

Processus écologiques et évolutifs influençant la colonisation de l'ambrosie à feuilles d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia* L.) en France

Benjamin Gard

► To cite this version:

Benjamin Gard. Processus écologiques et évolutifs influençant la colonisation de l'ambrosie à feuilles d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia* L.) en France. Sciences agricoles. Université de Bourgogne, 2012. Français. NNT : 2012DIJOS106 . tel-00985748

HAL Id: tel-00985748

<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00985748>

Submitted on 30 Apr 2014

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.



UNIVERSITE DE BOURGOGNE

THESE

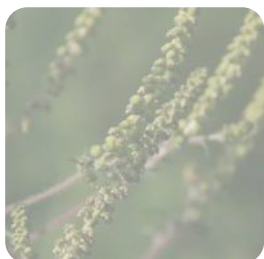
pour obtenir le grade de

Docteur en sciences de l'Université de Bourgogne

Discipline : Sciences Vie

par

Benjamin GARD



**Processus écologiques et évolutifs influençant la colonisation de
l'ambrosie à feuilles d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia* L.) en France**

Directeur de thèse : **M. François BRETAGNOLLE**

Co-encadrant : **Mme Beryl LAITUNG**

Jury :

Mme Laurence AFFRE, *Maître de conférences, Université Aix-Marseille*

Rapporteur

M. Heinz MÜLLER-SCHÄRER, *Professeur, Université de Fribourg*

Rapporteur

M. Loïc BOLLACHE, *Professeur, Université de Bourgogne*

Examineur

M. Jacques MAILLET, *Professeur, Montpellier SupAgro*

Examineur

M. Jacques TASSIN, *Chercheur, CIRAD*

Examineur

M. François BRETAGNOLLE, *Professeur, Université de Bourgogne*

Examineur

Mme Beryl LAITUNG, *Maître de conférences, Université de Bourgogne*

Examineur



UNIVERSITE DE BOURGOGNE

THESE

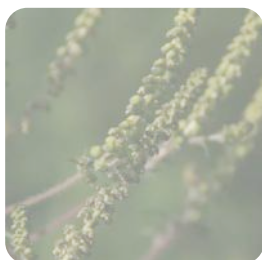
pour obtenir le grade de

Docteur en sciences de l'Université de Bourgogne

Discipline : Sciences Vie

par

Benjamin GARD



**Processus écologiques et évolutifs influençant la colonisation de
l'ambrosie à feuilles d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia* L.) en France**

Directeur de thèse : **M. François BRETAGNOLLE**

Co-encadrant : **Mme Beryl LAITUNG**

Jury :

Mme Laurence AFFRE, Maître de conférences, Université Aix-Marseille

Rapporteur

M. Heinz MÜLLER-SCHÄRER, Professeur, Université de Fribourg

Rapporteur

M. Loïc BOLLACHE, Professeur, Université de Bourgogne

Examineur

M. Jacques MAILLET, Professeur, Montpellier SupAgro

Examineur

M. Jacques TASSIN, Chercheur, CIRAD

Examineur

M. François BRETAGNOLLE, Professeur, Université de Bourgogne

Examineur

Mme Beryl LAITUNG, Maître de conférences, Université de Bourgogne

Examineur

- REMERCIEMENTS -

Je tiens à remercier ici François Bretagnolle et Beryl Laitung pour m'avoir donné l'opportunité de réaliser cette thèse et pour la confiance que vous m'avez accordée. Merci d'avoir pris le temps de former l'ingénieur agronome que j'étais au vaste monde de l'écologie. Merci de m'avoir encouragé à participer à un grand nombre de conférences qui m'auront permis de voir les invasions biologiques autrement qu'à travers l'ambrosie. François, ton optimisme sans faille au cours de ces trois années m'aura donné la confiance nécessaire pour mener à bien ce travail. Un grand merci aussi pour tous les bons moments que nous avons partagés. Beryl, merci de m'avoir donné les moyens de réaliser cette thèse dans les meilleures conditions possibles et de m'avoir insufflé la rigueur nécessaire à un travail scientifique de qualité.

Merci aux membres du jury Mme Laurence Affre, et MM. Heinz Müller-Schärer, Loïc Bollache, Jacques Maillet et Jacques Tassin d'avoir accepté de juger ce travail.

Merci aux membres du comité de pilotage MM. Pierre-Olivier Cheptou, François Felber et Christophe Thébaud pour l'aide dans la réflexion lors de la création des protocoles expérimentaux et les conseils pertinents dans la suite de la thèse.

Je remercie le Conseil Régional de Bourgogne pour le financement de ma thèse ainsi que l'Université de Bourgogne pour sa participation au financement des expérimentations.

Merci à Bruno Chauvel, source intarissable de connaissances sur l'ambrosie. Merci de m'avoir donné l'occasion de présenter une partie de mes travaux aux membres de l'I.R.S., merci pour les conseils, les informations et la biblio en lien avec l'ambrosie.

Merci à Nathalie Colbach, Valérie Le Corre, Sabrina Gaba, Jean-Philippe Guillemin et Delphine Moreau qui ont appuyé ma réflexion et l'analyse des données pour les articles en cours.

Merci à Fabrice Dessaint pour les conseils avisés en statistiques et les trouvailles bibliographiques.

Merci aux collègues du secrétariat Claudine Chotel, Emmanuelle Ferrand et Sandrine Geslain pour leur aide dans la gestion des questions administratives et pour les pique-niques du midi.

Tout ce travail n'aurait jamais été possible sans l'appui et les conseils pertinents des techniciens. Merci à Cyrille Auguste, Hugues Busset, Emilie Cadet, Arnaud Coffin, François Dugué, Gilles Louviot, Annick Matejcek, Dominique Meunier, Carole Reibel et Florence Strbik pour m'avoir appuyé lors de la mise en place et le suivi des expérimentations à Epoisses et sur le site de Dijon. J'ai eu beaucoup de plaisir à travailler avec vous tous.

Un grand merci également aux serristes de l'INRA de Dijon, Estelle Carteret, Daniel Maitre, Nouredine El-Miyad, Karine Palavioux, Franck Zenk qui ont veillé au bon déroulement de mes expérimentations et qui ont choyé les plantes que je leur avais confiées.

Merci à toutes les personnes qui ont accepté d'accueillir mes essais en parcelles expérimentales malgré les contraintes et les risques que représente une espèce invasive. Je veux remercier ici Marie-Hélène Bernicot et Pascal Farcy du domaine INRA d'Epoisses ainsi que Pierre-Olivier Cheptou et Thierry Mathieu du domaine expérimental du CEFV/CNRS de Montpellier.

Merci à tous les stagiaires qui sont venus apporter leurs compétences, leur motivation et qui seront repartis avec un peu plus de connaissances sur la biologie de l'invasion et à l'occasion des allergies... Merci à Elodie, Franck, Romain(s), Yoann. Merci aux plus valeureux d'entre eux, Florence et Thierry qui ont eu le courage (la folie ??) de m'accompagner pendant presque deux ans sur plusieurs expérimentations. Votre aide m'aura été d'un grand secours.

Merci à tous mes collègues thésards, Aline, Benjamin, Clément, Carole, Delphine, Jeanne, Mathieu, Rémi, Solène, pour les discussions et les questions-réponses au cours des réunions thésards, les éternels debugages de scripts R, les coups de main sauveteurs sur les manips, mais aussi pour tous les fou rire, beer time, les sorties « juste une bière » et tous les autres bons moments passés ensemble.

Merci à tous les dijonnais qui m'ont adopté, merci à Dominique pour tous les supers moments, soirées et découvertes extra qu'elle m'a fait partager. Merci à tous mes camarades grimpeurs et alpinistes chevronnés qui m'ont permis de m'évader et de découvrir les falaises de Côte d'Or et les sommets Suisses et savoyards.

Merci à Thomas Le Bourgeois et René Sforza sans qui je ne me serai jamais embringué dans cette aventure. Merci pour votre soutien et pour m'avoir encouragé à poursuivre en thèse.

Merci à la SNCF d'avoir mis Nice à « seulement » 6h30 de Dijon. Merci à Simone qui a pourtant usé et abusé de ma compréhension. Un grand merci à toi Eléonore qui m'a toujours soutenu et aidé et particulièrement dans les dernières semaines.

Merci à ma famille qui m'a toujours soutenu dans mon travail même si je doute que quelqu'un ait vraiment compris ce que je faisais...

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE..... 1

<i>Contexte général</i>	3
<i>Les invasions biologiques</i>	4
Définition	4
Le processus d'invasion	5
Impacts des invasions biologiques	7
Le cadre conceptuel utilisé pour l'étude des invasions biologiques	8
<i>Cadre d'étude écologique des invasions biologiques</i>	11
Le concept de niche écologique	11
Les interactions abiotiques	13
Les interactions biotiques.....	14
<i>Cadre d'étude évolutif des invasions biologiques</i>	15
Préadaptation – histoire évolutive dans la zone d'origine.....	16
Conséquences du mode d'introduction.....	17
Changements évolutifs rapides et adaptation locale	17
Plasticité phénotypique.....	19
<i>L'ambrosie à feuilles d'armoise : le modèle d'étude</i>	21
Biologie et écologie de l'espèce.....	21
L'ambrosie, un modèle d'étude pertinent	22
Objectifs des travaux de thèse.....	23

CHAPITRE I

DIVERGENCE DES TRAITS AERIENS ET RACINAIRES ENTRE ESPECES VEGETALES INVASIVES ET NON-INVASIVES (ASTERACEAE) DANS DIFFERENTES CONDITIONS DE STRESS HYDRIQUE..... 27

INTRODUCTION GENERALE AU CHAPITRE I	29
DIVERGENCE OF ABOVE-GROUND AND BELOW-GROUND TRAITS IN INVASIVE AND NON-INVASIVE PLANT SPECIES (ASTERACEAE) UNDER DIFFERENT WATER STRESS CONDITIONS.....	30
<i>ABSTRACT</i>	30
<i>INTRODUCTION</i>	31
<i>MATERIAL AND METHODS</i>	33
Plant material.....	33
Growing conditions	34
Water stress treatment.....	34
Plant trait measurements	35
Statistical analyses	35
<i>RESULTS</i>	37
Test 1: Invasive vs. non-invasive species.....	37
Test 2: Invasive vs. non-invasive congeneric species.....	38
Test 3: Common ragweed vs. companion species	42
<i>DISCUSSION</i>	44
Invasive vs. non-invasive species	44
Congeneric species pair comparison.....	44
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> vs. companion species.....	45
Conclusion	45
SYNTHESE DES PRINCIPAUX RESULTATS DU CHAPITRE I	47

CHAPITRE II

TOLERANCE A L'HERBIVORIE CHEZ LES POPULATIONS NATIVES ET INVASIVES D'AMBROISIE. 49

INTRODUCTION GENERALE AU CHAPITRE II.....	51
INVASIVE AND NATIVE POPULATIONS OF COMMON RAGWEED EXHIBIT STRONG TOLERANCE TO FOLIAR DAMAGE	52
<i>ABSTRACT</i>	52
<i>INTRODUCTION</i>	53
<i>MATERIAL AND METHODS</i>	56
Common ragweed population sampling.....	56
Simulated herbivory experiment	56
Data collection	57
Statistical analyses	57
<i>RESULTS</i>	59
Effects of leaf damage on <i>Ambrosia artemisiifolia</i>	59
Responses to leaf damage of introduced versus native populations	61
SYNTHESE DES PRINCIPAUX RESULTATS DU CHAPITRE II	66

CHAPITRE III

ROLE DE LA PLASTICITE PHENOTYPIQUE DANS LA CAPACITE DE L'AMBROSIE A COLONISER UNE LARGE GAMME D'ENVIRONNEMENTS EN FRANCE. 69

INTRODUCTION GENERALE AU CHAPITRE III.....	71
PHENOTYPIC PLASTICITY ALLOWS THE NORTH AMERICAN COMMON RAGWEED TO INVADE A BROAD SCALE OF ENVIRONMENTS IN FRANCE	72
<i>ABSTRACT</i>	72
<i>INTRODUCTION</i>	73
<i>MATERIAL AND METHODS</i>	77
Experimental design	77
Plant trait measurements	78
Phenotypic plasticity index	79
Statistical analyses	79
Narrow-sense heritability	80
<i>RESULTS</i>	81
Genetic differentiation	81
Trait plasticity	81
Variance partitioning	86
Narrow sense heritability	86
<i>DISCUSSION</i>	90
Population differentiation and variance components.....	90
Phenotypic plasticity.....	90
Variation in phenotypic plasticity.....	91
Conclusion	92
SYNTHESE DES PRINCIPAUX RESULTATS DU CHAPITRE III.....	94

CHAPITRE IV

PLASTICITE PHENOTYPIQUE ET DIFFERENCIATION GENETIQUE DES TRAITS LIES A LA GERMINATION ET A LA CROISSANCE DES HYPOCOTYLES ENTRE LES POPUATIONS NATIVES ET INTRODUITES D'AMBROISIE. . 97

INTRODUCTION GENERALE AU CHAPITRE IV	99
ADAPTATION AND PHENOTYPIC PLASTICITY IN SEED GERMINATION AND HYPOCOTYL GROWTH TRAITS IN THE INVASIVE NORTH AMERICAN COMMON RAGWEED <i>AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA</i> L.....	100
<i>ABSTRACT</i>	100
<i>INTRODUCTION</i>	101
<i>MATERIAL AND METHODS</i>	104
Population sampling	104
Estimation of the plastic response to temperature	104
Estimation of germination and hypocotyl growth traits	105
Estimation of the traits values of seed germination and hypocotyl growth	106
Statistical analyses	106
Genetic parameters	107
<i>RESULTS</i>	109
Plastic response of populations to temperature.....	109
Germination	112
Hypocotyl growth	112
Genetic population differentiation	116
Variance partitioning	116
<i>DISCUSSION</i>	118
Phenotypic plasticity in germination and seedling traits	118
Genetic differentiation	118
Evolutionary potential	119
Conclusion	120
SYNTHESE DES PRINCIPAUX RESULTATS DU CHAPITRE IV	122

DISCUSSION GENERALE 125

<i>Bilan des résultats obtenus</i>	127
<i>Discussion des résultats par rapport à l'état des connaissances</i>	129
<i>Retour sur la méthodologie – limites de l'étude</i>	134
<i>Conclusion – evolution de la niche écologique</i>	136
<i>Perspectives – implications pour les futures recherches</i>	137
Etude des populations de l'aire d'origine.....	137
Mise en évidence de l'adaptation locale	137
Résistance biotique et potentiel compétitif.....	138

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES..... 141

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Principales hypothèses ou théories pour expliquer le succès des plantes invasives (adaptée de Richardson & Pyšek, 2006).....9
- Figure 2. Contribution de l'histoire évolutive (bleue), des événements stochastiques (orange) et de la sélection naturelle (vert) sur la diversité génétique des populations introduites. Les flèches en pointillées représentent les événements qui influencent à la fois les marqueurs neutres et les marqueurs quantitatifs. Les flèches pleines représentent l'effet de la sélection (d'après Keller & Taylor, 2008). 16
- Figure 3. Natural log of number of leaves (A), plant height (B), root biomass (C) and natural log of reproductive potential (D) for the whole invasive and non-invasive species of the dataset compared by level of water stress, with invasive species in dark grey and non-invasive species in light grey. Different letters denoted different mean value between statuses (Tukey contrasts). Segments represented standard error.37
- Figure 4. Natural log of number of leaves (A), plant height (B), natural log of root biomass (C) and natural log of reproductive potential (D) for the congeneric pair comparisons between invasive and non-invasive species, compared by level of water stress. With invasive species in dark grey and non-invasive species in light grey. Different letters denoted different mean value between statuses (Tukey contrasts). Segments represented standard error. Refer to legend at the top of each graph for congeneric pair compared.40
- Figure 5. Natural log of number of leaves (A), plant height (B), natural log of root biomass (C) and natural log of reproductive potential (D) for *Ambrosia artemisiifolia* and its companion species, compared by level of water stress. With null water stress in dark grey, medium water stress in grey and high water stress in light grey. Refer to Table 1 for the abbreviated species names...43
- Figure 6. Effects of 3 defoliation levels on 10 plant functional traits: plant height (A), specific leaf area (B), shoot dry biomass (C), root dry biomass (D), total dry biomass (E), root:shoot dry biomass ratio (F), number of days to male flowering (G), number of seeds produced (H), mean seed weight (I) and reproductive success (J) for plants originating from native and invasive ranges. Error bars represent standard error of the mean. Dashed lines represent invasive populations with LUX in light grey, MEY in dark grey and MUZ in black. Solid lines represent native populations with CA1 in light grey, CA2 in dark grey and US in black. Refer to Table 1 legend for the abbreviated location names.60
- Figure 7. Reaction norms for morphological (above ground biomass (A), biovolume (B), relative growth rate (C)), phenological (flowering time (D)) and physiological (SLA (E), water use efficiency (F), stomatal conductance (G), sub-stomatal CO₂ concentration (H)) plant traits for the 9 studied populations of *Ambrosia artemisiifolia* grown in two experimental sites: djn: Dijon common garden and mtp: Montpellier common garden. Solid lines: North American populations with Columbus (■), Ottawa1 (●), and Ottawa2 (▲); dashed lines: isolated populations with Bassens (○), Luant (△) and Lucenay (+); pointed lines: core invasive populations with Charité (x), Galmier (◇), and Muzol (▽). Error bars represent standard error of the mean.....84

LISTE DES FIGURES (suite)

- Figure 8. Reaction norms for above ground biomass (A), biovolume (B), relative growth rate (C), flowering time (D) and specific leaf area (E) for seed families among the 9 studied populations of *Ambrosia artemisiifolia* grown in two experimental sites: djn: Dijon common garden and mtp: Montpellier common garden.89
- Figure 9. Continuous norms of reaction for germination rate in different temperature environments of the 9 populations of *A. artemisiifolia* tested, with solid lines: evolution of reaction norms; broken lines: 95% confidence intervals of the predicted values. Abbreviations: (isolated): isolated introduced populations, (core inv.): core invasive populations, and (nat): native populations. 110
- Figure 10. Continuous reaction norms and 95% confidence intervals for each population status with native populations (A), isolated introduced populations (B), and core invasive populations (C). Solid lines: native status with Ottawa 1 in dark grey, Ottawa 2 in grey and Columbus in light grey; dashed lines: isolated introduced status, with Bassens in dark grey, Luant in grey and Lucenay in light grey; pointed lines: core invasive status, with Charité in dark grey, Galmier in grey and Muzol in light grey; black dashed-pointed lines: upper and lower limits of the 95% confidence intervals of the reaction norms. 111
- Figure 11. Reaction norms for the three germination traits measured at two temperatures 10°C and 25°C, maximum germination rate (m_g) (A), time to reach 50% of the maximum of germination (x_{50g}) (B) and speed of germination (V_g) (C), for the nine populations of *A. artemisiifolia*. Solid lines: native populations with Ottawa1 ($\square$), Ottawa 2 ($\circ$), and Columbus (Δ); dashed lines: isolated introduced populations with Bassens ($\blacksquare$), Luant ($\bullet$), and Lucenay ($\blacktriangle$); pointed lines: core invasive populations with Charité ($\times$), Galmier ($\diamond$), and Muzol (∇). 113
- Figure 12. Reaction norms for the three hypocotyl growth traits measured at two temperatures 10°C and 25°C, maximum of elongation (m_h) (A), time to reach 50% of the maximum of elongation (x_{50h}) (B) and speed of elongation (V_h) (C), for the nine populations of *A. artemisiifolia*. Solid lines: native populations with Ottawa1 ($\square$), Ottawa 2 ($\circ$), and Columbus (Δ); dashed lines: isolated introduced populations with Bassens ($\blacksquare$), Luant ($\bullet$), and Lucenay ($\blacktriangle$); pointed lines: core invasive populations with Charité ($\times$), Galmier ($\diamond$), and Muzol (∇). 114
- Figure 13. Facteurs pouvant jouer un rôle dans le déplacement de la niche d'une espèce invasive. Les contraintes génétiques en limite d'aire de répartition constituent le facteur principal (encadré grisé) (d'après Alexander & Edwards, 2010). 136

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Asteraceae species studied with their respective invasive status and ecological strategy. Abbreviations: inv=invasive, N-inv=non-invasive, C=competitor, R=ruderal and S=stress-tolerant.	33
Table 2. ANOVA for each of the plant trait (columns) and factor (rows) of the comparison of all species. In bold: statistically significant effects ($p<0.05$).	38
Table 3. ANOVA for each of the plant trait (columns) and factor (rows) of a congeneric pair species of invasive and non-invasive species. In bold: statistically significant effects ($p<0.05$).	39
Table 4. ANOVA for each of the plant trait (columns) and factor (rows) of the comparison between common ragweed and its companion species. In bold: statistically significant effects ($p<0.05$). Refer to Table 1 for the abbreviated species names.	42
Table 5. Origin, location and collection year for <i>Ambrosia artemisiifolia</i> populations used in the study.	56
Table 6. Mixed model analyses of variance (F tests) for fixed effects of defoliation levels (TREATMENT) and continent of origin (ORIGIN) and likelihood ratio tests testing for random effect of populations (Population) on vegetative and reproductive traits of common ragweed plants.	59
Table 7. Origin, location and collection years for <i>Ambrosia artemisiifolia</i> populations.	77
Table 8. Anova for morphological, phenological and physiological traits measured in the 9 studied populations of <i>Ambrosia artemisiifolia</i> grown in two experimental sites. Abbreviations: RGR: relative growth rate, SLA: specific leaf area, WUE: water use efficiency, gs: stomatal conductance, Ci: sub-stomatal CO ₂ concentration. (-) means no data collected.	83
Table 9. Means (standard errors) of relative distance plasticity indexes (RDPI) for morphological, phenological and physiological traits measured in the 9 studied populations of <i>Ambrosia artemisiifolia</i> grown in two experimental sites. Abbreviations: RGR: relative growth rate, SLA: specific leaf area, WUE: water use efficiency, gs: stomatal conductance, Ci: sub-stomatal CO ₂ concentration.	85
Table 10. Variance partitioning obtained from mixed effect model with all factors in random and using REML method. var.: Variance components, %: percentage variance of total, (-): no data collected. Abbreviations: RGR: relative growth rate, SLA: specific leaf area, WUE: water use efficiency, gs: stomatal conductance, Ci: sub-stomatal CO ₂ concentration.	87
Table 11. Narrow sense heritability (h^2) values and genetic additive variance (VA) for biomass, biovolume, relative growth rate (RGR), flowering time and specific leaf area (SLA) for the 9 studied populations of <i>Ambrosia artemisiifolia</i> grown in two experimental sites.	88
Table 12. Origin, status, and collection year for <i>Ambrosia artemisiifolia</i> populations.	104
Table 13. Total and standardized plasticities for germination rate in the 9 populations of <i>Ambrosia artemisiifolia</i>	112

LISTE DES TABLEAUX (suite)

Table 14. Mixed model analyses of variance (χ^2 test) for fixed effects of Temperature (Temp), status of populations (Status) and replicates (Block), and random effects of populations (Pop), seed families within populations (Fam) and their interactions with temperature (Pop x Temp and Fam x Temp) on germination and hypocotyl growth traits for the 9 populations of <i>A. artemisiifolia</i> studied.....	115
Table 15. Narrow-sense heritability (h^2) and differentiation among population (Q_{ST}) values for germination and hypocotyl growth traits for 9 populations of <i>A. artemisiifolia</i> compared at two temperatures 10°C and 25°C.....	116
Table 16. Variance partitioning obtained from mixed effect model with all factors as random effects. V: component variance, %: percentage of total variance.....	117

- INTRODUCTION GENERALE -

CONTEXTE GENERAL

Comme toutes les espèces, l'espèce humaine modifie son environnement. L'accroissement de la population humaine, des ressources consommées et des activités associées ont des effets directs et indirects évidents sur les écosystèmes planétaires (Vitousek et al., 1997a). Ces modifications peuvent être regroupées en trois grandes catégories : (i) le changement d'affectation des terres, (ii) l'altération des cycles biogéochimiques majeurs et (iii) l'introduction ou la suppression d'espèces dans de nombreux écosystèmes (Vitousek et al., 1997a ; Sala et al., 2000). L'ensemble des facteurs anthropiques et leurs conséquences qui affectent l'état et la dynamique des écosystèmes constituent le changement planétaire (Chapin et al., 2000), observé de façon aigüe depuis plus d'un siècle.

Les introductions d'espèces allochtones ont considérablement modifié les écosystèmes et l'homogénéisation qui en découlent est un élément significatif de ce changement planétaire (Vitousek et al., 1997b). Les espèces introduites appartiennent à la fois au règne végétal et animal et touchent tous les écosystèmes. Parmi ces espèces introduites, certaines une fois établies deviennent envahissantes et engendrent des dégâts considérables sur les écosystèmes, l'économie et la santé humaine (Mack et al., 2000). L'accroissement du nombre d'études sur les invasions biologiques, particulièrement ces dix dernières années, montrent l'intérêt des écologues pour ce phénomène (Mack et al., 2011). Bien qu'il semble difficile de trouver des généralisations pour expliquer les invasions biologiques tant les cas sont nombreux et diversifiés, une des voies proposées par les écologues est d'étudier les invasions biologiques en intégrant les processus écologiques et évolutifs fondamentaux impliqués dans le phénomène d'invasion (Gurevitch, 2011).

