

EFFETS DE L'ARBUSTE ENVAHISSANT RHODODENDRON PONTICUM L. SUR QUELQUES ESPECES INDIGENES DE L'ILE DE RÙM (ÉCOSSE DU NORD-OUEST)

Arthur Messerli, Sébastien Larrue

▶ **To cite this version:**

Arthur Messerli, Sébastien Larrue. EFFETS DE L'ARBUSTE ENVAHISSANT RHODODENDRON PONTICUM L. SUR QUELQUES ESPECES INDIGENES DE L'ILE DE RÙM (ÉCOSSE DU NORD-OUEST). Revue d'Écologie, 2015, 70 (Spécial Espèces Invasives), pp.68-79. hal-01953334

HAL Id: hal-01953334
https://hal.science/hal-01953334

Submitted on 12 Dec 2018

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.

Revue d'Ecologie (Terre et Vie), Vol. 70 (suppt 12 « *Espèces invasives* »), 2015 : xxx-xxx

EFFETS DE L'ARBUSTE ENVAHISSANT *RHODODENDRON PONTICUM* L. SUR QUELQUES ESPÈCES INDIGÈNES DE L'ILE DE RÙM (ÉCOSSE DU NORD-OUEST)

Arthur MESSERLI*[1] & Sébastien LARRUE[1]

*Auteur de correspondance. E-mail : arthurmesserli@hotmail.fr

[1]Université Blaise Pascal, CNRS, UMR 6042 GEOLAB, 4 rue Ledru, 63057 Clermont-Ferrand cedex, France. E-mail : sebastien.larrue@univ-bpclermont.fr

SUMMARY. — *Effects of the invasive shrub* Rhododendron ponticum *L. on some native species on Rùm Island (Northwest Scotland).*— In 1763, the shrub *Rhododendron ponticum* L. has been introduced on the British Isles for its ornamental value. The species is currently naturalized in many islands and is considered as one of the most invasive species of Great Britain. This study highlights the effects of *Rhododendron ponticum* on some native species on the Isle of Rùm (Northwest Scotland, Great Britain) in the frame of reforestation programs with native woody species. We compared plant diversity, species richness, abundance, and diversity indices in (1) 100 m² plots located in both invaded and not invaded heathlands by *Rhododendron ponticum*, and (2) under thickets of either *Ilex aquifolium* (indigenous species) or *Rhododendron ponticum* (invasive species) in understory environment. Our results show that plant diversity decreases with *Rhododendron ponticum* establishment and particularly for *Dryopteris dilatata* and *Dryopteris filix-mas* in the understory. Plots invaded by *Rhododendron ponticum* have lower diversity indices and these indices are greater under *Ilex aquifolium* thickets than those of *Rhododendron ponticum* in the understory. These findings lead us to consider that *Rhododendron ponticum* decreases native species diversity on the Isle of Rùm. Furthermore, our results also show that the indigenous species *Ilex aquifolium* seems to reduce the abundance of *Rhododendron ponticum* in the understory environment. We suggest that *Ilex aquifolium* can be viewed as a key species in reforestation programs against *Rhododendron ponticum* invasion on the Isle of Rùm.

RÉSUMÉ.— Introduit dans les îles britanniques en 1763 pour sa valeur ornementale, *Rhododendron ponticum* (L.) est aujourd'hui un arbuste naturalisé dans tout le Royaume-Uni. Cette espèce est considérée comme l'une des plus envahissantes de Grande-Bretagne. Cette étude tente *in situ* de mettre en évidence les effets de *Rhododendron ponticum* sur quelques espèces indigènes de l'île de Rùm (Nord-Ouest de l'Écosse, Grande Bretagne) où les gestionnaires se sont notamment engagés dans des programmes de reboisement en espèces ligneuses indigènes. Nous avons comparé la diversité végétale (*i.e.*, la richesse spécifique, l'abondance, et les indices de diversité de Shannon, Simpson et d'équitabilité) dans (1) des placettes de 100 m² situées en landes envahies et non envahies par *Rhododendron ponticum*, et (2) des îlots de sous-bois formés par des individus d'*Ilex aquifolium* (indigène) versus *Rhododendron ponticum* (introduite). Les placettes envahies par *Rhododendron ponticum* présentent globalement des indices de Shannon, Simpson et une équitabilité plus faibles. Dans les îlots, on observe la même tendance, les indices de diversité sont plus faibles sous les îlots à *Rhododendron ponticum* que sous ceux à *Ilex aquifolium*. Ces résultats laissent à penser que *Rhododendron ponticum* perturbe l'établissement des espèces indigènes avec notamment une moindre abondance des ptéridophytes telles que *Dryopteris dilatata* et *Dryopteris filix-mas*. Par ailleurs, les îlots à *Ilex aquifolium* présentent une diminution significative dans l'abondance de *Rhododendron ponticum* en sous-bois. *Ilex aquifolium* devrait donc accompagner les programmes de reboisement en espèces indigènes afin de diminuer l'invasion de *Rhododendron ponticum* en sous-bois.

Après avoir été introduite par l'Homme dans une nouvelle aire géographique, une plante devient invasive lorsque sa naturalisation entraîne des changements importants dans la composition, la structure et/ou le fonctionnement des écosystèmes (Cronk & Fuller, 1995). Aujourd'hui, les invasions biologiques sont une des nombreuses conséquences de la mondialisation et l'une des principales causes d'érosion de la biodiversité (IUCN, 2000) en exerçant notamment des pressions sur les espèces natives (Merlin & Juvik, 1992 ; Mack *et al.*, 2000 ; Hierro *et al.*, 2005 ; Crowl *et al.*, 2008). Les capacités d'une espèce végétale à développer un caractère « invasif » dépendent de la combinaison de nombreux facteurs relevant à la fois des conditions environnementales, des traits écologiques plus ou moins compétitifs de l'espèce et/ou

de la possession de traits chimiques favorisant ou non le caractère invasif (*e.g.* Callaway & Ridenour, 2004 ; Mooney *et al.*, 2005). Le type de milieux géographiques et de biomes colonisés (*e.g.* forêts tropicales ou tempérées sur continents *vs* en milieux insulaires) joue aussi un rôle important sur le nombre d'espèces introduites pouvant développer un caractère invasif (Rejmánek, 1996 ; Lonsdale, 1999 ; Denslow, 2003).

