



**HAL**  
open science

## De l'utilisation de microcosmes pour le test d'hypothèses en biologie de l'invasion

Thibaut Morel-Journal, Xavier Fauvergue, Eric Lombaert, Ludovic Mailleret,  
Thibaut Malausa, Nicolas Ris, Elodie Vercken

► **To cite this version:**

Thibaut Morel-Journal, Xavier Fauvergue, Eric Lombaert, Ludovic Mailleret, Thibaut Malausa, et al..  
De l'utilisation de microcosmes pour le test d'hypothèses en biologie de l'invasion. *Revue d'Écologie*,  
2015, Sup12, pp.16-27. hal-03533281

**HAL Id: hal-03533281**

**<https://hal.science/hal-03533281v1>**

Submitted on 18 Jan 2022

**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.

## DE L'UTILISATION DE MICROCOSMES POUR LE TEST D'HYPOTHÈSES EN BIOLOGIE DE L'INVASION

Thibaut MOREL-JOURNEL<sup>1,2,3\*</sup>, Xavier FAUVERGUE<sup>1,2,3</sup>, Eric LOMBAERT<sup>1,2,3</sup>, Ludovic  
MAILLERET<sup>1,2,3,4</sup>, Thibaut MALAUSA<sup>1,2,3</sup>, Nicolas RIS<sup>1,2,3</sup> & Elodie VERCKEN<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup> INRA, UMR 1355 Institut Sophia Agrobiotech, 06900 Sophia Antipolis, France. E-mails: xavier.fauvergue@sophia.inra.fr; eric.lombaert@sophia.inra.fr; thibaut.malause@sophia.inra.fr; nicolas.ris@sophia.inra.fr; elodie.vercken@sophia.inra.fr

<sup>2</sup> Univ. Nice Sophia Antipolis, UMR 7254 Institut Sophia Agrobiotech, 06900 Sophia Antipolis, France

<sup>3</sup> CNRS, UMR 7254 Institut Sophia Agrobiotech, 06903 Sophia Antipolis, France

<sup>4</sup> INRIA, Biocore, 06900 Sophia Antipolis, France. E-mail : ludovic.mailleret@sophia.inra.fr

\* Auteur correspondant. E-mail : thibaut.morel-journal@sophia.inra.fr

**SUMMARY.**— *Utilization of microcosms to test invasion biology hypotheses.*— Understanding the factors underlying establishment and spread of exotic species in order to predict invasion risks is a major goal in invasion biology. Many theoretical studies investigated the ecological and evolutionary components of these factors and their impact on the invasive process. Yet, hypothesis tests through experimental approaches are still scarce because of the practical and ethical difficulties associated with the introduction of exotic species in nature. Thus, most empirical results come from *a posteriori* analyses of fortuitous invasions, which allow correlative approaches at best and give no information about invasion failures. In this paper, we propose microcosms, i.e. reproducible controlled simplified environments, as an alternative to experimental introductions *in natura*. From a review of the literature, we discuss the distinctive features of microcosms to test theoretical predictions about invasion. Our analysis focuses on studies involving populations in transitory dynamics after a demographic bottleneck and/or subject to an adaptive challenge, two key characteristics of invasive processes. Despite their small number, these studies have been used successfully to explore the influences of various factors, mainly related to the introduction site characteristics (its abiotic conditions and their spatial and temporal heterogeneity), and to a lesser extent to the introduced individuals themselves (propagule pressure, genetic diversity and adaptations in the introduced population) or the invaded community. We argue that microcosms, as model systems, can be powerful tools to test theoretical hypotheses. They must however be used with care, as they do not account for the same complexity as natural systems. They are thus complementary to theoretical studies and field surveys, and contribute to reinforce the predictive value of invasion biology by linking theory and experimentation.

**RÉSUMÉ.**— Comprendre les facteurs déterminant le succès ou l'échec des processus invasifs est un objectif majeur en biologie de l'invasion. De nombreux travaux théoriques se sont intéressés aux composantes écologiques et évolutives de ces facteurs. Cependant, les tests d'hypothèses associés à une démarche expérimentale restent rares. La plupart des résultats empiriques sont issus de l'analyse *a posteriori* d'invasions fortuites et ne permettent donc, au mieux, que des approches corrélatives. Dans cet article, nous discutons de la pertinence des microcosmes, i.e. des environnements simplifiés, contrôlés et reproductibles, comme alternatives aux introductions expérimentales en milieu naturel. En nous basant sur une synthèse de la littérature, nous présentons les avantages et limites des approches en microcosmes pour l'étude des invasions biologiques. Notre analyse se concentre sur les publications impliquant des populations en dynamique transitoire après un goulot d'étranglement et/ou soumises à un challenge adaptatif, deux caractéristiques clés des processus invasifs. Malgré le nombre encore réduit de telles études, leur intérêt a été montré pour explorer les influences des caractéristiques de l'aire envahie (les conditions environnementales ainsi que leur hétérogénéité spatiale ou temporelle). Dans une moindre mesure, les microcosmes ont également permis de tester l'influence des caractéristiques des populations introduites et de la communauté envahie. Cependant, ils doivent être utilisés avec précaution car ils ne permettent pas de reproduire la complexité des milieux naturels. Les expériences en microcosmes sont donc complémentaires aux études théoriques et à celles menées en populations naturelles et contribuent à renforcer la valeur prédictive de la biologie de l'invasion en liant théorie et expérimentation.

---

L'aspect prédictif de la biologie de l'invasion est essentiel pour déterminer les risques associés à l'introduction d'espèces exotiques (Mack *et al.*, 2000 ; Kolar & Lodge, 2001). Le

processus d'invasion peut être subdivisé en différentes étapes successives, allant de l'introduction des individus à l'établissement des populations, qui est atteint lorsque les individus introduits parviennent à survivre et se reproduire dans l'aire d'introduction, et l'expansion, qui correspond à leur propagation au-delà de leur aire d'introduction pour coloniser d'autres habitats (Colautti & MacIsaac, 2004 ; Blackburn *et al.*, 2011). La capacité des espèces introduites à traverser chacune de ces étapes du processus invasif dépend de facteurs écologiques et évolutifs, dont l'identification est un enjeu majeur en biologie de l'invasion. Pourtant, alors qu'il existe un vaste corpus théorique concernant l'effet de ces facteurs sur l'établissement et l'expansion des espèces introduites (*e.g.* Shea & Chesson, 2002 ; Hastings *et al.*, 2005 ; Melbourne *et al.*, 2007 ; Gurevitch *et al.*, 2011), les tests expérimentaux de ces prédictions s'avèrent beaucoup plus rares. Ainsi, la plupart des recherches empiriques se concentrent sur des analyses corrélatives de données issues d'invasions fortuites (Lowry *et al.*, 2013) ou planifiées et bénéfiques, dans le cas de la lutte biologique utilisant l'introduction d'auxiliaires des cultures et le cas de réintroductions dans le cadre de la conservation. Ces observations représentent un échantillon biaisé en faveur des invasions réussies et elles ne permettent notamment pas d'étudier les facteurs et processus à l'origine des échecs d'invasion.