LES INVASIONS BIOLOGIQUES

Définition

Il existe encore un vif débat autour de la définition et de la nomenclature d'une invasion biologique, malgré de nombreuses tentatives pour unifier les termes utilisés (Richardson et al., 2000; Davis et al., 2001; Colautti & MacIsaac, 2004). De nombreuses définitions existent pour définir ce qu'est une invasion biologique et chacune d'elles ne décrit pas exactement le même processus. Deux critères principaux constituent la source des différences entre les définitions : le critère géographique et le critère d'impact (Valéry et al., 2008). En prenant en compte le critère géographique, on considère comme invasion biologique les espèces exotiques introduites au-delà des barrières biogéographiques naturelles (océans, chaînes de montagnes), par l'intermédiaire de l'Homme (Richardson et al., 2000). Cette définition exclut la possibilité que des espèces natives soient qualifiées d'invasives lorsqu'elles dominent une nouvelle aire, adjacente à leur aire d'origine (Valéry et al., 2008). La prise en compte du critère d'impact implique que les espèces responsables d'une invasion biologique doivent avoir un impact négatif majeur sur l'écosystème envahi (Davis, 2009). La définition de Valéry et collaborateur (2008) est actuellement la plus large et ne prend pas en compte les dimensions humaines du problème, comme l'impact, pour se focaliser uniquement sur le processus d'invasion. Les auteurs ont donc défini une invasion biologique de la manière suivante : *«Une invasion biologique consiste en une espèce qui acquiert un avantage compétitif à la suite de la disparition des obstacles naturels à sa prolifération ce qui lui permet de s'étendre rapidement et de dominer de nouvelles aires dans les écosystèmes receveurs, au sein desquels elle devient une population dominante».*

Dans le langage scientifique français on trouve l'utilisation des mots « invasive » et « envahissante » pour décrire une espèce dont la dynamique de croissance est positive, qui montre une expansion de son aire de répartition, et qui a un impact jugé négatif dans l'aire de colonisation. La différence entre ces deux termes est l'application du critère géographique. Une espèce invasive est une espèce exotique, introduite par l'Homme au delà des barrières biogéographiques alors que le terme envahissant appliqué à une espèce végétale désigne une expansion importante en nombre d'individus et/ou en surface, mais peut englober à la fois des espèces autochtones et allochtones. Alpert et collaborateurs (2000) montre l'importance de distinguer les espèces invasives des espèces envahissantes, car si l'expansion dans la nouvelle aire peut être similaire entre les espèces invasives et envahissantes (Catford et al., 2009), les étapes de transport et d'introduction ainsi que la modification des contraintes

environnementales dans l'aire d'introduction peuvent avoir des conséquences écologiques et évolutives majeures sur la suite du processus d'invasion.

Le processus d'invasion

Le phénomène des invasions biologiques peut être décrit au travers d'un processus d'invasion constitué de plusieurs étapes qui doivent être franchies par l'espèce exotique pour devenir envahissante (Williamson, 1996) (**Encadré 1**). Les principales étapes peuvent être résumées ainsi : le transport vers un nouveau milieu au-delà des barrières géographiques naturelles, l'introduction, l'établissement, l'accroissement des populations dans la zone d'introduction et la dispersion régionale à partir des populations naturalisées (Henderson et al., 2006). Chacune de ces étapes est délimitée par des barrières abiotiques et biotiques qui ne sont pas systématiquement franchies par toutes les espèces exotiques (Richardson & Pyšek, 2006). Ainsi, toutes les espèces introduites ne parviennent pas à s'établir et toutes les espèces exotiques établies ne deviennent pas envahissantes, ce que Williamson & Fitter (1996) résumaient par la « règle des 10% » : seulement 10% des plantes présentes à une étape du processus persistent à l'étape suivante. Catford et collaborateurs (2009) considèrent également l'impact comme l'étape finale du processus d'invasion. Cependant toutes les espèces invasives n'ont pas un impact préjudiciable sur les écosystèmes qu'elles colonisent et seule une faible proportion des espèces invasives est considérée comme nuisible, voire extrêmement préjudiciable à cause de leurs impacts sur les zones envahies (Davis, 2009).

De nombreux facteurs déterminent la probabilité qu'une espèce puisse franchir chaque étape avec succès et il est fort probable que les caractéristiques nécessaires soient différentes entre chaque étape (Kolar & Lodge, 2001). La pression de propagules introduites, à la fois le nombre d'individus introduits par événement d'introduction et le nombre de ces événements d'introduction, va influencer la capacité d'établissement d'une population dans son nouvel environnement. L'adaptation au nouvel environnement semble une condition incontournable pour que les populations introduites puissent étendre leur aire de distribution et devenir invasives. Ce processus adaptatif est souvent associé à la phase de latence (*lag phase*) observée chez les espèces invasives. Cette phase pendant laquelle les populations introduites vont rester cryptiques fait l'objet de nombreuses hypothèses. Elle correspondrait notamment à la période d'acquisition de mutations bénéfiques, de purge des allèles délétères, et d'accumulation de variance génétique pour permettre des changements évolutifs rapides et/ou une adaptation locale des traits des populations en réponse aux pressions de sélection du nouvel environnement (Lee, 2002 ; Facon et al., 2006). Cette phase d'adaptation pourrait expliquer pourquoi certaines espèces introduites sont capables une fois établies de proliférer et de

devenir invasives dans leur nouvel environnement et induire des préjudices sur le plan écologique, mais aussi économique et sanitaire.

Encadré 1. Les étapes du processus d'invasion.

L'un des principaux avantages de la formalisation en étapes est de pouvoir caractériser une invasion particulière dans son état d'avancement. Mais le revers de cette formalisation est de voir une invasion biologique comme un processus discret, alors qu'il s'agit davantage d'un continuum depuis l'introduction jusqu'à l'expansion des populations dans la nouvelle aire (Richardson & Pyšek, 2006). Une étape franchie ne signifie pas que l'étape précédente est totalement achevée.

En ce qui concerne les espèces végétales, ce processus peut être synthétisé par quatre principales étapes : introduction, établissement, naturalisation (accroissement des populations) et invasion. A chacune de ces étapes les espèces introduites sont contraintes par des barrières abiotiques et biotiques (figure E1).

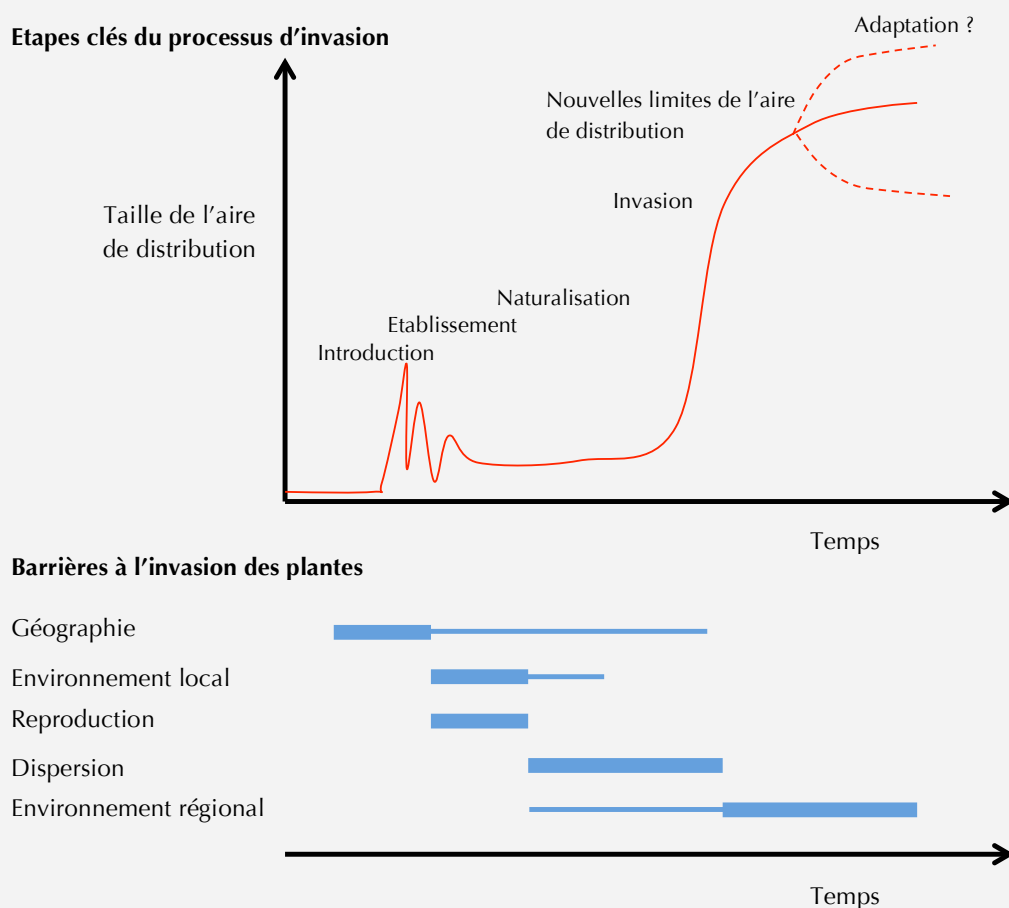


Figure E1. Représentation des principales étapes du processus d'invasion et des barrières abiotiques et biotiques rencontrées à chacune de ces étapes (Adaptée de Prentis et al., 2008).

Impacts des invasions biologiques

Les invasions biologiques et les conséquences qui en découlent sont une cause importante des changements biotiques induits par le changement planétaire (Vitousek et al., 1997). De plus, certains facteurs du changement planétaire comme la perturbation des habitats, la modification de la composition de l'atmosphère, et notamment l'accroissement en CO₂, interagissent avec les invasions biologiques (Davis, 2009). Ces interactions favorisent généralement l'établissement et l'expansion des espèces invasives, avec pour conséquences une aggravation des impacts négatifs des invasions biologiques sur les écosystèmes concernés (Didham et al., 2005).

Les conséquences des espèces invasives sur les écosystèmes où elles sont introduites peuvent être d'ordre écologiques, économiques et/ou sanitaires (Mack et al., 2000). En comparaison du nombre total d'espèces introduites, le nombre d'espèces invasives ayant un impact préjudiciable est faible, mais cet impact peut être parfois très dommageable (Davis, 2009). D'un point de vue écologique, les conséquences sur la biodiversité et les écosystèmes envahis sont multiples. Certaines espèces invasives entraînent le déplacement des aires de répartition par la compétition (synthèse par Sharma et al., 2005). Ces effets sur les espèces natives ont des conséquences en cascade sur les écosystèmes, entraînant une baisse de la richesse spécifique et de la diversité fonctionnelle. Cette baisse de la diversité peut provoquer une diminution de la capacité de résilience, les écosystèmes devenant alors moins résistants aux stress et aux chocs environnementaux (Vilà et al., 2011). L'introduction d'une nouvelle espèce peut perturber le fonctionnement d'un écosystème, en provoquant des modifications des fonctions écologiques clés, en altérant l'environnement biotique, en perturbant les cycles biogéochimiques au sein de l'écosystème, ou encore en modifiant les régimes de perturbation comme la fréquence des feux ou des inondations (Davis, 2009). Les modifications biotiques et abiotiques provoquées par les espèces invasives entraînent également des modifications dans les services écosystémiques (Vilà et al., 2010), ce qui peut avoir des conséquences directes sur les activités économiques qui en dépendent et sur la santé humaine.

Il existe peu d'études ayant chiffré le coût de l'impact et de la gestion des espèces invasives. Mais à ce jour les approximations obtenues montrent l'ampleur économique du phénomène : près de 137 milliards de dollars US par an pour les Etats-Unis (Pimentel et al., 2000) et une récente étude évaluée à 132 millions d'euros les sommes investies par l'Union Européenne pour gérer les espèces invasives sur les 15 dernières années (Scalera, 2010). Enfin, les espèces invasives peuvent avoir des conséquences préjudiciables sur la santé humaine. La présence d'espèces invasives avec des propriétés allergisantes ou avec des effets néfastes sur les

voies respiratoires peuvent provoquer des troubles graves sur les populations environnantes (Lagey et al., 1995; Laaidi et al., 2003). De plus, les altérations des processus écosystémiques par les espèces invasives peuvent avoir des conséquences importantes sur l'approvisionnement des biens (produits de la forêt, de la pêche, de l'agriculture) et des services (approvisionnement en eau potable, pollinisation, régulation du climat) qui sont à la base du bien-être des populations humaines.

Comme d'autres composantes du changement planétaire, les invasions biologiques affectent de façon significative l'état et la dynamique des écosystèmes à l'échelle du globe. Ainsi, les invasions biologiques ont suscité un vif intérêt chez les écologues depuis les cinq dernières décennies. Les mécanismes qui expliquent le succès des invasions biologiques ont fait et font l'objet d'un grand nombre d'études (Gurevitch et al., 2011). Les espèces invasives constituent également des modèles biologiques pertinents pour étudier des phénomènes écologiques et évolutifs fondamentaux et tester nombre d'hypothèses sur l'assemblage et l'adaptation des espèces (Sax et al., 2007).

Le cadre conceptuel utilisé pour l'étude des invasions biologiques

Afin de comprendre les mécanismes derrière le processus d'invasion biologique, l'utilisation d'un cadre d'étude pluridisciplinaire est l'approche privilégiée actuellement (Facon et al., 2006 ; Gurevitch et al., 2011). La biologie des invasions est une discipline qui fait référence à de nombreux concepts de l'écologie, s'appuyant à la fois sur l'écologie fondamentale (Shea et Chesson 2002) et à la biologie évolutive (Sax et al., 2007). Cette approche pluridisciplinaire de la biologie des invasions a pour but de faciliter la compréhension du processus d'invasion et doit permettre une analyse plus fine des mécanismes responsables des invasions biologiques et de leurs interactions afin de mettre en évidence des généralités sur ces phénomènes et à terme pouvoir mieux prédire et prévenir les futures invasions (Gurevitch et al., 2011).

Il existe de nombreuses hypothèses issues des travaux empiriques et théoriques sur la biologie des invasions (synthèse par Catford et al., 2009). Même si ces hypothèses semblent logiques du point de vue théorique et au regard du phénomène des invasions observé sur le terrain, la validation empirique reste encore incertaine pour un grand nombre d'entre elles (Jeschke et al., 2012). Toutefois, il existe des supports empiriques incontestables mais souvent limités à un groupe taxonomique particulier.

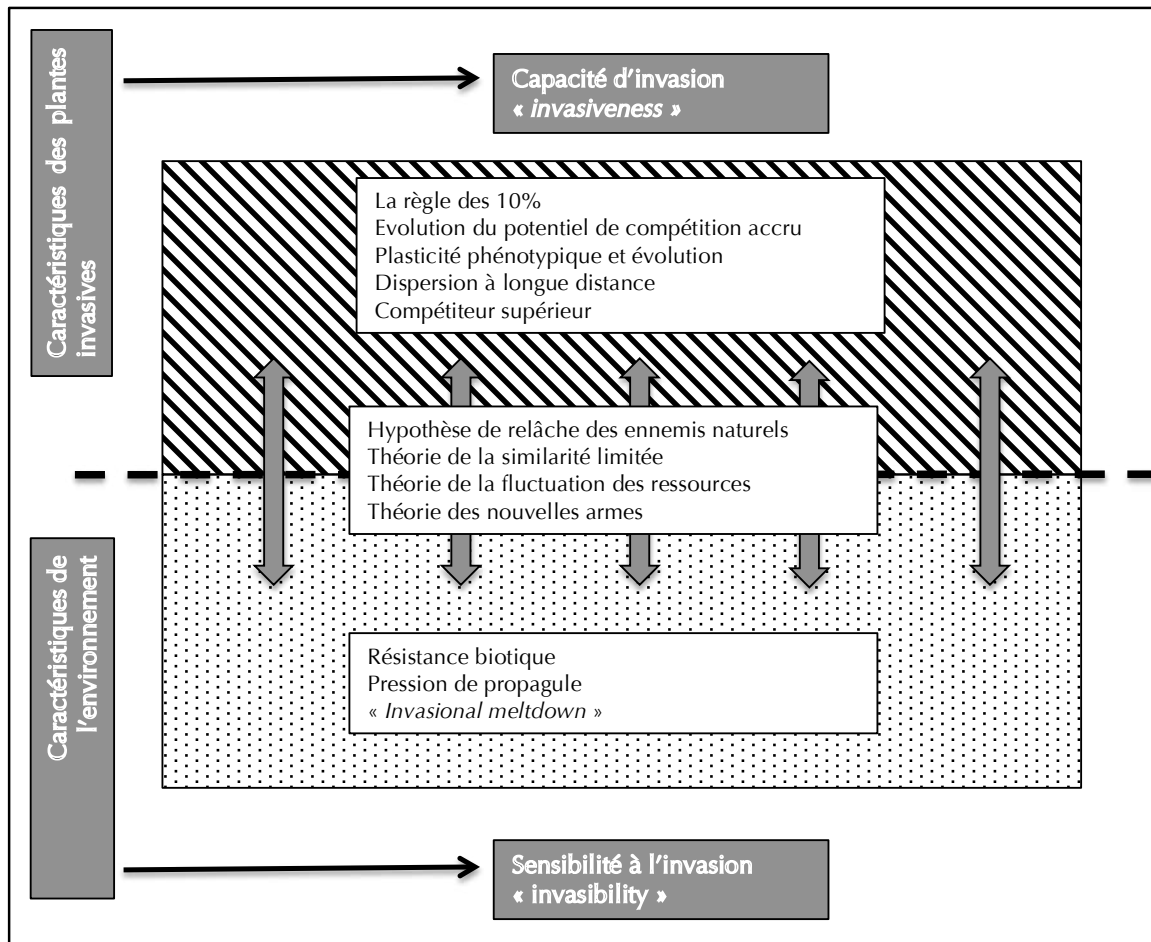


Figure 1. Principales hypothèses ou théories pour expliquer le succès des plantes invasives (adaptée de Richardson & Pyšek, 2006).

L'étude des invasions biologiques s'est faite principalement selon deux approches : (i) une approche centrée sur les traits des individus/espèces qui envahissent (Rejmánek, 1996) et (ii) une approche centrée sur les déterminants de l'invasion des communautés végétales (Lonsdale, 1999). Ces deux approches permettent d'appréhender le succès des espèces invasives et de nombreuses hypothèses ont été émises pour chacune d'elles, mais aussi sur les conséquences de leur interaction (**Fig. 1**). Bien qu'elles puissent être étudiées indépendamment, ces deux approches sont fortement liées (Richardson & Pyšek, 2006). En effet, la difficulté à faire ressortir des généralisations pour expliquer le succès des espèces invasives semble indiquer que la compréhension des dynamiques d'invasion nécessite des informations à la fois sur les traits des plantes invasives et sur les caractéristiques des communautés envahies, mais qu'aucun de ces deux aspects ne peut être complètement évalué sans faire référence à l'autre (Richardson & Pyšek, 2006). Le succès des invasions biologiques ne doit pas être analysé comme la présence ou l'absence de caractéristiques générales chez l'espèce invasive ou au sein de la communauté envahie, mais plutôt comme la rencontre entre une espèce donnée, avec des traits biologiques

caractéristiques (*Invasiveness*), et un milieu donné, avec sa sensibilité intrinsèque à l'invasion (*Invasibility*). Récemment, Jeschke et collaborateurs (2012) ont montré dans un article de synthèse que les hypothèses les plus soutenues par les données empiriques sont celles qui étudient les interactions entre espèces invasives et écosystèmes envahis. Par exemple, les auteurs montrent que l'hypothèse de relâche des ennemis naturels qui considère les interactions entre l'espèce invasive et le milieu envahi est supportée par plus de la moitié des études empiriques recensées (n=106) alors que la règle des 10% est peu supportée par les études empiriques, moins de 30% des études recensées (n=74). En effet, la probabilité d'invasion par une espèce introduite peut largement dépasser celle prédite par la règle des 10% selon le groupe taxonomique et l'habitat en question. Cette étude renforce donc l'importance d'étudier le système espèce invasive - écosystème envahi dans sa globalité.

Les traits d'histoire de vie ont été très utilisés pour la description des espèces adventices mais aussi invasives (Sutherland, 2004). Baker (1974), en comparant des espèces adventices à d'autres espèces non adventices, a déterminé une liste de caractères assurant les capacités de compétition et de colonisation de ces espèces et a ainsi défini l'« adventice idéale ». Une méthodologie comparable a été utilisée en biologie des invasions qui a permis de dégager des traits pouvant être associés au succès des espèces invasives. En comparant des espèces invasives à des espèces non-invasives ou à des espèces natives de la zone d'introduction, des traits généraux ont pu être mis en avant comme un taux de levée important, une germination rapide, une croissance rapide et un potentiel reproductif élevé (Richardson & Pyšek, 2006 ; Hayes & Barry, 2008). Cependant, trouver des traits généraux expliquant le succès des espèces invasives ne semble fonctionner qu'entre des espèces phylogénétiquement proches (Pyšek & Richardson, 2007). La prise en compte des liens phylogénétiques permet d'éviter d'associer au caractère envahissant des différences qui sont inhérentes aux taxons comparés. Par exemple, Vilà et Weiner, (2004) montrent dans leur synthèse l'importance de ne pas utiliser des espèces avec des formes de vie différentes lorsque l'on souhaite comparer la capacité de compétition entre espèces invasives et non-invasives.

Les caractéristiques abiotiques et biotiques de l'écosystème envahi ont été largement étudiées afin de déterminer la susceptibilité des communautés aux invasions biologiques. Certains facteurs de l'environnement abiotique ont été mis en avant comme favorisant l'établissement et l'invasion des espèces végétales exotiques notamment la perturbation des écosystèmes et la disponibilité des ressources (Alpert et al., 2000 ; Catford et al., 2012). Le rôle des interactions biotiques a été également largement étudié et surtout la compétition avec les espèces résidentes (Levine et al., 2004 ; Emery, 2007), et la modification des interactions avec les ennemis naturels (Mitchell et al., 2006).

CADRE D'ETUDE ECOLOGIQUE DES INVASIONS BIOLOGIQUES

A partir du travail théorique développé en écologie des communautés, il est possible d'identifier différents processus écologiques pouvant expliquer le succès des espèces invasives (Shea & Chesson, 2002). L'assemblage des espèces dépend notamment des caractéristiques propres de chacune des espèces présentes (traits fonctionnels et d'histoire de vie), et du fait qu'aucune espèce n'est capable d'être la meilleure compétitrice pour toutes les ressources sous toutes les conditions environnementales possibles (Rees et al., 2001). L'étude des règles d'assemblage, les conséquences de la diversité des communautés sur ces assemblages, et le principe d'exclusion compétitive (Gause, 1937) ont eu des répercussions importantes sur la compréhension du processus d'invasion biologique.

Le concept de niche écologique

La niche écologique est un concept central en écologie qui permet de relier les exigences environnementales des espèces et leur distribution géographique. La définition de la niche écologique évolue selon que l'on fasse référence aux travaux de Grinnell (1917), Elton (1927) ou Hutchinson (1957) et ce concept continue d'évoluer depuis sa formalisation initiale (Soberón, 2007) (**Encadré 2**). Pouvoir prédire l'expansion d'une espèce invasive ou les zones à risque pour une introduction potentielle est essentiel pour mettre en place les politiques et les actions de gestion contre les espèces invasives. Ainsi, de nombreuses études se sont attachées à modéliser la niche écologique des espèces invasives afin de prédire leur distribution et les risques d'invasion (Thuiller et al., 2005 ; Dullinger et al., 2009 ; Gallagher et al., 2010). L'abondance des données disponibles sur la distribution des espèces a permis de faciliter et ainsi de généraliser l'utilisation de ce type de modélisation. Il existe deux types d'approches : une approche phénoménologique, à large échelle qui relie l'occurrence des espèces aux variables environnementales et une approche mécaniste qui cherche à prédire les processus démographiques à l'échelle locale à partir de deux principaux critères démographiques : la dispersion et la croissance. Bien sûr, ces deux approches ont des avantages et des limites. Récemment une troisième approche intégrative dite hybride propose de combiner les avantages des approches phénoménologiques et mécanistes (Gallien et al., 2010). Ce type de modélisation permettrait de prendre en compte à la fois l'influence des conditions environnementales et la dynamique des populations ainsi que la résistance des communautés dans la prédiction des invasions et accroître sensiblement la précision de la prédiction de la niche dans les zones envahies ou susceptibles d'être envahies.

Encadré 2. Evolution du concept de niche écologique et application aux plantes invasives

La première définition de la niche donnée par Grinnell (1917) correspond à l'ensemble des exigences biotiques et abiotiques d'une espèce permettant sa croissance et sa reproduction. Elton (1927) propose une définition davantage centrée sur la position des espèces au sein des réseaux trophiques, en décrivant la niche d'une espèce comme le rôle de cette espèce au sein de la communauté plutôt qu'un habitat. Enfin, Hutchinson (1957) décrit la niche d'une espèce comme un hypervolume à n dimensions où chaque dimension ou axe définit un type de ressource et/ou de conditions environnementales. Cet hypervolume définit la niche fondamentale d'une espèce qu'elle peut occuper en l'absence de toute interaction avec d'autres espèces. La prise en compte de ces interactions et principalement la compétition a amené Hutchinson à définir la niche réalisée comme la part de la niche fondamentale réellement exploitée.

Actuellement, la niche écologique d'une espèce est définie comme l'interaction des facteurs contraignant la croissance positive d'une espèce (Soberón, 2007). Le premier facteur est l'ensemble des conditions biotiques et abiotiques au sein desquelles l'espèce peut croître (zone A). Le second facteur est l'ensemble des conditions de compétition avec les autres espèces au sein desquelles l'espèce peut coexister (zone B). Le troisième facteur est l'ensemble des conditions accessibles à l'espèce compte tenu de sa capacité de dispersion (zone M). La niche réalisée de l'espèce est donc l'intersection de ces trois facteurs (zone grisée) (**Figure E2**).

Longtemps la niche écologique a été imaginée comme une caractéristique statique ou évoluant peu. De nombreux exemples montrent que la niche écologique peut évoluer rapidement chez les espèces invasives suite à l'introduction (Alexander & Edwards, 2010; Gallien et al., 2010; Gallagher et al., 2010) (**Figure E2**).