Les îles océaniques sont bien connues pour être de véritables laboratoires de l'évolution mettant en contact des organismes et des processus écologiques sur des surfaces réduites en condition d'isolement variable (Carlquist, 1974 ; Vitousek *et al.*, 1995 ; Grant, 1998). La flore des îles est donc particulièrement vulnérable aux invasions biologiques, les capacités de résilience d'espèces végétales ayant évolué séparément des continents y étant peu importantes (*e.g.* Lonsdale, 1999 ; Denslow, 2003). Cette vulnérabilité est aussi fonction du degré d'isolement des îles, *i.e.* les îles proches des continents présentent une richesse spécifique plus élevée et une meilleure résistance aux invasions biologiques que les îles éloignées où la flore est marquée du « syndrome insulaire » (Carlquist, 1974 ; Lonsdale, 1999 ; Florence, 2007). La flore des îles les plus isolées dérive souvent d'un petit nombre de colonisateurs ayant évolué par spéciation et radiation adaptative sur de petites surfaces et en l'absence de grands herbivores terrestres rendant ces espèces peu compétitives par rapport à celles des continents (Herben, 2005 ; Daehler 2006). Les espèces végétales invasives ont des effets dramatiques sur les îles où elles diminuent la disponibilité des ressources, altèrent les interactions trophiques et la structure des habitats (Vitousek *et al.*, 2011), homogénéisent les paysages et causent l'extinctions d'espèces natives (Paulay, 1994 ; Cowie, 2001 ; Larrue, 2013). Ainsi, les îles océaniques enregistrent-elles les plus hauts taux d'extinction d'espèces documentés en raison des perturbations humaines et des introductions d'espèces depuis 1600 (Given, 1992). La question des invasions biologiques en milieu insulaire est donc une priorité pour la conservation d'espèces et d'écosystèmes uniques au monde (Cronk & Percy, 2009 ; Bramwell & Caujape´-Castells, 2011).

Introduit en 1763, *Rhododendron ponticum* L. [*Ericaceae*] s'est largement naturalisé sur l'ensemble des îles britanniques (Cross, 1975). Cette Éricacée a été cultivée comme plante ornementale dans les parcs et les jardins mais elle a été aussi plantée comme brise-vent ou dans les domaines de chasse victoriens pour fournir des abris au gibier (Cross, 1975 ; Dehnen-Schmutz *et al*., 2004 ; Edwards, 2006). En Grande Bretagne, *R. ponticum* est considéré comme l'une des espèces les plus invasives (Dehnen-Schmutz *et al*., 2004). Il forme de larges groupements monospécifiques et de nombreux auteurs mettent en avant son impact négatif sur la biodiversité des îles britanniques (*e.g.* Cross, 1975 ; Eşen, 2000 ; Eşen & Zedaker, 2004 ; Edwards, 2006). La plupart des études sur cette espèce s'intéressent à son écologie (Cross, 1975 ; Rotherham, 1983 ; Erfmeier & Bruelheide, 2004, 2005 ; Stout *et al*., 2006 ; Stout 2007), à l'origine des populations naturalisées (Milne & Abbot, 2000 ; Milne, 2004 ; Cullen, 2011), aux stratégies de contrôle et à leur efficacité (Edwards, 2006 ; Tyler *et al*., 2006), à la modélisation de sa dispersion (Griffin, 1994 ; Stephenson *et al*., 2006, 2007 ; Harris *et al*., 2009) ou encore à son impact économique (Dehnen-Schmutz *et al*., 2004 ; Dehnen-Schmutz & Williamson, 2006). À notre connaissance, aucune étude n'a encore porté sur une approche quantitative des effets de *R. ponticum* sur la diversité végétale au Royaume-Uni ou ailleurs en milieu insulaire.

Dans cette étude, nous nous sommes intéressés à la petite île écossaise de Rùm classée officiellement en réserve nationale en 1957. Au cours de son histoire, l'île de Rùm a subi de nombreuses dégradations associées aux activités humaines (Stiven & Smith, 2005). Il y a 5000 ans, les forêts qui recouvraient l'île de Rùm étaient dominées par les genres *Betula*, *Coryllus*, *Quercus*, *Salix*, *Sorbus*, *Pinus* et *Alnus* (Lowe, 1998). Les défrichements du Moyen-Âge mirent à mal le couvert forestier de l'île puis, au XIXe siècle, l'introduction de 8000 moutons dans le cadre des *Highlands Clearances*, dégrada l'ensemble du couvert végétal (Pearman *et al.*, 2008). Seuls subsistent au début du XXe siècle quelques bosquets et buissons épars qui se maintiennent dans les ravins et les gorges et abritent des espèces natives (Lowe, 1998). Malgré ces dégradations, l'île de

Rùm compte encore 44 espèces de fougères (64 % des espèces rencontrées au Royaume-Uni), 469 espèces de bryophytes, soit 45 % des espèces que l'on rencontre au Royaume-Uni dont 3 sont classées rares au niveau national, 5 sont sur la liste rouge de l'IUCN et 3 sont endémiques à l'Écosse (Pearman *et al.*, 2008). Aujourd'hui, Rùm est confrontée au développement de *R. ponticum*. Les gestionnaires de la réserve ont lancé des programmes de restauration des zones boisées en espèces indigènes, *e.g. Pinus sylvestris*, *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens* (Stiven & Smith, 2005), et la collecte d'informations *in situ* sur l'espèce invasive *R. ponticum* est une des priorité des gestionnaires (Richard Kilpatrick, comm. pers.).

Aussi, cette étude propose une approche quantitative des effets de *R. ponticum* sur quelques espèces végétales indigènes de l'île écossaise de Rùm en comparant la diversité végétale (*i.e.* la richesse spécifique, l'abondance, et les indices de diversité de Shannon, Simpson et d'équitabilité) dans (1) des placettes de 100 m² situées en landes envahies et non envahies par *Rhododendron ponticum* et (2) sous des îlots formés par des individus d'*Ilex aquifolium* (indigène) versus *Rhododendron ponticum* (introduite) sous forêt.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

ZONE D'ÉTUDE ET SITES

L'île de Rùm est une île haute appartenant au Hébrides Internes située à 57°0' Nord et 6°20' Ouest au large de la côte nord-ouest de l'Écosse (Royaume-Uni, Fig. 1). Elle culmine à 812 m (mont Askival, massif des Cuillins) pour une superficie de 105 km². Rùm est essentiellement constituée de roches magmatiques, de type gabbro et péridotite, âgés de 60 millions d'années et de grès rouges torridoniens (Goodenough & Bradwell, 2004). Le climat de Rùm est de type tempéré froid hyper-océanique avec une température annuelle moyenne d'environ 6°C et des précipitations d'environ 2370 mm par an (Hirons & Edwards, 1990 ; Pearman & Walker, 2004). À l'exemple de nombreuses îles hautes, les précipitations varient selon l'exposition et le gradient altitudinal, *e.g.* le mont Askival reçoit jusqu'à 4400 mm de précipitations par an alors que les côtes enregistrent des précipitations de 1700 mm/an (Magnusson, 1997).

Comme c'est le cas pour la majorité des Hébrides Internes, il n'y a que peu de zones boisées sur l'île de Rùm (Proctor, 2013). La majeure partie de l'île est couverte de prairies, de landes ouvertes ou arborées et de tourbières. À l'embouchure des vallées, on trouve des prairies à *Festuca* et *Agrostis*, les parties les plus hautes de l'île portent surtout des landes à *Racomitrium* et des nardaies (Currie & Murray, 1983 ; Lowe, 1998).

Les sites d'étude se situent sur la côte est de l'île, au bord du loch Scresort (Fig. 1). C'est sur cette côte est et au fond du loch Scresort que l'on trouve surtout les stations envahies par *R. ponticum*. Les sols se développent ici sur un substrat homogène de grès rouges torridoniens qui reçoit entre 1700 et 2200 mm de précipitations par an pour une température annuelle comprise entre 8 et 9,5°C (Hirons & Edwards, 1990). Les formations végétales sont constituées d'une mosaïque de landes humides à *Calluna*, *Erica* et *Sphagnum* colonisées ou non par *R. ponticum*. On rencontre aussi des pinèdes où dominent *Pinus sylvestris* ou *Pinus nigra* avec *R. ponticum* et *Ilex aquifolium* en strate arbustive.