Les expérimentations sur le terrain sont rares en biologie de l'invasion car elles soulèvent différents problèmes. D'un point de vue éthique, l'introduction d'une espèce exotique est souvent proscrite car elle présente un risque potentiel pour la communauté native. Les possibilités d'introduction expérimentale sont donc limitées à des contextes écologiques particuliers, tels que les lâchers d'agents de lutte biologique (Grevstad, 1999 ; Memmott *et al.*, 2005 ; Fauvergue *et al.*, 2007). Même dans ces situations où l'introduction volontaire est possible, certains processus en jeu durant les invasions sont difficilement observables, en particulier en début d'invasion. Les premières générations après l'introduction sont particulièrement décisives pour l'établissement car les populations introduites peuvent se maintenir à des effectifs faibles, pour ne croître qu'ensuite (Mack *et al.*, 2000 ; Crooks, 2005). Pendant ce temps de latence, les estimations d'effectif sont difficiles et peu précises, ce qui rend le suivi de ces populations complexe (Hayes *et al.*, 2005 ; Olson *et al.*, 2012). Ces populations sont également sensibles aux variations environnementales, qui peuvent considérablement impacter le déroulement de l'invasion (Minton & Mack, 2010 ; Fauvergue *et al.*, 2012). Cette variabilité incontrôlable affecte la comparabilité des réplicats expérimentaux obtenus *in natura*, réduit la puissance statistique des analyses de données, ce qui peut empêcher d'observer l'effet de certains facteurs.

Ces différents écueils, directement liés aux contraintes des expérimentations en milieu naturel, peuvent être contournés par l'utilisation du microcosme, un cadre expérimental utilisé dans d'autres branches de l'écologie, telles que l'écologie évolutive (*e.g.* Yoshida *et al.*, 2003 ; Bell & Gonzalez, 2009), l'écologie globale (*e.g.* Benton *et al.*, 2007 ; Stewart *et al.*, 2013), l'écologie des communautés (*e.g.* Kassen *et al.*, 2000 ; Wittebolle *et al.*, 2009) ou la dynamique des populations (*e.g.* Bjornstad *et al.*, 2001 ; Drake, 2005). Nous rassemblons sous le terme « microcosme » l'ensemble des environnements simplifiés et contrôlés, sans considération de taille ou de durée de l'expérience réalisée. Cette définition inclut donc notamment des dispositifs tels les mésocosmes, écotrons, chemostats ou cages expérimentales. Ces systèmes permettent notamment de connaître et réguler les flux d'individus ou de ressources entrant et sortant du système ainsi que de faire varier uniquement les facteurs d'intérêt (Fraser & Keddy, 1997 ; Drake & Kramer, 2012). En microcosme, il est par exemple possible de manipuler la composition de la communauté envahie, les conditions abiotiques environnementales ou l'hétérogénéité spatiale et temporelle de l'habitat. Les expériences peuvent plus aisément être répliquées, afin d'obtenir une puissance statistique supérieure à celle obtenue en milieu naturel. De plus, un suivi précis des dynamiques des populations est possible sans problème de détection, et ce dès l'introduction des individus. Enfin, les microcosmes permettent de tester l'effet de processus entraînant aussi bien à la réussite qu'à l'échec des invasions.

En nous basant sur une synthèse de la bibliographie, nous discutons des intérêts et des limites des microcosmes comme alternatives au milieu naturel pour tester expérimentalement des prédictions en biologie de l'invasion. Notre synthèse se concentre sur les études traitant de populations en dynamique transitoire, suite à un goulot d'étranglement démographique et/ou un challenge adaptatif, deux caractéristiques-clés des processus invasifs (Sakai *et al.*, 2001 ; Simberloff, 2009). En interrogeant la base de données *Web of Science* de l'ISI, nous avons recherché tous les articles disponibles entre le 1<sup>er</sup> Janvier 1975 et le 20 novembre 2014 à l'aide de la requête suivante : *Topic = inva\* AND (chemostat\* OR ecotron\* OR macrocosm\* OR mesocosm\* OR microcosm\* OR "cage experiment\*" OR "experimental population\*" OR "laboratory population\*")*.

Cette recherche était concentrée sur l'invasion et les espèces invasives et excluait donc certaines études en microcosme testant des hypothèses liées au processus invasif sans se placer explicitement dans ce contexte (*e.g.* Hallatschek *et al.*, 2007 ; Drake & Griffen, 2009). Parmi les 771 résultats, nous avons sélectionné un corpus de 125 articles s'intéressant aux tests de prédictions théoriques concernant l'impact de facteurs écologiques sur le déroulement d'une invasion biologique. Une très grande majorité (90 %) des études concernent la phase d'établissement et s'intéressent à la persistance des populations introduites, et considèrent donc des variables telles que leurs taux d'extinction ou de croissance, ainsi que la survie ou la reproduction des individus introduits. Les autres articles traitent de la phase d'expansion et étudient la propagation des individus introduits à travers le paysage, et testent donc des variables telles que la vitesse d'un front d'invasion, la dispersion des individus introduits ou la colonisation de nouveaux habitats par la population introduite. Chacun des 125 articles a été assigné à un ou plusieurs axes thématiques regroupant les différents facteurs étudiés. Ainsi, vingt-huit articles (22 % de tous les articles) concernaient les facteurs liés aux populations introduites elles-mêmes, qui influencent la facilité avec laquelle les individus parviennent à envahir des milieux (*invasiveness*). Trente-trois (26 %) concernaient des facteurs liés à la communauté envahie, influençant sa susceptibilité à l'invasion (*invasibility*). Enfin, soixante-dix-huit (62 %) études concernaient les facteurs environnementaux.

Si leur environnement simplifié et contrôlable est adapté au test de questions théoriques, ces systèmes expérimentaux montrent leurs limites pour des approches descriptives intégrant un niveau de complexité écologique plus important (Carpenter, 1996 ; Schindler, 1998). Bien utilisés, les microcosmes apparaissent comme un outil puissant pour la promotion d'une méthode scientifique de l'étude des invasions biologiques, associant prédictions théoriques et tests expérimentaux. Ils permettent ainsi de développer des démarches fortement complémentaires aux analyses corrélatives d'invasions en milieu naturel.

## LES FACTEURS LIÉS AUX POPULATIONS INTRODUITES

Diverses études ont tenté d'identifier des caractéristiques communes aux espèces et populations introduites parvenant à s'établir et se répandre (*e.g.* Kolar & Lodge, 2001 ; Grotkopp *et al.*, 2002 ; Daehler, 2003). Un facteur généralisable au-delà du modèle biologique considéré est la capacité des individus introduits à s'adapter aux nouvelles conditions qu'ils rencontrent dans l'aire d'introduction. En effet, le nouvel environnement rencontré par des individus introduits peut constituer un challenge adaptatif important affectant l'établissement (Facon *et al.*, 2006). Une phase d'adaptation peut avoir lieu immédiatement après l'introduction, période durant laquelle la population est difficile à détecter (Ellstrand & Schierenbeck, 2000 ; Lee, 2002). La sélection naturelle peut aussi agir plus tardivement au cours d'un processus d'invasion biologique. Ainsi, durant la phase d'expansion, de nouvelles pressions de sélection sont rencontrées sur le front d'invasion. Celles-ci peuvent être liées à l'environnement ou aux variations de densité de la population dans l'espace (Burton *et al.*, 2010 ; Phillips *et al.*, 2010 ; Kubisch *et al.*, 2013). Une

plasticité phénotypique importante, souvent observée dans les populations introduites (Davidson *et al.*, 2011), peut également permettre aux individus de répondre au changement d'environnement que constitue l'introduction, avant même que les adaptations puissent se mettre en place (Sexton *et al.*, 2002 ; Daehler, 2003).