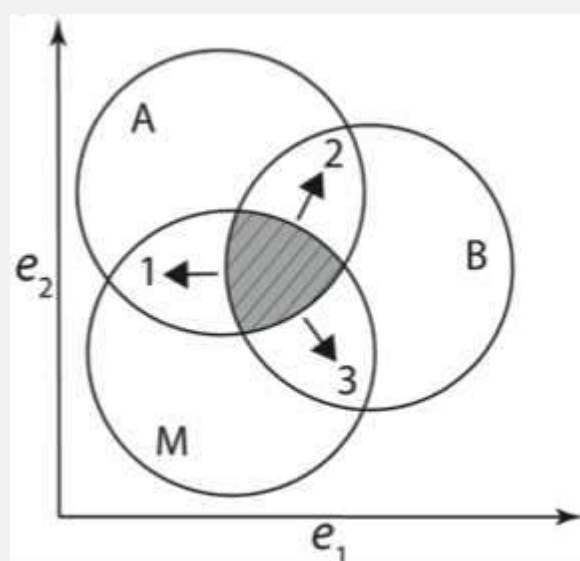


Figure E2 : Représentation schématique de la niche écologique d'une espèce selon deux axes. A délimite la gamme de conditions où l'espèce peut avoir une croissance positive. B est la gamme de conditions au sein de laquelle l'espèce peut coexister ou exclure les compétiteurs. M est la gamme de conditions qui sont accessibles à la capacité de dispersion de l'espèce. Les flèches indiquent les possibilités d'évolution de la niche d'une espèce invasive dans la zone d'introduction : la relâche des ennemis naturels (1), le franchissement des barrières de dispersion (2) et les changements évolutifs (3) (d'après Alexander & Edwards, 2010).

Les interactions abiotiques

L'utilisation des ressources par les espèces composant la communauté joue un rôle fondamental dans l'invasion de ces communautés. En effet, d'un point de vue théorique, les communautés végétales deviennent sensibles à l'envahissement lorsque la quantité de ressources inutilisées augmente (Davis et al., 2000). Cette augmentation peut avoir lieu principalement de deux manières : l'utilisation des ressources par les espèces résidentes peut diminuer ou l'apport en ressources peut augmenter plus rapidement que la capacité des espèces résidentes à les consommer. Les valeurs de traits liés à l'acquisition des ressources (surface foliaire spécifique, activité photosynthétique, efficience dans l'utilisation des ressources) semblent plus élevées chez les espèces invasives comparées aux espèces natives (van Kleunen et al., 2010a). Les espèces invasives seraient donc mieux à même de tirer partie des ressources disponibles.

Mais les espèces introduites envahissent également des communautés pauvres en ressources (Funk & Vitousek, 2007). Pour supplanter les espèces natives dans un environnement pauvre en ressources, les espèces invasives peuvent accroître la disponibilité en ressource, favoriser les perturbations, être meilleures pour acquérir la ressource limitante, ou être plus efficaces dans l'utilisation de la ressource limitante (Funk & Vitousek, 2007). La plasticité phénotypique semble également jouer un rôle important dans l'acquisition des ressources en permettant l'adaptation rapide des espèces aux contraintes de l'environnement (Funk, 2008 ; Funk & Zachary, 2010).

L'étude des traits liés à la conservation des ressources tels que l'efficience dans l'utilisation des ressources (*Resource-Use Efficiency*) permet de caractériser l'adaptation des espèces aux milieux pauvres en ressources (Funk & Vitousek, 2007). Chez les espèces invasives, l'adaptation à la contrainte hydrique est un exemple bien décrit dans la littérature (Monclus et al., 2006 ; Nicotra & Davidson, 2010). L'utilisation de trait physiologique comme l'efficience de l'utilisation en eau (*Water Use Efficiency*), qui évalue le nombre d'unités carbone gagnées par unité d'eau consommée, a permis de caractériser l'efficacité avec laquelle les espèces invasives étaient capables d'utiliser la ressource hydrique et de la conserver lorsqu'elle se trouve être limitante (Caño et al., 2008 ; Erice et al., 2010). Si les espèces invasives sont capables de mieux répondre à la contrainte hydrique que les espèces natives, elles pourraient être favorisées par l'augmentation des épisodes de sécheresse, une des conséquences des effets du changement climatique. La tolérance à la sécheresse pourrait donc être un élément déterminant dans le succès des invasions biologiques.

Les interactions biotiques

L'hypothèse de résistance biotique suggère que les communautés les plus riches en espèces devraient mieux résister aux invasions biologiques que les communautés pauvres en espèces. En effet, l'accroissement de la consommation des ressources dans les communautés les plus riches et l'utilisation complémentaire des ressources par les différentes espèces aboutiraient à un niveau de ressources disponibles plus faible ce qui inhiberait l'invasion (Elton, 1958 ; van Ruijven et al., 2003). De plus, la proximité fonctionnelle entre l'espèce introduite et les espèces résidentes de la communauté envahie (en particulier les espèces dominantes) semblerait renforcer cette capacité d'exclusion. Sous l'hypothèse qu'au sein d'un même groupe fonctionnel les besoins en ressources sont les mêmes, les espèces résidentes devraient être plus compétitives et donc inhiber l'établissement d'espèces introduites qui appartiennent au même groupe fonctionnel (Fargione et al., 2003).

Les études empiriques ont montré que les communautés riches présentaient aussi des invasions de fortes et de faibles intensités (Brown & Peet, 2003). De plus, Il semble qu'il existe également un effet d'échelle important car les études expérimentales utilisant les communautés artificielles, réalisées à petite échelle, démontrent une relation négative entre diversité et invasion (Prieur-Richard et al., 2000), alors que les observations sur le terrain, réalisées à plus grande échelle, indiquent une relation positive (Stohlgren et al., 1999 ; Levine, 2000). Ces dynamiques conflictuelles dans les résultats empiriques peuvent être en partie expliquées par des facteurs covariants externes comme la latitude, le climat, les sols et les taux d'apport de ressources physiques au système. En effet, ces facteurs extrinsèques peuvent varier considérablement sur une échelle spatiale large. La prise en compte et le contrôle de ces facteurs dans les études peuvent permettre de corriger ces différences dans la relation entre diversité et invasion (Shea & Chesson, 2002). D'autres caractéristiques de la communauté peuvent être également des déterminants importants de la résistance aux invasions, notamment l'identité des espèces (van Ruijven et al., 2003), ou l'identité des groupes fonctionnels (Prieur-Richard et al., 2000).

D'autres mécanismes comme l'herbivorie sont identifiés comme des facteurs pouvant expliquer de façon prédominante la susceptibilité à l'invasion (Levine, 2000 ; Levine et al., 2004). Les interactions avec les herbivores et les pathogènes jouent un rôle important dans la régulation des espèces végétales dans leur aire native mais également dans l'aire d'introduction chez les espèces exotiques (Maron & Vilà, 2001 ; Mitchell et al., 2006). La plupart des communautés envahies offrent une opportunité aux espèces introduites d'échapper à leurs ennemis naturels parce qu'elles n'hébergent pas les ennemis naturels spécialistes de

l'envahisseur issus d'une zone géographique souvent très éloignée (Shea & Chesson, 2002). Ces observations étayent l'hypothèse de relâche des ennemis naturels qui suggère que les espèces exotiques sont avantagées dans les zones où elles sont introduites car leurs ennemis naturels sont absents (Keane & Crawley, 2002). Ainsi, la pression des herbivores et des pathogènes est plus faible dans la zone d'introduction, et ceci est corrélé positivement avec le statut envahissant des espèces introduites (Mitchell & Power, 2003). L'hypothèse de relâche des ennemis naturels a été très largement testée mais les résultats des études sont contradictoires (Liu & Stiling, 2006 ; Chun et al., 2010). Il n'est pas évident que la baisse de la pression d'herbivorie amène systématiquement à un accroissement de la vigueur des espèces introduites. La mesure des dommages et des performances des plantes suite à ces dommages peut apporter des éléments pertinents dans la compréhension des interactions biotiques et leurs conséquences dans le succès des invasions biologiques (Chun et al., 2010).

CADRE D'ETUDE EVOLUTIF DES INVASIONS BIOLOGIQUES

L'étude du succès des espèces invasives s'est longtemps focalisée sur la compréhension des mécanismes écologiques et ce n'est que récemment que les études ont incorporé la génétique évolutive des espèces invasives (Lee, 2002). Le processus d'invasion (**Encadré 1**) impose aux espèces introduites de franchir différentes barrières biogéographiques ainsi qu'évolutives avant d'être naturalisées et de devenir envahissantes. Cette barrière évolutive correspond à la phase de latence (*lag phase*), que l'on observe chez de nombreuses espèces invasives (Mack et al., 2000 ; Lee, 2002). L'étude de la biologie évolutive des espèces invasives permet de comprendre l'histoire évolutive des populations qui peut profondément influencer le processus d'invasion (**Fig. 2**). Ainsi, l'évolution des génomes des espèces introduites fait partie intégrante du processus d'invasion (Novak, 2007), et les cadres conceptuels d'étude actuels intègrent à la fois les approches écologiques et évolutives pour expliquer le processus d'invasion (Facon et al., 2006).

Les causes d'évolution des espèces invasives sont nombreuses. Suite à l'introduction, l'effet de fondation, la dérive génétique et la dépression de consanguinité peuvent avoir des conséquences évolutives importantes sur les populations introduites. De plus, le mode d'introduction (introduction multiple, isolée) peut influencer l'impact des ces phénomènes évolutifs sur ces populations. Au sein de la zone d'introduction, l'hybridation intra- ou interspécifique potentielle peut augmenter la variance génétique additive et ainsi accroître les capacités de réponse des populations introduites aux nouvelles pressions de sélection. Enfin, la dispersion dans une large gamme d'environnement nécessite une réponse adaptative des espèces invasives soit par adaptation locale, soit par plasticité phénotypique (Bossdorf et al.,

2005). L'évolution rapide des espèces introduites peut également résulter de changements ponctuels dans la structure et l'organisation du génome (Lavergne et al., 2010).

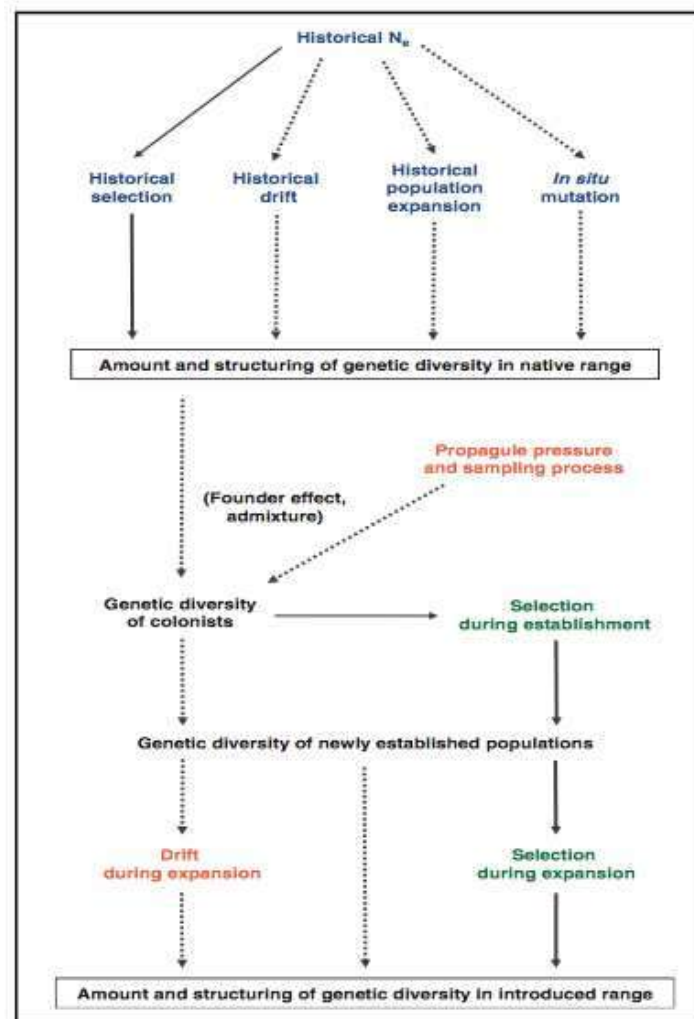


Figure 2. Contribution de l'histoire évolutive (bleue), des événements stochastiques (orange) et de la sélection naturelle (vert) sur la diversité génétique des populations introduites. Les flèches en pointillées représentent les événements qui influencent à la fois les marqueurs neutres et les marqueurs quantitatifs. Les flèches pleines représentent l'effet de la sélection (d'après Keller & Taylor, 2008).

Préadaptation – histoire évolutive dans la zone d'origine

Pour réussir à envahir une nouvelle aire, une espèce introduite doit être en premier lieu préadaptée au climat de la zone d'introduction (Thuiller et al., 2005). En effet, la correspondance des climats entre la zone d'origine et la zone d'introduction est apparue comme un élément important du succès des espèces invasives (Kolar & Lodge, 2001). D'autre part, certains traits présents dans la zone native peuvent prédisposer une espèce à devenir invasive (van Kleunen et al., 2011). En effet, les espèces assurées d'une forte capacité de

dispersion dans la zone native (Suarez & Tsutsui, 2008), d'un fort potentiel reproductif (Barrett et al., 2008), ou encore d'une grande plasticité phénotypique et d'une meilleure aptitude à tirer partie des ressources disponibles (Schlaepfer et al., 2010) ont plus de chances de réussir leur introduction et devenir des espèces invasives. De plus, l'association avec l'Homme dans la zone d'origine semble être également un élément qui pourrait préadapter une espèce à l'invasion en facilitant la dispersion à longue distance, notamment au-delà des barrières biogéographiques (Pyšek et al., 2010). Enfin, la polyploïdisation, c'est-à-dire la multiplication du génome, semble être également un trait préadaptant les espèces à l'invasion (Bailey et al., 2007 ; Prentis et al., 2008). Par exemple, Küster et collaborateurs (2010) montrent dans la flore allemande que le taux de polyploïdisation est significativement plus élevé chez les espèces allochtones que chez les espèces natives.

Conséquences du mode d'introduction

Les populations d'espèces allochtones introduites sont généralement constituées de petits effectifs. De plus, ces individus sont peu soumis aux flux de gènes extérieurs ce qui les rendent fortement sensibles aux effets de fondation, aux goulots d'étranglement génétiques et à la dérive génétique. Ces processus entraînent une perte de diversité génétique et vont donc limiter le potentiel adaptatif des populations fondatrices (Prentis et al., 2008). Ainsi, les populations d'espèces allochtones montraient une faible variance génétique et étaient supposées peu capables d'évoluer en réponse aux nouvelles pressions de sélection.

La capacité d'une espèce introduite à répondre aux nouvelles pressions de sélection va dépendre de la quantité de variance génétique additive disponible et de l'intensité des pressions de sélection (Stockwell et al., 2003). Le mode d'introduction d'une espèce allochtone dans la nouvelle aire influence très fortement son potentiel évolutif, puisqu'il conditionne le nombre d'individus introduits et donc la quantité de variabilité génétique introduite. Le nombre de propagules introduites (Simberloff, 2009), ainsi que la fréquence des introductions (Dlugosch & Parker, 2008) et la diversité des populations sources (Lavergne & Molofsky, 2007), vont faire varier considérablement la diversité génétique existante au sein des populations dans l'aire d'introduction.

Changements évolutifs rapides et adaptation locale

Par définition, les espèces invasives sont présentes et se développent dans des aires où elles n'ont pas évolué et pour lesquelles elles sont vraisemblablement peu adaptées et où elles doivent faire face à de nouvelles pressions biotiques et abiotiques. Ces nouvelles conditions vont donc exiger une adaptation des populations introduites soit par évolution génétique soit

par plasticité phénotypique, ou encore grâce à ces deux mécanismes conjoints. Le succès des invasions biologiques repose donc également sur leur capacité à s'adapter rapidement à leur nouvel environnement (Richardson & Pyšek, 2006).

Si certains phénotypes augmentent l'aptitude phénotypique de l'organisme, ils peuvent être fixés dans la population via l'assimilation génétique. Ainsi, les différentes pressions de sélection sur les nouveaux phénotypes peuvent mener à l'adaptation locale. Ce processus d'adaptation locale aboutit alors à la production de génotypes résidents ayant en moyenne une aptitude phénotypique supérieure, dans leur habitat local, à celle des génotypes issus d'autres habitats (Kawecki & Ebert, 2004).

L'adaptation des espèces invasives peut se faire sur des échelles de temps écologiques relativement courtes, inférieures à 20 générations (Cheptou et al., 2008). De plus, il semble que ces changements évolutifs rapides soient un phénomène fréquent chez les espèces invasives et l'une des explications aux différences observées entre les populations de l'aire d'origine et les populations introduites (Buswell et al., 2011). Cette adaptation rapide peut également faciliter le succès d'invasion des espèces introduites en renforçant l'adaptation des traits aux conditions locales, et ainsi être plus compétitives que les espèces natives (Lavergne & Molofsky, 2007). Ces changements évolutifs rapides ont été mis en évidence pour différents traits des espèces invasives, notamment des changements dans la forme et la taille des espèces et dans les systèmes de reproduction (synthèse par Dormontt et al., 2011).

Les conséquences évolutives de l'absence d'ennemis naturels dans la zone d'introduction font partie des changements évolutifs très étudiés chez les espèces invasives (Orrians & Ward, 2010). A partir de la théorie de la défense optimale, Blossey et Notzold (1995) ont proposé l'hypothèse d'une évolution vers une compétitivité accrue en l'absence des ennemis naturels. L'hypothèse postule la perte des mécanismes de résistance à l'herbivorie qui sont coûteux pour l'espèce invasive et une réallocation des ressources vers la vigueur, les capacités de compétition ou de reproduction. Les résultats empiriques pour cette hypothèse sont contrastés et très peu d'études ont à la fois démontré une diminution des défenses et un accroissement de la vigueur de la plante (Bossdorf et al., 2005). Par exemple, chez *Senecio jacobaeae*, les études ont montré une augmentation de la croissance et de la reproduction dans l'aire d'introduction ainsi qu'une diminution des défenses face aux herbivores spécialistes, mais également un accroissement de la défense face aux herbivores généralistes et une plus grande tolérance à l'herbivorie (Joshi & Vrieling, 2005 ; Stastny et al., 2005). Une tolérance accrue à l'herbivorie est d'autant plus préjudiciable pour les milieux envahis que ce mécanisme permet de lutter efficacement contre les ennemis généralistes, les seuls présents dans l'aire d'introduction. Ce

type d'évolution peut également compromettre les stratégies de gestion, notamment celles basées sur la réintroduction des ennemis naturels spécialistes (Müller-Schärer et al., 2004). Les changements évolutifs rapides semblent avoir joué un rôle majeur dans le succès de certaines invasions biologiques.

Plasticité phénotypique

La plasticité phénotypique est décrite comme la capacité d'un génotype à produire des phénotypes distincts lorsqu'il est exposé à des conditions environnementales différentes (Pigliucci, 2005), ou comme la production de phénotypes alternatifs par un génotype donné sensible à l'environnement (Hulme, 2008). Lorsque la variation du trait considéré permet une amélioration de l'aptitude phénotypique de l'individu en réponse au changement environnemental, la plasticité phénotypique est considérée comme adaptative (van Kleunen & Fischer, 2005). Elle permet alors à l'espèce introduite d'exprimer des phénotypes avantageux dans une plus large gamme d'environnements (Ghalambor et al., 2007).

L'existence d'une plasticité phénotypique pourrait permettre à une population de persister dans un nouvel environnement, même si cette population est peut-être sous adaptée. La persistance de la population pourrait ainsi laisser le temps à de nouvelles variations génétiques d'apparaître (mutations et recombinaisons) et d'augmenter l'adaptation de la population aux nouvelles conditions sous l'effet de la sélection naturelle (Pigliucci, 2005). L'importance de la plasticité phénotypique dans le succès des invasions est intuitive car plus l'amplitude de la niche écologique d'une espèce est large, plus sa capacité d'envahissement est grande (Hulme, 2008). Comme la plasticité phénotypique est une caractéristique à part entière du génotype, soumise à la sélection et héritable, elle peut évoluer au cours du processus d'invasion sous les pressions de sélection du nouvel environnement (Via et al., 1995 ; de Jong, 2005). L'évolution vers une plus grande plasticité phénotypique dans la zone d'introduction peut donc favoriser l'invasion.

Différents types de comparaisons ont été réalisées pour comprendre le rôle de la plasticité phénotypique dans les invasions biologiques (van Kleunen et al., 2010b). Les comparaisons les plus couramment utilisées sont : espèces invasives vs. espèces non-invasives et espèces invasives vs. espèces natives de l'aire d'introduction. Les résultats des études empiriques confirment qu'elle pourrait jouer un rôle important dans le succès des invasions biologiques (Burns & Winn, 2006 ; Caño et al., 2008 ; Zhao et al., 2010) (**Encadré 3**). Il semble que dans la majorité des cas, la plasticité phénotypique permette à l'espèce invasive de mieux tirer avantage des situations où les ressources sont abondantes ou lors d'un accroissement temporaire des ressources (Davidson et al., 2011). Bien que la plasticité phénotypique joue un

Encadré 3. Rôle de la plasticité phénotypique chez les plantes invasives

La plasticité phénotypique est définie comme la capacité d'un génotype à exprimer différents phénotypes en réponse aux facteurs environnementaux (Schlichting, 1986). Elle est aujourd'hui considérée comme un trait à part entière qui peut évoluer sous l'influence de pressions de sélection (Pigliucci, 2005). La plasticité est adaptative si la réponse aux variations de l'environnement permet un accroissement de l'aptitude phénotypique. Elle peut être également neutre si la réponse n'entraîne pas de variation de l'aptitude phénotypique, ou maladaptative si la réponse entraîne une baisse de l'aptitude phénotypique (Kleunen & Fischer, 2005). D'un point de vue écologique et évolutif, la réponse la plus pertinente à étudier est la plasticité adaptative (Alpert & Simms, 2002).

La plasticité phénotypique contribue de façon significative à l'invasion car elle permet d'augmenter la gamme d'environnements tolérés par une espèce (Sultan, 2001), de coloniser rapidement un nouvel environnement sans subir d'adaptation locale (Sultan, 2003) et de tirer un meilleur avantage des variations de l'environnement (Givnish, 2002). Afin d'expliquer le rôle de la plasticité phénotypique dans le processus d'invasion, trois scénarios ont été proposés (Richards et al., 2006).

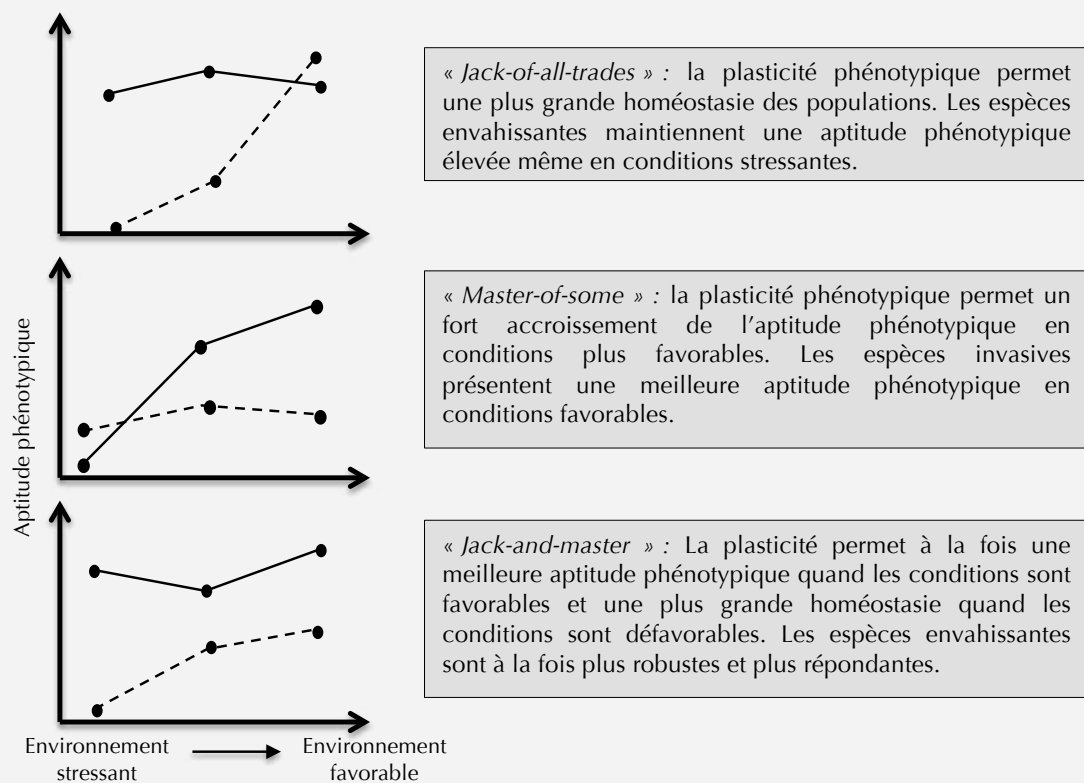


Figure E3 : Scénarios hypothétiques détaillant le rôle de la plasticité phénotypique dans le maintien et l'évolution de l'aptitude phénotypique en fonction des changements de l'environnement. Lignes pleines : espèces envahissantes ; lignes en pointillées : espèces non-envahissantes.

rôle évident dans le succès des espèces invasives, toutes les espèces invasives ne sont pas plus

plastiques que les espèces non-invasives ou les espèces natives et d'autres facteurs, comme par exemple la valeur intrinsèque des traits des espèces, peuvent expliquer le succès de beaucoup d'espèces invasives (Godoy et al., 2011; Palacio-López & Gianoli, 2011).

L'importance relative de la plasticité phénotypique et de l'adaptation locale chez les espèces invasives semble être influencée à la fois par les modalités de l'introduction et par les caractéristiques de l'espèce (Geng et al., 2007). Par exemple, des introductions multiples et un système d'allofécondation peuvent fournir à une espèce introduite une très grande variabilité génétique (Lavergne & Molofsky, 2007) sur laquelle pourra opérer la sélection pour l'adaptation locale. Au contraire, un petit nombre d'introductions et un système de reproduction clonal ou par autofécondation, sont souvent associés à une variabilité génétique faible de l'espèce invasive, ce qui constitue une contrainte forte pour la sélection naturelle. Dans ce cas, la plasticité phénotypique peut être la stratégie arborée par l'espèce invasive assurant son adaptation à une large gamme d'environnements (Geng et al., 2007).

