinario De Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Durango | gbif.org        | -                          | Accessed 2014-05-17         | Accessed 2014-04-06                  |
| GBIF & Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad                               | gbif.org        | -                          | Accessed 2014-05-17         | -                                    |
| GBIF & Conservatoire botanique national du Bassin parisien                                            | gbif.org        | Accessed 2014-08-14        | Accessed 2014-04-06         | Accessed 2014-04-06                  |
| GBIF & Conservatoire international                                                                    | gbif.org        | -                          | -                           | Accessed 2014-04-06                  |
| GBIF & Conservatoires et jardins botaniques de Nancy                                                  | gbif.org        | -                          | Accessed 2014-04-06         | -                                    |
| GBIF & Consortium of California Herbaria                                                              | gbif.org        | Accessed 2014-08-21        | Accessed 2014-05-17         | Accessed 2014-09-10                  |
| GBIF & Corporación Autónoma Regional Para la Defensa de la Meseta de Bucaramanga                      | gbif.org        | -                          | -                           | Accessed 2014-04-06                  |
| GBIF & Department of Organisms and Systems Biology. University of Oviedo                              | gbif.org        | -                          | Accessed 2014-04-06         | -                                    |
| GBIF & Derbyshire Biological Records Centre                                                           | gbif.org        | -                          | -                           | Accessed 2014-04-06                  |
| GBIF & Dorset Environmental Records Centre                                                            | gbif.org        | -                          | -                           | Accessed 2014-04-06                  |
| GBIF & Dutch Foundation for Applied Water Research                                                    | gbif.org        | Accessed 2014-08-14        | Accessed 2014-04-06         | Accessed 2014-04-06                  |
| GBIF & Environment Agency (Biodiversity staff) UK                                                     | gbif.org        | Accessed 2014-08-14        | -                           | Accessed 2014-04-06                  |
| GBIF & Faculty of Symbiotic Systems Science                                                           | gbif.org        | Accessed 2014-08-14        | -                           | -                                    |
| GBIF & Fairchild Tropical Botanic Garden                                                              | gbif.org        | -                          | Accessed 2014-05-17         | -                                    |
| GBIF & Field Museum of Natural History (Botany) Seed Plant Collectio                                  | gbif.org        | Accessed 2014-08-14        | Accessed 2014-04-06         | Accessed 2014-04-06                  |

|                                                                            |          |                     |                     |                     |
|----------------------------------------------------------------------------|----------|---------------------|---------------------|---------------------|
| GBIF & Fundación Biodiversidad                                             | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | Accessed 2014-04-06 | -                   |
| GBIF & German Federal Agency for Nature Conservation                       | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Greater Manchester Ecology Unit                                     | gbif.org | -                   | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Group on Earth Observations                                         | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | -                   | -                   |
| GBIF & Gunma Museum of Natural History                                     | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Herbarium, Academia Sinica, Taipei                                  | gbif.org | -                   | Accessed 2014-05-17 | -                   |
| GBIF & Hertfordshire Natural History                                       | gbif.org | -                   | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & iNaturalist                                                         | gbif.org | -                   | Accessed 2014-09-11 | Accessed 2014-09-10 |
| GBIF & Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | Accessed 2014-05-17 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Instituto de Ciencias Naturales                                     | gbif.org | -                   | Accessed 2014-05-17 | -                   |
| GBIF & Instituto de Ecología                                               | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | Accessed 2014-05-17 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Instituto Nacional de Biodiversidad                                 | gbif.org | -                   | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Jardín Botánico Atlántico                                           | gbif.org | -                   | Accessed 2014-04-06 | -                   |
| GBIF & Kanagawa Prefectural Museum of Natural History                      | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Landcare Research                                                   | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | Accessed 2014-05-17 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Lund Botanical Museum                                               | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | -                   | -                   |
| GBIF & Makino Botanical Garden                                             | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Merseyside BioBank                                                  | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Missouri Botanical Garden                                           | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | Accessed 2014-04-06 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Mokpo Museum of Natural History                                     | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | -                   | -                   |
| GBIF & Museo Nacional de Costa Rica                                        | gbif.org | -                   | Accessed 2014-05-17 | -                   |
| GBIF & Museum of Nature and Human Activities                               | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & National Biodiversity Data Center                                   | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | Accessed 2014-04-06 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & National Herbarium of New South Wales                               | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | Accessed 2014-05-17 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & National Museum of Natural History, Smithsonian Institution         | gbif.org | Accessed 2014-08-21 | Accessed 2014-04-06 | Accessed 2014-09-10 |
| GBIF & National Museum of Nature and Science (Japan)                       | gbif.org | -                   | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & National Taiwan University                                          | gbif.org | Accessed 2014-08-21 | Accessed 2014-05-17 | Accessed 2014-09-10 |
| GBIF & Naturgucker                                                         | gbif.org | -                   | Accessed 2014-05-17 | Accessed 2014-09-10 |
| GBIF & Nijmegen Natural History Museum                                     | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | Accessed 2014-04-06 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & North & East Yorkshire Ecological Data Centre                       | gbif.org | -                   | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Northern Ireland Environment Agency                                 | gbif.org | -                   | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Office of Environment and Heritage                                  | gbif.org | Accessed 2014-08-21 | Accessed 2014-05-17 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Oregon State College                                                | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | Accessed 2014-04-06 | -                   |
| GBIF & Osaka Museum of Natural History                                     | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | -                   | -                   |
| GBIF & Real Jardín Botánico                                                | gbif.org | -                   | Accessed 2014-04-06 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Research Institute for Nature and Forest                            | gbif.org | Accessed 2014-08-14 | Accessed 2014-04-06 | Accessed 2014-04-06 |