L'expérimentation en microcosme représente une opportunité de suivre l'adaptation des individus durant l'invasion et son impact sur le processus invasif. Pourtant, bien que certaines études mettent en évidence l'impact du fond génétique des individus introduits sur leurs capacités à envahir (Hay & Fenlon, 1995 ; Pantel *et al.*, 2011 ; Vercken *et al.*, 2013), seules cinq des études que nous avons retenues traitent de variations de traits durant l'invasion elle-même. Concernant l'établissement, Weinig (2005) a mis en évidence une adaptation à un milieu plus compétitif chez l'herbacée *Abutilon theophrasti*. Deux autres études ont montré une réponse plastique à la température chez un ver de terre (Cunha *et al.*, 2011) et une modification de comportement chez l'écrevisse *Procambarus clarkii* face à un compétiteur natif (Hanshew & Garcia, 2012). Durant la phase d'expansion, Sen Datta *et al.* (2013) ont mis en évidence une sélection de la coopération sur des fronts d'invasion de levures, et Miller & Inouye (2013) l'effet de l'évolution d'une dispersion biaisée en faveur d'un sexe chez la bruche du niébé (*Callobrochus maculatus*) sur la vitesse du front.

Un ensemble de facteurs affectant le processus invasif n'est pas lié aux caractéristiques des individus introduits eux-mêmes, mais à celles de la population introduite dans son ensemble. C'est le cas par exemple de l'effectif de la population. Sa taille initiale est déterminée par la pression de propagules, souvent identifiée comme un prédicteur robuste du succès d'établissement d'une espèce introduite (Lockwood *et al.*, 2005 ; Colautti *et al.*, 2006 ; Simberloff, 2009). Cette variable composite décrivant le nombre d'individus introduits (la taille de propagule) et la fréquence des introductions (le nombre de propagules), a fait l'objet de plusieurs études théoriques (*e.g.* Mailleret & Lemesle, 2009 ; Wittmann *et al.*, 2014 ; Yamamichi *et al.*, 2014). D'une part, la petite taille des populations introduites augmente leur sensibilité à différents mécanismes, tels que la stochasticité démographique (Lande, 1993 ; Engen *et al.*, 1998) ou les effets Allee (Taylor & Hastings, 2005 ; Courchamp *et al.*, 2008). La répartition des individus introduits dans l'espace joue également un rôle sur l'établissement (Drury *et al.*, 2007 ; Garnier *et al.*, 2012 ; Kanarek *et al.*, 2013). D'autre part, leur diversité génétique est limitée par des mécanismes tels que les effets fondateurs (Sakai *et al.*, 2001 ; Forsman, 2014). À cette diminution initiale de diversité génétique s'ajoute des effets liés à la petite taille des populations introduites : la dérive génétique, qui peut entraîner l'expression et la fixation d'allèles délétères, et la consanguinité, qui peut les amener à l'état homozygote (Allendorf & Lundquist, 2003 ; Fauvergue *et al.*, 2012). Ces effets peuvent cependant être compensés par d'autres mécanismes, tels que la purge d'allèles délétères par dérive et sélection (Glemin, 2003), ou la rupture de relations épistatiques suite à un effet fondateur, qui peuvent permettre l'expression de gènes qui étaient inhibés dans la population native (Goodnight, 1987 ; Goodnight, 1988). Durant l'expansion spatiale, le *gene surfing*, qui correspond à une augmentation de la fréquence de certains allèles portés par les individus en avant du front d'invasion à cause de phénomènes de dérive (Hallatschek & Nelson, 2008), peut potentiellement favoriser des traits autrement contre-sélectionnés, et donc affecter le déroulement de l'invasion (Travis *et al.*, 2007).

L'expérimentation en microcosme permet de manipuler la taille et le nombre de propagules, leur localisation et leur composition génétique. Pourtant, les études en microcosme ne testent qu'une partie seulement des prédictions théoriques liées à la taille initiale de la population introduite. Les articles concernant les effets démographiques s'intéressent principalement au seul rôle du nombre d'individus introduits, en interaction avec (i) leurs caractéristiques génétiques (Hay & Fenlon, 1995 ; Hufbauer *et al.*, 2013 ; Vercken *et al.*, 2013), (ii) les espèces résidentes (*e.g.* Chadwell & Engelhardt, 2008 ; Reinhardt & Galatowitsch, 2008 ; Xie *et al.*, 2013) ou (iii) les conditions abiotiques du milieu (Hufbauer *et al.*, 2013 ; Mata *et al.*, 2013). Quelques-unes des

études retenues tiennent compte de la fréquence des introductions (Drake *et al.*, 2005 ; Britton & Gozlan, 2013 ; Brooks & Jordan, 2013), mais aucune n'étudie l'impact de la répartition spatiale des individus introduits. Les expérimentations concernant les effets génétiques s'intéressent principalement à l'influence de la diversité génétique initiale sur l'établissement (*e.g.* chez le roseau *Phragmites australis*, Kettenring *et al.*, 2011 ; chez l'aleurode *Bemisia tabaci*, Hufbauer *et al.*, 2013). En revanche, aucune des études référencées ne teste précisément l'effet de la purge génétique ou de la rupture de l'épistasie sur l'invasion. Ces expériences s'intéressant avant tout à la phase d'établissement, et non pas la phase d'expansion, elles ne testent pas non plus les effets du *gene surfing*.

## LES FACTEURS LIÉS À LA COMMUNAUTÉ ENVAHIE

Si les facteurs liés à la population envahissante elle-même jouent un rôle important dans le succès invasif, la composition de la communauté présente dans l'aire d'invasion est également considérée comme un prédicteur majeur de l'établissement des populations (Lodge, 1993 ; Kennedy *et al.*, 2002). Sa diversité et sa richesse spécifique déterminent notamment la niche écologique que peut occuper l'espèce introduite. Ainsi, la théorie se réfère à l'opportunité de niche, qui représente la possibilité pour une espèce exotique d'exploiter des ressources non utilisées par un compétiteur (niche vacante) ou d'échapper à ses ennemis naturels dans son nouveau milieu (*enemy release*) (Shea & Chesson, 2002). Elton (1958) a émis l'hypothèse qu'une communauté avec une diversité fonctionnelle plus faible (*i.e.* présentant plus d'opportunités de niche) serait plus facilement envahie. Cette hypothèse est corroborée par des modèles théoriques (Case, 1990, 1991 ; Tilman 1999), mais d'autres études suggèrent que certains facteurs, tels que la quantité totale de ressources ou l'hétérogénéité spatiale et temporelle des interactions entre invasifs et natifs, peuvent aussi modifier, voire inverser, cette relation (Levine & D'Antonio, 1999 ; Stohlgren *et al.*, 2006 ; Clark *et al.*, 2013). Certaines encore insistent sur l'importance de l'équilibre dans la représentation des différentes espèces dans la communauté plutôt que leur seule présence (Nijs & Roy, 2000 ; Wilsey & Polley, 2002). La composition de la communauté en termes phylogénétiques est également à prendre en compte pour déterminer les chances d'établissement des espèces introduites. En effet, la naturalisation d'espèces introduites peut être facilitée si ses adaptations correspondent à une niche disponible dans l'aire d'introduction (Rejmanek, 2000 ; Wiens & Graham, 2005). Ainsi, l'hypothèse de naturalisation suggère que les espèces introduites dans une communauté dont elles sont distantes génétiquement ont un taux d'établissement plus important (Daehler, 2001).