L'AMBROISIE A FEUILLES D'ARMOISE : LE MODELE D'ETUDE

Biologie et écologie de l'espèce

L'Ambroisie à feuilles d'armoise, *Ambrosia artemisiifolia* L, est une espèce annuelle de la famille des Asteraceae, native du continent nord américain (Dickerson & Sweet, 1971). C'est une espèce très envahissante dans de nombreux pays européens, mais également dans plusieurs autres endroits du globe. Sa présence est avérée en Europe occidentale et orientale (Csontos et al., 2010), en Asie (Bei & JianDong, 2005) et en Australie (Bass et al., 2000). Elle a été introduite en France à la fin du XIX^{ème} siècle, puis s'est rapidement établie le long de la vallée de la Loire et du Rhône (Heckel, 1906). L'espèce s'étend actuellement de la Bourgogne vers le Languedoc-Roussillon (Chauvel et al., 2006) avec une progression essentiellement par les zones agricoles dans le nord de la France et par les zones d'étiages des cours d'eau dans le sud (Chauvel & Cadet, 2011). Dans son aire d'origine, les plus fortes infestations s'observent en Ontario, au Québec et sur la façade atlantique et la partie orientale des grandes plaines centrales des Etats-Unis (Bassett & Crompton, 1975 ; Lavoie et al., 2007).

L'ambroisie est présente dans son aire d'introduction dans des milieux fortement perturbés : gravières, lits de rivière, décombres, bords de route (Ziska et al., 2007 ; Fumanal et al., 2008). L'ambroisie constitue également une espèce adventice très gênante dans les cultures à semis tardif (tournesol, soja, pois) (Chollet et al., 1999). L'ambroisie est une espèce allogame avec un système d'auto-incompatibilité très fort (Friedman & Barrett, 2008). La plante est pollinisée par le vent et produit de très grandes quantités de pollen (2,5 milliards de grains par plante et par

jour), fortement allergène (Laaidi et al., 2003), source de pollinoses plus ou moins aiguës (asthme, eczéma, rhume des foins, conjonctivites). L'ambroisie représente donc un problème de santé publique majeur dans les zones infestées.

L'ambroisie, un modèle d'étude pertinent

Des études récentes ont permis l'acquisition de données sur la génétique et l'écologie de la plante dans son aire native et dans son aire d'introduction (Genton, 2005; Fumanal, 2007). L'histoire évolutive et les patrons de colonisation des populations introduites en Europe et dans le monde ont été déterminés par Gaudeul et collaborateurs (2011), ainsi que Gladieux et collaborateurs (2011). La comparaison de la structure génétique des populations natives et invasives d'ambroisie montre que les populations françaises sont issues d'introductions multiples de plusieurs populations sources (Genton et al., 2005). Les populations françaises sont beaucoup plus homogènes que les populations nord américaines chez lesquelles on distingue une structuration géographique importante (Genton et al., 2005).

La reconstitution de l'historique de l'expansion de l'ambroisie en France à partir de données d'herbiers a permis d'étudier de façon plus précise l'évolution des populations fondatrices (Chauvel et al., 2006). A partir de la comparaison de la variance génétique sur marqueurs neutres entre les populations issues des échantillons d'herbiers et les populations récoltées *in natura* à partir des indications géographiques des parts d'herbiers, il a été possible de reconstituer l'histoire évolutive des populations françaises (Chun et al., 2010). Les résultats montrent que les populations actuelles possèdent une plus grande diversité génétique que les populations ancestrales correspondant aux individus identifiés à partir des parts d'herbiers. Il semblerait que les populations actuelles soient issues de l'incorporation d'un nouveau pool de gènes suite aux introductions multiples et du mélange ultérieur des populations introduites grâce à des flux de gènes importants et actifs sur de longues distances (Chun et al., 2010).

Les populations françaises actuelles possèdent donc une forte variabilité génétique, quasi identique à celle des populations d'origine (Gaudeul et al., 2011). Cette grande variabilité laisse supposer que les populations sont capables d'évoluer en réponse aux pressions de sélection dans les habitats envahis. L'ambroisie est une espèce qui présente un potentiel adaptatif important et dont la capacité à envahir une large gamme d'environnements différents a déjà été montrée (Fumanal et al., 2008). Le fort flux de gènes, tout en favorisant le maintien d'une importante diversité génétique, pourrait cependant représenter un frein pour l'adaptation des populations en limite d'aire de répartition en permettant l'échange de gènes maladaptatifs issus des populations du centre de l'aire de distribution (Alexander & Edwards, 2010).

Les populations retrouvées à partir des données d'herbiers constituent des descendants des populations ancestrales correspondant directement aux individus introduits (Chauvel et al., 2006). Certaines de ces populations sont restées isolées et constituent alors de bons marqueurs de la variabilité génétique des populations introduites il y a plus d'un siècle. Bien sûr, ces populations ont évolué sous l'effet de la dérive génétique ou d'autres processus stochastiques, mais elles n'ont pas ou très peu subi d'hybridation secondaire contrairement aux populations de l'aire centrale de distribution. Les populations de l'aire centrale présentent quant à elles des effectifs importants et des taux d'hybridation élevés ayant entraîné une évolution de la variance génétique additive. Il est donc possible de distinguer des populations isolées et des populations fortement hybridées dans l'aire d'introduction française.

Objectifs des travaux de thèse

Les invasions biologiques sont un phénomène complexe qui peut être influencé par de nombreux facteurs. Les approches qui ne s'intéressent qu'à un seul de ces facteurs à la fois (par exemple seulement aux traits des espèces invasives ou aux déterminants de l'invasion d'une communauté) ont montré des limites dans la capacité à généraliser des concepts permettant d'expliquer les invasions biologiques (Moles et al., 2012). **Il semble donc que l'intégration de plusieurs types d'informations simultanément, à la fois sur la démographie, l'écologie et l'évolution des espèces invasives doit permettre d'améliorer les connaissances sur le phénomène des invasions biologiques.**

Dans ce travail de thèse, les déterminants de l'invasion de l'ambroisie en France ont été étudiés dans un cadre d'étude général éco-évolutif. Le premier chapitre se focalise sur les processus écologiques et décrit les interactions entre l'ambroisie et les conditions abiotiques de l'aire d'introduction. **Le but est de caractériser la tolérance au stress hydrique des espèces invasives dont l'ambroisie.** Le second chapitre étudie les interactions biotiques et l'évolution de ces interactions entre les populations de la zone native et les populations de la zone d'introduction. **Le but est de caractériser la tolérance de l'ambroisie à l'herbivorie et de mesurer l'évolution potentielle de ce caractère suite à l'introduction de l'espèce en France.** Les troisième et quatrième chapitres abordent la génétique évolutive des populations d'ambroisie en comparant en jardins communs des populations issues de l'aire native à des populations isolées de l'aire d'introduction et des populations issues du foyer central de l'aire d'introduction, fortement hybridées. Les études menées s'intéressent aux changements évolutifs qui se sont opérés lors de l'introduction et au cours de l'expansion des populations dans l'aire d'introduction. Ces chapitres abordent la question des mécanismes adaptatifs. **Le but est de déterminer quel mécanisme de la différenciation génétique ou de la plasticité phénotypique**

prédomine dans l'adaptation de l'ambrosie aux habitats colonisés, favorisant ainsi le succès de cette espèce invasive en France. Le chapitre III étudie les traits morphologiques, phénologiques et physiologiques, alors que le chapitre IV se focalise sur les traits liés à la germination et à la croissance des hypocotyles.

- CHAPITRE I -

**Divergence des traits aériens et racinaires entre espèces
végétales invasives et non-invasives (Asteraceae) dans
différentes conditions de stress hydrique**

Introduction générale au chapitre I

Ce chapitre est rédigé en anglais sous forme d'article scientifique. Il fait l'objet d'une publication en préparation.

Le succès d'une invasion biologique est le résultat de l'interaction entre les caractéristiques d'une espèce et celles du milieu qui la reçoit. Les perturbations, la baisse de la biodiversité, la diminution de la diversité fonctionnelle au sein des communautés végétales sont autant de facteurs qui peuvent faciliter le succès d'envahissement d'une espèce introduite en diminuant les capacités de résistance et de résilience de la communauté envahie.

Les épisodes de sécheresse constituent des perturbations importantes pour les communautés végétales et peuvent faciliter l'invasion d'espèces exotiques en diminuant la capacité de compétition des espèces natives. La tolérance aux épisodes de sécheresse peut donc constituer un avantage sélectif pour les espèces exotiques et favoriser leur capacité d'invasion.

Dans les milieux riches, le succès des espèces invasives est souvent lié à une capacité à séquestrer efficacement les ressources excédentaires du milieu, mais peu d'études se sont concentrées sur le comportement de ces espèces dans des milieux limités en ressources. Nous avons donc choisi de comparer la tolérance à la sécheresse entre des espèces invasives et non-invasives, afin de déterminer si ce mécanisme pouvait constituer un trait expliquant le succès de l'invasion des espèces exotiques.

La prise en compte des relations phylogénétiques apparaît essentielle afin de déterminer les traits qui expliquent le succès des espèces invasives. Des espèces invasives et non-invasives appartenant à la même famille botanique et présentant un comportement écologique similaire ont été comparées dans trois niveaux de stress hydriques. De plus, afin de restreindre encore l'écart entre les espèces comparées, des comparaisons d'espèces congénériques ont été réalisées. Enfin, l'ambrosie a été comparée aux espèces invasives et non-invasives présentes dans les communautés végétales qu'elle envahit.

Divergence of above-ground and below-ground traits in invasive and non-invasive plant species (Asteraceae) under different water stress conditions

ABSTRACT

Reduction in resource availability in ecological communities may enhance competition and consequently influence plant fitness. As water supply is a key factor in plant growth, tolerance to drought in plant species may constitute a selective advantage to outcompete. Here, we examined how invasive and non-invasive species responded to different water stress conditions. We conducted three parallel comparisons with our experimental design. We compared the response of 6 invasive species, among which the invasive common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) vs. 6 non-invasive species. Secondly, we set-up congeneric pairs for invasive and non-invasive species, in order to take into account plant relatedness in the comparisons. Finally, we selected invasive and non-invasive species, all belong to plant communities invaded by common ragweed in France and we contrasted their response to the one of the invasive common ragweed. Plants were watered *ad libitum*, every 5 days or every 8 days, creating three different conditions of hydric stress. We measured each week plant height, adult leaves and reproductive potential, during 8 weeks. The root biomass was assessed at the end of the experiment. Invasive and non-invasive species did not differ in their ability to tolerate water-stress. However, invasive species displayed higher increase in trait performances for number of leaves and reproductive potential when water was not limited. Congeneric comparisons showed that species responded differently to water stress and invasive species outperformed non-invasive species across the water stress gradient for part of the measured traits. Common ragweed and the other invasive plant species present in the communities it invades, produced more adult leaves, more root biomass and had higher reproductive potential than the non-invasive species. As expected, the Asteraceae species tested displayed a range of morphological and physiological responses to water stress and the invasive species showed better trait performance than the non-invasive species in non-stressful conditions.

Keywords: biological invasion, hydric stress, congeneric species, companion species, functional traits.

INTRODUCTION

Invasive alien species threaten marine and terrestrial ecosystems and represent both ecological and economical problems. Invasive alien species can displace native plants species, modify ecosystem functioning, and the ecological services supplied, and thus destabilize the economic activities relying on those ecosystems (Perrings et al., 2002; Gribben et al., 2009). Given the ecological and economical importance of the impact of invasive alien species, finding traits explaining invasiveness is a fundamental task of biological invasion research (Moles et al., 2008; Drenovsky et al., 2012). Studies using comparison between invasive and non-invasive species or between invasive and native species have brought important insights in traits linked to invasive success (Sutherland, 2004; van Kleunen et al., 2010; Godoy et al., 2011). The traits of the introduced alien species are often considered as positive factors to understand successful invasions (McGill et al., 2006; van Kleunen et al., 2010; Drenovsky et al., 2012).

On the other hand, the susceptibility of the environment to invasion by alien species should give insight to understand invasive success (Lavorel et al., 1999; Levine et al., 2004; Richardson & Pyšek, 2006). All species require suitable habitats to establish, reproduce and spread. Light, nutrient and water resources may differ between habitats and influence the species composition of ecological communities. So, invasion phenomenon also depends on environmental characteristics that may predispose a habitat to invasion (Mason & French, 2008) by modifying the quantity and quality of the available resources involved in the vulnerability of an ecosystem to invasion (Stohlgren & Jarnevich, 2009). This has been illustrated by the fluctuating resource hypothesis (Davis et al., 2000), which suggests that a plant community becomes more susceptible to invasion when resources are more available. For instance, resource availability can increase due to a pulse in resource supply or a decline in resource uptake. Invasive alien species were known to colonize disturbed and resource-rich habitats, displaying traits that allow them to grow rapidly in response to high resource availability (Hamilton et al., 2005). However, some invasive species inhabit low-resource systems, which can be limited by light, nutrient and water availability (Funk & Vitousek, 2007; Funk & Zachary, 2010). A better aptitude to compete for the resources available in the environment should be a selective advantage for invasive species (Barney et al., 2009; Godoy et al., 2011).

Determining which traits of introduced alien species are involved in their invasive success has lead to different experimental approaches. One of these approaches is to compare invasive species with native species of the introduced range in common garden environments (Stratton

& Goldstein, 2001; Radford et al., 2006; Funk & Zachary, 2010). However, to get an accurate knowledge of the traits linked to invasiveness and additionally to be able to generalize to other invasive species, recent experiments have been set up comparing multiple species and taking into account phylogenetic relations between the two sets of compared species e.g. invasive vs. non-invasive, or invasive vs. native (Garcia-Serrano et al., 2009; Godoy et al., 2011). If many studies have been carried out following one or the other approaches, few studies have compared traits of an invasive species using the two approaches to understand its invasive success.

Water supply is one of the most important factors for plant growth. Furthermore, as a large proportion of environments are water-limited, water availability may have strong influence on plant adaptation ability (Funk, 2008). Indeed, in habitats where water availability is limited, plants must evolve specific physiological and morphological mechanisms in order to increase their tolerance to drought (Erice et al., 2010). We used a nested experimental design to compare the response of invasive and non-invasive species to different water stress conditions. We searched for a general pattern in trait differences between invasive and non-invasive species that might explain invasive success. Firstly, we tested 6 invasive vs. 6 non-invasive species in 3 water stress conditions to investigate if tolerance to water stress plays a role in invasive success. All the species compared belong to the Asteraceae family, hence limiting bias in the comparison. Secondly, to further plant relatedness in the comparison, we set-up congeneric pairs of invasive and non-invasive species, which were exposed to the same water stress conditions. This test would confirm the role of water stress tolerance in invasive success. Finally, the invasive common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) was compared to invasive and non-invasive species that belong to plant communities invaded by common ragweed in the same water stress conditions as in the two previous tests. We investigated if common ragweed tolerate better drought than the companion species and if the invasive species traits diverged or converged from community species traits. In this study, we addressed the following questions: (i) Are plant trait performances dependent to a water-limited environment? (ii) Do invasive species always exhibit better trait performances? (iii) Does common ragweed display more competitive traits from its companion species?

MATERIAL AND METHODS

Plant material

The North American common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L., Asteraceae) has been introduced in France for over a century. The species has been naturalized in France and is currently spreading Northward and Southward from the core introduction area in the Rhône valley (Chauvel *et al.*, 2006). Common ragweed is a harmful agricultural weed spreading in soybean and sunflower crops. This species is also a ruderal weed, invading mostly disturbed areas such as pit-fall, riverbanks and roadsides in France (Fumanal *et al.*, 2008). Common ragweed is a wind-pollinated species that produces huge quantity of highly allergenic pollen and as such is considered a threat for public health (Laaidi *et al.*, 2003; Fumanal *et al.*, 2007)

Table 1. Asteraceae species studied with their respective invasive status and ecological strategy. Abbreviations: inv=invasive, N-inv=non-invasive, C=competitor, R=ruderal and S=stress-tolerant.

Genus	Species	EPPO code	Invasive status	Grime strategy	Ambrosia's companion species	Congeneric comparison
<i>Ambrosia</i>	<i>artemisiifolia</i>	AMBEL	inv	C/R	-	Yes
<i>Ambrosia</i>	<i>trifida</i>	AMBTR	N-inv	C/R	No	Yes
<i>Centaurea</i>	<i>cyanus</i>	CENCY	inv	C/R	Yes	Yes
<i>Centaurea</i>	<i>solstitialis</i>	CENSO	N-inv	C/R	No	Yes
<i>Matricaria</i>	<i>discoidea</i>	MATMT	inv	R	No	Yes
<i>Matricaria</i>	<i>perforata</i>	MATIN	N-inv	C/R	Yes	Yes
<i>Senecio</i>	<i>vernalis</i>	SENVE	inv ¹	R	No	Yes
<i>Senecio</i>	<i>vulgaris</i>	SENVU	N-inv	R	Yes	Yes
<i>Artemisia</i>	<i>annua</i>	ARTAN	inv	C/R	Yes	No
<i>Conyza</i>	<i>canadensis</i>	ERICA	inv	C/R	Yes	No
<i>Picris</i>	<i>echioides</i>	PICEC	N-inv	C/S/R	Yes	No
<i>Sonchus</i>	<i>asper</i>	SONAS	N-inv	C/R	Yes	No

All tested species belong to the Asteraceae family, exhibited annual life cycle, spring germination, and were classified at least as ruderal plants in the Grime's triangle (**Tab. 1**). To assess trait difference and performance between invasive and non-invasive species in different

¹ Non-invasive in France, but invasive elsewhere in Europe

experimental conditions of water availability, we carried out the following nested experimental design. (1) We compared common ragweed to 7 species commonly encountered in ecological communities it invades (Fumanal et al., 2008). We will refer to these 7 species as companion species (**Tab. 1**). (2) We tested responses to water stress conditions within congeneric pairs of invasive and non-invasive species. Congeneric species were chosen based on their current invasive status in France as reported in databases (Klotz et al., 2002; DAISIE European Invasive Alien Species Gateway). We setup 4 congeneric comparisons between invasive and non-invasive species (**Tab. 1**). (3) Selected species from test (1) and (2) together allow comparing 6 invasive vs. 6 non-invasive species from Asteraceae family.

Achenes of common ragweed were sampled in France in 2009, in the Rhône-Alpes region. Achenes were supplied from the seed bank of the UMR 1347 Agroécologie INRA Dijon (Burgundy, France), for the following species: *Ambrosia trifida*, *Artemisia annua*, *Centaurea cyanus*, *Picris echioides* and *Sonchus asper* and by the company Herbiseed (UK) for *Centaurea solstitialis*, *Matricaria discoidea*, *Matricaria perforata*, *Senecio vernalis*, and *Senecio vulgaris*.

Growing conditions

All achenes were stored on moist germination paper, in the dark, at 4°C for 15 days, in order to alleviate primary seed dormancy. After germination treatments, achenes were sown in 96-cell division trays and placed in growth chambers. Light and temperature conditions were selected respectively to species preferences from appropriate literature to ensure the maximum rate of seedlings emergence. After three weeks of initial growth, plants that emerged within the same week were transplanted in 2 L. pots in a greenhouse. Pots were filled with a mixture of peat-loamy soil and sand (1:2). We added clay balls at the bottom of the pot to ensure a good drainage of the substratum. All pots were filled with exactly the same amount of soil and clay balls in order to alleviate bias due to difference in water holding capacity of the soil.

Water stress treatment

The water stress conditions consisted in three different watering timings during the 12 weeks of experiment. Control plants were watered daily for an optimal water supply (null treatment). The medium treatment consisted in watering plants every 5 days to simulate mesic conditions. The high treatment consisted in watering plants every 8 days to simulate xeric conditions. Plants were watered individually to ensure homogeneous water supplies. The whole experimental design included 12 species x 3 treatments x 15 individuals for a total of 540 plants. Due to low emergence rate for *A. trifida* and *C. solstitialis*, only 9 and 7 individuals per treatment, respectively were tested.

Plant trait measurements

Weekly, we measured plant survival, plant height, and counted the number of adult leaves produced, and the reproductive potential as the sum of buds, inflorescences and fruits. After 12 weeks of experiment, shoots and roots were harvested separately. Roots were extracted from pots and cleaned of soil with water. Biomass samples were dried for 48h at 80°C. Due to a major dysfunctioning of the stove during the shoot biomass drying, we were only able to record belowground biomass.

Statistical analyses

Plant height, number of adult leaves and reproductive potential were measured repeatedly along the experiment but we used only the last measurement to assess trait variations. Since number of adult leaves and reproductive potential were counted data, we used a general linear model to describe trait variation instead of linear model for the other traits. All data analyses were carried out using the R software version 2.13.2 (R Development Core Team, 2011). We tested for the significance of main effects using analyses of variance (ANOVA) with the package “Companion for Applied Regression” (car) (Fox & Weisberg, 2011) implemented in R. Experimental design was unbalanced for plant height, number of adult leaves and reproductive potential. So to test for main effects, we performed ANOVA with a type III sum of squares. We performed an ANOVA with type I sum of square for root biomass, because the experimental design was balanced. To meet the assumptions of homoscedasticity and normality of the residuals, plant height, number of adult leaves and reproductive potential were square root transformed, and root biomass was natural log transformed. We ran distinct statistical models for each of the three experiments described above.

Test 1: Invasive vs. non-invasive species

We ran statistical models on the whole dataset to compare invasive vs. non-invasive species under the water-stress conditions, with treatment (water stress levels), status (invasive vs. non-invasive) and species within status as main effects and their respective interactions. We used linear models for computing variation for all traits.

Test 2: Invasive vs. non-invasive congeneric species

Traits were analysed with statistical models including treatment (water stress levels), pair (genus), invasive status within pair (invasive or non-invasive) as main effects and their respective interactions. We used Tukey contrasts to get an accurate knowledge on the differences between invasive and non-invasive species within each single pair.

Test 3: Common ragweed vs. companion species

Statistical model included treatment (water stress levels), and species as main effects and their interaction. We used Tukey contrasts to highlight differences in traits between common ragweed and each of its companion species with the package “Simultaneous Inference in General Parametric Models” (multcomp) implemented in R (Hothorn et al., 2008).

RESULTS

Test 1: Invasive vs. non-invasive species

Invasive species produced significantly more adult leaves than non-invasive species. Number of leaves did not decrease between water-stress treatments for non-invasive species, whereas invasive species produced significantly less leaves in stressful conditions than in non-stressful conditions (**Tab. 2, Fig. 3A**). Plant height decreased between non-stressful and stressful conditions but we did not find significant differences between statuses within water-stress treatments (**Tab. 2, Fig. 3B**). Root biomass decreased significantly with the increase of water-stress levels. But we did not find difference between statuses among water-stress level.

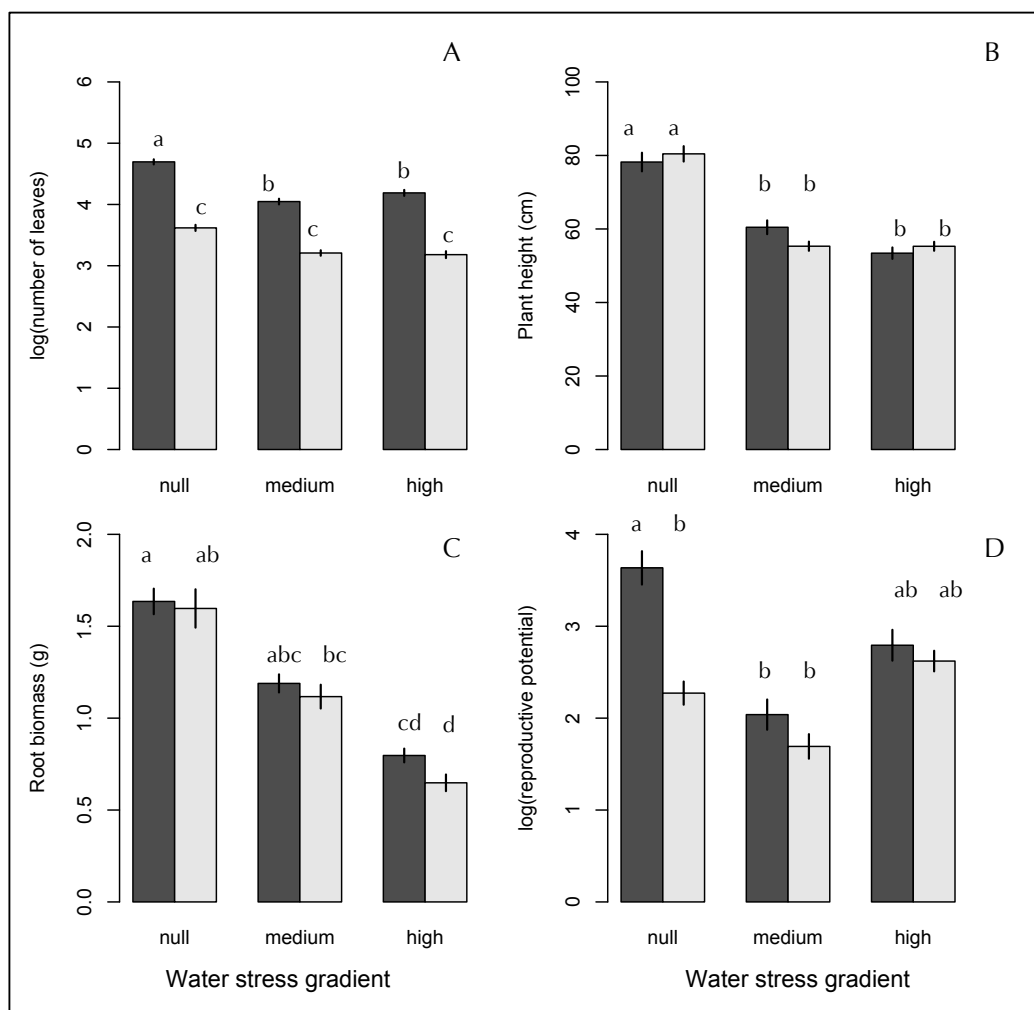


Figure 3. Natural log of number of leaves (A), plant height (B), root biomass (C) and natural log of reproductive potential (D) for the whole invasive and non-invasive species of the dataset compared by level of water stress, with invasive species in dark grey and non-invasive species in light grey. Different letters denoted different mean value between statuses (Tukey contrasts). Segments represented standard error.