|                                                              |           |                     |                     |                     |
|--------------------------------------------------------------|-----------|---------------------|---------------------|---------------------|
| GBIF & Royal Botanic Garden Edinburgh                        | gbif.org  | -                   | -                   | Accessed            |
| GBIF & Saitama Museum of Natural History                     | gbif.org  | Accessed 2014-08-14 | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Sheffield Biological Record Centre                    | gbif.org  | -                   | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Shropshire Ecological Data Network                    | gbif.org  | -                   | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & South African National Biodiversity Institute         | gbif.org  | Accessed 2014-08-14 | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Staatliche Naturwissenschaftliche Sammlungen Bayerns  | gbif.org  | Accessed 2014-08-14 | -                   | -                   |
| GBIF & Suffolk Biological Record Centre                      | gbif.org  | -                   | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Taiwan Endemic Species Research Institute             | gbif.org  | -                   | Accessed 2014-05-17 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Taiwan Forestry Research Institute                    | gbif.org  | Accessed 2014-08-14 | -                   | -                   |
| GBIF & The New York Botanical Garden                         | gbif.org  | Accessed 2014-08-14 | Accessed 2014-04-06 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & UK National Biodiversity Network                      | gbif.org  | -                   | Accessed 2014-04-06 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Universidad Autónoma del Estado de Morelos            | gbif.org  | Accessed 2014-08-14 | Accessed 2014-05-17 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Universidad Complutense de Madrid                     | gbif.org  | -                   | Accessed 2014-04-06 | -                   |
| GBIF & Universidad de Navarra                                | gbif.org  | -                   | Accessed 2014-04-06 | -                   |
| GBIF & Universidad de Salamanca                              | gbif.org  | -                   | Accessed 2014-04-06 | -                   |
| GBIF & Universidad de Sonora                                 | gbif.org  | -                   | Accessed 2014-05-17 | -                   |
| GBIF & Universidade de Caxias do Sul                         | gbif.org  | -                   | Accessed 2014-05-17 | -                   |
| GBIF & University of Aarhus                                  | gbif.org  | -                   | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & University of Alabama                                 | gbif.org  | Accessed 2014-08-14 | Accessed 2014-04-06 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & University of Arizona Herbarium ?                     | gbif.org  | -                   | Accessed 2014-05-17 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & University of British Columbia                        | gbif.org  | Accessed 2014-08-14 | -                   | Accessed 2014-09-10 |
| GBIF & University of Connecticut                             | gbif.org  | Accessed 2014-08-14 | Accessed 2014-04-06 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & University of Málaga                                  | gbif.org  | Accessed 2014-08-14 | Accessed 2014-04-06 | -                   |
| GBIF & University of New Mexico                              | gbif.org  | Accessed 2014-08-14 | Accessed 2014-05-17 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & University of Valencia                                | gbif.org  | -                   | Accessed 2014-04-06 | -                   |
| GBIF & University of Washington Burke Museum                 | gbif.org  | Accessed 2014-08-14 | Accessed 2014-04-06 | -                   |
| GBIF & Utah State University                                 | gbif.org  | -                   | Accessed 2014-04-06 | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Vienna University                                     | gbif.org  | Accessed 2014-08-21 | -                   | -                   |
| GBIF & Wageningen University and Research Centre             | gbif.org  | -                   | Accessed 2014-09-11 | Accessed 2014-09-10 |
| GBIF & Wiltshire and Swindon Biological Centre               | gbif.org  | -                   | -                   | Accessed 2014-09-10 |
| GBIF & Yale Peabody Museum                                   | gbif.org  | Accessed 2014-08-14 | -                   | Accessed 2014-04-06 |
| GBIF & Zoological Research Museum Alexander Koenig           | gbif.org  | -                   | Accessed 2014-04-06 | -                   |
| GISIN & Early Detection and Distribution Mapping System Data | gisin.org | Accessed 2014-08-21 | Accessed 2014-09-11 | Accessed 2014-09-10 |
| GISIN & Illinois Database of Aquatic Non-native Species      | gisin.org | Accessed 2014-08-21 | -                   | Accessed 2014-09-10 |
| GISIN & International Biological Information System          | gisin.org | Accessed 2014-08-21 | -                   | Accessed 2014-09-10 |
| GISIN & Midwest Invasive Species Information Network         | gisin.org | -                   | -                   | Accessed 2014-09-10 |

|                                                                                       |                                 |                     |                     |                     |
|---------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| GISIN & Non Indegenous Aquatic Species Program                                        | gisin.org                       | Accessed 2014-08-21 | Accessed 2014-09-11 | Accessed 2014-09-10 |
| IPAMS & University Mississippi                                                        | gri.msstate.edu/research/ipams/ | Accessed 2014-08-25 | -                   | -                   |
| Species Link & Centro de Pesquisa Agropecuária do Pantanal                            | splink.cria.org.br              | -                   | Accessed 2014-09-11 | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Centro de Pesquisa Agropecuaria do Tropico Semi Arido                  | splink.cria.org.br              | -                   | Accessed 2014-09-11 | -                   |
| Species Link & Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira                       | splink.cria.org.br              | -                   | -                   | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz                         | splink.cria.org.br              | Accessed 2014-08-28 | Accessed 2014-09-11 | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Fundação Universidade Federal de Mato Grosso do Sul                    | splink.cria.org.br              | Accessed 2014-08-28 | Accessed 2014-09-11 | -                   |
| Species Link & Fundação Vale do Taquari de Educação e Desenvolvimento Social          | splink.cria.org.br              | -                   | -                   | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Fundação Zoo-Botânica de Belo Horizonte                                | splink.cria.org.br              | Accessed 2014-08-28 | -                   | -                   |
| Species Link & Herbário Caririense Dárdano de Andrade-Lima                            | splink.cria.org.br              | Accessed 2014-08-28 | -                   | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Herbário do Jardim Botânico Plantarum                                  | splink.cria.org.br              | Accessed 2014-08-28 | -                   | -                   |
| Species Link & Instituto Agrônômico de Campinas                                       | splink.cria.org.br              | Accessed 2014-08-28 | -                   | -                   |
| Species Link & Instituto de Botânica                                                  | splink.cria.org.br              | Accessed 2014-08-28 | -                   | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Instituto Florestal                                                    | splink.cria.org.br              | -                   | Accessed 2014-09-11 | -                   |
| Species Link & Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia                            | splink.cria.org.br              | -                   | Accessed 2014-09-11 | -                   |
| Species Link & Jardim Botânico do Rio de Janeiro                                      | splink.cria.org.br              | Accessed 2014-08-28 | Accessed 2014-09-11 | -                   |
| Species Link & Museu Botânico Municipal de Curitiba                                   | splink.cria.org.br              | Accessed 2014-08-28 | -                   | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Museu de Ciências Naturais - Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul | splink.cria.org.br              | -                   | Accessed 2014-09-11 | -                   |
| Species Link & Museu Nacional                                                         | splink.cria.org.br              | Accessed 2014-08-28 | -                   | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Parque da Ciência Newton Freire Maia                                   | splink.cria.org.br              | Accessed 2014-08-28 | -                   | -                   |
| Species Link & Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul                  | splink.cria.org.br              | Accessed 2014-08-28 | -                   | -                   |
| Species Link & The Field Museum                                                       | splink.cria.org.br              | Accessed 2014-08-28 | Accessed 2014-09-11 | -                   |
| Species Link & The New York Botanical Garden                                          | splink.cria.org.br              | Accessed 2014-08-28 | Accessed 2014-09-11 | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Universidade de Brasília                                               | splink.cria.org.br              | -                   | Accessed 2014-09-11 | -                   |
| Species Link & Universidade do Extremo Sul Catarinense                                | splink.cria.org.br              | -                   | -                   | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Universidade Estadual de Campinas                                      | splink.cria.org.br              | Accessed 2014-08-28 | Accessed 2014-09-11 | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Universidade Estadual de Feira de Santana                              | splink.cria.org.br              | Accessed 2014-08-28 | Accessed 2014-09-11 | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Universidade Estadual de Londrina                                      | splink.cria.org.br              | -                   | Accessed 2014-09-11 | Accessed 2014-09-10 |

|                                                                |                    |                     |                     |                     |
|----------------------------------------------------------------|--------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| Species Link & Universidade Estadual de Maringá                | splink.cria.org.br | Accessed 2014-08-28 | -                   | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Universidade Estadual do Maranhão               | splink.cria.org.br | -                   | Accessed 2014-09-11 | -                   |
| Species Link & Universidade Federal da Bahia                   | splink.cria.org.br | -                   | -                   | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Universidade Federal da Paraíba                 | splink.cria.org.br | Accessed 2014-08-28 | -                   | -                   |
| Species Link & Universidade Federal de Juiz de Fora            | splink.cria.org.br | Accessed 2014-08-28 | -                   | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Universidade Federal de Minas Gerais            | splink.cria.org.br | Accessed 2014-08-28 | -                   | -                   |
| Species Link & Universidade Federal de Ouro Preto              | splink.cria.org.br | Accessed 2014-08-28 | -                   | -                   |
| Species Link & Universidade Federal de Roraima                 | splink.cria.org.br | -                   | Accessed 2014-09-11 | -                   |
| Species Link & Universidade Federal de Santa Catarina          | splink.cria.org.br | Accessed 2014-08-28 | -                   | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Universidade Federal de Uberlândia              | splink.cria.org.br | -                   | Accessed 2014-09-11 | -                   |
| Species Link & Universidade Federal do Ceará                   | splink.cria.org.br | Accessed 2014-08-28 | -                   | -                   |
| Species Link & Universidade Federal do Paraná                  | splink.cria.org.br | Accessed 2014-08-28 | Accessed 2014-09-11 | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Universidade Federal do Rio Grande do Norte     | splink.cria.org.br | -                   | Accessed 2014-09-11 | -                   |
| Species Link & Universidade Federal do Rio Grande do Sul       | splink.cria.org.br | Accessed 2014-08-28 | Accessed 2014-09-11 | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Universidade Federal Rural do Semi-Árido        | splink.cria.org.br | -                   | Accessed 2014-09-11 | -                   |
| Species Link & Universidade Regional de Blumenau               | splink.cria.org.br | Accessed 2014-08-28 | -                   | -                   |
| Species Link & Universidade Regional do Cariri                 | splink.cria.org.br | Accessed 2014-08-28 | -                   | -                   |
| Species Link & Universidade Regional Integrada do alto Uruguai | splink.cria.org.br | Accessed 2014-08-28 | -                   | Accessed 2014-09-10 |
| Species Link & Universidade Tecnológica Federal do Paraná      | splink.cria.org.br | -                   | -                   | Accessed 2014-09-10 |