ESPÈCES ÉTUDIÉES

Rhododendron ponticum est un arbuste sempervirent mesurant entre 2 et 8 m de haut (Rotherham, 1983). Il est d'abord monopodial puis sympodial composé de plusieurs branches maîtresses s'élevant d'une large base irrégulière (Cross, 1975). Les branches perdent leur résistance mécanique et la plante s'étend latéralement plutôt que verticalement ce qui engendre un recouvrement important (Edwards, 2006). Les feuilles mesurent environ 15 cm et montrent des caractéristiques xéromorphiques dont une épaisse cuticule limitant l'évapotranspiration (Cross, 1975). L'espèce est monoïque et ne produirait pas de fleurs avant 10 ans (Barron & Little, 2009). Le fruit est une capsule ligneuse qui renferme un très grand nombre de graines qui mesurent 1,5 mm de long par 0,5 mm de large et pèsent en moyenne 0,066 mg (Cross, 1975). Chaque fruit produit entre 3000 à 7000 graines (Barron & Little, 2009). Les graines sont dispersées par anémochorie et peuvent être transportées jusqu'à 1 km de distance, de petits poils leurs permettent aussi de s'accrocher au pelage des animaux (Edwards, 2006). Selon Cross (1981), les graines germeraient mieux en micro-conditions créées par un tapis de bryophytes. À la fin de la première saison, les plantules mesurent de 2 à 5 cm mais sont très vulnérables à la sécheresse et à la dessiccation (Cross, 1981). L'espèce se propage également par marcottage (Edwards, 2006).

STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE

Sur l'île de Rùm, *R. ponticum* se rencontre en landes et en milieu forestier, notamment sous les pinèdes à *Pinus sylvestris*. Aussi, afin d'appréhender les effets de *R. ponticum* dans ces deux types de milieu, il nous a paru opportun de développer deux stratégies d'échantillonnage, la première fondée sur des paires de placettes homogènes en landes, et la

seconde se focalisant sur des paires d'îlots homogènes sous forêt. Dans les placettes, nous avons cherché à mettre en évidence les effets éventuels de *R. ponticum* sur la diversité végétale. Les conditions météorologiques et la durée de la mission sur Rùm ont toutefois restreint le nombre de placettes.

Au regard des politiques de reboisement conduites sur Rùm, il nous paraissait utile d'appréhender aussi l'impact de *R. ponticum* sur la diversité végétale sous couvert forestier. Ainsi, dans des pinèdes à *Pinus sylvestris* nous avons relevé la diversité végétale sous l'arbuste invasif *R. ponticum* et l'avons comparée à celle observée sous l'arbuste indigène *Ilex aquifolium*.

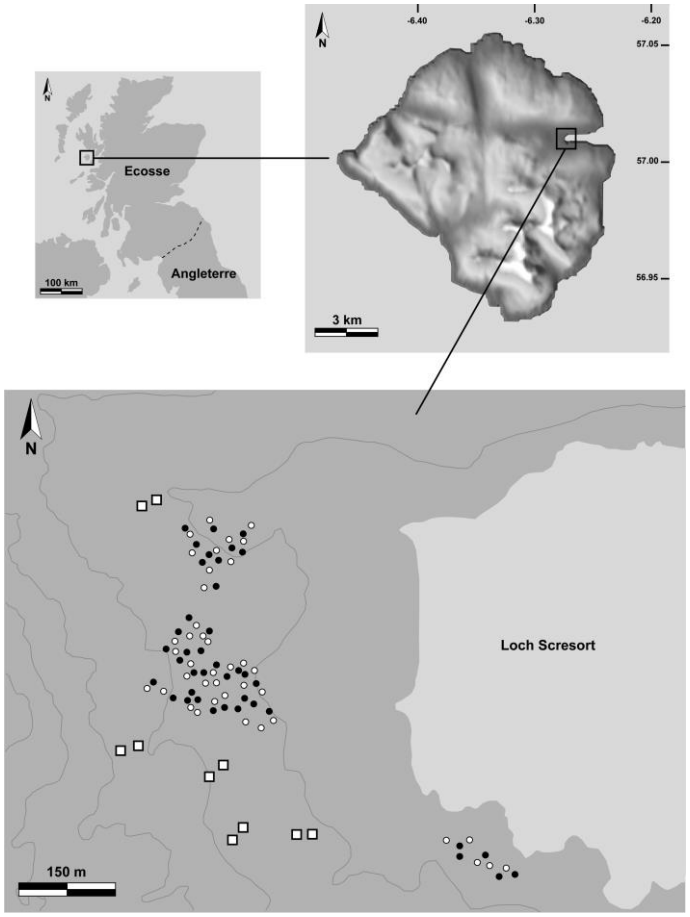


Figure 1.— Situation de l'île de Rùm et localisation des placettes (carrés blancs) et îlots (blanc : îlots à *Ilex aquifolium* (n = 40); noir : îlots à *Rhododendron ponticum* (n = 40)) étudiés sur la côte orientale à proximité du loch Scresort (Écosse, Royaume-Uni).

DIVERSITÉ VÉGÉTALE DANS LES STATIONS EN LANDES ENVAHIES *VS* NON ENVAHIES PAR *RHODODENDRON PONTICUM*

Des relevés de végétation ont été réalisés dans des placettes (n = 10) de 100 m² (Fig. 1) situées en landes ouvertes à *Calluna* et *Erica* ou dans des landes arborées à *Pinus sylvestris*. Dans cette étude, une lande dite arborée se définie par une densité d'au moins un arbre > à 7 m/100 m². In situ, quatre placettes ont été réalisées en landes ouvertes et six en landes arborées. Les placettes ont été observées par paires. Une paire se compose de placettes proches (< 20 m de distance) dans un environnement similaire (i.e. lande ouverte ou arborée) mais diffère par le caractère envahie et non envahie par *R. ponticum*. Dans cette étude, une placette était envahie lorsque *R. ponticum* représentait au moins 50% du recouvrement. L'abondance et la richesse spécifique des ptéridophytes et plantes ligneuses ont été relevées dans chaque placette. L'abondance des Ericacées couvrantes *Calluna vulgaris*, *Erica cinerea* et *Erica tetralix* n'a pu être comptée. Pour ces trois espèces, seule la présence/absence [1/0] dans les quadrats et le taux de recouvrement a été estimé dans les placettes.

DIVERSITÉ VÉGÉTALE DES ÎLOTS À *RHODODENDRON PONTICUM VS ILEX AQUIFOLIUM* SOUS FORÊT À *PINUS SYLVESTRIS*

Ilex aquifolium est un arbuste indigène sempervirent occupant souvent des niches écologiques de sous-bois envahies par *R. ponticum* en Grande-Bretagne (Cross, 1981). Dans des pinèdes à *Pinus sylvestris*, nous avons relevé la diversité végétale sous des individus de *R. ponticum* (n = 40) et *Ilex aquifolium* (n = 40) compris entre 2 et 3 mètres de hauteur. *In situ*, un îlot a été défini par un cercle de 1,50 m de rayon (S ≈ 7 m²) à partir du tronc de chaque individu (n = 80). Le statut biogéographique (*i.e.* indigène ou introduit/naturalisé) des espèces, l'abondance et la richesse spécifique, ont été relevés dans les îlots puis comparés. Le statut biogéographique a été défini à partir de la flore de Streeter *et al.*, (2009) et Proctor (2013).