However, root biomass was more affected by high water-stress level in non-invasive species than in invasive species (**Tab. 2, Fig. 3C**). Reproductive potential was significantly higher for invasive species than for non-invasive species in null water-stress conditions. We found no difference between invasive and non-invasive species for reproductive potential in stressful conditions. Reproductive potential did not differ across treatment for non-invasive species whereas it decreased significantly between null and medium water-stress levels for invasive species (**Tab. 2, Fig. 3D**). We found a significant treatment x species within status interaction for all measured traits, indicating that species responded differently to water-stress within each status (**Tab. 2**).

Table 2. ANOVA for each of the plant trait (columns) and factor (rows) of the comparison of all species. In bold: statistically significant effects ($p < 0.05$).

Factors	Number of adult leaves		Plant height		Root biomass		Reproductive potential	
	F value	p-value	F value	p-value	F value	p-value	F value	p-value
Treatment	2.48	0.08	8.08	0.072	30.7	0.0001	0.66	0.52
Status	6.05	0.01	79	0.0001	59	0.0001	8.93	0.003
Status(species)	69.4	0.0001	38.4	0.0001	30.3	0.0001	52.8	0.0001
Treatment x Status	0.23	0.79	3.32	0.04	16.7	0.0001	0.45	0.63
Treatment x Status(species)	5.61	0.0001	3.78	0.0001	4.49	0.0001	3.91	0.0001

Test 2: Invasive vs. non-invasive congeneric species

We found significant genus x treatment interactions for all traits we measured indicating different plastic response to water availability between invasive and non-invasive species (**Tab. 3**). Furthermore, we found significant status within genus x treatment interactions for all traits except the number of leaves produced. Thus, phenotypic response to water stress between invasive and non-invasive species is different among genus. All invasive species produced more adult leaves than non-invasive species whatever the level of hydric stress (**Tab. 3, Fig. 4A**). The *Matricaria* pair did not respond distinctively to the different stress conditions (**Tab. 3**).

Within *Ambrosia* genus, number of leaves and plant height mean values were not different in stressful conditions between the two species. However, in no water-stress conditions, the invasive *A. artemisiifolia* increased leaf production but plant height was not different, whereas we observed the opposite pattern for the non-invasive *A. trifida*. Root biomass decreased due to the increase of water-stress for the two species. In high water stress conditions, decrease in root biomass was significantly more important in the invasive *A. artemisiifolia* than in the non-

invasive *A. trifida*. Reproductive potential was significantly higher in *A. artemisiifolia* than in *A. trifida* whatever the water stress level was. The decrease in reproductive potential due to the increase in water stress level was significantly higher in *A. trifida* than *A. artemisiifolia* (**Tab. 3, Fig. 4 B1, C1 & D1**). Within *Centaurea* genus, the invasive *C. cyanus* exhibited higher reproductive potential and grew taller than the non-invasive *C. solstitialis*. Furthermore, plant height and reproductive potential did not differ between water stress treatments. However, the invasive *C. cyanus* produced significantly lower root biomass than the non-invasive *C. solstitialis*, but root biomass in *C. cyanus* did not differ significantly between water-stress treatments whereas it decreased significantly between medium and high water-stress conditions for *C. solstitialis* (**Tab. 3, Fig. 4 B2, C2 & D2**). Finally, within the *Senecio* genus, the invasive *S. vernalis* produced more root biomass than the non-invasive *S. vulgaris* whatever the water-stress level was, but root biomass decreased significantly in high water stress level for *S. vernalis* whereas it did not differ significantly across treatments for *S. vulgaris*. The non-invasive *S. vulgaris* exhibited higher reproductive potential and grew taller than the invasive *S. vernalis*. In addition, these traits did not differ across water stress treatments for *S. vulgaris* whereas they decreased significantly with the increase of water stress for the invasive *S. vernalis* (**Tab. 3, Fig. 4 B4, C4 & D4**).

Table 3. ANOVA for each of the plant trait (columns) and factor (rows) of a congeneric pair species of invasive and non-invasive species. In bold: statistically significant effects ($p < 0.05$).

Source	Number of adult leaves		Plant height		Root biomass		Reproductive potential	
	F value	p-value	F value	p-value	F value	p-value	F value	p-value
Treatment	14.8	0.0001	33	0.0001	26.5	0.0001	18.5	0.0001
Genus	66.2	0.0001	16.5	0.0001	79.2	0.0001	29.5	0.0001
Genus(Status)	98.5	0.0001	40.7	0.0001	65	0.0001	71	0.0001
Treatment x Genus	2.38	0.030	5.94	0.0001	2.21	0.043	5.82	0.0001
Treatment x Genus(Status)	1.20	0.303	2.85	0.007	3.22	0.002	2.83	0.005
Tukey contrasts	Estimate	p-value	Estimate	p-value	Estimate	p-value	Estimate	p-value
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> vs. <i>A. trifida</i>	-3.15	0.0001	1.49	0.0001	0.37	0.0001	-2.81	0.0001
<i>Centaurea cyanus</i> vs. <i>C. solstitialis</i>	-9.26	0.0001	-3.40	0.0001	1.04	0.0001	-5.80	0.0001
<i>Matricaria discoidea</i> vs. <i>M. perforata</i>	-0.16	1	-0.12	0.99	-0.07	0.99	0.18	0.99
<i>Senecio vernalis</i> vs. <i>S. vulgaris</i>	-1.14	0.48	2.81	0.0001	-1.05	0.0001	3.01	0.0001

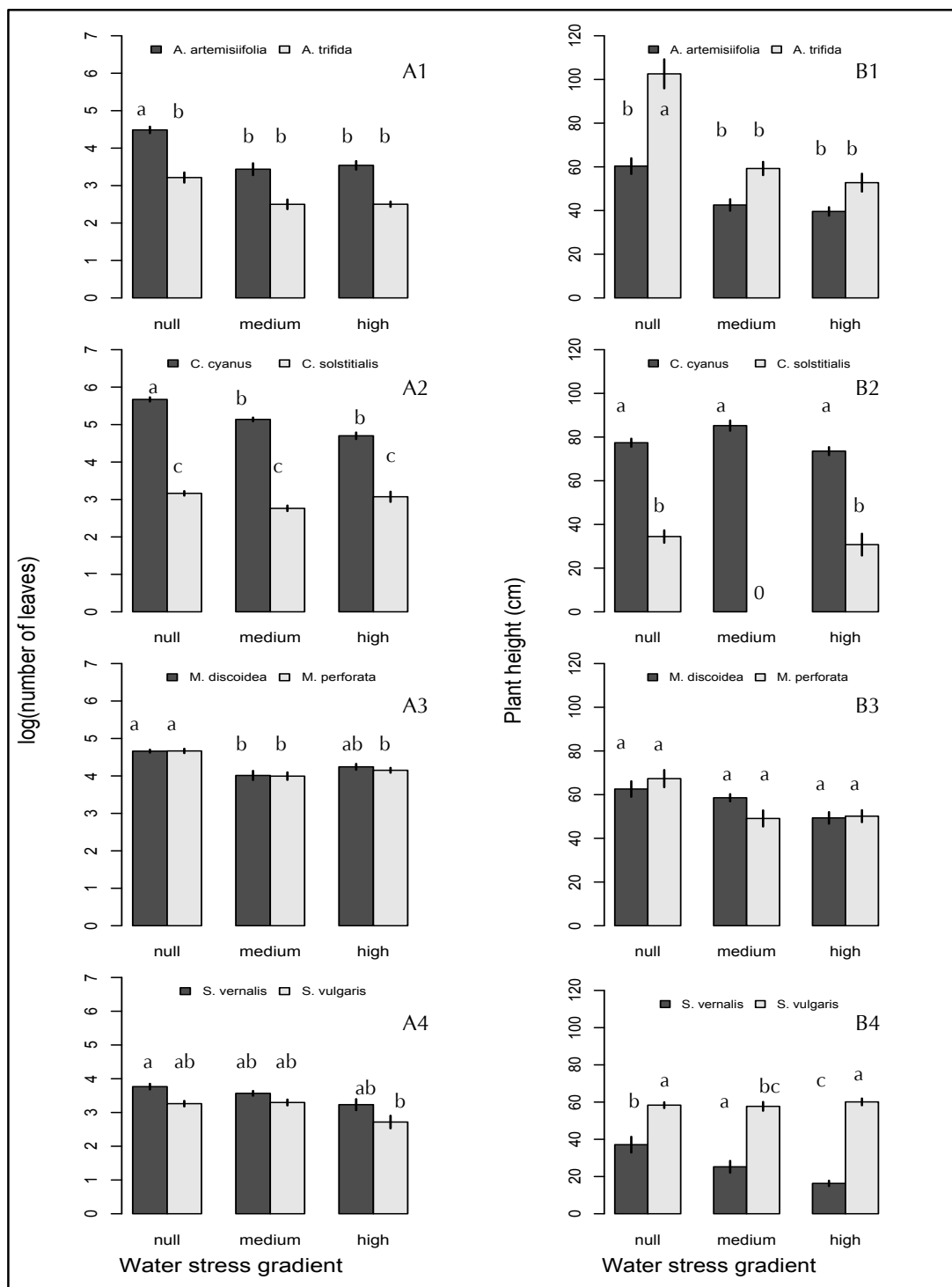


Figure 4. Natural log of number of leaves (A), plant height (B), natural log of root biomass (C) and natural log of reproductive potential (D) for the congeneric pair comparisons between invasive and non-invasive species, compared by level of water stress. With invasive species in dark grey and non-invasive species in light grey. Different letters denoted different mean value between statuses (Tukey contrasts). Segments represented standard error. Refer to legend at the top of each graph for congeneric pair compared.

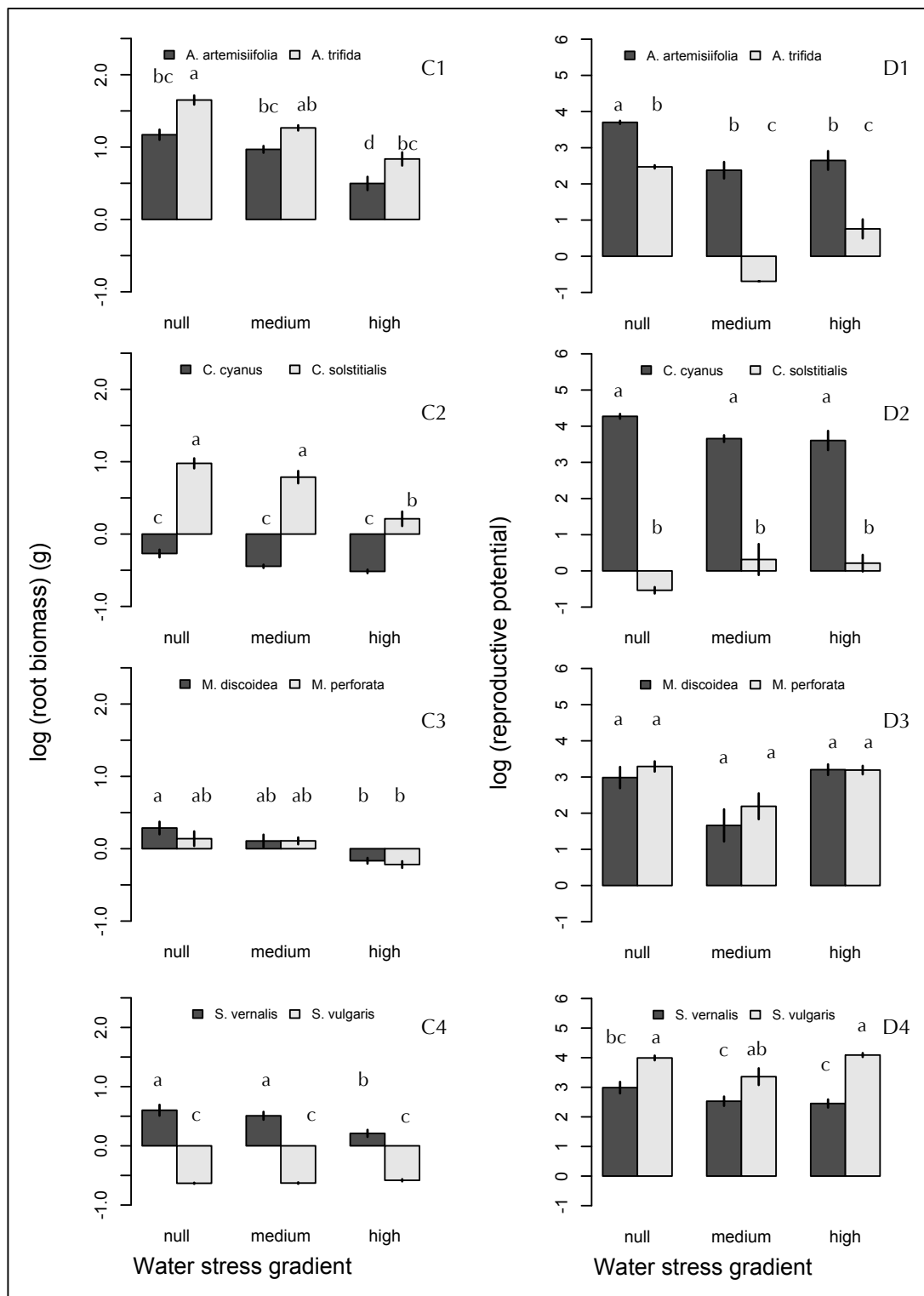


Figure 4 (continued)

Test 3: Common ragweed vs. companion species

On average, reproductive potential did not differ between treatments. However, we found significant differences between species (**Tab. 4**). Furthermore, we found a significant species x treatment interactions for all traits except for reproductive potential. Studied species displayed different plastic responses to water stress, for number of leaves, plant height and root biomass (**Fig. 5**).

Common ragweed produced higher root biomass than its companion species (**Fig. 5**). Common ragweed was significantly smaller than its companion species, except *C. canadensis*. However, the difference was not significant (**Tab. 4**). Common ragweed had significantly higher reproductive potential than *C. Canadensis* and *S. asper* but lower than *A. annua*, *C. cyanus* and *S. vulgaris*. We found no significant difference in reproductive potential with *P. echioïdes* and *M. perforata* (**Tab. 4, Fig. 5**). Common ragweed produced significantly more adult leaves than *S. asper* and *S. vulgaris* but less than *A. annua*, *C. cyanus*. We found no significant difference between common ragweed and *C. Canadensis*, *M. perforata* and *P. echioïdes* (**Tab. 4, Fig. 5**).

Table 4. ANOVA for each of the plant trait (columns) and factor (rows) of the comparison between common ragweed and its companion species. In bold: statistically significant effects ($p < 0.05$). Refer to Table 1 for the abbreviated species names.

Source	Number of adult leaves		Plant height		Root biomass		Reproductive potential	
	F value	p-value	F value	p-value	F value	p-value	F value	p-value
Treatment	16.9	0.0001	6.28	0.002	71.7	0.0001	2.05	0.13
Species	100	0.0001	28.3	0.0001	173	0.0001	136	0.0001
Treatment x Species	4.50	0.0001	5.05	0.0001	5.80	0.0001	1.60	0.08
Tukey contrasts	Estimate	p-value	Estimate	p-value	Estimate	p-value	Estimate	p-value
AMBEL vs. ARTAN	0.40	0.0001	2.55	0.0001	-0.26	0.0001	2.04	0.0001
AMBEL vs. CENCY	0.65	0.0001	3.39	0.0001	-1.01	0.0001	0.43	0.0001
AMBEL vs. ERICA	0.12	0.76	-1.24	0.08	-0.23	0.002	-1.71	0.0001
AMBEL vs. MATIN	0.15	0.15	0.48	0.14	-0.87	0.0001	0.02	1
AMBEL vs. PICEC	-0.22	0.15	1.53	0.0001	-0.29	0.0001	0.14	0.79
AMBEL vs. SENVU	-0.37	0.007	1.71	0.0001	-1.49	0.0001	0.43	0.0001
AMBEL vs. SONAS	-0.45	0.0001	1.16	0.005	-0.57	0.0001	-0.65	0.0001

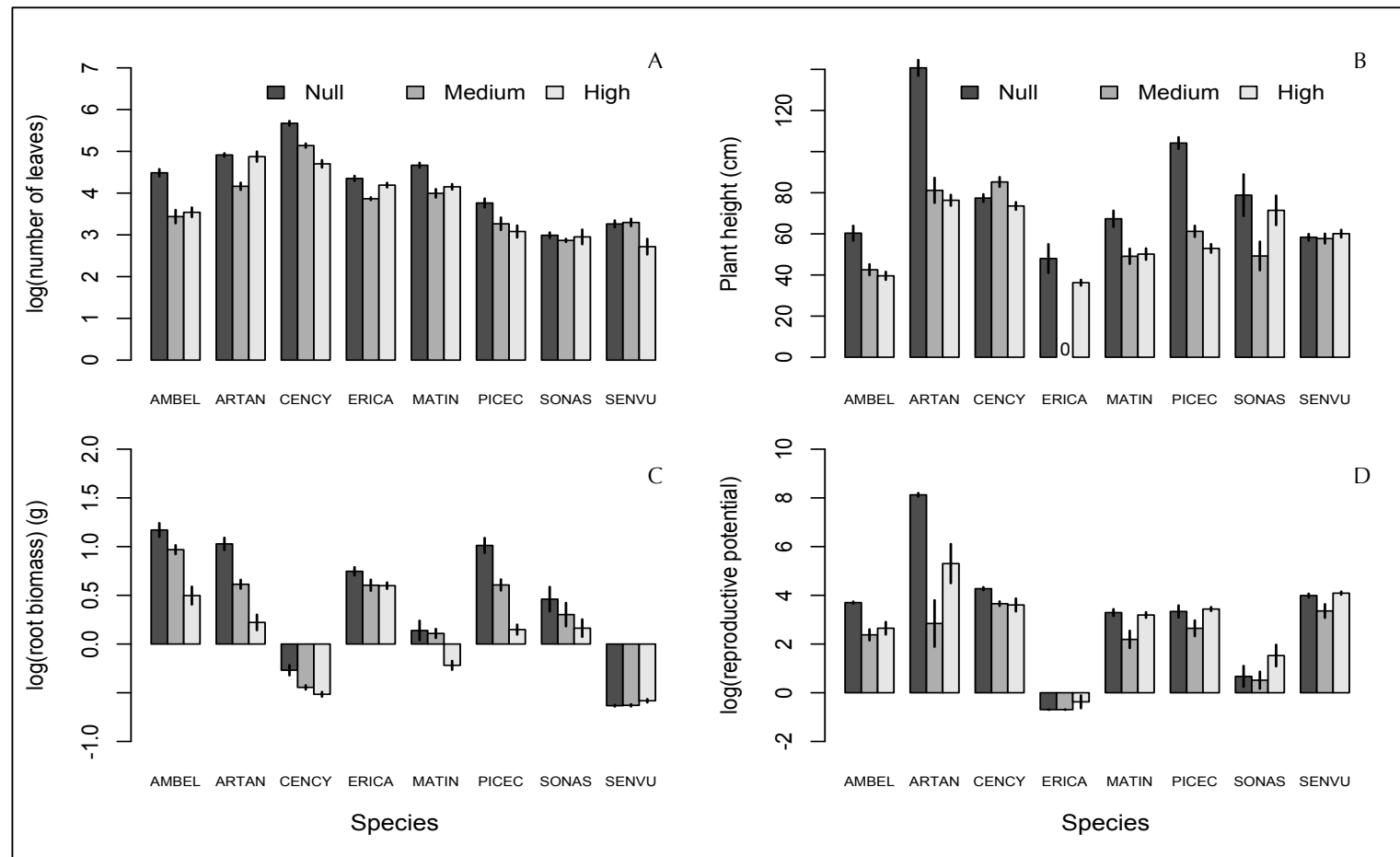


Figure 5. Natural log of number of leaves (A), plant height (B), natural log of root biomass (C) and natural log of reproductive potential (D) for *Ambrosia artemisiifolia* and its companion species, compared by level of water stress. With null water stress in dark grey, medium water stress in grey and high water stress in light grey. Refer to Table 1 for the abbreviated species names.

DISCUSSION

Invasive vs. non-invasive species

As it was suggested in other studies (Maillet & Lopez-Garcia, 2000; Gerlach & Rice, 2003; Burns, 2004), we found that species performances were environment dependant. Trait performance increased with the decrease in water-stress levels. For number of leaves produced and reproductive potential, the increase in trait performance in non-stressful conditions compared with stressful conditions was higher in invasive species than for non-invasive species and we did not find difference in performance increase for the other traits. In addition, invasive and non-invasive species did not differ in their ability to tolerate water-stress. Decrease in traits performance following increase in water-stress was not different between invasive and non-invasive species. These results suggested that invasive and non-invasive species did not differ in their ability to tolerate water stress but invasive species are better able to benefit from an increase in resource availability. Furthermore, high vegetative growth and high fecundity seem to be closely related to the invasiveness of introduced alien species (Lake & Leishman, 2004).

Congeneric species pair comparison

Comparisons of plant traits between phylogenetically related invasive and non-invasive species may restrict trait variability and may be more meaningful in order to compare differences in the ability of introduced species to invade (Vilà & Weiner, 2004). Invasive species differed from non-invasive species within each genus tested for all traits. Furthermore, trait performance advantage for invasive species did not seem to depend of the hydric environmental conditions. Within each pair, performance advantage for a trait was maintained across the entire gradient of water availability. This general-purpose-genotype strategy has already been linked to the success of the invasive species (Parker et al., 2003; Ross et al., 2009).

However, invasive species did not outperform non-invasive species systematically. For instance, the invasive *C. cyanus* had better trait performances than the non-invasive *C. solstitialis* except for root biomass. On the other hand, the opposite pattern was found for the *Senecio* pair. Furthermore, we were not able to differentiate species within the *Matricaria* pair. Therefore, investigating other traits involved in response to water stress may help to better differentiate between invasive and non-invasive species. For instance, comparing the response of invasive and non-invasive species for foliar functional traits like specific leaf area, relative water content (Schumacher et al., 2008; Garcia-Serrano et al., 2009) or physiological traits

such as water-use efficiency (Brock & Galen, 2005) may reveal physiological adaptations of species to cope with water stress.

Ambrosia artemisiifolia vs. companion species

Limiting similarity theory predicts that functional differences in plant traits should explain the success of an introduced alien species in a community (Emery, 2007). Indeed, by displaying functional traits dissimilar from those already present in plant community, the introduced alien species will be able to colonize niches remaining vacant in the susceptible community (Stubbs & Wilson, 2004; Ordonez et al., 2010). In our study we observed that, common ragweed and some species from communities it invades, displayed mean trait values significantly different in absence of competition showing evidence for limiting similarity.

Among species present in invaded communities by common ragweed, *A. annua*, *C. canadensis* and *C. cyanus* are also considered as invasive species in France (Klotz et al. 2002). Root biomass was not different between common ragweed, and the invasive *A. annua* and *C. canadensis*. Besides, those 3 species displayed higher root biomasses, which allows a better resource uptake by plant and may constitute an adaptive advantage for invasive species in habitats where water is the limiting resource (Chesson et al., 2004). Studies have demonstrated that high vegetative growth and high fecundity seemed to be closely related to invasiveness for introduced alien species (Lake & Leishman, 2004; Caño et al., 2008). In our study, the invasive *A. annua* and *C. cyanus* were taller, produced more adult leaves and exhibited higher reproductive potential than the other species. These species seem able to outperform the other species present in the community and exhibit a high invasive potential. Although common ragweed did not perform as well as those two species, we showed that common ragweed had reproductive and growth potentials at least equal or higher than those of half of the studied species. Common ragweed seemed to perform as well as its companion species but not better. These performances may allow the species to sustain naturalized populations in the invaded communities (Tecco et al., 2010).

Conclusion

We did not draw the same conclusions with congeneric comparison than with comparison with a larger sample but with less relatedness between species. This stresses the importance of taking into account phylogenetic relatedness between invasive and non-invasive species in multi-species comparison (Vilà & Weiner, 2004). Trait performances have been found to be a relevant characteristic to look for invasive success in invasive species (van Kleunen et al., 2010). However, even with taking into account species relatedness we were not able to reveal

a robust general pattern between invasive and non-invasive species in trait performance (Muth & Pigliucci, 2007). Competitive experiments could be also highly interesting to compare invasive and non-invasive species as it can bring new insight in invasive ability and biotic resistance of the plant community (Suding et al., 2004; Burns & Winn, 2006; Mason et al., 2012).

Investigating multiple species and multiple traits might help to detect characters linked to plant invasiveness. Invasive ability seemed to be conferred by a wide range of character traits depending on the phylogeny and ecology of the plant (Radford & Cousens, 2000; Funk & Zachary, 2010). It seems illusive to believe in a suit of characters linked to invasiveness, identical for all the invasive species. Nonetheless, by using different experimental approaches to study invasiveness on a wide range of invasive and non-invasive species, we may be able to find which character of a particular invasive species explained its invasive success. Furthermore, new techniques such as high-throughput phenotyping may help to compare larger sample size and increase our ability to compare invasive and non-invasive species.

Acknowledgements

The authors would like to thank Florence Didier and Thierry Fanjas-Mercère for technical assistance, and Emilie Cadet for supplying seeds. Financial support of the study was provided by a grant to B.G. Ph.D. proposal from the Conseil Régional de Bourgogne and by research funding from University of Burgundy.

Synthèse des principaux résultats du chapitre I

Comparée aux espèces présentes dans les communautés végétales envahies, l'ambroisie à feuilles d'armoise ne montre pas de meilleures performances dans les traits fonctionnels étudiés mais semble aussi performante.

Cependant, la forte production de biomasse racinaire chez l'ambroisie à feuilles d'armoise, même lorsque la disponibilité en eau est limitée, est une caractéristique qui peut être considérée comme adaptative dans les zones soumises à une sécheresse temporaire.

La tolérance au stress hydrique ne semble pas différente entre les espèces invasives et non-invasives. En revanche, les espèces invasives montrent de meilleures capacités à utiliser les ressources lorsqu'elles sont présentes.