#### C- Personal communication

| Name                 | Institution                      | Country |
|----------------------|----------------------------------|---------|
| Márcio José Silveira | Universidade Estadual de Maringá | Brazil  |

## Appendix D3 – Variable selection

Table D3-1. Climate variables and acronyms.

| Variable                                                   | Acronym |
|------------------------------------------------------------|---------|
| Annual mean temperature                                    | Bio 1   |
| Mean diurnal range (Mean of monthly (max temp - min temp)) | Bio 2   |
| Isothermality (BIO2/BIO7) (* 100)                          | Bio 3   |
| Temperature Seasonality (standard deviation *100)          | Bio 4   |
| Max Temperature of Warmest Month                           | Bio 5   |
| Min Temperature of Coldest Month                           | Bio 6   |
| Temperature Annual Range (BIO5-BIO6)                       | Bio 7   |
| Mean Temperature of Wettest Quarter                        | Bio 8   |
| Mean Temperature of Driest Quarter                         | Bio 9   |
| Mean Temperature of Warmest Quarter                        | Bio 10  |
| Mean Temperature of Coldest Quarter                        | Bio 11  |
| Annual Precipitation                                       | Bio 12  |
| Precipitation of Wettest Month                             | Bio 13  |
| Precipitation of Driest Month                              | Bio 14  |
| Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)       | Bio 15  |
| Precipitation of Wettest Quarter                           | Bio 16  |
| Precipitation of Driest Quarter                            | Bio 17  |
| Precipitation of Warmest Quarter                           | Bio 18  |
| Precipitation of Coldest Quarter                           | Bio 19  |

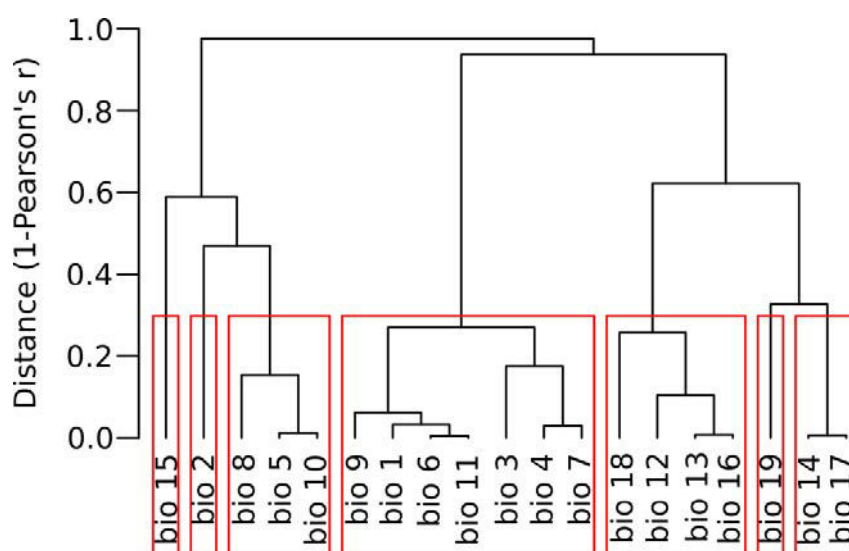


Figure D3-1. Hierarchical ascendant classification of the 19 climate variables. The threshold used to identify groups of intercorrelated variables was a Pearson's correlation coefficient of 0.7, i.e a distance <0.3.

Table D3-2. Average importance of variables per group of intercorrelated variables. The variable selected within each group is in bold.

| Group of intercorrelated variables | Variable | <i>Egeria densa</i> | <i>Ludwigia spp</i> | <i>Myriophyllum aquaticum</i> |
|------------------------------------|----------|---------------------|---------------------|-------------------------------|
| 1                                  | Bio 8    | 0.361               | 0.290               | 0.361                         |
|                                    | Bio 5    | 0.439               | 0.259               | 0.587                         |
|                                    | Bio 10   | 0.896               | 0.900               | 0.772                         |
| 2                                  | Bio 9    | 0.119               | 0.119               | 0.125                         |
|                                    | Bio 1    | 0.519               | 0.545               | 0.432                         |
|                                    | Bio 6    | 0.177               | 0.423               | 0.265                         |
|                                    | Bio 11   | 0.542               | 0.318               | 0.597                         |
|                                    | Bio 3    | 0.297               | 0.295               | 0.136                         |
|                                    | Bio 4    | 0.414               | 0.267               | 0.301                         |
|                                    | Bio 7    | 0.562               | 0.292               | 0.431                         |
| 3                                  | Bio 18   | 0.233               | 0.264               | 0.183                         |
|                                    | Bio 12   | 0.997               | 0.998               | 0.994                         |
|                                    | Bio 13   | 0.251               | 0.198               | 0.428                         |
|                                    | Bio 16   | 0.226               | 0.261               | 0.279                         |
| 4                                  | Bio 14   | 0.247               | 0.431               | 0.309                         |
|                                    | Bio 17   | 0.939               | 0.875               | 0.749                         |

Table D3-3. Average importance of variables for all the models. Selected variables are in bold.

| Acronym | Variable                            | <i>Egeria densa</i> | <i>Ludwigia spp.</i> | <i>Myriophyllum aquaticum</i> |
|---------|-------------------------------------|---------------------|----------------------|-------------------------------|
| Bio 1   | Annual mean temperature             |                     | 0.653                |                               |
| Bio 2   | Mean diurnal range                  | 0.034               | 0.032                | 0.025                         |
| Bio 7   | Temperature Annual Range            | 0.192               |                      |                               |
| Bio 10  | Mean Temperature of Warmest Quarter | 0.199               | 0.182                | 0.117                         |
| Bio 11  | Mean Temperature of Coldest Quarter |                     |                      | 0.448                         |
| Bio 12  | Annual Precipitation                | 0.062               | 0.075                | 0.061                         |
| Bio 15  | Precipitation Seasonality           | 0.060               | 0.078                | 0.019                         |
| Bio 17  | Precipitation of Driest Quarter     | 0.294               | 0.076                | 0.124                         |
| Bio 19  | Precipitation of Coldest Quarter    | 0.335               | 0.129                | 0.110                         |