TRAITEMENT DES RELEVÉS DE VÉGÉTATION

Un histogramme a été utilisé afin d'effectuer une première comparaison en fréquence des espèces rencontrées dans les placettes. Dans les placettes et les îlots, nous avons ensuite utilisé le logiciel PAST (version 2.17c) pour les calculs d'indices de diversité de Shannon (H) et de Simpson (1-D) définis comme :

$$H = -\sum_i \frac{n_i}{n} ln \frac{n_i}{n} \qquad 1 - D = 1 - \sum_i \left(\frac{n_i}{n}\right)^2$$

où *i* est une espèce du milieu étudié, n_i le nombre d'individus de l'espèce *i*, et *n* le nombre total d'individus (toutes espèces confondues). Sur les placettes, nous avons testé la relation statistique entre les indices de diversité et la fréquence de *R. ponticum* (régressions linéaires). Nous avons aussi effectuée une Analyse en Composante Principale (ACP) avec les données d'abondance afin de tester les associations/exclusions éventuelles de *R. ponticum* avec d'autres espèces végétales. Enfin, dans les îlots, nous avons utilisé le test de Smirnov Kolmogorov (XLStat® software, version 2009) afin de vérifier si la distribution des espèces indigènes et invasives sous *R. ponticum* était significativement différente de celles observées sous l'indigène *I. aquifolium.*

TABLEAU I

Espèces, abondance, richesse spécifique et indices de diversité observés dans les placettes (100 m²) non envahies vs envahies par Rhododendron ponticum *en lande ouverte et arborée (île de Rùm, Écosse)*

Formations végétales	**Lande à *Calluna* et *Erica***		**Lande à *Calluna* et *Erica***		**Lande à *Calluna* et *Erica* (arborée > 7 m)**		**Lande à *Calluna* et *Erica* (arborée > 7 m)**		**Lande à *Calluna* et *Erica* (arborée > 7 m)**	
Placettes (n=10)	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**
Espèces	NEV	EV	NEV	EV	NEV	EV	NEV	EV	NEV	EV
Calluna vulgaris	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p
Erica cinerea	p	-	p	p	p	p	p	p	p	p
Erica tetralix	p	p	p	-	-	p	-	-	p	-
Ulex gallii	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0
Vaccinum myrtillus	0	0	0	0	0	0	2	12	0	0
Acer platanoides	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alnus glutinosa	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
Betula pubescens	0	0	0	1	10	6	146	22	3	5
Cotoneaster simonsii	0	0	0	0	0	19	8	1	5	11
Fagus sylvatica	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Ilex aquifolium	0	0	0	8	4	41	28	1	5	7
Larix decidua	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pinus sylvestris	11	3	2	1	4	5	13	9	5	1
Prunus laurocerasus	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
Rhododendron ponticum	0	81	3	312	1	639	0	129	14	43
Rubus fruticosus	0	0	0	0	2	5	4	9	0	2
Salix sp.	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Sorbus aucuparia	0	1	1	0	0	0	3	0	4	0
Richesse spécifique	6	5	7	6	8	9	12	9	9	8
Abondance	16	85	18	322	24	715	208	183	36	69
Indices de diversité*										
Indice de Shannon	0.831	0.216	0.973	0.158	1.561	0.47	1.071	1.059	1.641	1.174
Indice de Simpson	0.476	0.09	0.512	0.06	0.746	0.197	0.499	0.464	0.771	0.569
Equitabilité	0.756	0.196	0.702	0.114	0.871	0.262	0.55	0.459	0.915	0.655

NEV = non envahie; EV = envahie

p = présente; - = absente

* non inclues les espèces couvrantes *Calluna vulgaris, Erica cinerea, Erica tetralix*

RÉSULTATS

DIVERSITÉ VÉGÉTALE DANS LES PLACETTES

La richesse spécifique est comprise entre 6 et 12 dans les placettes non envahies, elle est similaire dans les placettes envahies par *R. ponticum* (Tab. I). Parmi les 15 espèces recensées, 7 ne sont représentées que dans les placettes non envahies, i.d., *Acer platanoides*, *Alnus glutinosa*, *Fagus sylvatica*, *Larix decidua*, *Prunus laurocerasus*, *Salix* sp. et *Ulex gallii* (Tab. I). L'abondance de ces espèces reste faible dans les placettes ce qui rend difficile toute analyse statistique. Néanmoins, dans les placettes envahies, *R. ponticum* semble affecter la fréquence de *Pinus sylvestris* (Fig. 2). Les indices de diversité de Shannon, Simpson et d'équitabilité diminuent tous dans les placettes envahies par *R. ponticum* (Fig. 3). L'Analyse en Composante Principale (Fig. 4) et le tableau II montrent que *R. ponticum* ne présente pas d'association avec les autres espèces.

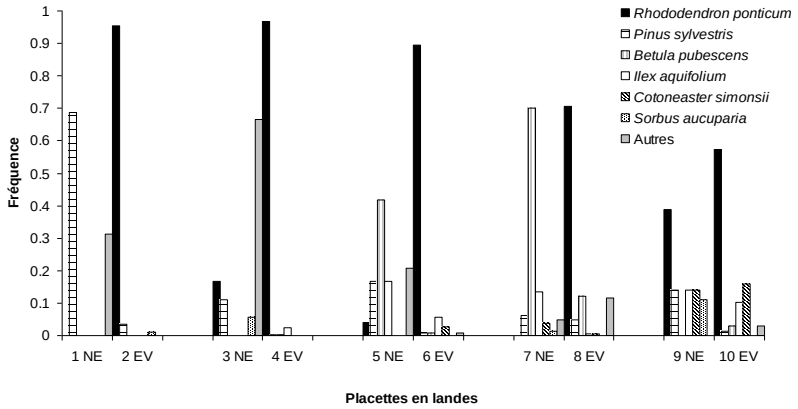


Figure 2.— Fréquence des espèces relevées sur les placettes non envahies (NE) vs envahies (EV) par *Rhododendron ponticum* (île de Rùm, Ecosse). Note : « Autres » en légende rassemble des espèces trop peu nombreuses pour être représentées individuellement (*Acer platanoides*, *Alnus glutinosa*, *Fagus sylvatica*, *Larix decidua*, *Prunus laurocerasus*, *Rubus fruticosus*, *Salix* sp,*Ulex gallii* et *Vaccinum myrtillus*

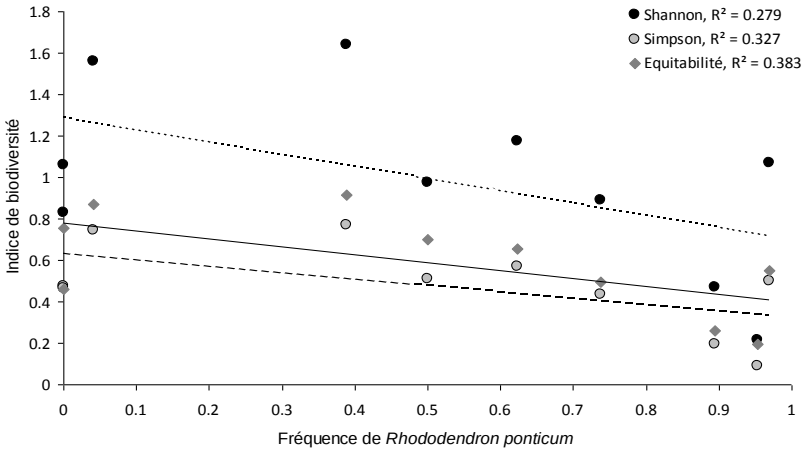


Figure 3.— Régression linéaire des valeurs des indices de Shannon (en pointillés), Simpson (ligne continue) et Équitabilité (en tirets) en fonction de la fréquence de *Rhododendron ponticum* dans les placettes étudiées (île de Rùm, Ecosse).