La flexibilité qu'offre le microcosme dans la composition de la communauté envahie représente un atout important pour tester les hypothèses théoriques qui y sont liées. Elle peut être modulée selon les besoins de l'expérience, ce qui permet de connaître et contrôler précisément les espèces présentes, voire de créer des communautés instables ou transitoires qui ne seraient pas observables dans la nature. La plupart des études s'intéressent à la relation entre diversité fonctionnelle de la communauté et invasion avancée par Elton (1958) sur une grande variété de modèles biologiques. Tandis que certaines considèrent simplement un impact de la richesse spécifique de la communauté (*e.g.* Hector *et al.*, 2001 ; Carey & Wahl, 2010 ; Sperfeld *et al.*, 2010), d'autres testent la relation entre la probabilité d'établissement et l'équilibre dans la composition de la communauté (Emery & Gross, 2007 ; Mattingly *et al.*, 2007). En revanche, peu d'études référencées dans notre revue s'intéressent au rôle de la composition phylogénétique de la communauté sur l'invasion. Une étude de Jiang *et al.* (2010) met en évidence chez les bactéries *Serratia marcescens* des taux d'établissement plus élevés lorsque les souches utilisées sont distantes génétiquement de la communauté dans laquelle elles sont introduites. Dans une autre étude, Vivant *et al.* (2013) mettent en évidence une relation entre l'érosion de la diversité phylogénétique de la communauté et l'invasion d'une autre bactérie, *Listeria monocytogenes*.

## LES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX

Considérer l'impact des facteurs environnementaux sur le déroulement des invasions biologiques est perçu *a priori* comme particulièrement important, notamment au regard des changements climatiques en cours (Dukes & Mooney, 1999 ; Stachowicz *et al.*, 2002). Les études théoriques s'intéressent particulièrement à l'impact de l'hétérogénéité, temporelle ou spatiale, de ces conditions environnementales (Melbourne *et al.*, 2007). Les variations temporelles correspondent aux perturbations, qui peuvent affecter les communautés natives (Hobbs & Huenneke, 1992 ; Higgins & Richardson, 1998). D'une part, une modification des conditions du milieu suite à une perturbation peut diminuer l'avantage compétitif des espèces natives, et donc faciliter l'établissement d'espèces exotiques (Moles *et al.*, 2008 ; Catford *et al.*, 2012). D'autre part, la variabilité de la disponibilité en ressources peut engendrer des périodes d'excès, propices à l'invasion (Davis *et al.*, 2000). L'hétérogénéité spatiale se traduit par la discrétisation de l'aire envahie en patches d'habitat favorables ou défavorables à l'espèce introduite. La théorie suggère alors que le fait même que le milieu rencontré par l'espèce introduite soit un ensemble d'habitats discrets plutôt qu'un environnement continu peut affecter l'avancée d'un front d'invasion (Shigesada *et al.*, 1986 ; Pachepsky & Levine, 2011). D'autres études s'intéressent également à l'impact de la répartition spatiale des habitats favorables sur l'établissement et l'expansion des populations (Facon & David, 2006 ; Dewhurst & Lutscher, 2009 ; Schreiber & Lloyd-Smith, 2009). Les capacités de dispersion des individus peuvent interagir avec cette répartition spatiale et ainsi déterminer l'aptitude d'une population introduite à envahir un paysage (Keeling, 1999 ; With, 2004 ; Lindstrom *et al.*, 2011).

Le cadre expérimental du microcosme permet de créer artificiellement de l'hétérogénéité dans les conditions environnementales de manière contrôlée pour tester son impact. Il est ainsi possible de générer des perturbations afin de tester leur effet sur l'invasibilité d'un milieu (*e.g.* Ding *et al.*, 2010 ; Li & Stevens, 2012). Mata *et al.* (2013) mettent ainsi en évidence que des perturbations fréquentes favorisent l'établissement de *Tetrahymena pyriformis*, une espèce protozoaire pionnière, face à *Euplotes eurystomus*, une espèce plus compétitive. D'autres expériences mettent en évidence l'impact de la déstabilisation de la communauté suite à une perturbation abiotique sur son invasibilité (Kneitel & Perrault, 2006 ; Janos *et al.*, 2013). Par exemple, Liu *et al.* (2012), en expérimentant sur des bactéries (*Pseudomonas fluorescens*), montrent que cette déstabilisation de la communauté est plus importante pour l'établissement de la bactérie que la perturbation abiotique elle-même. En microcosme, il est également possible de structurer spatialement la répartition de la ressource disponible (Otten *et al.*, 2004 ; Neri *et al.*, 2011), des prédateurs (Edgerly *et al.*, 1999) ou des compétiteurs (Freed & Leisnham, 2014). Une étude de MacNeil *et al.* (2004) sur l'établissement du gammare (*Gammarus pulex*) suggère ainsi que la structuration de l'aire d'introduction en patches de différentes qualités permet une invasion autrement impossible dans un milieu homogène. Les résultats de Neri *et al.* (2011) sur le champignon *Rhizoctonia solani* indiquent en revanche que la phase d'expansion peut être ralentie par l'hétérogénéité spatiale. Par ailleurs, plusieurs études mettent également en évidence un effet de la connectivité du paysage et de l'isolement des habitats sur l'expansion de l'invasion (Otten *et al.*, 2004 ; Shulman & Chase, 2007 ; Seymour & Altermatt, 2014). Plusieurs études tirent profit du contrôle précis des conditions environnementales et de la facilité de réplique des microcosmes pour tester l'impact sur l'établissement d'un paramètre spécifique, tel que la température (*e.g.* Cowling *et al.*, 2004 ; Sorte *et al.*, 2010 ; Fey & Cottingham, 2012) ou la quantité de ressources disponibles (Green & Galatowitsch, 2001 ; Kennedy *et al.*, 2009 ; Jackson *et al.*, 2013). D'autres travaux s'intéressent à l'impact d'espèces-clés, compétiteurs ou prédateurs de l'espèce introduite (Daneshgar & Jose, 2009 ; Dzialowski, 2010 ; Freed & Leisnham, 2014). Cependant, ces résultats obtenus dépendent étroitement des caractéristiques de l'espèce impliquée, que ce soit dans sa tolérance aux conditions abiotiques ou dans son interaction avec les autres espèces. Les conclusions de ces études sont donc difficilement généralisables au-delà d'un contexte écologique particulier, et se rapportent rarement

à des prédictions théoriques plus larges.

## CONCLUSION

Les études listées dans cette synthèse bibliographique présentent les grandes possibilités offertes par les microcosmes pour tester l'effet de différents facteurs écologiques et évolutifs sur le déroulement des invasions. Nous avons pu observer certaines tendances, dans les questions traitées — les articles concernant les facteurs liés aux populations introduites ou aux communautés envahies sont minoritaires par rapport à celles concernant des facteurs environnementaux — et dans les étapes de l'invasion étudiées — une grande majorité d'études traitent de mécanismes ayant lieu durant la phase d'établissement plutôt que ceux concernant la phase d'expansion. Ces déséquilibres peuvent refléter les avantages pratiques du microcosme. D'une part, il permet de maîtriser les facteurs environnementaux, généralement incontrôlables en milieu naturel (Lawton, 1995 ; Cadotte *et al.*, 2005). D'autre part, il est particulièrement approprié pour l'étude de l'établissement, puisqu'il permet d'éviter les biais de détection qui existent dans le suivi des individus en milieu naturel (Hayes *et al.*, 2005 ; Olson *et al.*, 2012). De plus, la phase d'établissement a lieu immédiatement après l'introduction et dépend de facteurs plus locaux que la phase d'expansion. Ainsi le microcosme n'est utilisé que plus rarement pour tester l'expansion, qui requiert une prise en compte explicite de l'aspect spatial du milieu et une étude sur un nombre plus important de générations (*e.g.* Shulman & Chase, 2007 ; Fellous *et al.*, 2012 ; Giometto *et al.*, 2014).