## Appendix D4 - Response of the species to climatic predictive variables

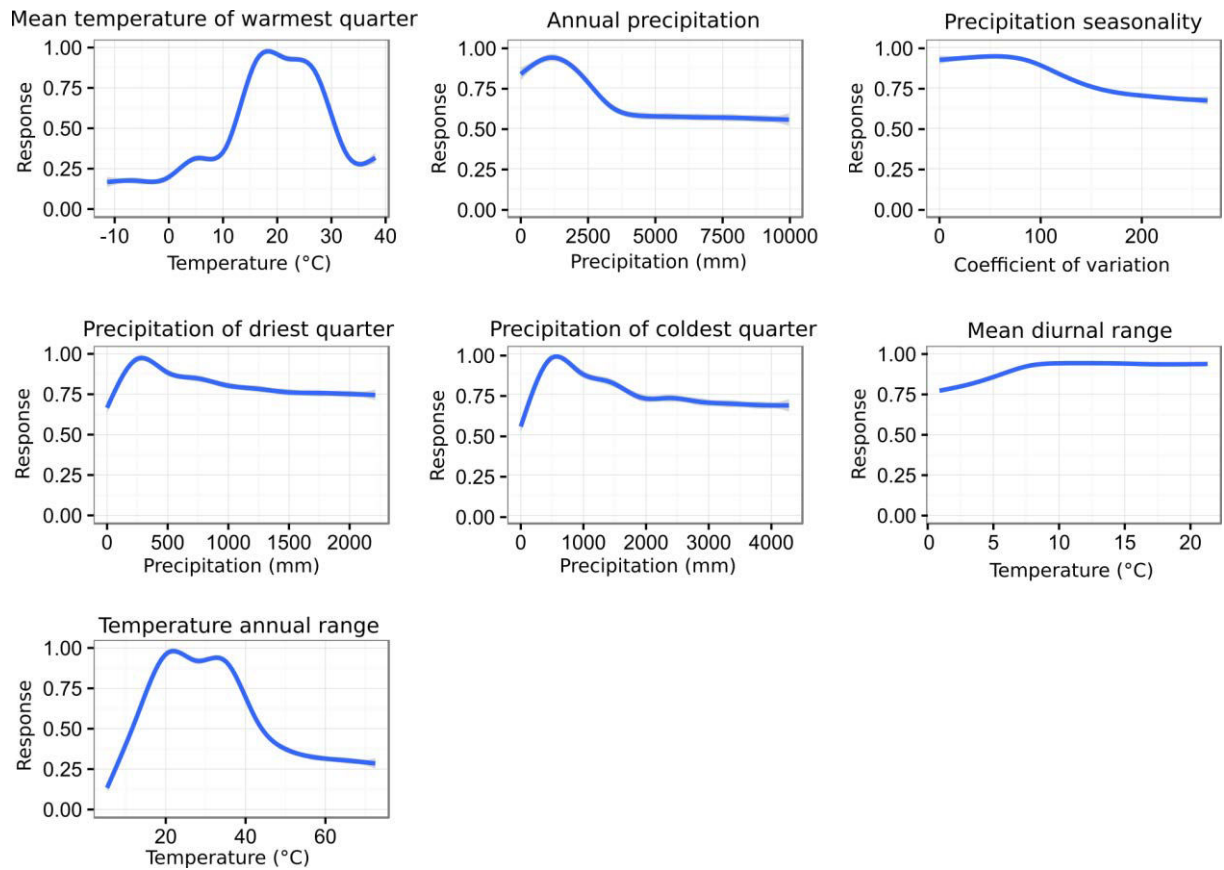


Figure D4-1. Fitted response of *Egeria densa* to the selected climate predictor variables.

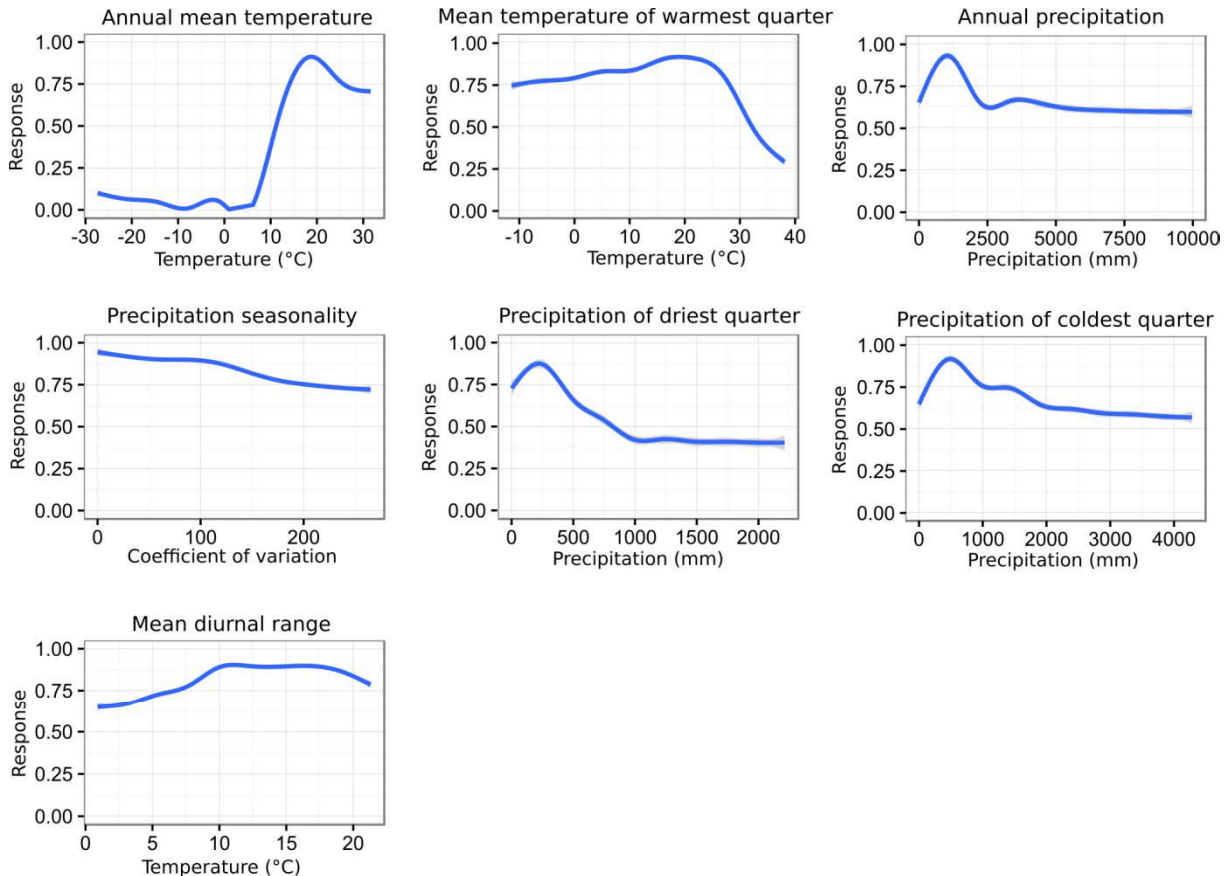


Figure D5-2. Fitted response of *Ludwigia* spp. to the selected climate predictor variables.