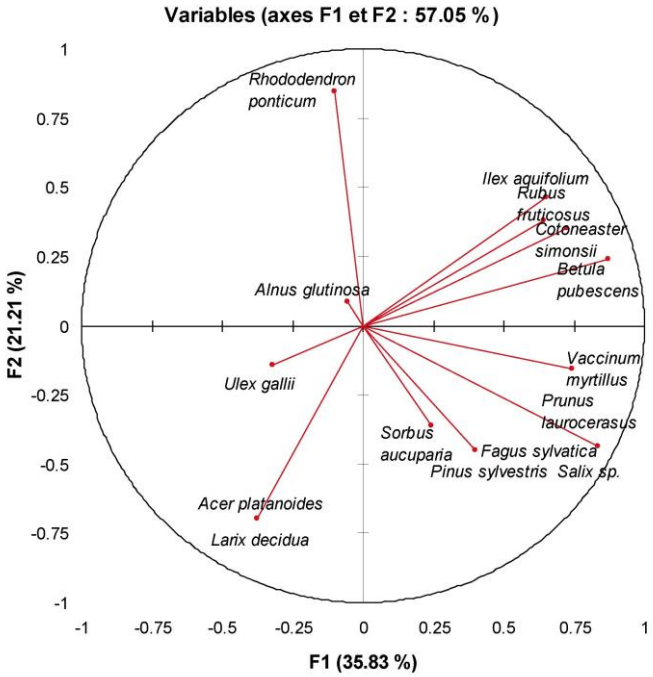


Figure 4.— Analyse en Composantes Principales (ACP) réalisée avec les données d'abondance des espèces dans les placettes (île de Rùm, Écosse).

TABLEAU II

Matrice de correlation de Spearman (XLStat® software, version 2009) issue de l'abondance des espèces ligneuses relevées dans les placettes (île de Rùm, Écosse).

Espèces	*Ulex gallii*	*Vaccinum myrtillus*	*Acer platanoides*	*Alnus glutinosa*	*Betula pubescens*	*Cotoneaster simonsii*	*Fagus sylvatica*	*Ilex aquifolium*	*Larix decidua*	*Pinus sylvestris*	*Prunus laurocerasus*	*Rhododendron ponticum*	*Rubus fruticosus*	*Salix* sp.
Ulex gallii	**1**	-0.166	-0.111	-0.111	-0.411	-0.309	-0.111	-0.411	-0.111	-0.292	-0.111	-0.175	-0.311	-0.111
Vaccinum myrtillus	-0.166	**1**	-0.166	-0.166	**0.692**	0.258	0.580	0.131	-0.166	0.627	0.580	-0.074	**0.667**	0.580
Acer platanoides	-0.111	-0.166	**1**	-0.111	-0.411	-0.309	-0.111	-0.411	**1.000**	0.409	-0.111	-0.466	-0.311	-0.111
Alnus glutinosa	-0.111	-0.166	-0.111	**1**	0.294	-0.309	-0.111	-0.059	-0.111	-0.058	-0.111	-0.291	0.124	-0.111
Betula pubescens	-0.411	**0.692**	-0.411	0.294	**1**	0.582	0.529	0.615	-0.411	0.401	0.529	0.006	**0.873**	0.529
Cotoneaster simonsii	-0.309	0.258	-0.309	-0.309	0.582	**1**	0.309	**0.726**	-0.309	0.169	0.309	0.259	**0.644**	0.309
Fagus sylvatica	-0.111	0.580	-0.111	-0.111	0.529	0.309	**1**	0.411	-0.111	0.292	**1.000**	-0.466	0.311	**1.000**
Ilex aquifolium	-0.411	0.131	-0.411	-0.059	0.615	**0.726**	0.411	**1**	-0.411	-0.086	0.411	0.332	0.493	0.411
Larix decidua	-0.111	-0.166	**1.000**	-0.111	-0.411	-0.309	-0.111	-0.411	**1**	0.409	-0.111	-0.466	-0.311	-0.111
Pinus sylvestris	-0.292	0.627	0.409	-0.058	0.401	0.169	0.292	-0.086	0.409	**1**	0.292	-0.269	0.447	0.292
Prunus laurocerasus	-0.111	0.580	-0.111	-0.111	0.529	0.309	**1.000**	0.411	-0.111	0.292	**1**	-0.466	0.311	**1.000**
Rhododendron ponticum	-0.175	-0.074	-0.466	-0.291	0.006	0.259	-0.466	0.332	-0.466	-0.269	-0.466	**1**	0.228	-0.466
Rubus fruticosus	-0.311	**0.667**	-0.311	0.124	**0.873**	**0.644**	0.311	0.493	-0.311	0.447	0.311	0.228	**1**	0.311
Salix sp.	-0.111	0.580	-0.111	-0.111	0.529	0.309	**1.000**	0.411	-0.111	0.292	**1.000**	-0.466	0.311	**1**
Sorbus aucuparia	0.262	0.093	-0.262	-0.262	-0.090	0.051	0.459	-0.076	-0.262	0.059	0.459	-0.347	-0.330	0.459

Les valeurs en gras sont significatives au niveau alpha = 0.05

DIVERSITÉ VÉGÉTALE DANS LES ÎLOTS

En milieu forestier, on observe les mêmes tendances que sur les placettes. La richesse spécifique est comparable sous *R. ponticum* et *I. aquifolium* (Tab. III). Les résultats montrent une

réduction moyenne des indices de Shannon, de Simpson et d'équitabilité sous *R. ponticum* comparé aux valeurs observées sous *I. aquifolium* (Tab. III). La figure 5 montre des fréquences moins élevées dans les îlots à *R. ponticum* pour quelques espèces indigènes telle que *Blechnum spicant* mais seul l'arbuste *I. aquifolium* ainsi que les ptéridophytes indigènes *Dryopteris dilatata* et *Dryopteris felix-mas* sont significativement moins nombreux sous *R. ponticum* (Tab. IV).