Toutefois, le microcosme ne doit pas être considéré comme une simple alternative aux expériences *in natura* à utiliser pour des raisons pratiques. C'est avant tout un système modèle, dont l'utilisation est motivée par une démarche hypothético-déductive plus large (Lawton, 1995 ; Drake & Kramer, 2012). En offrant un milieu simplifié par rapport à la nature, il permet de se concentrer sur des facteurs d'intérêt et de mettre en évidence des mécanismes fins (Lawton, 1995 ; Jessup *et al.*, 2004). Son utilisation est donc la plus pertinente lorsqu'elle est guidée par la théorie pour répondre à des questions définies clairement *a priori* (Bulling *et al.*, 2006). Cette synthèse bibliographique met en évidence de nombreuses prédictions sur les invasions biologiques qui peuvent encore être abordées grâce à ce système expérimental afin de mieux comprendre les processus écologiques particuliers affectant les populations introduites. En plus de faire le lien entre la théorie et le suivi empirique en milieu naturel, les microcosmes ont donc le potentiel de contribuer de manière importante à la valeur prédictive de la biologie de l'invasion.

## REMERCIEMENTS

Les auteurs sont reconnaissants envers les trois évaluateurs anonymes de cet article, dont la contribution a participé à l'amélioration du manuscrit. Ils tiennent également à remercier le soutien du Département Santé des Plantes et Environnement de l'INRA, ainsi que le projet ANR TriPTIC (ref : ANR-14-CE18-0002). Ce travail fait partie de la thèse de TMJ, financée par l'Université de Nice Sophia-Antipolis. Les financeurs n'ont joué aucun rôle ni dans la collecte ou l'analyse des données, ni dans la décision de publier ou la rédaction du manuscrit.

## RÉFÉRENCES

- ALLENDORF, F.W. & LUNDQUIST, L.L. (2003).— Introduction: Population biology, evolution, and control of invasive species. *Conserv. Biol.*, 17: 24-30.
- BELL, G. & GONZALEZ, A. (2009).— Evolutionary rescue can prevent extinction following environmental change. *Ecol. Lett.*, 12: 942-948.
- BENTON, T.G., SOLAN, M., TRAVIS, J.M.J. & SAIT, S.M. (2007).— Microcosm experiments can inform global ecological problems. *TREE*, 22: 516-521.



- BJORNSTAD, O.N., SAIT, N.C., STENSETH, S.M., THOMPSON, D.J. & BEGON, M. (2001).— The impact of specialized enemies on the dimensionality of host dynamics. *Nature*, 409: 1001-1006.
- BLACKBURN, T.M., PYŠEK, P., BACHER, S., CARLTON, J.T., DUNCAN, R.P., JAROSIK, V., WILSON, J.R.U. & RICHARDSON, D.M. (2011).— A proposed unified framework for biological invasions. *TREE*, 26: 333-339.
- BRITTON, J.R. & GOZLAN, R.E. (2013).— How many founders for a biological invasion? Predicting introduction outcomes from propagule pressure. *Ecology*, 94: 2558-2566.
- BROOKS, W.R. & JORDAN, R.C. (2013).— Propagule pressure and native species richness effects drive invasibility in tropical dry forest seedling layers. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 15: 162-170.
- BULLING, M.T., WHITE, P.C.L., RAFFAELLI, D.G. & PIERCE, G.J. (2006).— Using model systems to address the biodiversity-ecosystem functioning process. *Marine Ecol. Progr. Ser.*, 311: 295-309.
- BURTON, O.J., PHILLIPS, B.L. & TRAVIS, J.M.J. (2010).— Trade-offs and the evolution of life-histories during range expansion. *Ecol. Lett.*, 13: 1210-1220.
- CADOTTE, M.W., DRAKE J.A. & FUKAMI, T. (2005).— Constructing nature: laboratory models as necessary tools for investigating complex ecological communities. *Adv. Ecol. Res.*, 37: 333-353.
- CAREY, M.P. & WAHL, D.H. (2010).— Native fish diversity alters the effects of an invasive species on food webs. *Ecology*, 91: 2965-2974.
- CARPENTER, S.R. (1996).— Microcosm experiments have limited relevance for community and ecosystem ecology. *Ecology*, 77: 677-680.
- CASE, T.J. (1990).— Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 87: 9610-9614.
- CASE, T.J. (1991).— Invasion resistance, species buildup and community collapse in metapopulation models with interspecies competition. *Biol. J. Linn Soc.*, 42: 239-266.
- CATFORD, J.A., DAEHLER, C.C., MURPHY, H.T., SHEPPARD, A.W., HARDESTY, B.D., WESTCOTT, D.A., REJMANEK, M., BELLINGHAM, P.J., PERGL, J., HORVITZ, C.C. & HULME, P.E. (2012).— The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 14: 231-241.
- CHADWELL, T.B. & ENGELHARDT, K.A.M. (2008).— Effects of pre-existing submersed vegetation and propagule pressure on the invasion success of *Hydrilla verticillata*. *J. Appl. Ecol.*, 45: 515-523.
- CLARK, G.F., JOHNSTON, E.L. & LEUNG, B. (2013).— Intrinsic time dependence in the diversity-invasibility relationship. *Ecology*, 94: 25-31.
- COLAUTTI, R.I., GRIGOROVICH, I.A. & MACISAAC, H.J. (2006).— Propagule pressure: A null model for biological invasions. *Biol. Invasions*, 8: 1023-1037.
- COLAUTTI, R.I. & MACISAAC, H.J. (2004).— A neutral terminology to define 'invasive' species. *Divers. Distrib.*, 10: 135-141.
- COURCHAMP, F., GASCOIGNE, J. & BEREK, L. (2008).— *Allee effects in ecology and conservation*. Oxford, Oxford University Press.
- COWLING, J.E., WEEKS, J.A., SPICER, J.I. & GASTON, K.J. (2004).— Physiological tolerances of the euterrestrial amphipod *Arcitaitrus dorrieni* (Hunt) as a key to its geographical distribution? A test using mesocosms. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. & Integr. Physiol.*, 139: 251-259.
- CROOKS, J.A. (2005).— Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Ecoscience*, 12: 316-329.
- CUNHA, L., CAMPOS, I., MONTIEL, R., RODRIGUES, A. & MORGAN, A.J. (2011).— Morphometry of the epidermis of an invasive megascolecid earthworm (*Amyntas gracilis*, Kinberg 1867) inhabiting actively volcanic soils in the Azores archipelago. *Ecotoxicol. and Envir. Safety*, 74: 25-32.
- DAEHLER, C.C. (2001).— Darwin's naturalization hypothesis revisited. *Am. Nat.*, 158: 324-330.
- DAEHLER, C.C. (2003).— Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 34: 183-211.
- DANESHGAR, P. & JOSE, S. (2009).— Role of species identity in plant invasions: experimental test using *Imperata cylindrica*. *Biol. Invasions*, 11: 1431-1440.
- DAVIDSON, A.M., JENNIONS, M. & NICOTRA, A.B. (2011).— Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecol. Lett.*, 14: 419-431.
- DAVIS, M.A., GRIME, J.P. & THOMPSON, K. (2000).— Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *J. Ecol.*, 88: 528-534.
- DEWHIRST, S. & LUTSCHER, F. (2009).— Dispersal in heterogeneous habitats: thresholds, spatial scales, and approximate rates of spread. *Ecology*, 90: 1338-1345.
- DING, W.X., ZHANG, Y.H. & CAI, Z.C. (2010).— Impact of permanent inundation on methane emissions from a *Spartina alterniflora* coastal salt marsh. *Atmosph. Envir.*, 44: 3894-3900.