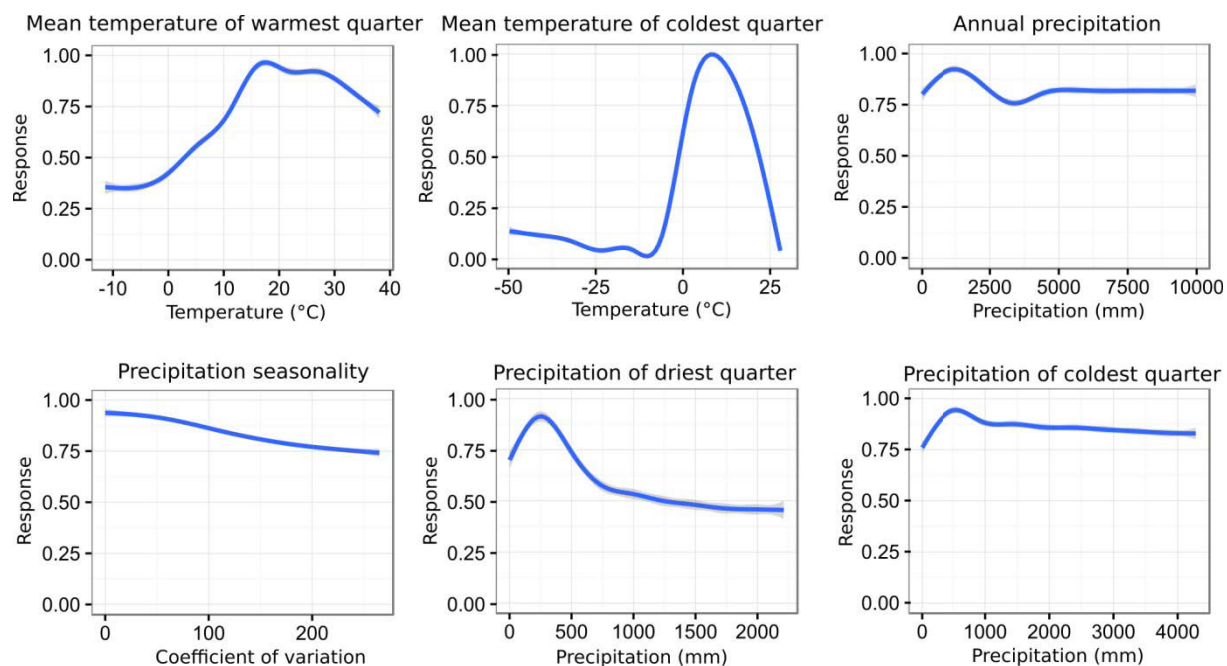


Figure D4-3. Fitted response of *Myriophyllum aquaticum* to the selected climate predictor variables.

## Appendix D5 – Evaluation metrics Values of evaluation metrics (TSS, ROC, Jaccard)

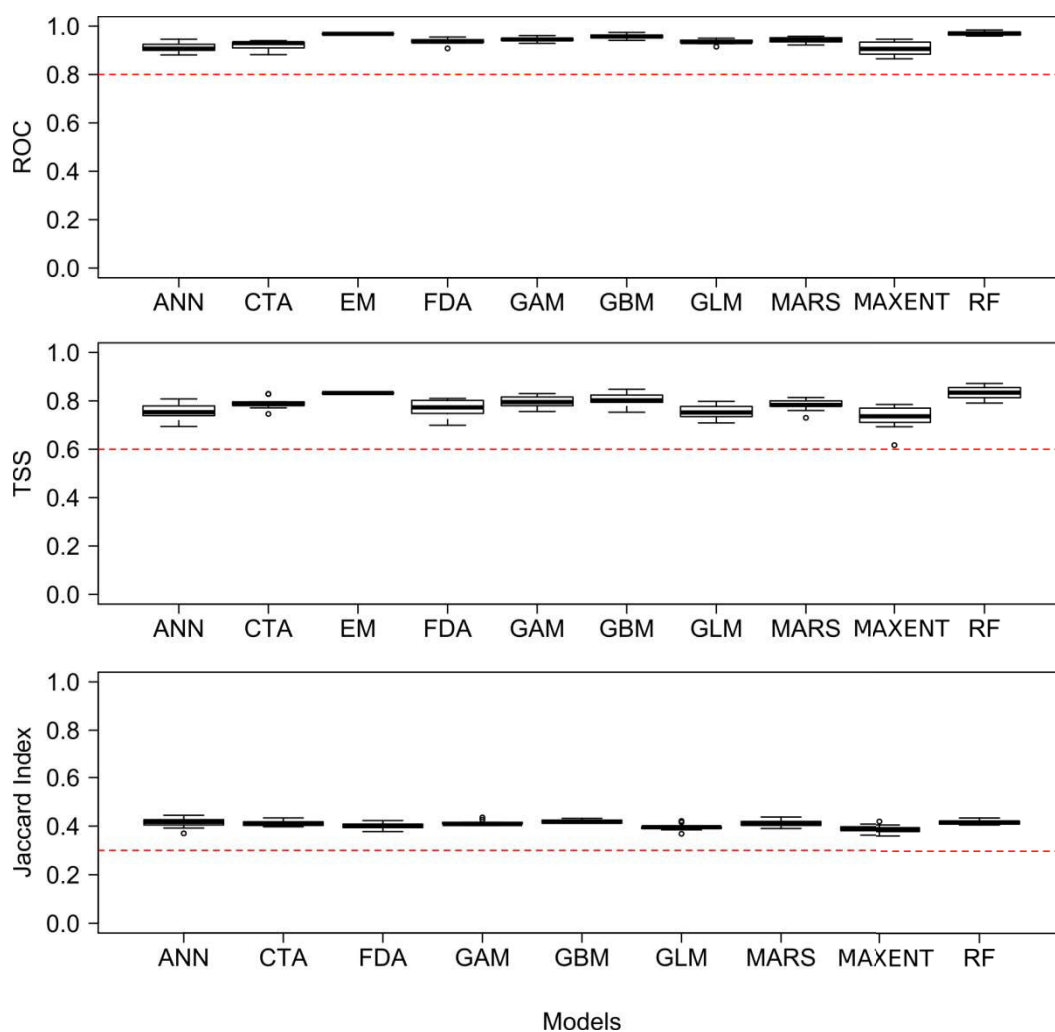


Figure D5-1. Evaluation metrics for *Egeria densa*.

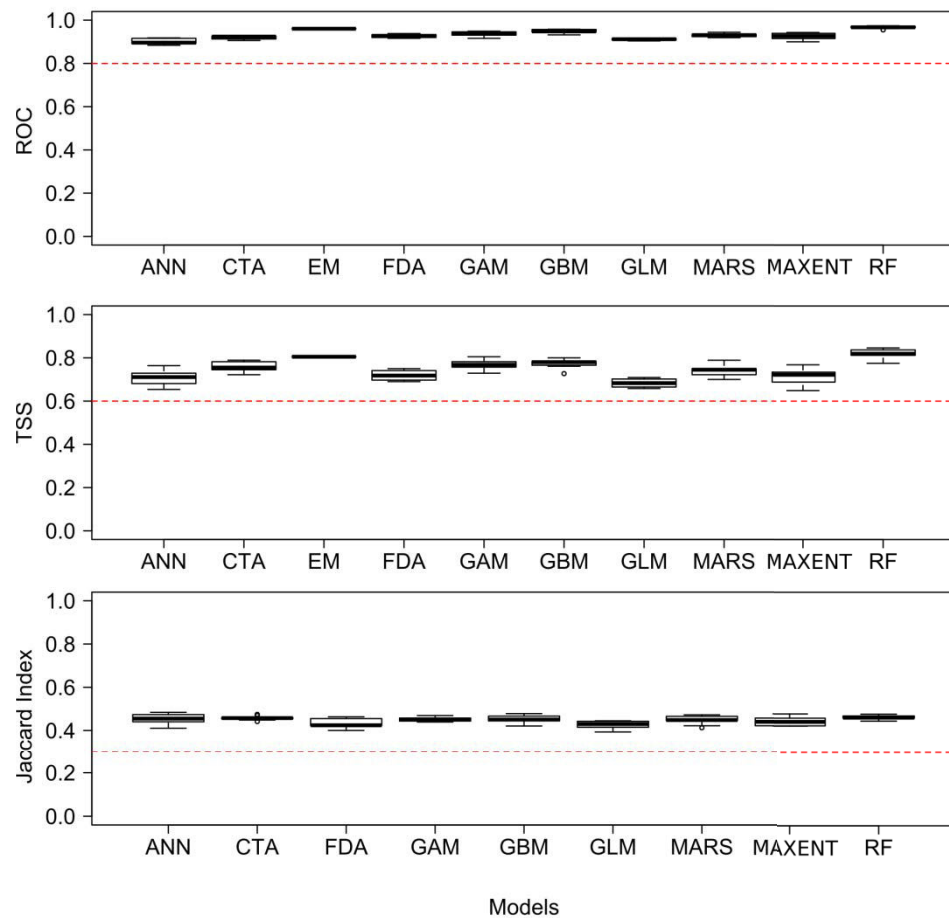


Figure D5-2. Evaluation metrics for *Ludwigia* spp.