TABLEAU III

Espèces, abondance, richesse spécifique, statut biogéographique (avec N = naturalisée ; Ind = indigène) et moyenne des indices de diversité observés dans les îlots sous l'espèce invasive Rhododendron ponticum *et l'espèce indigène* Ilex aquifolium *(île de Rùm, Écosse).*

Ilots (n = 80)	***Rhododendron ponticum* (n = 40)**	***Ilex aquifolium* (n = 40)**	**Total abondance**	**Statut**
Espèces			**spécifique**	**biogéographique**
Betula pubescens	4	2	6	Ind
Blechnum spicant	44	95	139	Ind
Cotoneaster simonsii	2	26	28	N
Dryopteris dilatata	19	82	101	Ind
Dryopteris filix-mas	4	19	23	Ind
Gymnocarpium dryopteris	1	4	5	Ind
Fagus sylvatica	0	4	4	N
Ilex aquifolium	68	319	387	Ind
Prunus laurocerasus	3	9	12	N
Rhododendron ponticum	37	12	49	N
Rubus fruticosus	34	34	68	Ind
Sorbus aucuparia	0	2	2	Ind
Symphoricarpos albus	1	4	5	N
Thuja plicata	1	0	1	N
Vaccinium myrtillus	0	3	3	Ind
Richesse spécifique	12	14	15	-
Abondance	218	615	833	-
Moyenne des Indices de diversité				
Indice de Shannon	0.592	0.873	-	-
Indice de Simpson	0.339	0.503	-	-
Equitabilité	0.523	0.778	-	-

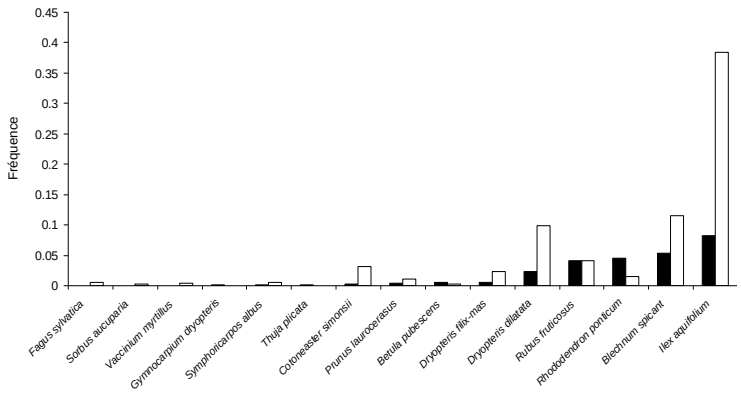


Figure 5.— Fréquence des espèces végétales relevées dans les îlots (n = 80) sous l'espèce invasive *Rhododendron ponticum* (en noir) et sous l'espèce indigène *Ilex aquifolium* (en blanc), île de Rùm (Ecosse).

Rhododendron ponticum n'est pas la seule espèce introduite ayant développé un caractère envahissant en Écosse (et plus largement au Royaume-Uni), *Cotoneaster simonsii* et *Prunus laurocerasus* sont aussi des espèces introduites considérées comme invasives (Barron & Little,

2009). Le tableau IV montre qu'il n'existe aucune relation statistique entre l'abondance de ces espèces sous *I. aquifolium* et sous *R. ponticum*. Par contre, *R. ponticum* est significativement moins abondant sous *I. aquifolium* (Tab. IV).

TABLEAU IV

Différence de distribution des espèces indigènes et invasives rencontrées dans les îlots (n = 80) sous Ilex aquifolium *versus* Rhododendron ponticum *(Test de Kolmogorov-Smirnov, XLStat® software, version 2009)*

Espèces indigènes	Distance	P-value	Alpha
Blechnum spicant	0.200	*ns*	0.05
Betula pubescens	0.000	*ns*	0.05
Dryopteris dilatata	0.450	0.000	0.05
Dryopteris filix-mas	0.215	0.049	0.05
Gymnocarpium dryopteris	0.000	*ns*	0.05
Ilex aquifolium	0.350	0.003	0.05
Rubus fruticosus	0.025	*ns*	0.05
Sorbus aucuparia	0.050	*ns*	0.05
Vaccinium myrtillus	0.000	*ns*	0.05
Espèces invasives			
Cotoneaster simonsii	0.125	*ns*	0.05
Prunus laurocerasus	0.049	*ns*	0.05
Rhododendron ponticum	0.700	0.000	0.05

ns = non significatif

DISCUSSION ET CONCLUSION

Dans les placettes envahies par *R. ponticum*, on constate une baisse significative des indices de diversité. Ce résultat nous laisse à penser que l'augmentation en fréquence de *R. ponticum* se traduit en landes par des difficultés de recrutement ou de maintien des autres espèces ligneuses. Par ailleurs, la diminution de l'indice d'équitabilité suggère que l'augmentation en fréquence de *R. ponticum* pourrait se traduire, à terme, par une domination de cette espèce sur les autres dans les placettes. L'ACP, réalisée sur les données d'abondance, nous semble traduire la même tendance, *i.e. R. ponticum* n'est associé à aucune autre espèce. *Rhododendron ponticum* était représenté par de jeunes adultes encore peu couvrants dans les placettes étudiées. Aussi, si l'on considère l'indice d'équitabilité et les résultats de l'ACP, les placettes étudiées pourraient tendre vers des peuplements monospécifiques à *R. ponticum*.

Le recrutement de *Pinus sylvestris* est une question récurrente dans les réserves écossaises où la pression déjà exercée par le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*, espèce aussi introduite) entraîne d'importantes déprédations sur les juvéniles et un vieillissement des populations de Pins sylvestre en Écosse (Johnston & Balharry, 2001). Dans cette étude, l'abondance spécifique de *P. sylvestris* dans les placettes est de 54. Si le nombre de placettes est faible pour développer une approche statistique, la figure 2 montre toutefois une baisse de fréquence de *P. sylvestris* dans les placettes envahies par *R. ponticum*. Le nombre de placettes étant limité, il serait nécessaire de confirmer ce résultat par un échantillonnage plus large.

Dans les îlots, les indices de diversité sont plus élevés sous l'indigène *I. aquifolium* que sous *R. ponticum*. Ce résultat peut être mis en résonance avec les observations d'Edwards (2006) qui considère que *R. ponticum* perturbe le recrutement des espèces natives en Écosse, notamment en sous-bois. Nos résultats montrent que les espèces indigènes *I. aquifolium*, *Dryopteris dilatata* et *Dryopteris filix-mas* sont significativement moins nombreuses sous *R. ponticum.* Deux facteurs permettent en partie d'expliquer la baisse de la diversité végétale liée à l'établissement de *R. ponticum*. D'une part, l'établissement de *R. ponticum* produit une importante diminution des

conditions de lumière en sous-bois (Cross, 1981) et ceci peut simplement expliquer la baisse de diversité végétale observée dans les placettes et les îlots étudiés. Les valeurs de Rayonnement Photosynthétiquement Actif (RPA) sous les houppiers de *R. ponticum* sont plus faibles que ceux observés sous *I. aquifolium* (Messerli & Larrue, données non publiées). À titre de comparaison, aux Etats-Unis plusieurs études (*e.g.*, Semones, 1999 ; Lei *et al.*, 2006) ont montré que les modifications de lumière au sol entraînées par l'extension des peuplements de *Rhododendron maximum* étaient une des causes de la diminution du recrutement des espèces de la canopée. Les valeurs de RPA sous *R. maximum* sont insuffisantes pour permettre une photosynthèse normale et l'assimilation du CO2 par les espèces dominées et cela explique les faibles valeurs d'abondance et de richesse spécifique observées (Lei *et al.*, 2006). D'autre part, *R. ponticum* semble associé à des phénomènes d'allélopathie qui sont notamment liés à la forte concentration de phénols dans les tissus de *R. ponticum* (Rotherham, 1983, 2001). Outre la chute des valeurs de RPA, ce trait chimique pourrait aussi expliquer la moindre fréquence des ptéridophytes sciaphiles indigènes telles que *Dryopteris dilatata* et *Dryopteris filix-mas* observées sous *R. ponticum vs I. aquifolium*.