- DRAKE, J.M. (2005).— Density-dependent demographic variation determines extinction rate of experimental populations. *Plos Biol.*, 3: 1300-1304.
- DRAKE, J.M., BAGGENSTOS, P. & LODGE, D.M. (2005).— Propagule pressure and persistence in experimental populations. *Biol. Lett.*, 1: 480-483.
- DRAKE, J.M. & GRIFFEN, B.D. (2009).— Speed of expansion and extinction in experimental populations. *Ecol. Lett.*, 12: 772-778.
- DRAKE, J.M. & KRAMER, A.M. (2012).— Mechanistic analogy: how microcosms explain nature. *Theoret. Ecol.*, 5: 433-444.
- DRURY, K.L.S., DRAKE, J.M., LODGE, D.M. & DWYER, G. (2007).— Immigration events dispersed in space and time: Factors affecting invasion success. *Ecol. Modell.*, 206: 63-78.
- DUKES, J.S. & MOONEY, H.A. (1999).— Does global change increase the success of biological invaders? *TREE*, 14: 135-139.
- DZIALOWSKI, A.R. (2010).— Experimental effect of consumer identity on the invasion success of a non-native cladoceran. *Hydrobiol.*, 652: 139-148.
- EDGERLY, J.S., WILLEY, M.S. & LIVDAHL, T. (1999).— Intraguild predation among larval treehole mosquitoes, *Aedes albopictus*, *Ae. aegypti*, and *Ae. triseriatus* (Diptera : Culicidae), in laboratory microcosms. *J. Medic. Entomol.*, 36: 394-399.
- ELLSTRAND, N.C. & SCHIERENBECK, K.A. (2000).— Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 97: 7043-7050.
- ELTON, C.S. (1958).— *The ecology of invasions by animals and plants*. London, Methuen.
- EMERY, S.M. & GROSS, K.L. (2007).— Dominant species identity, not community evenness, regulates invasion in experimental grassland plant communities. *Ecology*, 88: 954-964.
- ENGEN, S., BAKKE, O. & ISLAM, A. (1998).— Demographic and environmental stochasticity - Concepts and definitions. *Biometrics*, 54: 840-846.
- FACON, B. & DAVID, P. (2006).— Metapopulation dynamics and biological invasions: A spatially explicit model applied to a freshwater snail. *Am. Nat.*, 168: 769-783.
- FACON, B., GENTON, B.J., SHYKOFF, J., JARNE, P., ESTOUP, A. & DAVID, P. (2006).— A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *TREE*, 21: 130-135.
- FAUVERGUE, X., MALAUSA, J.C., GIUGE, L. & COURCHAMP, F. (2007).— Invading parasitoids suffer no Allee effect: A manipulative field experiment. *Ecology*, 88: 2392-2403.
- FAUVERGUE, X., VERCKEN, E., MALAUSA, T. & HUFBAUER, R. (2012).— The biology of small, introduced populations, with special reference to biological control. *Evolutionary Applications*.
- FELLOUS, S., DUNCAN, A.B., QUILLERY, E., VALE, P.F. & KALTZ, O. (2012).— Genetic influence on disease spread following arrival of infected carriers. *Ecol. Lett.*, 15: 186-192.
- FEY, S.B. & COTTINGHAM, K.L. (2012).— Thermal sensitivity predicts the establishment success of nonnative species in a mesocosm warming experiment. *Ecology*, 93: 2313-2320.
- FORSMAN, A. (2014).— Effects of genotypic and phenotypic variation on establishment are important for conservation, invasion, and infection biology. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 111: 302-307.
- FRASER, L.H. & KEDDY, P. (1997).— The role of experimental microcosms in ecological research. *TREE*, 12: 478-481.
- FREED, T.Z. & LEISNHAM, P.T. (2014).— Roles of spatial partitioning, competition, and predation in the North American invasion of an exotic mosquito. *Oecologia*, 175: 601-611.
- GARNIER, J., ROQUES, L. & HAMEL, F. (2012).— Success rate of a biological invasion in terms of the spatial distribution of the founding population. *Bull. Math. Biol.*, 74: 453-473.
- GIOMETTO, A., RINALDO, A., CARRARA, F. & ALTERMATT, F. (2014).— Emerging predictable features of replicated biological invasion fronts. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 111: 297-301.
- GLEMIN, S. (2003).— How are deleterious mutations purged? Drift versus nonrandom mating. *Evolution*, 57: 2678-2687.
- GOODNIGHT, C.J. (1987).— On the effect of founder events on epistatic genetic variance. *Evolution*, 41: 80-91.
- GOODNIGHT, C.J. (1988).— Epistasis and the effect of founder events on the additive genetic variance. *Evolution*, 42: 441-454.
- GREEN, E.K. & GALATOWITSCH, S.M. (2001).— Differences in wetland plant community establishment with additions of nitrate-N and invasive species (*Phalaris arundinacea* and *Typha x glauca*). *Canad. J. Bot.-Rev. Canad. Bot.*, 79: 170-178.
- GREVSTAD, F. (1999).— Experimental invasions using biological control introductions: the influence of release size on the chance of population establishment. *Biol. Invasions*, 1: 313-323.
- GROTKOPP, E., REJMANEK, M. & ROST T.L. (2002).— Toward a causal explanation of plant invasiveness: Seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *Am. Nat.* 159: 396-419.
- GUREVITCH, J., FOX, G.A., WARDLE, G.M., INDERJIT & TAUB, D. (2011).— Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. *Ecol. Lett.*, 14: 407-418.