Le succès des espèces invasives semble fortement dépendant du contexte environnemental, ce qui conforte la nécessité d'étudier les interactions écosystèmes-plantes invasives pour comprendre le succès d'invasion.

Les comparaisons congénériques ont montré l'importance de la prise en compte de la phylogénie dans l'identification des traits en lien avec l'invasibilité chez les espèces exotiques introduites.

- CHAPITRE II -

Tolérance à l'herbivorie chez les populations natives et invasives d'ambrosie.

Introduction générale au chapitre II

Ce chapitre est rédigé en anglais sous forme d'article scientifique. Il fait l'objet d'une publication acceptée dans la revue *Basic and Applied Ecology*.

Lors de l'introduction dans un nouvel environnement, les espèces exotiques doivent faire face à de nouvelles interactions biotiques. Les prédateurs et pathogènes comptent parmi les interactions biotiques les plus importantes. Ainsi, plusieurs théories se sont appuyées sur ces interactions fondamentales pour essayer d'expliquer le succès des espèces invasives.

Il existe chez les végétaux deux principaux mécanismes de défense face aux herbivores : la résistance et la tolérance. Dans cette étude, nous nous sommes intéressés à la capacité de l'ambrosie à feuilles d'armoise à tolérer l'action des insectes herbivores. Pour cela, nous avons utilisé l'herbivorie simulée qui, malgré ses limites, reste une technique largement utilisée en écologie dans l'étude des interactions plante-herbivore.

L'existence d'une forte tolérance à l'herbivorie chez les populations natives et le maintien de cette tolérance chez les populations introduites peuvent avoir des conséquences très importantes sur les programmes de gestion de l'espèce invasive dans la zone d'introduction et notamment sur le succès d'une lutte biologique.

Afin de caractériser la tolérance à l'herbivorie chez l'ambrosie à feuilles d'armoise et son évolution suite à l'introduction de l'espèce en France, nous avons soumis des populations issues de l'aire native et de l'aire d'introduction à différents degrés d'herbivorie simulée. Nous avons évalué le niveau de tolérance au travers de plusieurs traits fonctionnels et notamment des traits liés à la reproduction, qui sont des facteurs clés dans le succès des espèces invasives annuelles.

Invasive and native populations of common ragweed exhibit strong tolerance to foliar damage

B. Gard^a, F. Bretagnolle^b, F. Dessaint^c & B. Laitung^a

^aUniversité de Bourgogne, UMR1347 Agroécologie, 17 rue Sully, BP 86510, F-21000 Dijon, France

^bCEFE/CNRS, UMR 5175, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier 5, France

^cINRA, UMR1347 Agroécologie, BP 86510, F-21000 Dijon, France

Accepted in *Basic and Applied Ecology*

ABSTRACT

Tolerance and resistance are defence strategies evolved by plants to cope with damage due to herbivores. The introduction of exotic species to a new biogeographical range may alter the plant-herbivore interactions and induce selection pressures for new plant defence strategies with a modified resource allocation. To detect evolution in tolerance to herbivory in common ragweed, we compared 3 native (North America) and 3 introduced (France) populations, grown in a common garden environment. We explored the effect of leaf herbivory on plant vegetative and reproductive traits. Plants were defoliated by hand, simulating different degrees of insect grazing by removing 0%, 50% or 90% of each leaf blade. Total and shoot dry biomasses were not affected by increasing defoliation, whereas root dry biomass and root:shoot ratio decreased significantly for native and introduced populations. Furthermore, defoliation treatments did not affect any of the plant reproductive traits measured. Hence, common ragweed displayed an efficient reallocation of resources in shoot biomass at the expense of roots following defoliation, which allows the species to tolerate herbivory without obvious costs for fitness. We did not detect any difference in herbivory tolerance between introduced and native populations, but significant differences were found in reproduction with invasive populations producing more seeds than native populations. As a result, tolerance to herbivory has been maintained in the introduced plant populations. We discuss some implications of these preliminary results for biological control strategies dedicated to common ragweed.

Keywords: *Ambrosia artemisiifolia*, simulated herbivory, defoliation, functional traits, fitness, compensatory growth

INTRODUCTION

Although herbivores can dramatically reduce fitness of plants in a population, some plants can undergo high levels of herbivory pressure with minimal or even beneficial effects on fitness (Crawley, 1989; Strauss & Agrawal, 1999; Stowe et al., 2000). Plants have evolved two major defence strategies to cope with herbivores: resistance and tolerance. Resistance refers to any deterrent plant trait such as leaf trichomes or secondary compounds that reduces the amount of damage resulting from herbivores. Tolerance defines the ability of a plant to survive and reproduce when confronted with environmental stresses (Strauss & Agrawal, 1999; Stowe et al., 2000). The ability to compensate and to maintain fitness after herbivore damage is, hence, the expression of a broader set of capacities to buffer environmental stresses (Strauss & Agrawal, 1999; Mauricio, 2000). Tolerance can be due to several underlying mechanisms of compensation such as the mobilization of stored reserves, the increase of photosynthetic rate and the change in resource allocation (Stowe et al., 2000).

Natural enemies can strongly influence the dynamics of invasive plant species in their introduced range (Maron & Vilà, 2001; Müller-Schärer et al., 2004). In the novel environment, alien plant species may be free of specialist herbivores' pressure as assumed by the Enemy Release Hypothesis (Keane & Crawley, 2002). Blossey and Notzold (1995) have suggested an Evolution of Increased Competitive Ability (EICA) resulting from the selection of invasive genotypes that reinvest resources in growth and reproduction at the expense of useless, costly defences following the loss of natural enemies. Empirical studies have provided partial support to this hypothesis. Indeed, those studies that have fully tested the EICA have found either a decrease in defence or an increase in growth, but not both at the same time as assumed by the hypothesis (Bossdorf et al., 2005). Beyond enemy release, the evolution of plant defences may also strongly depend on the nature of plant defence strategies (resistance vs. tolerance), their interaction and cost, and on the nature of the herbivore community (Müller-Schärer et al., 2004; Joshi & Vrieling, 2005). For example, the modification of herbivore load and/or of herbivore type (generalists vs. specialists) may induce changes in cost-benefit balance of plant defence, and may select for changes in tolerance and, in general strategies of resource allocation (Müller-Schärer et al., 2004; Mitchell et al., 2006; Orians & Ward, 2010). The potential for introduced plants to evolve tolerance to herbivory when confronted with a new herbivore community has been put forward, although poorly empirically investigated (Müller-Schärer et al., 2004; Ashton & Lerdau, 2008). Empirical studies have shown a decrease in costly quantitative defences (resistance strategy) against specialist herbivores as assumed by the EICA hypothesis, but also an increase in qualitative defences and in compensatory growth (tolerance

strategy) toward specialist and generalist herbivores in the new plant range (Stastny et al., 2005; Huang et al., 2010). Zou et al. (2008) showed that the invasive populations of *Sapium sebiferum* were less resistant but more tolerant to herbivores and that they grew faster than native populations, suggesting evolutionary changes in resistance and tolerance. However, other studies have reported lower or equal levels of tolerance between native and invasive populations (van Kleunen & Schmid, 2003; Wolfe et al., 2004; Meyer et al., 2005). Several hypotheses can explain such inconsistencies observed when testing the evolution of tolerance resulting from plant invasion. Tolerance could behave as a neutral trait and evolve by genetic drift if this trait was associated with little cost and if, herbivore pressure was low in the introduced plant range. However, plant fitness can afford the costs of tolerance by diverting resources and modifying sink-source relationships. But, resources allocated to regrowth are not available for other functions like survival, growth or reproduction (Fornoni et al., 2003). Furthermore, a high generalist herbivore pressure in the introduced range can maintain the plant's capacity to buffer herbivore damage (Levine et al., 2004) as well as some tolerance mechanisms including plant population maintenance in the new range by preconditioning of plants under different environmental stresses (Strauss & Agrawal, 1999; Müller-Schärer et al., 2004).

Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L. Asteraceae) is an annual, monoecious, anemogamous weed colonizing crops and open disturbed habitats such as wastelands, roadsides and riverbanks (Fumanal et al., 2008). The species has been introduced from North America to several parts of the world, and is one of the most widespread alien species in Europe. Common ragweed has been repeatedly introduced to France and Europe and the invasive populations have experienced population admixture (Genton et al., 2005b; Chun et al., 2010). These results suggest the existence of a genetic potential for rapid evolutionary change in plant traits that can promote invasiveness (Novak, 2007).

In its native range, common ragweed is seriously damaged by numerous phytophagous (insects and mites) and pathogens including specialists and generalists, whereas, the species is poorly damaged by 40 insect and 20 pathogen generalist species in the introduced range in Eurasia (Gerber et al., 2011). Moreover, in an intercontinental transplantation experiment, Genton et al. (2005a) found evidence for enemy release but with no decrease of resistance against natural enemies for invasive populations. Common ragweed is likely to show strong capacities to buffer environmental stresses such as drought or anthropogenic disturbance although comparisons among populations or between invasive and native ranges are still poorly documented. In order to maximize the success of the control programs including the introduction of specialist herbivores in invasion areas, it is important to fully investigate how

enhanced herbivore pressure affects different fitness components and the abilities of the species to buffer it, and to quantify the degree of variability among populations.

In the present study, we investigate the potential changes in plant response to defoliation of native and introduced populations of common ragweed. We compare vegetative and reproductive traits following medium and high artificial defoliation in a common garden experiment. We ask whether (i) there is a variation among populations in the tolerance to defoliation and (ii) systematic differences exist between native and invasive populations.

MATERIAL AND METHODS

Common ragweed population sampling

Three populations from France (introduced range) and three populations from North America (native range) were used in the present study. The French populations were from the Rhône valley, which is one of the most heavily invaded regions of France. The North American populations were from the North East part of the natural range (**Tab. 5**).

Table 5. Origin, location and collection year for *Ambrosia artemisiifolia* populations used in the study.

Collection sites	Year	Abbreviated population names	Geographic coordinates
Native range			
Columbus, Ohio, U.S.A.	2007	US	40°4'52"N - 83°2'5"W
Ottawa, Ontario, Canada	2007	CA1	45°23'28"N - 75°42'58"W
Ottawa, Ontario, Canada	2007	CA2	45°22'16"N - 75°44'38"W
Invasive range			
Lux, Burgundy, France	2009	LUX	47°27'2"N - 5°12'56"E
Meyzieu, Rhone Alps, France	2009	MEY	45°44'7"N - 5°4'52"E
Saint-Jean-de-Muzols, Rhone Alps, France	2009	MUZ	45°4'29"N - 4°48'6"E

Simulated herbivory experiment

The study was conducted in an experimental garden at INRA Dijon (France). For each population, a first generation of plants was grown up to flowering and seed production in homogeneous greenhouse conditions to avoid environmental maternal effects. For each population, mother plants were pooled together and protected with a pollen proof net. We randomly sampled 20 seeds from 15 mother plants for each population. Seeds were stratified on moist paper at 4°C for 4 weeks and then sown in 96-cell division trays, in mid June, and placed in a growth chamber (day: 14h - 25°C / night: 10h - 15°C) for germination and initial growth. On July 26th 2010, cohorts of seedlings that emerged on the same date were transplanted to 16-L plastic pots filled with a 3:2 (v:v) mixture of sterilized attapulgit and clay balls that contained no initial charge of nutrients. Seedlings were fertilized with a slow-release 16:9:12 N:P:K fertilizer (Osmocote®) and watered three times a week. Plant pots were arranged in a fully randomized experimental design.

The simulated herbivory experiment consisted of mechanically removing leaf tissue with hole punches at three levels: (1) no herbivory (control), (2) medium herbivory (50% of each leaf removed) and (3) high herbivory (90% of each leaf removed). Defoliation treatments were

carried out once, on August 19th 2010. At that date, plants were in an intense vegetative growth period with stems up to 6.5 cm high, 8 nodes and lateral branching. Holes were made on the lamina of mature leaves, leaving untouched the central vein. We made holes in each leaf blade, except the youngest leaves of the apical buds of the plant. The mechanical defoliation simulated the feeding behaviour of the leaf beetle *Zygogramma suturalis*, a specialised natural enemy used as a biological control agent (Igrc et al., 1995). Furthermore, lamina perforation accounts for the most common form of herbivory in the native range (Genton et al., 2005a).

Data collection

Plant height was assessed 3 weeks after herbivory treatments, once the elongation of the main axis was complete. Specific leaf area (SLA) was measured in early October 2010, 7 weeks after herbivory treatments. We sampled three new fully developed leaves in the upper third of the plant. The leaf samples were rehydrated for 24 h at 4 °C in the dark. Then, leaf area was measured using a leaf area meter (LI-3100 Area Meter, LI-COR inc, Lincoln, Nebraska USA), dried for 24 h at 80 °C and weighed.

Each plant was harvested after first seed ripening and the date of harvest was recorded over time from mid-August to end of October. After harvest, plant shoots and clean roots were stored separately. Above-ground and below-ground biomasses were weighed after drying for 48 h at 80 °C. We then calculated the total dry biomass and the root:shoot dry biomass ratio.

A phenological survey was performed for each individual plant to assess the date of first male flowering when the first release of pollen was observed at the tip of the principal axis. After counting the number of flowering branches on each plant, a branch was selected at random from the bottom and the middle and the top of each plant to estimate the number of pistillate flowers per branch and per plant (FemFloNb). We also calculated the total number of seeds produced (SeedNb) per plant as the mean number of seeds produced per branch multiplied by the total number of fruiting branches. The weight of 100 seeds from each harvested plant provided the mean seed weight. The reproductive success of the plant was calculated as SeedNb:FemFloNb.

Statistical analyses

We analysed plant trait responses using the package “Linear and Nonlinear Mixed Effects Models” (nlme) in R (Pinheiro, et al., 2011), with the defoliation level (TREATMENT) and the continental origin (ORIGIN) as fixed effects, and the population (POPULATION) as random effect. To meet the assumptions of normality and the model, the total biomass (TotalB) and root:shoot ratio (RSR) data were squared root transformed and the number of days to first male

flowering (DayFlo) data were transformed using the exponential function. All statistical analyses were carried out using R software, version 2.15.1.

RESULTS

Effects of leaf damage on Ambrosia artemisiifolia

Defoliation treatments had significant effects on plant height and root biomass but were not significant for SLA, shoot biomass and total biomass (**Tab. 6**). The average plant height decreased with foliar damage: 31.22 cm $\pm$ 0.71 (mean $\pm$ standard error), 27.33 cm $\pm$ 0.62 and 27.27 cm $\pm$ 0.56 for null, medium and high leaf damage respectively. Defoliated plants displayed on average a lower root dry biomass compared with non-defoliated plants (5.14 g $\pm$ 0.27, 4.12 g $\pm$ 0.21 and 3.46 $\pm$ 0.16 for null, medium and high defoliation levels respectively).

Table 6. Mixed model analyses of variance (F tests) for fixed effects of defoliation levels (TREATMENT) and continent of origin (ORIGIN) and likelihood ratio tests testing for random effect of populations (Population) on vegetative and reproductive traits of common ragweed plants.

Explanatory variables	Fixed structure df = 7			Random structure df = 1
	Treatment	Origin	Treatment x Origin	Population
Plant height	F _(2, 260) = 4.58 p = 0.01	F _(1, 4) = 2.80 p = 0.17	F _(2, 260) = 0.98 p = 0.38	L = 22.29 p < 0.0001
Specific leaf area	F _(2, 260) = 0.81 p = 0.45	F _(1, 4) = 1.66 p = 0.19	F _(2, 260) = 2.87 p = 0.05	L = 4.05e-07 p = 0.99
Shoot dry biomass	F _(2, 260) = 0.85 p = 0.43	F _(1, 4) = 0.96 p = 0.38	F _(2, 260) = 0.57 p = 0.57	L = 76.18 p < 0.0001
Root dry biomass	F _(2, 260) = 6.89 p = 0.001	F _(1, 4) = 0.70 p = 0.45	F _(2, 260) = 0.55 p = 0.58	L = 112.05 p < 0.0001
Total dry biomass	F _(2, 260) = 0.98 p = 0.38	F _(1, 4) = 1.28 p = 0.32	F _(2, 260) = 0.69 p = 0.50	L = 89.49 p < 0.0001
Root:Shoot ratio	F _(2, 260) = 8.51 p = 0.0003	F _(1, 4) = 0.46 p = 0.53	F _(2, 260) = 0.98 p = 0.38	L = 34.17 p < 0.0001
Number of days to first male flowering	F _(2, 260) = 2.42 p = 0.11	F _(1, 4) = 0.18 p = 0.69	F _(2, 260) = 0.32 p = 0.73	L = 71.16 p < 0.0001
Seed number	F _(2, 260) = 0.38 p = 0.68	F _(1, 4) = 12.22 p = 0.02	F _(2, 260) = 2.01 p = 0.13	L = 3.80 p = 0.05
Mean seed weight	F _(2, 260) = 0.19 p = 0.82	F _(1, 4) = 0.06 p = 0.81	F _(2, 260) = 0.02 p = 0.98	L = 69.28 p < 0.0001
Reproductive success	F _(2, 260) = 0.24 p = 0.78	F _(1, 4) = 1.05 p = 0.36	F _(2, 260) = 0.90 p = 0.41	L = 11.27 p < 0.0001

We also observed a significantly reduced root:shoot dry biomass ratio for defoliated plants compared with non-defoliated plants (0.124 $\pm$ 0.004, 0.106 $\pm$ 0.003 and 0.093 $\pm$ 0.003 for null, medium and high herbivory respectively). When 90% of the total leaf area was removed, defoliated plants exhibited a shorter main axis, denser branching and less root biomass, but the

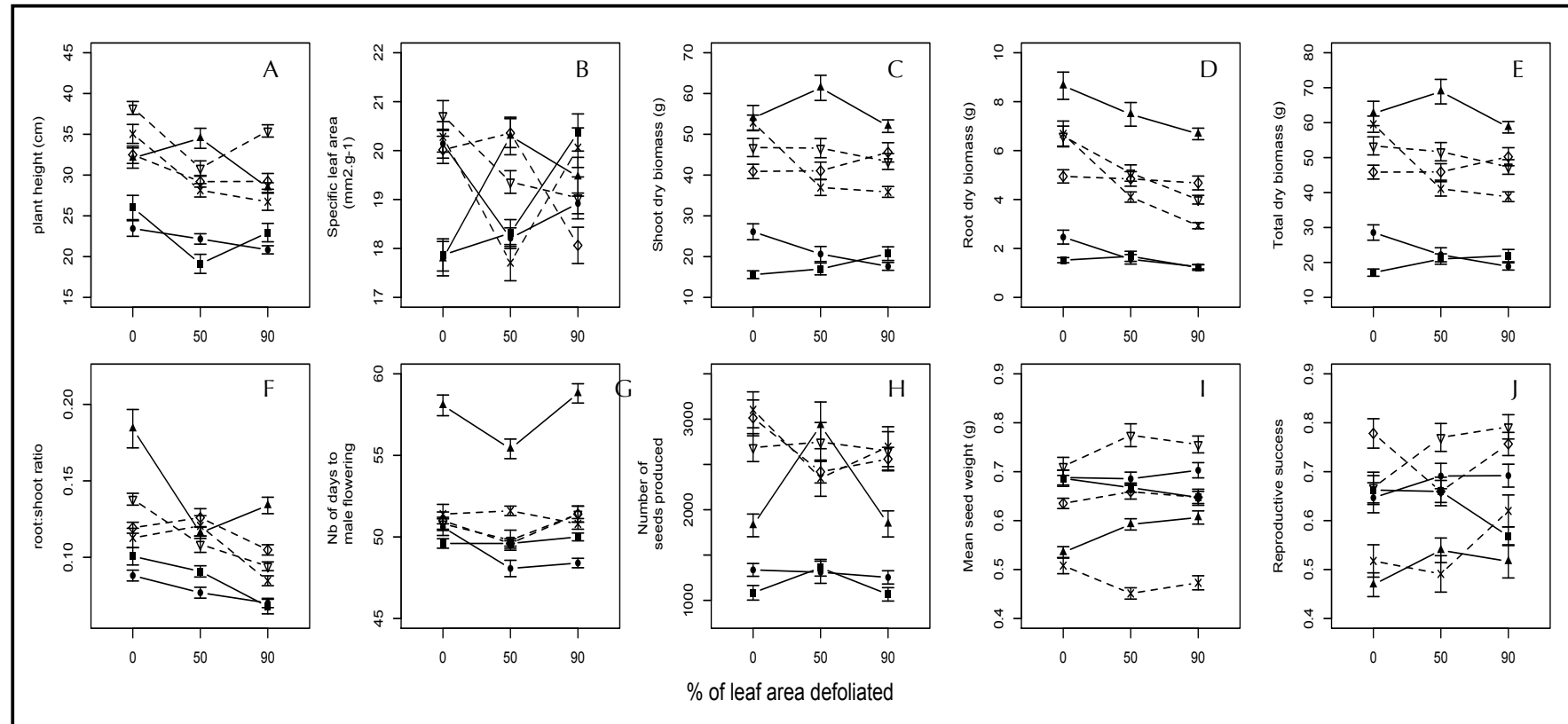


Figure 6. Effects of 3 defoliation levels on 10 plant functional traits: plant height (A), specific leaf area (B), shoot dry biomass (C), root dry biomass (D), total dry biomass (E), root:shoot dry biomass ratio (F), number of days to male flowering (G), number of seeds produced (H), mean seed weight (I) and reproductive success (J) for plants originating from native and invasive ranges. Error bars represent standard error of the mean. Dashed lines represent invasive populations with LUX in light grey, MEY in dark grey and MUZ in black. Solid lines represent native populations with CA1 in light grey, CA2 in dark grey and US in black. Refer to Table 1 legend for the abbreviated location names.

same quantity of above-ground tissues and the same values of SLA at the end of the plant life cycle. Moreover, defoliated and non-defoliated plants did not display any significant difference in reproductive phenology, seed production, mean seed weight, and reproductive success (**Tab. 6**).

Responses to leaf damage of introduced versus native populations

There was no significant difference between native and invasive range populations in any of the traits measured, except for the number of seeds produced (**Tab. 6, Fig. 6H**). Across all treatments, each plant from the invasive range produced a mean of 2691 ± 259 seeds versus 1553 ± 196 for each plant from the native range. French invasive populations produced a higher number of seeds than native populations, even if the plants were defoliated.

The responses to defoliation treatments did not differ between native and invasive populations either for their vegetative or reproductive traits (**Tab. 6**). The interaction term was significant for SLA (**Tab. 6**, $p=0.05$). Indeed, for invasive populations we observed a decrease in SLA from $20.34 \text{ cm}^2/\text{g} \pm 0.41$ for non-defoliated plants to $19.05 \text{ cm}^2/\text{g} \pm 0.57$ for 90% defoliated plants whereas for native populations we observed a slight increase in SLA with $18.60 \text{ cm}^2/\text{g} \pm 0.48$ for non-defoliated plants to $19.59 \text{ cm}^2/\text{g} \pm 0.48$ for 90% defoliated plants. In the absence of foliar damages, invasive populations displayed higher SLA values than native populations but when plants were defoliated, SLA of invasive populations was negatively affected, indicating a decrease in resource acquisition ability (**Fig. 6B**).

Although we did not detect any differences between continental origins, except for the number of seeds produced, we recorded a strong heterogeneity among populations (**Tab. 6**). Canadian populations produced less dry biomass (shoot, root and total biomasses) and were smaller than French invasive and US populations (**Fig. 6C, D, E and A**). French invasive populations produced less dry biomass (shoot, root and total biomasses) but were taller than the population from the U.S.A. (**Fig. 6C, D, E and A**). French invasive populations produced total dry biomasses similar to one another at $46.47\text{g} \pm 3.05$, $47.33\text{g} \pm 3.23$ and $50.78\text{g} \pm 3.40$ for Lux, Meyzieu and S^t-Jean-de-Muzols respectively. Reproductive success was higher for Meyzieu and S^t-Jean-de-Muzols (0.73 ± 0.04 and 0.74 ± 0.04 respectively) than the other populations (0.63 ± 0.04 and 0.68 ± 0.04 for the Canadian populations CA1 and CA2 respectively). Populations from Lux and the U.S.A. displayed the lowest reproductive success of all populations tested with 0.54 ± 0.05 and 0.53 ± 0.04 respectively. Lux (0.48 g) displayed the lowest mean seed weight whereas S^t-Jean-de-Muzols (0.75 g) the highest. Meyzieu (0.67 g) displayed an intermediate value close to the Canadian populations CA1 (0.67 g) and CA2 (0.69 g).

Population from the U.S.A. displayed a lower mean seed weight (0.58 g) than Canadian populations.

DISCUSSION

Reallocation of stored resources is considered an important component of tolerance to herbivory damage (Strauss & Agrawal, 1999). Our results indicate that common ragweed is able to maintain similar shoot dry biomass through compensatory growth even after 90% of the leaf area was removed; a pattern that is consistent for all the populations tested. We observed that the root dry biomass and, as a consequence, the root:shoot ratio decreased with increasing defoliation treatments. Hence, *A. artemisiifolia* is likely to mobilize root reserves to shoot growth after foliar damages. As other invasive plant species like *Alliaria petiolata* (Bossdorf et al., 2004), *Centaurea solstitialis* (Callaway et al., 2006) or *Solidago canadensis* (van Kleunen & Schmid, 2003), common ragweed is able to produce new shoot tissues to compensate for severe herbivory damage. Moreover, the specific leaf area measurements indicated no difference in the strategy of above ground resource acquisition for defoliated plants. The species is likely to produce leaves with similar SLA values whatever being the herbivore pressure. Seed production, reproductive success and schedule of reproduction were not affected by defoliation treatments. These results demonstrate the ability of *A. artemisiifolia* to reduce the negative effect of foliar herbivory with no obvious cost to plant fitness, and that compensatory growth allows the plant to fully recover from herbivory. These results confirm the strong tolerance of the species to herbivory already observed in the native range (MacDonald & Kotanen, 2010a; 2010b).