Nous n'avons observé aucune différence significative entre l'abondance de *Cotoneaster simonsii* et *Prunus laurocerasus* sous *I. aquifolium vs* sous *R. ponticum*, l'abondance de ces deux espèces classées en invasives restant globalement très faible dans tous les îlots. Par contre, il est intéressant de remarquer que l'abondance de *R. ponticum* est significativement plus faible sous *I. aquifolium*, cette dernière espèce produisant elle même un important recrutement intraspécifique. Ce résultat nous laisse à penser que *I. aquifolium* pourrait constituer un obstacle à la colonisation de *R. ponticum* en sous-bois. Si *R. ponticum* produit un nombre considérable de graines, elles perdent rapidement leur viabilité en conditions humides et sombres (Cross, 1975 ; Edwards, 2006), cela pourrait expliquer le faible recrutement de *R. ponticum* observé sous *I. aquifolium.*

Nos résultats suggèrent que les reboisements conduits par les gestionnaires en *Pinus sylvestris, Alnus glutinosa* et *Sorbus aucuparia* devraient donc s'accompagner d'une seconde vague de reboisement avec l'espèce indigène *I. aquifolium*, sans pour autant entraîner un risque d'extension de *Cotoneaster simonsii* et de *Prunus laurocerasus*. Nos prospections sur Rùm nous montrent que *R. ponticum* se limite pour le moment à la côte est, surtout autour du loch Scresort où il forme des patchs en landes et des peuplements monospécifiques dans les fonds de vallées. Cette répartition sur la côte orientale est d'abord « un héritage historique », *i.e.* elle correspond à la proximité du premier site d'introduction de *R. ponticum* au début du XXème siècle (Magnusson, 1997). Aussi, l'espèce ne s'étend que lentement sur l'île de Rùm et il nous semble encore possible d'éradiquer *R. ponticum* par un arrachage mécanique, la banque de graines n'ayant pas une longue période de viabilité (Cross, 1981).

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier le *Scottish Natural Heritage* et plus particulièrement Peter Duncan, manager général des réserves naturelles, Richard Kilpatrick, manager de la réserve naturelle de l'île de Rùm et Lesley Watt, chargé de la lutte contre les espèces invasives, pour leur soutien logistique et leurs conseils. Nous remercions également Eoghain MacLean, manager de la réserve naturelle de Beinn Eighe, pour son introduction à la flore écossaise et Mike Werndly pour son aide lors de la détermination des espèces. Enfin, nous remercions les deux rapporteurs anonymes dont les remarques et corrections ont permis d'améliorer la qualité et la teneur scientifique de cet article.

RÉFÉRENCES

BARRON, C. & LITTLE, D. (2009).— *The control of Rhododendron in native woodlands*. Native Woodland Scheme Information Note, 3. The Forest Service and Woodlands of Ireland.

BRAMWELL, D. & CAUJAPE´-CASTELLS, J. (eds.) (2011).— *The biology of island floras.* Cambridge University Press, Cambridge.

CALLAWAY, R.M. & RIDENOUR, W.M. (2004).— Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Front. Ecol. Envir.*, 2: 436-443.

CARLQUIST, S.J. (1974).— *Island biology*. Columbia University Press, New York.

COWIE, R.H. (2001).— Decline and homogenization of Pacific faunas: the land snails of American Samoa. *Biol. Conserv.*, 99: 207-222.

CRONK, Q.C.B. & FULLER, J.L. (1995).— *Plant invader: the threat to natural ecosystems*. Chapman and Hall, New York.

CRONK, Q.C. & PERCY, D.M. (2009).— Endemism. Pp 253-258 *in:* R.G. Gillespie & D.A. Clague (eds.) *Encyclopedia of Islands*. University of California Press, Berkeley.

CROSS, J.R. (1975).— Biological flora of the British Isles: *Rhododendron ponticum* L. *J. Ecol.*, 63: 345-363.

CROSS, J.R. (1981).— The establishment of *Rhododendron ponticum* in the Killarney Oakwoods, S.W. Ireland. *J. Ecol.*, 69: 807-824.

CROWL, T.A., CRIST, T.O., PARMENTER, R.R., BELOVSKY, G. & LUGO, A.E. (2008).— The spread of invasive species and infectious disease as drivers of ecosystem change. *Front. Ecol. Envir.*, 6: 238-246.

CULLEN, J. (2011).— Naturalized rhododendrons widespread in Great Britain and Ireland. *Hanburyana*, 5: 11-29.

CURRIE, A. & MURRAY, C.W. (1983).— Flora and vegetation of the Inner Hebrides. *Proc. R. Soc. Edinburgh*, 83(b): 293-318.

DAEHLER, C.C. (2006).— Invasibility of tropical islands by introduced plants: Partitioning the influence of isolation and propagule pressure. *Preslia*, 78: 361-374.

DEHNEN-SCHMUTZ, K., PERRINGS, C. & WILLIAMSON, M. (2004).— Controlling *Rhododendron ponticum* in the British Isles: an economic analysis. *J. Envir. Manage.*, 70: 323-332.

DEHNEN-SCHMUTZ, K. & WILLIAMSON, M. (2006).— *Rhododendron ponticum* in Britain and Ireland: Social, economic and ecological factors in its successful invasion. *Environment and History*, 12: 325-350.

DENSLOW, J.S. (2003).— Weeds in paradise: thoughts on the invasibility of tropical islands. *Ann. Missouri Bot. Garden*, 90: 119-127.

EDWARDS, C. (2006).— *Managing and controlling invasive Rhododendron*. Forestry Commission Practice Guide. Forestry Commission: Edinburgh.

ERFMEIER, A. & BRUELHEIDE, H. (2004).— Comparison of native and invasive *R. ponticum* populations: growth, reproduction and morphology under field conditions. *Flora*, 199: 120-133.

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.

EŞEN, D. (2000).— *Ecology and control of rhododendron (*Rhododendron ponticum *L.) in Turkish Eastern Beech (*Fagus orientalis *Lipsky) forests*. Thèse de doctorat, Virginia Polytechnic Institute and State University.

EŞEN, D. & ZEDAKER, S.M. (2004).— Control of rhododendron (*Rhododendron ponticum* and *R. flavum*) in the eastern beech (*Fagus orientalis*) forests of Turkey. *New Forests*, 27: 69-79.

FLORENCE, J. (2007).— *La Polynésie française : de l'histoire des plantes qui y poussent*. Rapport : Institut de Recherche pour le Développement et Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Papeete/Paris.

GIVEN, D.R. (1992).— *An overview of the terrestrial biodiversity of Pacific islands*. SPREP, Apia.