- HALLATSCHKEK, O., HERSEN, P., RAMANATHAN, S. & NELSON, D.R. (2007).— Genetic drift at expanding frontiers promotes gene segregation. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 104: 19926-19930.
- HALLATSCHKEK, O. & NELSON, D.R. (2008).— Gene surfing in expanding populations. *Theoret. Pop. Biol.*, 73:158-170.
- HANSHEW, B.A. & GARCIA, T.S. (2012).— Invasion of the shelter snatchers: behavioural plasticity in invasive red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*. *Freshwater Biol.*, 57: 2285-2296.
- HASTINGS, A., CUDDINGTON, K., DAVIES, K.F., DUGAW, C.J., ELMENDORF, S., FREESTONE, A., HARRISON, S., HOLLAND, M., LAMBRINOS, J., MALVADKAR, U., MELBOURNE, B.A., MOORE, K., TAYLOR, C. & THOMSON, D. (2005).— The spatial spread of invasions: new developments in theory and evidence. *Ecol. Lett.*, 8: 91-101.
- HAY, D.B. & FENLON, J.S. (1995).— A modified binomial model that describes the infection dynamics of the entomopathogenic nematode *Steinernema feltiae* (Steinernematidae; Nematoda). *Parasitology*, 111: 627-633.
- HAYES, K.R., CANNON, R., NEIL, K. & INGLIS, G. (2005).— Sensitivity and cost considerations for the detection and eradication of marine pests in ports. *Marine Poll. Bull.*, 50: 823-834.
- HECTOR, A., DOBSON, K., MINNS, A., BAZELEY-WHITE, E. & LAWTON, J.H. (2001).— Community diversity and invasion resistance: An experimental test in a grassland ecosystem and a review of comparable studies. *Ecol. Res.*, 16: 819-831.
- HIGGINS, S.I. & RICHARDSON, D.M. (1998).— Pine invasions in the southern hemisphere: modelling interactions between organism, environment and disturbance. *Plant Ecol.*, 135: 79-93.
- HOBBS, R.J. & HUENNEKE, L.F. (1992).— Disturbance, diversity, and invasion - Implications for conservations. *Conserv. Biol.*, 6: 324-337.
- HUFBAUER, R.A., RUTSCHMANN, A., SERRATE, B., CONCHARD, H.V. DE & FACON, B. (2013).— Role of propagule pressure in colonization success: disentangling the relative importance of demographic, genetic and habitat effects. *J. Evol. Biol.*, 26 :1691-1699.
- JACKSON, M.C., ALLEN, R., PEGG, J. & BRITTON, J.R. (2013).— Do trophic subsidies affect the outcome of introductions of a non-native freshwater fish? *Freshwater Biol.*, 58: 2144-2153.
- JANOS, D.P., SCOTT, J., ARISTIZABAL, C. & BOWMAN, D.M.J.S. (2013).— Arbuscular-mycorrhizal networks inhibit *Eucalyptus tetrodonta* seedlings in rain forest soil microcosms. *Plos One*, 8.
- JESSUP, C.M., KASSEN, R., FORDE, S.E., KERR, B., BUCKLING, A., RAINEY, P.B. & BOHANNAN, B.J.M. (2004).— Big questions, small worlds: microbial model systems in ecology. *TREE*, 19: 189-197.
- JIANG, L., TAN, J.Q. & PU, Z.C. (2010).— An experimental test of Darwin's naturalization hypothesis. *Am. Nat.*, 175: 415-423.
- KANAREK, A., WEBB, C., BARFIELD, M. & HOLT, R. (2013).— Allee effects, aggregation, and invasion success. *Theoret. Ecol.*, 6: 153-164.
- KASSEN, R., BUCKLING, A., BELL, G. & RAINEY, P.B. (2000).— Diversity peaks at intermediate productivity in a laboratory microcosm. *Nature*, 406: 508-512.
- KEELING, M.J. (1999).— The effects of local spatial structure on epidemiological invasions. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.*, 266: 859-867.
- KENNEDY, T.A., NAEEM, S., HOWE, K.M., KNOPS, J.M.H., TILMAN, D. & REICH, P. (2002).— Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, 417: 636-638.
- KENNEDY, T.L., HORTH, L.A. & CARR, D.E. (2009).— The effects of nitrate loading on the invasive macrophyte *Hydrilla verticillata* and two common, native macrophytes in Florida. *Aquat. Bot.*, 91: 253-256.
- KETTENRING, K.M., MCCORMICK, M.K., BARON, H.M. & WHIGHAM, D.F. (2011).— Mechanisms of *Phragmites australis* invasion: feedbacks among genetic diversity, nutrients, and sexual reproduction. *J. Appl. Ecol.*, 48: 1305-1313.
- KNEITEL, J.M. & PERRAULT, D. (2006).— Disturbance-induced changes in community composition increase species invasion success. *Comm. Ecol.*, 7: 245-252.
- KOLAR, C.S. & LODGE, D.M. (2001).— Progress in invasion biology: predicting invaders. *TREE*, 16: 199-204.
- KUBISCH, A., FRONHOFER, E.A., POETHKE, H.J. & HOVESTADT, T. (2013).— Kin competition as a major driving force for invasions. *Am. Nat.*, 181: 700-706.
- LANDE, R. (1993).— Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *Am. Nat.*, 142: 911-927.
- LAWTON, J.H. (1995).— Ecological experiments with model systems. *Science*, 269: 328-331.
- LEE, C.E. (2002).— Evolutionary genetics of invasive species. *TREE*, 17: 386-391.
- LEVINE, J.M. & D'ANTONIO, C.M. (1999).— Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 87: 15-26.
- LI, W. & STEVENS, M.H.H. (2012).— Fluctuating resource availability increases invasibility in microbial microcosms. *Oikos*, 121: 435-441.
- LINDSTROM, T., HAKANSSON N. & WENNERGREN, U. (2011).— The shape of the spatial kernel and its implications for biological invasions in patchy environments. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.*, 278: 1564-1571.

- LIU, M.Q., BJORNlund, L., RONN, R., CHRISTENSEN, S. & EKELUND, F. (2012).— Disturbance promotes non-indigenous bacterial invasion in soil microcosms: analysis of the roles of resource availability and community structure. *Plos One*, 7.
- LOCKWOOD, J.L., CASSEY, P. & BLACKBURN, T. (2005).— The role of propagule pressure in explaining species invasions. *TREE*, 20: 223-228.
- LODGE, D.M. (1993).— Biological invasions - Lessons for ecology. *TREE*, 8: 133-137.
- LOWRY, E., ROLLINSON, E.J., LAYBOURN, A.J., SCOTT, T.E., AIELLO-LAMMENS, M.E., GRAY, S.M., MICKLEY, J. & GUREVITCH, J. (2013).— Biological invasions: a field synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecol. and Evol.*, 3: 182-196.
- MACK, R.N., SIMBERLOFF, D., LONSDALE, W.M., EVANS, H., CLOUT, M. & BAZZAZ, F.A. (2000).— Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Applic.*, 10: 689-710.
- MACNEIL, C., DICK, J.T.A., JOHNSON, M.P., HATCHER, M.J. & DUNN, A.M. (2004).— A species invasion mediated through habitat structure, intraguild predation, and parasitism. *Limnol. Oceanogr.*, 49: 1848-1856.
- MAILLERET, L. & LEMESLE, V. (2009).— A note on semi-discrete modelling in the life sciences. *Phil. Trans. R. Soc. a-Math. Phys. Engin. Sci.*, 367: 4779-4799.
- MATA, T.M., HADDAD, N.M. & HOLYOAK, M. (2013).— How invader traits interact with resident communities and resource availability to determine invasion success. *Oikos*, 122: 149-160.
- MATTINGLY, W.B., HEWLATE, R. & REYNOLDS, H.L. (2007).— Species evenness and invasion resistance of experimental grassland communities. *Oikos*, 116: 1164-1170.
- MELBOURNE, B.A., CORNELL, H.V., DAVIES, K.F., DUGAW, C.J., ELMENDORF, S., FREESTONE, A.L., HALL, R.J., HARRISON, S., HASTINGS, A., HOLLAND, M., HOLYOAK, M., LAMBRINOS, J., MOORE, K. & YOKOMIZO, H. (2007).— Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecol. Lett.*, 10: 77-94.
- MEMMOTT, J., CRAZE, P.G., HARMAN, H.M., SYRETT, P. & FOWLER, S.V. (2005).— The effect of propagule size on the invasion of an alien insect. *J. Anim. Ecol.*, 74: 50-62.
- MILLER, T.E.X. & INOUE, B.D. (2013).— Sex and stochasticity affect range expansion of experimental invasions. *Ecol. Lett.*, 16: 354-361.
- MINTON, M.S. & MACK, R.N. (2010).— Naturalization of plant populations: the role of cultivation and population size and density. *Oecologia*, 164: 399-409.
- MOLES, A.T., GRUBER, M.A.M. & BONSER, S.P. (2008).— A new framework for predicting invasive plant species. *J. Ecol.*, 96: 13-17.
- NERI, F.M., BATES, A., FUCHTBAUER, W.S., PEREZ-RECHE, F.J., TARASKIN, S.N., OTTEN, W., BAILEY, D.J. & GILLIGAN, C.A. (2011).— The effect of heterogeneity on invasion in spatial epidemics: from theory to experimental evidence in a model system. *Plos Comput. Biol.*, 7.
- NIJ, I. & ROY, J. (2000).— How important are species richness, species evenness and interspecific differences to productivity? A mathematical model. *Oikos*, 88: 57-66.
- OLSON, C.A., BEARD, K.H., KOONS, D.N. & PITT, W.C. (2012).— Detection probabilities of two introduced frogs in Hawaii: implications for assessing non-native species distributions. *Biol. Invasions*, 14: 889-900.
- OTTEN, W., BAILEY, D.J. & GILLIGAN, C.A. (2004).— Empirical evidence of spatial thresholds to control invasion of fungal parasites and saprotrophs. *New Phytol.*, 163: 125-132.
- PACHEPSKY, E. & LEVINE, J.M. (2011).— Density dependence slows invader spread in fragmented landscapes. *Am. Nat.*, 177: 18-28.
- PANTEL, J.H., LEIBOLD, M.A. & JUENGER, T.E. (2011).— Population differentiation in daphnia alters community assembly in experimental ponds. *Am. Nat.*, 177: 314-322.
- PHILLIPS, B.L., BROWN, G.P. & SHINE, R. (2010).— Life-history evolution in range-shifting populations. *Ecology*, 91: 1617-1627.
- REINHARDT, A.C. & GALATOWITSCH, S.M. (2008).— The transition from invasive species control to native species promotion and its dependence on seed density thresholds. *Appl. Veget. Sci.*, 11: 131-138.
- REJMANEK, M. (2000).— Invasive plants: approaches and predictions. *Austr. Ecol.*, 25: 497-506.
- SAKAI, A.K., ALLENDORF, F.W., HOLT, J.S., LODGE, D.M., MOLOFSKY, J., WITH, K.A., BAUGHMAN, S., CABIN, R.J., COHEN, J.E., ELLSTRAND, N.C., MCCAULEY, D.E., O'NEIL, P., PARKER, I.M., THOMPSON, J.N. & WELLER, S.G. (2001).— The population biology of invasive species. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 32: 305-332.
- SCHINDLER, D.W. (1998).— Replication versus realism: The need for ecosystem-scale experiments. *Ecosystems*, 1: 323-334.
- SCHREIBER, S.J. & LLOYD-SMITH, J.O. (2009).— Invasion dynamics in spatially heterogeneous environments. *Am. Nat.*, 174: 490-505.
- SEN DATTA, M., KOROLEV, K.S., CVIJOVIC, I., DUDLEY, C. & GORE, J. (2013).— Range expansion promotes cooperation in an experimental microbial metapopulation. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 110: 7354-7359.