Numerous studies have suggested that tolerance could be an important mechanism in the success of invasive species (Zou et al., 2008; Ashton & Lerdau, 2008; Wang et al., 2011). In our study, the native and introduced populations did not differ in their ability to compensate for defoliation. Furthermore, invasive range populations exhibited higher seed production than native range populations with no decrease in mean seed weight, when grown in a common garden located in the invasive range. Differences in seed production were observed on defoliated and non-defoliated plants. Moreover, in the absence of herbivory, SLA values were higher in invasive non-defoliated plants. This pattern indicates that invasive populations displayed higher competitive ability compared with native populations without herbivory. Thus, no reduced herbivory tolerance, higher seed production and higher SLA values are likely to be linked to the invasive success of the species in France. Tolerance to herbivory could be maintained in invasive populations whereas the species is poorly associated with herbivores (Genton et al., 2005a; Gerber et al., 2011). As in the native range, common ragweed invades highly disturbed areas in France throughout a large range of environmental constraints

(Fumanal et al., 2008), which can be involved in maintaining tolerance mechanisms (Müller-Schärer et al., 2004).

We did not find any geographical pattern explaining differences in tolerance or in plant traits except for seed production. We did find significant differences between populations for shoot and total dry biomasses, SLA and reproductive traits. Invasive populations exhibited higher total biomass (**Fig. 6E**) and higher numbers of primary branching and female flowers (data not shown) compared to Canadian populations. Reproductive success increased with the intensity of defoliation in invasive populations, whereas it remained unchanged or decreased in native populations. Moreover, the population from Lux displayed the lowest reproductive success and also the lowest mean seed weight compared to the other populations. Chun et al. (2011) found an adaptive divergence for resource allocation to reproduction in invasive populations of common ragweed, which involves rapid evolution and adaptation for reproductive traits. Similarly, we suggest that the tolerance mechanisms in common ragweed may differ between populations with divergence in trait performance due to different selection pressures taking place in various environments.

The quantification of tolerance capacities of invasive plants is also of crucial importance to maximize the success of their biological control (Müller-Schärer et al., 2004; Wang et al., 2011). Lu and Ding (2012) have hypothesized that the biocontrol agents would have less impact on invasive plants that evolved tolerant genotypes. Indeed, tolerance to herbivory will likely decrease the impact of biological control by promoting compensatory growth and enhancing the vigour of the plant. Our results suggested that biological control programs should take into account the high tolerance of common ragweed to foliar herbivory. Specialist enemies that consume only the leaf blade of common ragweed would not be sufficient to control plant invasion. As complex interactions occur between foliar herbivores and other natural enemies, a better understanding of plant-enemy relationships is necessary. Thus, biological control should include various specialized enemies impacting the plant's vascular system and its reproductive functions (pollen, flowers and seeds). For instance, the action of a belowground enemy could prevent the plant from allocating resources from root to shoot and thus complete the action of a foliar herbivore by minimizing the compensatory growth.

Acknowledgements

The authors would like to thank François Dugué and Florence Strbik for technical assistance, Dr. Xavier Vergé (Agriculture and Agri-Food Canada) and Pr. Emilie Regnier (Ohio

State University) for collecting seeds in North America, Dr David Bohan (UMR Agroécologie) and the three anonymous reviewers for useful comments on our manuscript. Financial support of the study was provided by a grant to B.G. Ph.D. proposal from the Conseil Régional de Bourgogne and by research funding from University of Burgundy.

Synthèse des principaux résultats du chapitre II

Malgré une présence très faible d'ennemis naturels dans la zone d'introduction, les populations introduites ont maintenu une tolérance à l'herbivorie identique à celle des populations natives.

L'hétérogénéité des habitats colonisés dans l'aire d'introduction pourrait être un facteur essentiel dans le maintien des mécanismes de tolérance à l'herbivorie.

Les populations introduites semblent montrer une capacité de reproduction supérieure aux populations natives dans l'aire d'introduction, ce qui pourrait suggérer un accroissement des capacités de reproduction suite à l'introduction des populations en France.

Le maintien d'une forte tolérance à l'herbivorie ainsi que l'accroissement du potentiel de reproduction chez les populations introduites sont deux facteurs qui sont à relier au succès de l'invasion de l'ambroisie à feuilles d'armoise en France.

La compréhension des mécanismes de défenses des plantes invasives face aux herbivores est cruciale dans la perspective d'une gestion par la lutte biologique. Ce travail met en avant la grande tolérance de l'ambroisie à feuilles d'armoise à l'herbivorie foliaire et souligne l'importance de varier les modes d'action des agents de lutte potentiels afin de maximiser le succès du contrôle de cette espèce dans la zone d'introduction.

- CHAPITRE III -

**Rôle de la plasticité phénotypique dans la capacité de
l'ambrosie à coloniser une large gamme
d'environnements en France.**

Introduction générale au chapitre III

Ce chapitre est rédigé en anglais sous forme d'article scientifique. Il fait l'objet d'une publication en préparation.

L'analyse des caractéristiques morphologiques, phénologiques et physiologiques chez une espèce invasive peut apporter de nombreux renseignements sur les capacités d'envahissement. De plus, lorsqu'une espèce introduite se révèle être un envahisseur fructueux, elle va irrémédiablement rencontrer une importante gamme d'environnements lors de sa progression géographique sur le territoire envahi. L'espèce va donc devoir s'adapter à de nombreux habitats différents.

L'étude de la gamme d'environnement qu'une espèce invasive peut tolérer permet d'apporter de précieux renseignements sur les risques d'expansion de l'aire d'invasion. Ainsi, la comparaison du développement de l'ambrosie à feuilles d'armoïse dans les limites nord et sud de la zone d'introduction, peut apporter des informations essentielles sur la capacité de cette espèce invasive à étendre encore son aire de répartition en France.

Les paramètres physiologiques sont fortement corrélés à l'aptitude phénotypique d'une espèce car ils influencent directement la production de biomasse, le taux de croissance relative ou la floraison. L'existence d'une réponse plastique adaptative de ces traits à un changement d'environnement peut être interprétée comme un avantage sélectif significatif pour les populations invasives, car elle va potentiellement permettre à la population de répondre efficacement aux changements de milieux et donc augmenter l'aptitude phénotypique de l'espèce.

Afin d'estimer la capacité d'adaptation chez l'ambrosie et la possibilité d'une extension du front de colonisation, nous avons comparé des populations natives et introduites en France dans deux jardins communs situés en limite d'aire de répartition de l'espèce en France. Nous avons mesuré les valeurs moyennes des traits morphologiques, physiologiques et phénologiques de l'ambrosie dans ces deux environnements afin de mettre en évidence la présence de plasticité phénotypique et étudier son rôle dans l'adaptation.

Phenotypic plasticity allows the North American common ragweed to invade a broad scale of environments in France

ABSTRACT

Local adaptation and phenotypic plasticity are two main evolutionary pathways for a species to adapt to the variation of its habitat. Because invasive plant species may face new environmental conditions during the colonization and the expansion stages of the process of invasion, assessing the adaptive abilities of invasive species allows understanding its invasive success. In this study, we asked how adaptation and genetic structure of populations might promote the invasion of the invasive North American common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in France. We compared native populations to introduced populations with contrasted evolutionary history in France, in two common gardens situated at the southern and northern limits of the expansion range of the species in France. We measured morphological, phenological and physiological plant traits. We assessed phenotypic plastic response in plant trait and calculated phenotypic plasticity index to measure the amplitude of the response. We also assessed genetic structure of each trait and calculated its narrow-sense heritability. Our study demonstrated low genetic differentiation but high phenotypic plasticity in common ragweed populations whatever the population origin or the evolutionary history. We found differentiation between populations for morphological and phenological traits but not for physiological traits. All traits exhibited phenotypic plasticity to environment. Physiological traits displayed adaptive phenotypic response to decrease in water availability in southern range. The variance among families indicated an important genetic potential for the traits to evolve under selection of heterogeneous environments. In addition, we found high variation in phenotypic plastic response, suggesting also an evolutionary potential for reaction norms. Adaptive phenotypic plasticity allowed common ragweed colonizing a broad range of environments, and the evolutionary potential for phenotypic plasticity may increase the invasiveness of this species.

Keywords: *Ambrosia artemisiifolia*, range expansion, adaptive response, common garden experiment, exotic species, evolutionary history

INTRODUCTION

Biological invasions are human-mediated introductions of allochthonous species in a novel environment, where they may establish, spread and cause harmful impact (Davis, 2009). Allochthonous species potentially face new selection pressures once introduced in the new range. Genetic differentiation and phenotypic plasticity are two main evolutionary pathways for allochthonous species to naturalize and to invade in their new introduced range (Sakai et al., 2001; Bossdorf et al., 2005).

Giving existence of sufficient standing genetic variation in introduced populations, natural selection can cause rapid evolutionary change in plant traits (Prentis et al., 2008). Studies have found evidence for rapid evolutionary change in the introduced range such as change in breeding systems (Barrett et al., 2008), in germination timing (Wagmann et al., 2010), and in plant defence (Zou et al., 2008). As allochthonous species become better adapted to their environments, plant invasiveness could increase (Maron et al., 2004; Lavergne & Molofsky, 2007). However, allochthonous species may undergo various alterations of the genetic diversity during introduction and expansion in the new range, which may greatly influence their evolutionary potential (Keller & Taylor, 2008).

Since introduced populations are often constituted of a small number of individuals, founding events may reduce drastically the standing variation in the introduced populations compared to the native range (Lambrinos, 2004). In addition, founding populations are usually isolated from external gene flow; hence they are more sensitive to genetic drift and inbreeding depression (reviewed in Bossdorf et al., 2005). However, reduced standing genetic variation is not an outcome always observed in invasive species (Dlugosch & Parker, 2008). Introduction events, such as multiple introductions and propagule size may have strong effect on the evolutionary potential of introduced populations (Lockwood et al., 2005; Lavergne & Molofsky, 2007). Sufficient propagule pressure could reduce mate limitation, inbreeding depression and genetic drift, and also increased standing genetic variation (Simberloff, 2009). Furthermore, hybridization and population admixture in the new plant range may allow increasing standing genetic variation and favouring the appearance of new genetic combinations (Bossdorf et al., 2005; Dlugosch & Parker, 2008). As a result, large genetic variation in introduced populations and strong selection pressures in the new habitat allow evolving population traits that were adapted to the environmental constraints. Local adaptation may in turn increase invasion success (Kawecki & Ebert, 2004; Leger et al., 2009).

Phenotypic plasticity is the ability of a genotype to express distinct phenotypes under different environmental conditions (Pigliucci, 2005). Phenotypic plasticity for physiological and

life history traits may also allow adaptation to a broad range of spatially and temporally diverse environments (Schlichting, 1986). Hence, phenotypic plasticity has been rapidly linked to the invasive success of allochthonous species in their new environments (Richardson & Pyšek, 2006; Hulme, 2008; Davidson et al., 2011). Phenotypic plasticity is often invoked to facilitate the invasion at the beginning of the invasive process enabling allochthonous species to quickly adapt to new conditions without the need of local selection and thus can limit genetic bottleneck (Sultan, 2003). Furthermore, phenotypic plasticity may allow invasive species to colonize large environmental gradients (Dawson et al., 2012; Pichancourt & Klinken, 2012) and may help to shift their geographic range in response to climate change (Nicotra et al., 2010). In addition, adaptation to resource fluctuation has been invoked to explain success in allochthonous species (Davis et al., 2000). Phenotypic plasticity in resource acquisition may facilitate invasive species to sequester resources following increase in their availability (Ackerly et al., 2000) but also to better compete when resources are low (Funk, 2008).

Variation in phenotypic plasticity may be also an important factor in explaining introduced plant invasiveness (Lavergne & Molofsky, 2007; Droste et al., 2010). Giving sufficient variation in reaction norms for a trait, introduced populations can evolve greater phenotypic plasticity, which may increase the environmental range of the species and lead to higher invasiveness (Richards et al., 2006). Phenotypic plasticity has been largely studied by contrasting invasive species to native species of the invaded area or introduced invasive species to introduced non-invasive species (Daehler, 2003; Richards et al., 2006). However, few studies have examined if invasive species were able to evolve greater phenotypic plasticity in the introduced range than in the native range, although this is an appropriate direction for addressing questions about the role of the evolution of phenotypic plasticity in determining invasion success (Richards et al., 2006).

Empirical studies may help to reveal which of these mechanisms, rapid evolutionary change or phenotypic plasticity may prevail in the invasive success of an introduced species (Parker et al., 2003). Studying family structured plant material in a common garden experimental design may allow gauging level of genetic variation within populations and the degree of differentiation among populations (Rice & Mack, 1991; Aparicio et al., 2012). Furthermore, levels of genetic variation within populations and the measure of narrow sense heritability may indicate the potential for evolution in traits of the invasive species (Lynch & Walsh, 1998).

Common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) was introduced in France from North America and was first described at the end of the 19th century (Heckel, 1906). The

species is an important colonizer, even in its native area (Allard, 1943; Moss, 1956), inhabiting both crops (mostly spring crops) and open disturbed habitats such as wastelands, roadsides, or riverbanks (Bassett & Crompton, 1975; Fumanal et al., 2008). Common ragweed is now widespread in numerous European countries in particular in France or in Hungary (Chauvel et al., 2006; Csontos et al., 2010). Molecular studies have found evidence for multiple introductions of common ragweed in Europe (Genton et al., 2005; Gaudéul et al., 2011) and the study of historical populations has revealed that introduction events consisted of large propagule size (Chauvel et al., 2006). Furthermore, French populations have undergone population admixture, leading to greater genetic diversity in recent invasive populations (Chun et al., 2010). As a result, invasive populations displayed high genetic variation and there was almost no difference in genetic diversity between native and invasive populations (Gaudéul et al., 2011).

Studies of the phenotypic development of a species in the absence of competitor and other natural enemies in common garden over a wide range of environmental conditions can shed light on relationship between plasticity and niche breadth (Givnish, 2002). This studies help to investigate if higher phenotypic plasticity is correlated with greater distributional breadth. Therefore, we compared populations of common ragweed across two common garden environments. The chosen environments represented southern and northern limits of the common ragweed expansion range in France. We explored the most differentiated environments in order to show if phenotypic plastic response in common ragweed populations allows the species to invade a wide range of habitats.

A previous study of the historical spread of the species in France has allowed the history of introduction of observed populations to be distinguished. Some of these populations were still isolated and did not undergo secondary hybridization contrary to populations from the invasive core area (Chauvel et al., 2006). Thus, we compared native populations to isolated and core invasive populations in France to explore the possible evolution of phenotypic plasticity in common ragweed populations and to analyse its potential role in the invasion success of this invasive species. Our hypotheses were: (1) as common ragweed colonizes human disturbed areas in the native range, we expected to find high amount of phenotypic plasticity in native populations; (2) because common ragweed seems to have not suffer genetic bottleneck following introduction, we hypothesized that isolated populations displayed high amount of phenotypic plasticity like native populations to cope with the new environmental conditions encountered; (3) as recent invasive populations of common ragweed have undergone multiple introductions and population admixture (Chun et al., 2010), we hypothesized that invasive recent populations have evolved greater phenotypic plasticity than native and isolated

populations, enabling to colonize a wider range of habitats, and spread over the French territory.

MATERIAL AND METHODS

Experimental design

We sampled seeds from six populations of the introduced range (France) and three populations from the native range (North America) (**Tab. 7**). We selected French populations with a contrasted evolutionary history. The first set of sampled populations were populations that occurred in the beginning of the 20th century according to herbarium data and that have persisted in small populations isolated from the core invasive zone without spreading (Chauvel et al., 2006). These populations were considered as naturalized and designated as isolated populations. The second set of populations was sampled in the core of the invasion area, in the Rhône valley and in the upper Loire valley, the two most invaded areas in France. These populations resulted from the colonization and the expansion of the populations previously introduced in the Rhône valley. These populations have undergone strong hybridization and admixture (Chun et al., 2010; Chauvel & Cadet, 2011). Thus, French populations were labelled as follow: isolated populations and core invasive populations (**Tab. 7**).

Table 7. Origin, location and collection years for *Ambrosia artemisiifolia* populations.

Collection sites	Status	Abbreviation	Year
Native range			
Columbus, Ohio, U.S.A.	Native	Columbus	2007
Ottawa, Ontario, Canada	Native	Ottawa 1	2007
Ottawa, Ontario, Canada	Native	Ottawa 2	2007
Invasive range			
Bassens, Gironde, France	Isolated	Bassens	2009
Luant, Indre, France	Isolated	Luant	2009
Lucenay-lès-Aix, Nièvre, France	Isolated	Lucenay	2009
Charité-sur-Loire, Nièvre, France	Core invasive	Charité	2009
Saint-Galmier, Loire, France	Core invasive	Galmier	2009
Saint-Jean-de-Muzols, Ardèche, France	Core invasive	Muzol	2009

In order to control potential maternal effect, we grew plant populations under a common environment. In October 2009, 30 mother plants from each population were grown in a greenhouse, at INRA Dijon (Burgundy, France), to produce seeds. Plants from the same population were cross-pollinated, controlling for mother but not for father genotypes. To avoid pollen contamination between populations, plants from the same population were covered with a pollen-proof net. Hence, seeds within maternal families were considered as half-sibs. As a result, we obtained for each population 30 half-sibs seed families.

For this study, we selected 20 half-sibs seed families from each population. Thirty seeds from each seed family were stored on moist germination paper at 4°C for 4 weeks to alleviate primary seed dormancy. Stratified seeds were sown in 96-pits division trays, filled with a mix of horticultural soil and silica sand and placed in a glasshouse at INRA Dijon for germination and initial growth. Date of seedling emergence was recorded for each individual.

In early May 2011, seedlings were transplanted in two common gardens, one located at the experimental garden of INRA Dijon (Burgundy, France) and the second at the experimental garden of CEFV CNRS Montpellier (Languedoc-Roussillon, France). These two contrasted climatic situations represented the northernmost and southernmost latitudes where common ragweed could be currently found in France. Due to low rate of seedling emergence for some seed families, and death of plants during the experiment, some seed families were represented by less than 8 individuals. However, a family was at least represented by 5 individuals. In the two common gardens, plants were arranged in a fully randomized experimental design.

To maximise taking root and seedling survival after transplantation, both experimental sites were irrigated during the first two weeks of the experiment. Then we stopped supplying water to the plants. However, we had to irrigate the experimental garden of Montpellier to avoid plant's death due to particularly dry conditions during July 2011.

Plant trait measurements

We measured morphological, phenological and physiological traits on common ragweed plants. We measured plant height and the largest diameter of the plant to calculate plant biovolume as $\text{Biovolume} = \text{plant height} \times \pi \times (\frac{1}{2}(\text{plant diameter}))^2$. Biovolume was assessed at the beginning and at the end of the experiment, so we were able to calculate relative growth rate over the period of the experiment as $\text{RGR} = [\ln(\text{Final Biovolume}) - \ln(\text{Initial Biovolume})]/\text{day}$. We harvested plants when we observed male flowering and the release of pollen. Hence, we recorded for each plant flowering time as the time in days between the date of transplantation and the day of plant harvest. Then, harvested plants were dried 48 h at 80 °C then weighed to assess the dry above ground biomass.

Physiological traits were measured during the vegetative growth, and were obtained from young, fully expanded leaves. We used a portable photosynthesis system (LI-6400 Portable Photosynthesis System LI-COR inc., Lincoln, Nebraska USA) to measure maximal photosynthetic activity (A_{max}), leaf transpiration (E), stomatal conductance (g_s) and the sub-stomatal CO_2 concentration (C_i). Then, we calculated water use efficiency (WUE) as the ratio of maximal photosynthetic activity to leaf transpiration. We sampled only one individual per seed family in each population, resulting in 20 measured individuals per population. All measures

were conducted at $1740 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, at $400 \mu\text{L L}^{-1} \text{ CO}_2$ and under ambient conditions of temperature and humidity. We also measured leaf area using a leaf area meter (LI-3100 Area Meter, LI-COR inc, Lincoln, Nebraska USA) on three young, fully expanded leaves. Then, leaves were dried for 24 h at 80°C and weighed to calculate specific leaf area (SLA).

Phenotypic plasticity index

We calculated a relative distance plasticity index for all the traits we measured to compare phenotypic plasticity ability between the populations of common ragweed (Valladares et al., 2006). The index ranges from 0 (no plasticity) to 1 (maximum plasticity) and is the distance $d_{ij}-d_{i'j'}$ between a pair of individual (j and j') grown in the two experimental sites (i and i') divided by the sum of the mean trait values ($x_{i'j'} + x_{ij}$). As a result for each population, the relative distance plasticity index (RDPI) is the sum of all the distance indices computed divided by the number of distances (1).

$$\text{RDPI} = \Sigma[d_{ij}-d_{i'j'} / (x_{i'j'} + x_{ij})] / n \text{ where } n \text{ is the total number of distances} \quad (1)$$

Statistical analyses

To examine differences in plant traits, we used a mixed effect modelling approach. We ran mixed effect models with site, origin of the populations and their interaction as fixed effects and, populations and seed families within populations and their respective interactions as random effects. We tested for significance of fixed and random effects using analyses of variance (ANOVA). Because of an unbalanced experimental design, we used a type III sum of square. For physiological traits linked to photosynthesis, we ran mixed effect models with site, origin of the populations and their interaction as fixed effects and, populations and site x population interaction as random effects. Significance of fixed and random effects was also tested using ANOVA with a type III sum of square, for the same reason as described above. To meet the assumptions of homoscedasticity and normality of the residuals, plant traits were square root transformed, except stomatal conductance, which was fourth root transformed and, sub-stomatal CO_2 concentration and relative growth rate for which no transformation was needed. Differences in RDPIs between populations for a given trait were evaluated with the effect of interaction terms (origin x site and population x site) in the mixed effect models.

All data analyses were carried out using the R software version 2.13.2 (R Development Core Team, 2011). Mixed effect model analyses were performed using the package "lme4: Linear mixed-effect models using Eigen and S4 classes" (lme4) (Bates et al., 2011). ANOVA were performed using the package "Companion for Applied Regression" (car) (Fox & Weisberg, 2011) implemented in R.

Narrow-sense heritability

We estimated the narrow-sense heritability (h^2) for biomass, biovolume, relative growth rate, flowering time and specific leaf area, since we did not collect data for family level for the other traits (water-use efficiency, stomatal conductance and sub-stomatal CO_2 concentration). We conducted mixed effect models for each population separately with experimental site as fixed effect and, seed family within population and its interaction with experimental site as random effects. The significance of fixed and random effects was estimated by an ANOVA using the package “car”. Because the dataset was unbalanced, we performed an ANOVA with a type III sum of squares. Since seeds from a family were half-sibs, the variance within population was estimated as $\sigma_w^2 = 4 \times \sigma_f^2$, with σ_f^2 the observed variance among families. We calculated the narrow-sense heritability as (2):

$$h^2 = \frac{4\sigma_f^2}{4\sigma_f^2 + \sigma_{eft}^2 + \sigma_i^2} \quad (2)$$

where σ_f^2 was the observed variance among families, σ_{eft}^2 the observed variation for the seed family x site interaction, and σ_i^2 the observed variance among individuals.

RESULTS

Genetic differentiation

Variation in plant traits was not explained by the origin of the populations (**Tab. 8**). We did not detect any pattern linked to the geographical origin or the evolutionary history of the studied populations to explain the differences in measured traits. In addition, we did not find any significant origin x site interaction (**Tab. 8**). However, morphological (above ground biomass, biovolume, RGR) and phenological (flowering time) traits were significantly different between populations (**Tab. 8**). Columbus displayed the highest biomass and biovolume but the lowest relative growth rate compared to the other populations. This population also flowered later than the others (**Fig. 7**). The other populations exhibited close values of morphological and physiological traits (**Fig. 7**). In addition, physiological traits (SLA, WUE, stomatal conductance, sub-stomatal CO₂ concentration) did not differ between populations (**Tab. 8**).

Trait plasticity

We found a highly significant effect of the experimental site on all traits, across the 9 populations tested (**Tab. 8**). Most of populations grown in Montpellier exhibited a decrease in above ground biomass and biovolume but an increase in RGR. Flowering time was shorter at Montpellier than at Dijon experimental site, except for Luant population, which displayed almost no phenological difference (81.4 days in Montpellier vs. 81 days in Dijon). For physiological traits, we observed that populations grown in Montpellier experimental site exhibited a decrease in SLA, stomatal conductance and sub-stomatal CO₂ concentration but an increase in water use efficiency compared to the populations grown in Dijon (**Fig. 7**). Populations ranked differently between the two experimental sites for all traits but this pattern was more obvious for phenological and physiological traits than for morphological traits (**Fig. 7**). Furthermore, we found a significant population x site interaction for biomass, biovolume, SLA, stomatal conductance and sub-stomatal CO₂ concentration. Population x site interaction was marginally significant for WUE ($p=0.067$), but was not significant for RGR and flowering time (**Tab. 8**). In addition, we found a highly significant effect of family within population for morphological and phonological traits but not for SLA. Besides, family x site interaction was highly significant for above ground biomass but not for the other traits (**Tab. 8**).

Flowering time showed low plasticity (RDPI=0.066). SLA (RDPI=0.12), WUE (RDPI=0.27) and sub-stomatal CO₂ concentration (RDPI=0.24) showed also little variation between environments (**Tab. 9**). However, stomatal conductance (RDPI=0.44), above ground biomass (RDPI=0.36) biovolume (RDPI=0.36) and RGR (RDPI=0.36) showed large amplitude in the

plastic response between environments (**Tab. 9**). Lucenay was the most plastic population compared to the other populations for morphological traits (biomass: RDPI=0.42, biovolume: RDPI=0.41, RGR: RDPI=0.41) and stomatal conductance (RDPI=0.54). Galmier was the most plastic population compared to the other populations for specific leaf area (RDPI=0.13) and sub-stomatal CO₂ concentration (RDPI=0.31). Then, Luant was the most plastic population for water use efficiency (RDPI=0.33).