GOODENOUGH, K. & BRADWELL, T. (2004).— *Rum and the Small Isles: A landscape fashioned by geology*. Scottish Natural Heritage: Perth.

GRANT, P.R. (1998).— *Evolution on Islands*. Oxford University Press, Oxford.

GRIFFIN, L.R. (1994).— *Modelling the spread of an invasive woody taxon:* Rhododendron ponticum *L*. Thèse de doctorat, Durham University.

HARRIS, C.M., PARK, K.J., ATKINSON, R., EDWARDS, C. & TRAVIS, J-M.J. (2009).— Invasive species control: Incorporating demographic data and seed dispersal into a management model for *Rhododendron ponticum*. *Ecol. Inform.* 4: 226-233.

HERBEN, T. (2005).— Species pool size and invasibility of island communities: a null model of sampling effects. *Ecol. Lett.*, 8: 909-917.

HIERRO, J.L., MARON, J.L. & CALLAWAY, R.M. (2005).— A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *J. Ecol.*, 93: 5-15.

HIRONS, K.R. & EDWARDS, K.J. (1990).— Pollen and related studies at Kinloch, Isle of Rhum, Scotland, with particular reference to possible early human impacts on vegetation. *New Phytol.*, 116: 715-727.

I.U.C.N. (2000).— IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss due to biological invasion. *Species*, 31-32: 28-42.

JOHNSTON, J.L. & BALHARRY, D. (2001).— *Beinn Eighe, The mountain above the wood.* Birlinn Ltd, Edinburgh.

LARRUE, S. (ed.) (2013).— *Biodiversity and societies in the Pacific Islands*. Presses universitaires de Provence (PUP)/Australian National University (ANUe), Collection confluent des Sciences. Université Aix-Marseille, Aix en Provence.

LEI, T.T., NILSEN, E.T. & SEMONES, S.W. (2006).— Light environment under *Rhododendron maximum* thickets and estimated carbon gain of regenerating forest tree seedlings. *Plant Ecol.*, 184:143-156.

LONSDALE, W.M. (1999).— Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80: 1522-1536.

LOWE, J. (1998).— *Isle of Rum NNR: vegetation history and landscape change*. Scottish Natural Heritage Review, 89.

MACK, R.N., SIMBERLOFF, D., LONSDALE, W.M., EVANS, H. C., CLOUT, M. & BAZZAZ, F.A. (2000).— Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecol. Applic.*, 10: 689-710.

MAGNUSSON, M. (1997).— *Rum: Nature's Island*. Luath Press Limited, Edinburgh.

MERLIN, M.D. & JUVIK, J.O. (1992).— Relationships among native and alien plants on Pacific islands with and without significant human disturbance and feral ungulates. Pp 597-624 *in:* C.P. Stone, W.S. Clifford & J.T. Tunison (eds). *Alien plant invasions in native ecosystems of Hawaii: Management and research*. University of Hawaii, Manoa, Honolulu.

MILNE, R.I. (2004).— Phylogeny and biogeography of *Rhododendron* subsection *pontica*, a group with a tertiary relict distribution. *Mol. Phyl. Evol.*, 33: 389-401.

MILNE, R.I. & ABBOT, R.J. (2000).— Origin and evolution of invasive naturalized material of *Rhododendron ponticum* L. in the British Isles. *Mol. Ecol.*, 9: 541-556.

MOONEY, H.A., MACK, R.N., MCNEELY, J.A., NEVILLE, L.E., SCHEI, P.J. & WAAGE, J.K. (2005).— *Invasive alien species: A new synthesis*. Island Press, Washington DC.

PAULAY, G. (1994).— Biodiversity on oceanic islands: its origin and extinction. *Amer. Zool.*, 34: 134-144.

PEARMAN, D.A. & WALKER, K.J. (2004).— An examination of J.W. Heslop Harrison's unconfirmed plant records from Rùm. *Watsonia*, 25: 45-63.

PEARMAN, D.A., PRESTON, C.D., ROTHERO, G.P. & WALKER, K.J. (2008).— *The flora of Rum an Atlantic island reserve*. D.A. Pearman, Truro, Cornwall.

PROCTOR, M. (2013).— *Vegetation of Britain and Ireland*. Harper Collins Publishers Ltd, London.

REJMÁNEK, M. (1996).— Species richness and resistance to invasions. Pp 153-172 *in:* G.H. Orians, R. Dirzo & J. H. Cushman (eds). *Biodiversity and ecosystem processes in tropical forests*. Springer-Verlag, Berlin.

ROTHERHAM, I.D. (1983).— *The ecology of* Rhododendron ponticum *L. with special reference to its competitive and invasive capabilities*. Thèse de doctorat, University of Sheffield.

ROTHERHAM, I.D. (2001).— Rhododendron gone wild: conservation implications of *Rhododendron ponticum* in Britain. *Biologist*, 48: 7-11.

SEMONES, S.W. (1999).— *Inhibition of canopy tree seedlings by thickets of* Rhododendron maximum *L. (Ericaceae) in an Eastern deciduous forest.* Thèse de doctorat, Blacksburg, Virginia.

STEPHENSON, C.M., KOHN, D.D., PARK, K.J., ATKINSON, R., EDWARDS, C. & TRAVIS, J-M.J. (2007).— Testing mechanistic models of seed dispersal for the invasive *Rhododendron ponticum* (L.). *Persp. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 9: 15-28.

STEPHENSON, C.M., MACKENZIE, M., EDWARDS, C. & TRAVIS, J-M.J. (2006).— Modelling establishment probabilities of an exotic plant, *Rhododendron ponticum*, invading a heterogeneous, woodland landscape using logistic regression with spatial autocorrelation. *Ecol. Modell.*, 193: 747-758.

STIVEN, R. & SMITH, M. (2005).— *Lessons learned from tree planting on Rum National Nature Reserve, 1957–2004.* Scottish Natural Heritage Commissioned Report No. F02LD08.

STOUT, J.C. (2007).— Reproductive biology of the invasive exotic shrub, *Rhododendron ponticum* L. (Ericaceae). *Bot. J. Linn. Soc.*, 155: 373-381.

STOUT, J.C., PARNELL, J.A.N., ARROYO, J. & CROWE, T.P. (2006).— Pollination ecology and seed production of *Rhododendron Ponticum* in native and exotic habitats. *Biodivers. Conserv.*, 15: 755-777.

STREETER, D., HART-DAVIES, A., HARDCASTLE, A., COLE, F. & HARPER, L. (2009).— *Collins flower guide : the most complete guide to the flowers of Britain and Ireland.* Harper Collins Publishers Ltd, London.

TYLER, C., PULLIN, A.S. & STEWART, G.B. (2006).— Effectiveness of management interventions to control invasion by *Rhododendron ponticum*. *Envir. Manage.*, 37: 513-522.

VITOUSEK, P.M., D'ANTONIO, C.M. & ASNER, G.P. (2011).— Invasions and ecosystems: vulnerabilities and the contribution of new technologies. Pp 277-288 *in:* D.M Richardson (ed.). *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton*. Wiley, Chichester.

VITOUSEK, P.M., LOOPE, L.L. & ADSERSEN, H. (eds.) (1995).— *Biological diversity and ecosystem function on islands.* Springer-Verlag, Berlin.