- SEXTON, J.P., MCKAY, J.K. & SALA, A. (2002).— Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecol. Applic.*, 12: 1652-1660.
- SEYMOUR, M. & ALTERMATT, F. (2014).— Active colonization dynamics and diversity patterns are influenced by dendritic network connectivity and species interactions. *Ecol. and Evol.*, 4: 1243-1254.
- SHEA, K. & CHESSON, P. (2002).— Community ecology theory as a framework for biological invasions. *TREE*, 17: 170-176.
- SHIGESADA, N., KAWASAKI, K. & TERAMOTO, E. (1986).— Traveling periodic-waves in heterogeneous environments. *Theoret. Pop. Biol.*, 30: 143-160.
- SHULMAN, R.S. & CHASE, J.M. (2007).— Increasing isolation reduces predator: prey species richness ratios in aquatic food webs. *Oikos*, 116: 1581-1587.
- SIMBERLOFF, D. (2009).— The role of propagule pressure in biological invasions. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 40: 81-102.
- SORTE, C.J.B., WILLIAMS S.L. & ZEREBECKI R.A. (2010).— Ocean warming increases threat of invasive species in a marine fouling community. *Ecology*, 91: 2198-2204.
- SPERFELD, E., SCHMIDTKE, A., GAEDKE, U. & WEITHOFF, G. (2010).— Productivity, herbivory, and species traits rather than diversity influence invasibility of experimental phytoplankton communities. *Oecologia*, 163: 997-1010.
- STACHOWICZ, J.J., TERWIN, J.R., WHITLATCH, R.B. & OSMAN R.W. (2002).— Linking climate change and biological invasions: Ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 99: 15497-15500.
- STEWART, R.I.A., DOSSENA, M., BOHAN, D.A., JEPPESEN, E., KORDAS, R.L., LEDGER, M.E., MEERHOFF, M., MOSS, B., MULDER, C., SHURIN, J.B., SUTTLE, B., THOMPSON, R., TRIMMER, M. & WOODWARD, G. (2013).— Mesocosm experiments as a tool for ecological climate-change research. Pp 71-181 in G. Woodward & E.J. Ogorman (eds). *Advances in ecological research: global change in multispecies systems, Pt 3*. Advances in Ecological Research. San Diego, Elsevier Academic Press Inc.
- STOHLGREN, T.J., JARNEVICH, C., CHONG, G.W. & EVANGELISTA, P.H. (2006).— Scale and plant invasions: a theory of biotic acceptance. *Preslia*, 78: 405-426.
- TAYLOR, C.M. & HASTINGS, A. (2005).— Allee effects in biological invasions. *Ecol. Lett.*, 8: 895-908.
- TILMAN, D. (1999).— The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology*, 80: 1455-1474.
- TRAVIS, J.M.J., MUNKEMULLER, T., BURTON, O.J., BEST, A., DYTHAM, C. & JOHST, K. (2007).— Deleterious mutations can surf to high densities on the wave front of an expanding population. *Mol. Biol. Evol.*, 24: 2334-2343.
- VERCKEN, E., VINCENT, F., MAILLERET, L., RIS, N., TABONE, E. & FAUVERGUE, X. (2013).— Time-lag in extinction dynamics in experimental populations: evidence for a genetic Allee effect? *J. Anim. Ecol.*, 82: 621-631.
- VIVANT, A.L., GARMYN, D., MARON, P.A., NOWAK, V. & PIVETEAU, P. (2013).— Microbial diversity and structure are drivers of the biological barrier effect against listeria monocytogenes in soil. *Plos One*, 8.
- WEINIG, C. (2005).— Rapid evolutionary responses to selection in heterogeneous environments among agricultural and nonagricultural weeds. *Internat. J. Plant Sci.*, 166 :641-647.
- WIENS, J.J. & GRAHAM, C.H. (2005).— Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36: 519-539.
- WILSEY, B.J. & POLLEY, H.W. (2002).— Reductions in grassland species evenness increase dicot seedling invasion and spittle bug infestation. *Ecol. Lett.*, 5: 676-684.
- WITH, K.A. (2004).— Assessing the risk of invasive spread in fragmented landscapes. *Risk Analysis*, 24: 803-815.
- WITTEBOLLE, L., MARZORATI, M., CLEMENT, L., BALLOI, A., DAFONCHIO, D., HEYLEN, K., DE VOS, P., VERSTRAETE, W. & BOON, N. (2009).— Initial community evenness favours functionality under selective stress. *Nature*, 458: 623-626.
- WITTMANN, M.J., METZLER, D., GABRIEL, W. & JESCHKE, J.M. (2014).— Decomposing propagule pressure: the effects of propagule size and propagule frequency on invasion success. *Oikos*, 123: 441-450.
- XIE, D., YU, D., YOU, W.H. & XIA, C.X. (2013).— The propagule supply, litter layers and canopy shade in the littoral community influence the establishment and growth of *Myriophyllum aquaticum*. *Biol. Invasions*, 15: 113-123.
- YAMAMICHI, M., YOSHIDA, T. & SASAKI, A. (2014).— Timing and propagule size of invasion determine its success by a time-varying threshold of demographic regime shift. *Ecology*, 95: 2303-2315.
- YOSHIDA, T., JONES, L.E., ELLNER, S.P., FUSSMANN, G.F. & HAIRSTON, N.G. (2003).— Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system. *Nature*, 424: 303-306.