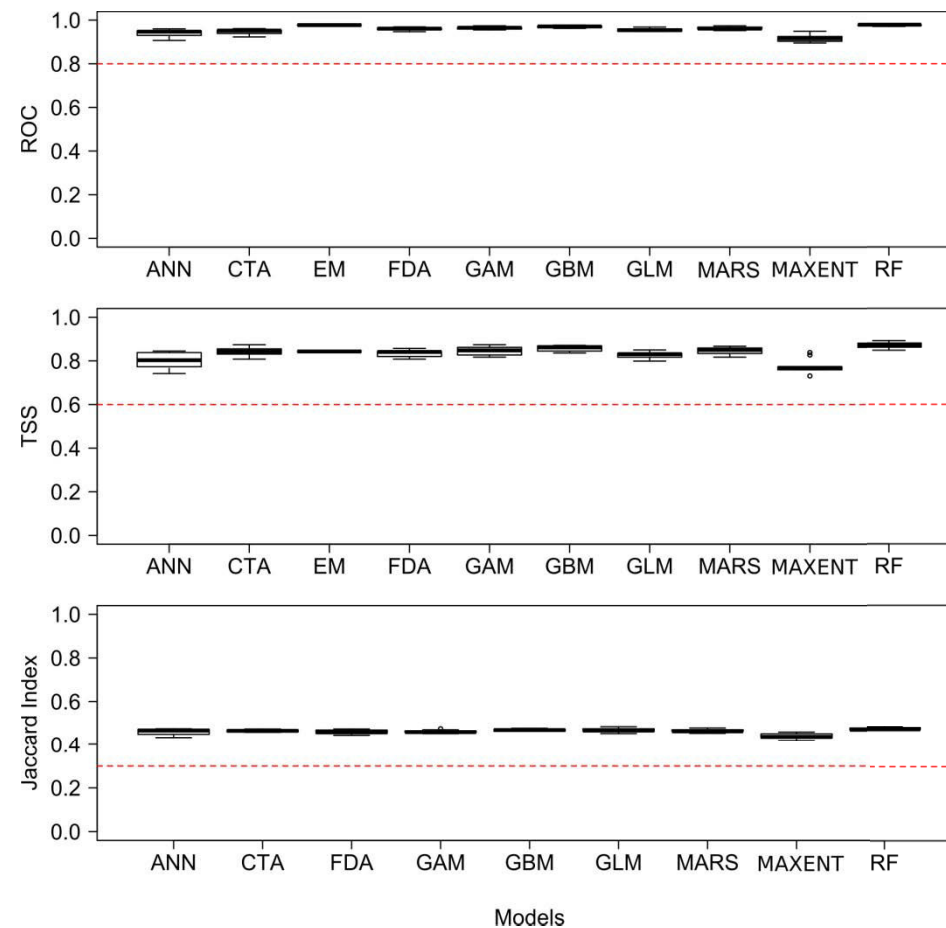


Figure D5-3. Evaluation metrics for *Myriophyllum aquaticum*.

Appendix D6 - Future suitable climate range

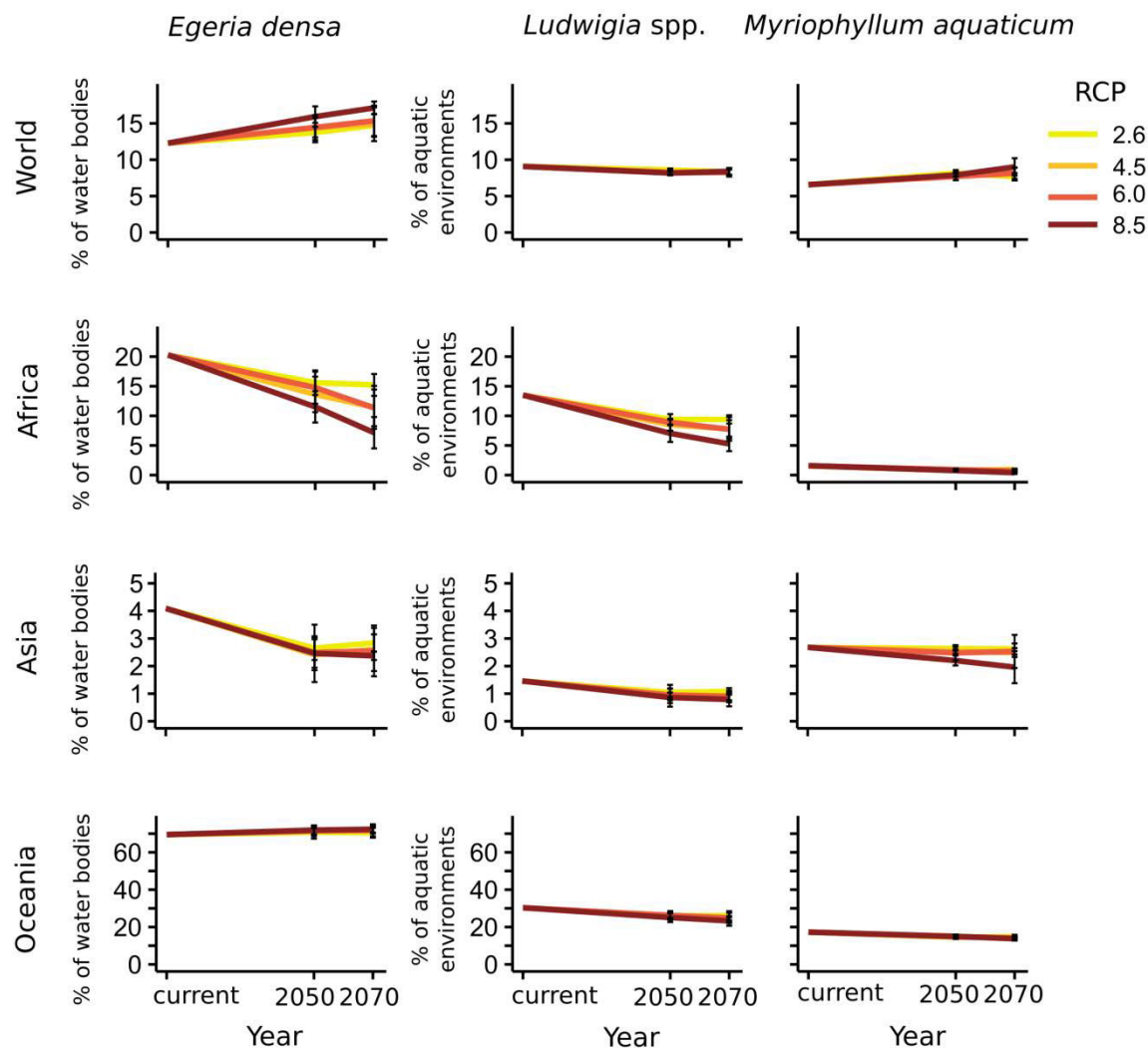


Figure D6-1. -Percent of suitable areas for *Egeria densa*, *Ludwigia* spp. and *Myriophyllum aquaticum* with current climatic conditions, and for 2050 and 2070 with the four RCP scenarios at world scale, and in Africa, Asia and Oceania. The error bars are standard deviation across the three GCM, represented for each future scenario.

## Appendix D7 – Future species distribution

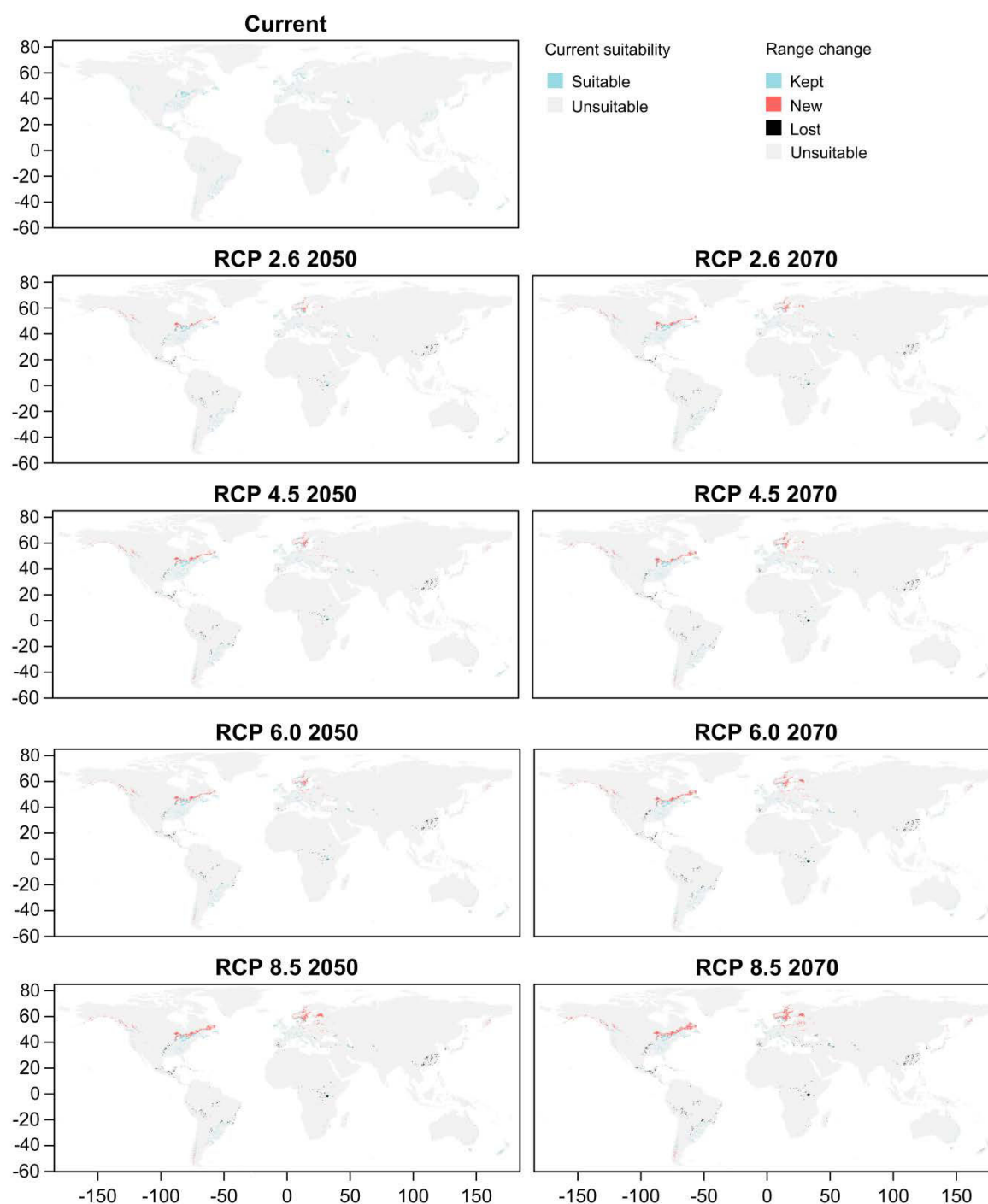


Fig D7-1. Current and projected future environmental suitability of Europe for *Egeria densa*, according to the four climate scenarios (RCP 2.6, 4.5, 6.0 and 8.5) by 2050 and 2070.

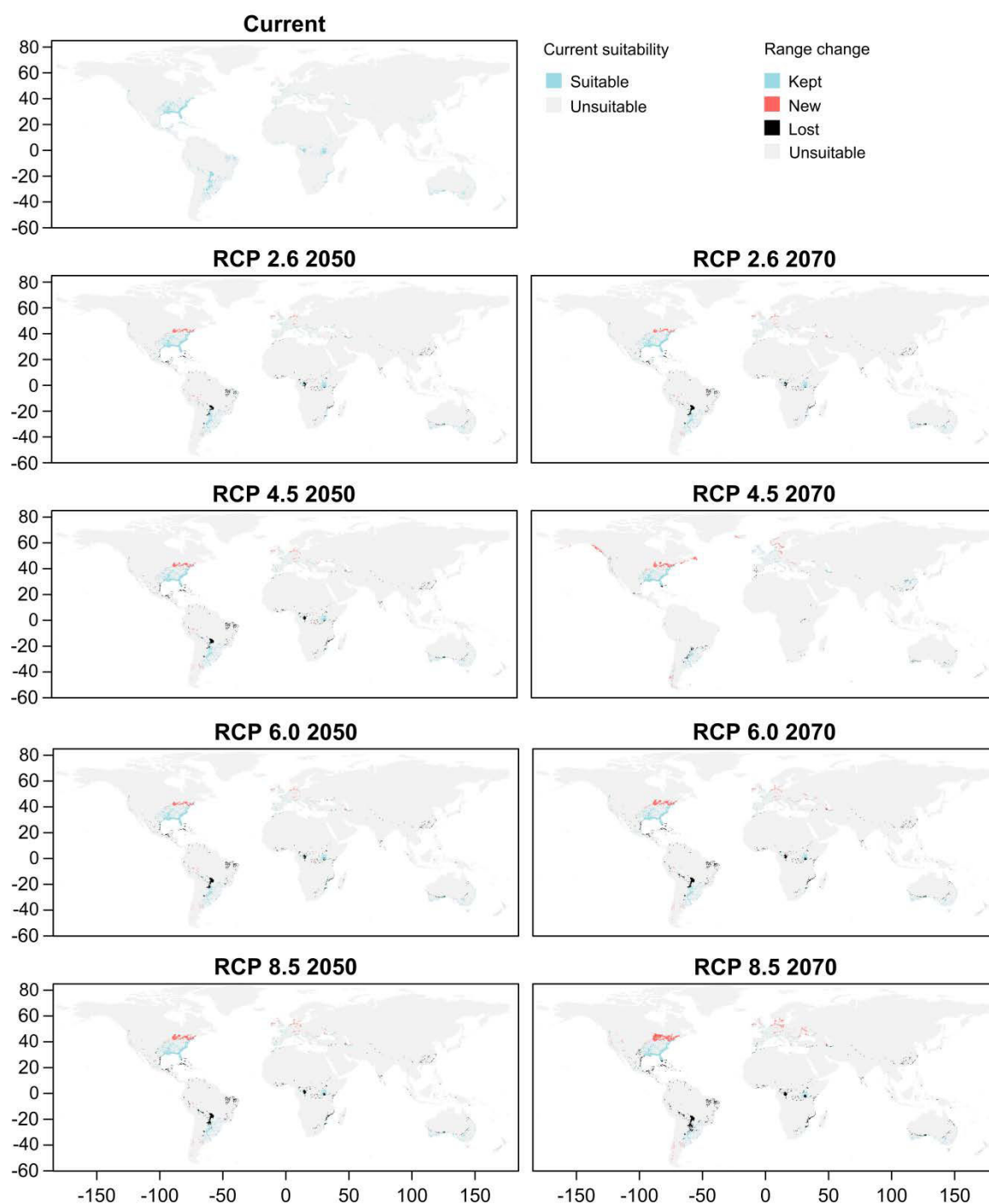


Fig D7-2. Current and projected future environmental suitability of Europe for *Ludwigia* spp., according to the four climate scenarios (RCP 2.6, 4.5, 6.0 and 8.5) by 2050 and 2070.



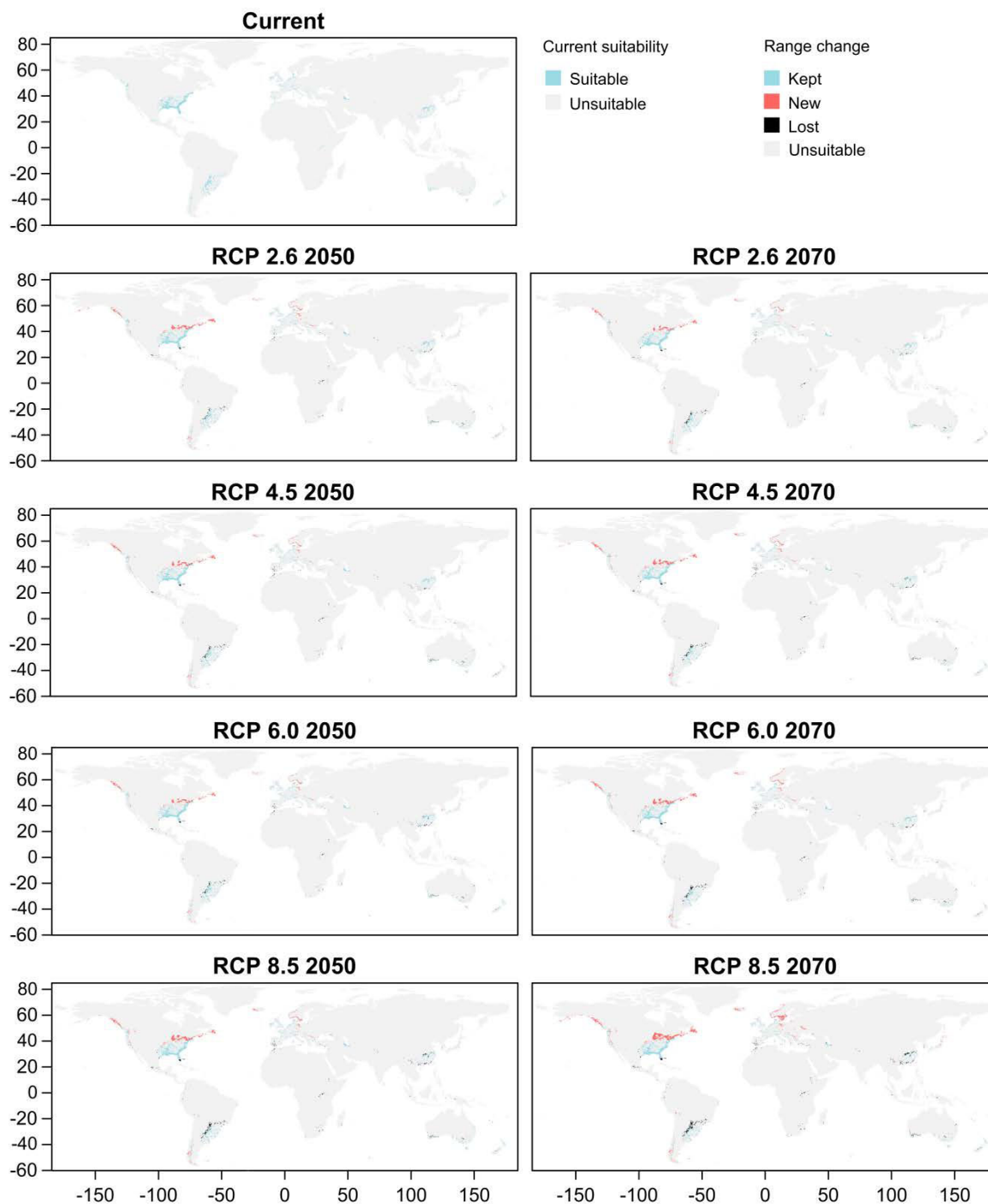


Fig D7.3. Current and projected future environmental suitability of Europe for *Myriophyllum aquaticum*, according to the four climate scenarios (RCP 2.6, 4.5, 6.0 and 8.5) by 2050 and 2070.





## RÉSUMÉ

Les modèles climatiques prédisent une augmentation globale de la température de 1 à 4°C d'ici 2100. Les modifications de climat engendrées par ce réchauffement devraient favoriser les invasions biologiques. L'objectif général de cette thèse est d'explorer l'impact du réchauffement et du changement climatique sur quatre espèces de macrophytes invasifs en Europe. Le travail réalisé a porté sur la germination, la croissance, la physiologie et la distribution de ces espèces à travers des expérimentations en conditions contrôlées, en jardin expérimental, et via des modèles de distribution d'espèces. Nous avons montré que i) des températures plus élevées améliorent modérément les capacités de germination de *Ludwigia hexapetala* et *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis*, diminuent la survie des plantules mais augmentent leur production de biomasse, ii) l'effet d'une augmentation de température sur les macrophytes dépend de la saison à laquelle elle a lieu, iii) une augmentation de 3°C peut avoir des conséquences sur le métabolisme sans pour autant affecter la croissance, iv) la Jussie *L. hexapetala* est la seule espèce qui a de meilleures capacités de croissance à la fois apicale et latérale face à un réchauffement, v) les modèles prédisent une augmentation de l'aire de distribution de *Ludwigia* spp., *Myriophyllum aquaticum* et *Egeria densa* dans leurs aires d'invasion, et une diminution de leur distribution sur les autres continents, y compris dans leur aire d'indigénat. Ce travail permet de mieux comprendre les conséquences possibles des modifications climatiques sur les macrophytes invasifs, afin d'appréhender et d'anticiper leur potentiel de colonisation futur.

**Mots clés :** augmentation des températures · invasions biologiques · germination · traits fonctionnels · distribution d'espèces

---

## ABSTRACT

Climatic models predict a rise of global surface temperature about 1 to 4°C by 2100. Climate modifications generated by this warming might favor biological invasions. The general aim of this thesis was to explore the impacts of climate warming and climate change on four macrophytes invasive in Europe. This work focused on germination, growth, physiology and distribution of these species, through experiments in controlled conditions, in experimental garden and by using species distribution models. We showed that i) higher temperatures moderately favor the germination capacity of *Ludwigia hexapetala* and *Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis*, decrease seedlings survivorship but improve their biomass production, ii) the effect of increased temperature on macrophytes depends on the season, iii) a 3°C warming can modify metabolism without generating changes on growth, iv) the water primrose *L. hexapetala* is the only species that showed both better apical and lateral growth when facing a warming, v) models predict an increase of the distribution surface of *Ludwigia* spp., *Myriophyllum aquaticum* and *Egeria densa* in their invasive ranges, and a decrease of their distribution area in the other continents, including their native range. This thesis offers a better understanding of climate changes consequences on invasive macrophytes in order to anticipate their future colonisation potential.

**Keywords:** temperature increase · biological invasions · germination · functional traits · species distribution