Almost all the populations displayed an increase in SLA in Dijon compared with Montpellier, except the two French populations Bassens and Galmier, which did not exhibit any change in SLA values between the two experimental sites (**Fig. 7**). We also observed different patterns of response for stomatal conductance according to the experimental site. Almost all the populations exhibited a higher stomatal conductance in Dijon compared with Montpellier, but Ottawa 1 and Charité, which displayed the highest values of stomatal conductance in Montpellier, exhibited a decrease of the mean trait values when grown in Dijon. Then, Ottawa 2 did not exhibit any change in the mean stomatal conductance value between the two experimental sites (**Fig. 7**). For water use efficiency, we observed a decrease of mean traits values in Dijon compared with Montpellier for all populations except Charité, which displayed almost no plastic response for this trait (**Fig. 7**).

We compared reaction norms between seed families among populations (**Fig. 8**). For all the populations and the traits studied here, we found significant differences in the patterns of the reaction norms between seed families (**Tab. 8, Fig. 8**). Among all populations, seed families displayed strong diversity in the slope and the direction of the reaction norms. Amount of the reaction norms were significantly different between traits. We found greater amount of plasticity in SLA and biovolume compared to the other traits (**Fig. 8**).

Table 8. Anova for morphological, phenological and physiological traits measured in the 9 studied populations of *Ambrosia artemisiifolia* grown in two experimental sites. Abbreviations: RGR: relative growth rate, SLA: specific leaf area, WUE: water use efficiency, gs: stomatal conductance, Ci: sub-stomatal CO₂ concentration. (-) means no data collected.

	Site		Origin		Origin x site		Population (Pop)		Seed family within population (Fam)		Site x Pop		Site x Fam	
	Chi ²	P	Chi ²	P	Chi ²	P	Chi ²	P	Chi ²	P	Chi ²	P	Chi ²	P
Biomass	77	0.0001	1.66	0.44	1.93	0.38	120	0.0001	80	0.0001	19608	0.0001	19591	0.0001
Biovolume	34.9	0.0001	2.19	0.33	3.59	0.17	95	0.0001	101	0.0001	4.41	0.036	0.68	0.71
RGR	259	0.0001	2.29	0.32	2.83	0.24	69	0.0001	32.8	0.0001	1.03	0.31	2.12	0.35
Flowering time	4.13	0.042	2.74	0.25	0.52	0.77	142	0.0001	65	0.0001	0	1	5.11	0.08
SLA	8.59	0.003	4.31	0.12	0.27	0.88	5.26	0.15	21	0.0001	5.88	0.015	0	1
WUE	48.6	0.0001	1.84	0.40	2.63	0.27	0	1	-	-	3.33	0.07	-	-
gs	10.35	0.001	2.12	0.35	4.05	0.13	0	1	-	-	17.38	0.0001	-	-
Ci	187	0.0001	0.42	0.81	0.15	0.93	0	1	-	-	7.44	0.006	-	-

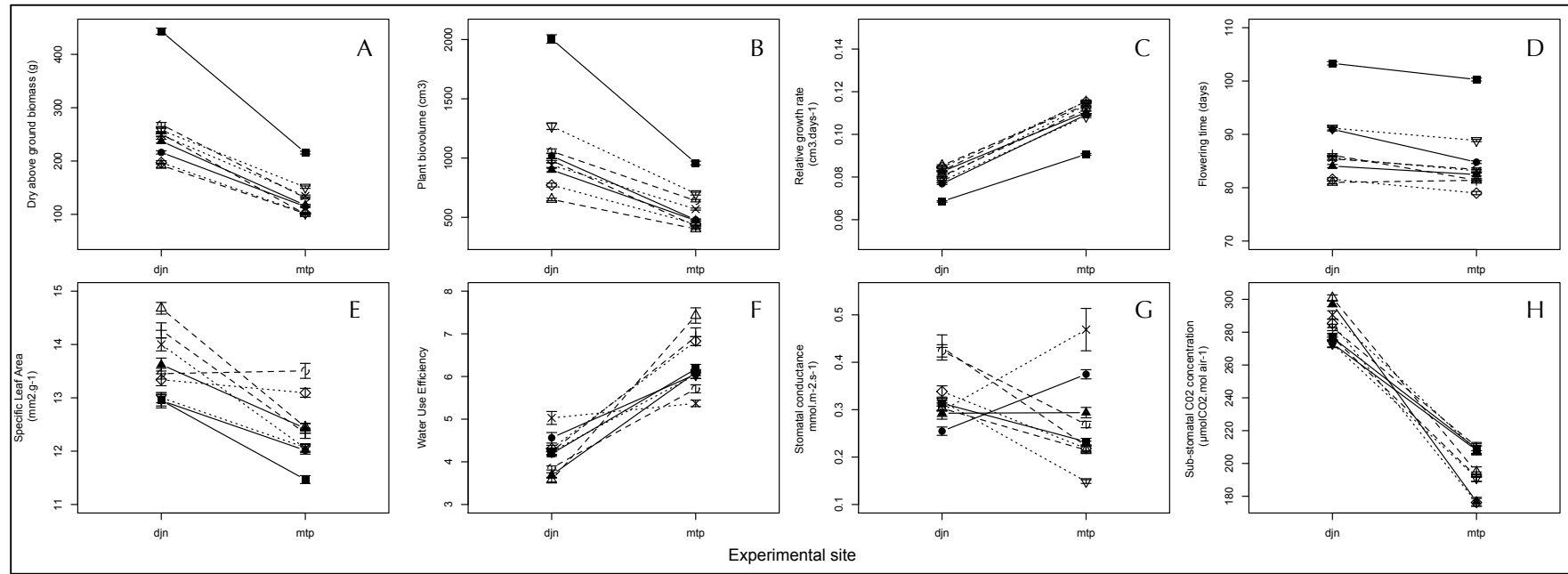


Figure 7. Reaction norms for morphological (above ground biomass (A), biovolume (B), relative growth rate (C)), phenological (flowering time (D)) and physiological (SLA (E), water use efficiency (F), stomatal conductance (G), sub-stomatal CO₂ concentration (H)) plant traits for the 9 studied populations of *Ambrosia artemisiifolia* grown in two experimental sites: dijn: Dijon common garden and mtp: Montpellier common garden. Solid lines: North American populations with Columbus (■), Ottawa1 (●), and Ottawa2 (▲); dashed lines: isolated populations with Bassens (○), Luant (△) and Lucenay (+); pointed lines: core invasive populations with Charité (x), Galmier (◇), and Muzol (▽). Error bars represent standard error of the mean.

Table 9. Means (standard errors) of relative distance plasticity indexes (RDPI) for morphological, phenological and physiological traits measured in the 9 studied populations of *Ambrosia artemisiifolia* grown in two experimental sites. Abbreviations: RGR: relative growth rate, SLA: specific leaf area, WUE: water use efficiency, gs: stomatal conductance, Ci: sub-stomatal CO₂ concentration.

Populations	Morphological traits			Phenological trait	Physiological traits			
	Biomass	Biovolume	RGR	Flowering time	SLA	WUE	gs	Ci
Historical non-invasive								
Bassens	0.380 (0.006)	0.337 (0.006)	0.337 (0.006)	0.064 (0.001)	0.127 (0.003)	0.229 (0.005)	0.185 (0.006)	0.429 (0.008)
Lucenay	0.421 (0.006)	0.411 (0.006)	0.411 (0.006)	0.063 (0.002)	0.122 (0.003)	0.287 (0.007)	0.269 (0.007)	0.535 (0.010)
Luant	0.323 (0.005)	0.316 (0.005)	0.316 (0.006)	0.066 (0.001)	0.125 (0.003)	0.325 (0.008)	0.280 (0.008)	0.487 (0.010)
Core invasive								
Charité	0.346 (0.005)	0.317 (0.006)	0.317 (0.006)	0.066 (0.002)	0.129 (0.003)	0.291 (0.007)	0.238 (0.005)	0.455 (0.009)
Galmier	0.361 (0.006)	0.370 (0.006)	0.370 (0.006)	0.074 (0.002)	0.130 (0.002)	0.291 (0.007)	0.306 (0.007)	0.489 (0.008)
Muzol	0.317 (0.006)	0.371 (0.006)	0.371 (0.006)	0.064 (0.001)	0.121 (0.002)	0.246 (0.007)	0.206 (0.005)	0.424 (0.007)
Native								
Columbus	0.373 (0.005)	0.393 (0.006)	0.393 (0.006)	0.061 (0.002)	0.108 (0.003)	0.252 (0.006)	0.192 (0.007)	0.378 (0.009)
Ottawa1	0.349 (0.006)	0.407 (0.007)	0.407 (0.006)	0.071 (0.002)	0.123 (0.003)	0.267 (0.006)	0.216 (0.008)	0.394 (0.008)
Ottawa2	0.375 (0.006)	0.379 (0.006)	0.379 (0.006)	0.067 (0.001)	0.130 (0.003)	0.281 (0.006)	0.272 (0.007)	0.426 (0.008)

Variance partitioning

Variability in traits was mainly explained by the variation among individuals (**Tab. 10**). For all traits except relative growth rate and biomass, variation among individuals explained more than 50% of the total phenotypic variation. In addition, for physiological traits, variation among individuals explained more than 70% of the total phenotypic variation for stomatal conductance and nearly 90% for specific leaf area and water use efficiency variations. For morphological traits, and two physiological traits water use efficiency and sub-stomatal CO₂ concentration, variation among sites explained an important part of the total phenotypic variation, ranging from 15% for biovolume to 60% for relative growth rate. Variation among population origin explained almost no variation of any of the studied traits, except for specific leaf area and flowering time. For these traits, variation among origin accounted for ~1% of the total phenotypic variation. Variation among populations explained a significant part of the total phenotypic variation in morphological and phenological traits, ranging from 4% for relative growth rate to 24% for flowering time. However, populations explained almost no phenotypic variation for physiological traits. Variation among families explained a lower part of the total phenotypic variation than population. Interactions explained poorly total phenotypic variation. Origin x site explained almost no variation in the studied traits. Variation in population x site interaction explained a weak part of the total phenotypic variation, but was found in all studied traits. We found the same pattern in seed family x site variation, except for specific leaf area.

Narrow sense heritability

Narrow sense heritability values were low for all measured traits ($h^2 < 0.5$, **Tab. 11**). We observed lower values of h^2 particularly for specific leaf area and relative growth rate. Columbus exhibited the highest h^2 values for biomass, biovolume and specific leaf area. No clear pattern allowed native from invasive populations or isolated introduced from core invasive populations to be distinguished according to h^2 values. Ottawa 2 displayed null values for all traits except specific leaf area. Galmier displayed null value for biovolume. Charité and Muzol displayed null value for specific leaf area. Additive genetic variance ranges from 0 to 8.5, except for the biovolume in Bassens population (49.6). We observed lower values for RGR, SLA and flowering time compared to biomass and biovolume for all the studied populations (**Tab.11**).

Table 10. Variance partitioning obtained from mixed effect model with all factors in random and using REML method. var.: Variance components, %: percentage variance of total, (-): no data collected. Abbreviations: RGR: relative growth rate, SLA: specific leaf area, WUE: water use efficiency, gs: stomatal conductance, Ci: sub-stomatal CO₂ concentration.

Factors	Morphological traits						Phenological traits	
	Biomass		Biovolume		RGR		Flowering time	
	var.	%	var.	%	var.	%	var.	%
Site	9.626	39.46	30.8	24.55	4.53E-04	60.01	0.011	2.33
Origin (org)	2.16E-08	0.00	0.000	0.00	1.07E-05	1.42	0.008	1.80
Population (pop)	2.772	11.36	14.7	11.73	2.87E-05	3.80	0.111	23.72
Family within population (fam)	0.797	3.27	6.912	5.51	9.32E-06	1.24	0.018	3.80
org x site	0.000	0.00	0.397	0.32	7.62E-07	0.10	0.000	0.00
pop x site	0.351	1.44	1.869	1.49	3.41E-06	0.45	0.002	0.38
fam x site	0.270	1.11	1.345	1.07	5.29E-06	0.70	0.011	2.31
Residuals	10.6	43.37	69.4	55.33	2.44E-04	32.28	0.306	65.66
	Physiological traits							
	SLA		WUE		gs		Ci	
	var.	%	var.	%	var.	%	var.	%
Site	9.58E-03	4.23	0.105	27.19	0.001	4.44	3817	45.87
Origin (org)	2.52E-03	1.11	0.000	0.00	0.000	0.00	0.000	0.00
Population (pop)	0.00E+00	0.00	1.05E-12	0.00	0.000	0.00	2.94E-06	0.00
Family within population (fam)	9.84E-03	4.35	-	-	-	-	-	-
org x site	0.000	0.00	6.52E-14	0.00	1.12E-05	0.04	0.000	0.00
pop x site	3.18E-03	1.40	0.007	1.90	0.001	5.03	100	1.20
fam x site	7.07E-13	0.00	-	-	-	-	-	-
Residuals	2.01E-01	88.90	0.275	70.91	0.026	90.49	4404	52.93

Table 11. Narrow sense heritability (h^2) values and genetic additive variance (VA) for biomass, biovolume, relative growth rate (RGR), flowering time and specific leaf area (SLA) for the 9 studied populations of *Ambrosia artemisiifolia* grown in two experimental sites.

Populations	Narrow sense heritability (h^2)					Additive genetic variance (VA)				
	Biomass	Biovolume	RGR	Flowering time	SLA	Biomass	Biovolume	RGR	Flowering time	SLA
Bassens	0.316	0.406	0.206	0.407	0.023	5.634	49.6	0.001	0.184	0.001
Luant	0.095	0.133	0.287	0.166	0.140	1.047	5.682	0.002	0.053	0.008
Lucenay	0.299	0.312	0.000	0.169	0.094	5.212	0.176	2.3E-12	0.050	0.006
Charité	0.250	0.428	0.217	0.000	0.000	3.451	0.248	0.001	8.8E-14	0.000
Galmier	0.156	0.000	0.053	0.346	0.245	1.945	2.3E-08	2.9E-04	0.191	3.465
Muzol	0.116	0.156	0.078	0.064	0.000	1.517	0.081	3.5E-04	0.019	9.8E-16
Ottawa1	0.246	0.262	0.000	0.147	0.218	3.214	0.164	0.000	0.047	0.061
Ottawa2	1.3E-18	1.4E-14	0.000	1.2E-12	0.199	1.5E-17	2.3E-16	0.000	3.8E-13	0.015
Columbus	0.350	0.490	0.190	0.264	0.378	8.574	0.358	0.001	0.122	0.027

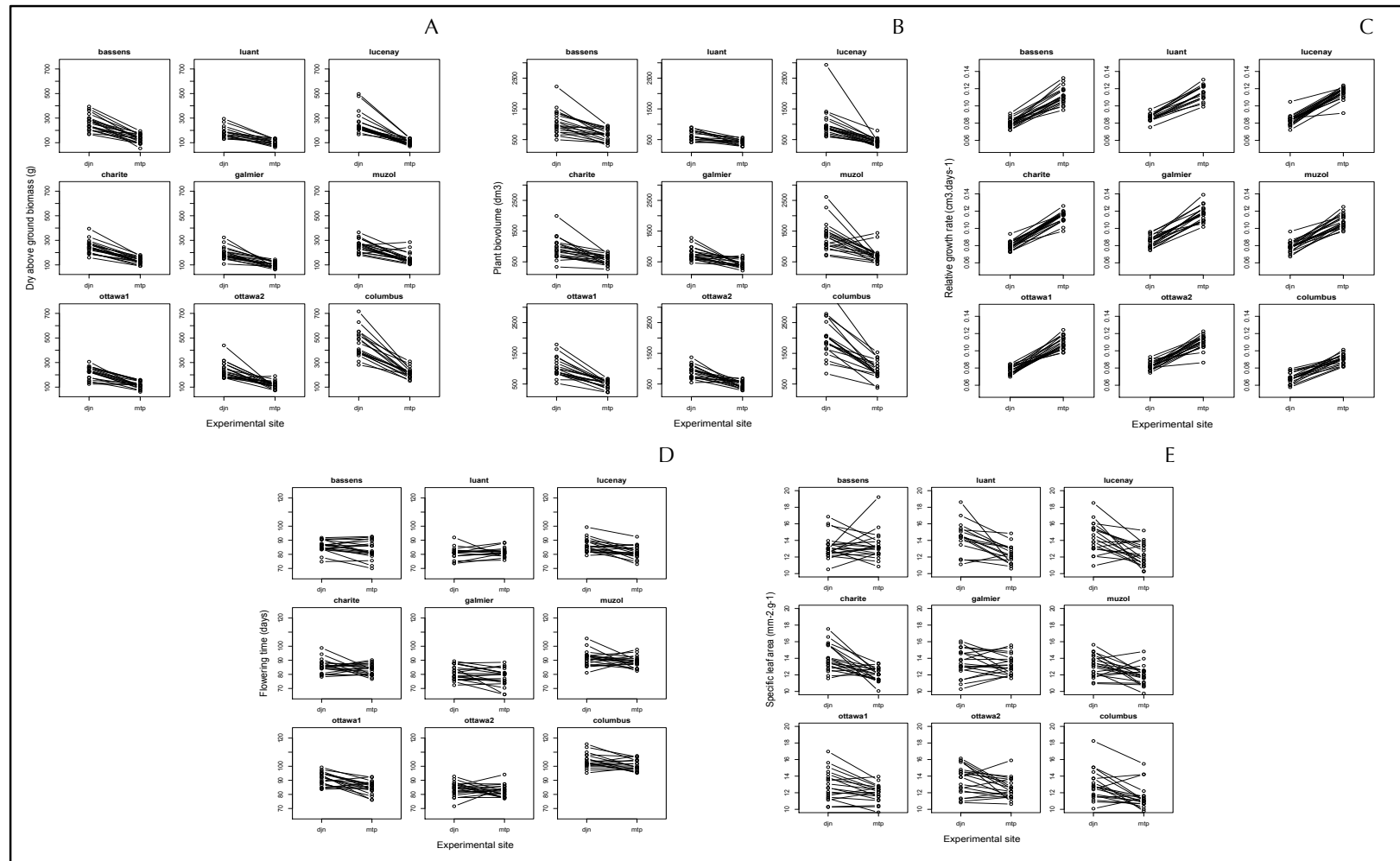


Figure 8. Reaction norms for above ground biomass (A), biovolume (B), relative growth rate (C), flowering time (D) and specific leaf area (E) for seed families among the 9 studied populations of *Ambrosia artemisiifolia* grown in two experimental sites: djn: Dijon common garden and mtp: Montpellier common garden.

DISCUSSION

Population differentiation and variance components

We found genetic differences between populations, but the origin of the populations (geographic and evolutionary history) did not contribute to explain those differences. Genetic differences between populations were trait dependent. Morphological and phenological traits differed significantly between populations. Other common garden studies on common ragweed also showed differentiation in flowering time between native and invasive populations (Hodgins & Rieseberg, 2011) and among French populations in reproduction allocation (Chun et al., 2011). However, physiological traits seemed to not differ between populations.

The analysis of variance partitioning suggested low differentiation among studied populations and high variation within population as already observed with neutral markers (Chun et al., 2010). A large part of the total phenotypic variance remained unexplained. As we used half-sibs seed families, we did not control for paternal contribution. Indeed, an unknown amount of the family variance is not controlled and increases the residual variance. In addition, small scale environmental variation may also affect phenotypic expression of the traits and increase residual variance (Rice & Mack, 1991; Ackerly et al., 2000).

Recently, differentiation between native and invasive populations has been shown, suggesting local adaptation of common ragweed populations (Hodgins & Rieseberg, 2011). Even if we did not find a significant effect of population origin, we found that the population origin explained a small part of the total phenotypic variation (<2%) for relative growth rate, flowering time and specific leaf area. Valladares et al. (2006) argued that all variance components can give meaningful information and minor size effect may be biologically important, especially because small effects can be greatly magnified when a persistent pattern occurs across generation. Hence, our results may indicate population differentiation according to origins but the sample size was too low to detect it effectively.

Phenotypic plasticity

In human disturbed environment, spatial and temporal heterogeneity may favour phenotypic plasticity rather than locally adapted genotypes, especially, if the range of plastic phenotypic response encompasses the amplitude of environmental heterogeneity (Alpert & Simms, 2002). In our study, northern limit of the expansion range with lower solar irradiance and higher water availability may represent less stressful conditions than southern limit. For all the populations, traits responded plastically to environmental variations. Environment influenced differently phenotypic expression according to the studied trait. Biomass,

biovolume, relative growth rate, water use efficiency and sub-stomatal CO₂ concentration showed larger amplitude of response to environmental variation than flowering time, SLA and stomatal conductance, as measured by differences in relative distance phenotypic indexes (RDPI).

Invasive species have been found to be successful in both high- and low-resource environments (Funk & Vitousek, 2007; Funk, 2008). Indeed, adaptive plasticity in resource conservation traits such as water use efficiency and specific leaf area may increase plant fitness and survival and may well contribute to the introduced species invasiveness (Brock & Galen, 2005; Hill et al., 2006; Nicotra & Davidson, 2010). Almost all studied populations of common ragweed showed adaptive phenotypic response in physiological traits to a drier environment. Specific leaf area decreased, reflecting the ability to produce thicker and denser leaves, hence limiting water transpiration and increasing leaf lifespan (Garnier & Navas, 2012). Water use efficiency increased, allowing the plants to conserve water and illustrating a dehydration avoidance strategy (Nicotra & Davidson, 2010). Adaptive phenotypic plasticity to water availability may allow the species to sustain drought events.

Variation in phenotypic plasticity

Variation in phenotypic plasticity also may be an important factor in explaining introduced plant invasiveness (Lavergne & Molofsky, 2007; Droste et al., 2010). Variation in phenotypic plasticity may allow invasive plants to evolve greater phenotypic plasticity and to colonize a broader range of habitats during the later stages of invasion (Richards et al., 2006). Reaction norms differed significantly in all traits, except relative growth rate and flowering time, suggesting variation in phenotypic plasticity between populations. For water use efficiency, the pattern is less clear, but population x site interaction explained the same amount of variation as the other traits, suggesting also variation in phenotypic plasticity for this trait. In addition, variation among families explained a significant part of the total phenotypic variation and, we observed complex patterns of plasticity variation in seed families within population reaction norms. These results suggested the existence of genetic variation for trait phenotypic plasticity, and hence that the phenotypic plasticity in traits might evolve in response to variable selection in heterogeneous environments (Ackerly et al., 2000). Our results supported the observations of common ragweed in highly disturbed habitats in the native and in the invasive ranges (Bassett & Crompton, 1975; Fumanal et al., 2008), and its adaptation ability through high genetic variation and phenotypic plasticity.

We also assessed genetic variation for plant traits using heritability estimates. Although no geographical or historical pattern explained differences in h^2 between populations, differences

in habitats between populations could explain differences we observed (Caruso et al., 2005). Low value of narrow sense heritability does not necessarily mean that the trait is not under selection, since low heritability may reflect strong prior selection that has eliminated genetic variation in a trait of adaptive importance (Gurevitch et al., 2006). Under both stabilizing and directional selection, additive genetic variation for a trait may eventually disappear, however phenotypic variation may remain due to phenotypic plasticity for instance (Gurevitch et al., 2006). For instance, decrease in genetic variance is associated with local adaptation for flowering time (Colautti et al., 2010). Thus the low additive genetic variability and h^2 values we observed may indicate that population traits have already undergone strong selection. Besides, higher level in narrow sense heritability indicated that a plant trait has greater potential to respond quickly to selection (Ackerly et al., 2000). Hence, differences in heritability values between populations suggested that populations may display different directions and amounts of evolutionary change (Rice & Mack, 1991; Simons & Johnston, 2000).

Conclusion

Our results suggested weak genetic differentiation between populations but high phenotypic plasticity in plant traits. This pattern has been observed in other invasive species (Poulin et al., 2007). Common ragweed is a high outcrossing self-incompatible species pollinated by wind (Friedman & Barrett, 2008). Hence, populations must be linked by an intense gene flow, which may prevent populations to locally adapt to their environment by maintaining a high migration rate and thus favouring phenotypic plasticity over local adaptation (Sultan & Spencer, 2002). Furthermore, phenotypic plasticity may impede the process of local adaptation by buffering genetic variation from the effect of natural selection (Schlichting & Pigliucci, 1998). This study on phenotypic plasticity in plant traits may help to reveal the various environmental response capacities of invasive populations and their relative ecological breath (Sultan, 2003). Populations of common ragweed were able to take advantage of benign environments and demonstrated adaptive phenotypic plasticity in resource-use efficiency traits in dryer environment. However, as unexpected, population origins and evolutionary history in the introduced area did not explain the variation observed in phenotypic plasticity.

Populations of common ragweed showed variation for plasticity, and the existence of a genetic potential for adaptive plasticity to evolve in response to selection in heterogeneous environments. Furthermore, narrow sense heritability values differed among populations for the studied traits suggesting that response to selection may be different between populations. As a consequence, this invasive species has the potential to evolve greater invasiveness and some

populations may become more invasive than others and may spread more rapidly from sites of introduction (Droste et al., 2010).

Although we found weak genetic differentiation between populations, evidence for differences between invasive and native populations have been found. Reciprocal transplant experiments are now needed to demonstrate the possibility of populations of common ragweed to adapt to local environments and evaluate the risk of an increase in invasiveness of the species in plant communities.

Acknowledgements

The authors would like to thank Florence Didier and Thierry Fanjas-Mercère for technical assistance, François Duguet and Florence Strbik for field support in the Dijon experimental garden, Pierre-Olivier Cheptou and Thierry Mathieu for experimental facilities at CEFV CNRS Montpellier, François Bretagnolle and Thierry Mathieu for field support in the Montpellier experimental garden, Dr. Xavier Vergé (Agriculture and Agri-Food Canada) and Pr. Emilie Regnier (Ohio State University) for collecting seeds in North America. Financial support of the study was provided by a grant to B.G. Ph.D. proposal from the Conseil Régional de Bourgogne and by research funding from University of Burgundy.

Synthèse des principaux résultats du chapitre III

La structuration de la variance phénotypique montre une forte différenciation au sein des populations, notamment entre les individus au sein des familles, et peu de différenciation entre les populations.

La variation des traits étudiés ne semble pas être expliquée par l'origine géographique ou l'histoire évolutive des populations étudiées. En revanche, les traits morphologiques et phénologiques diffèrent entre populations, mais pas les traits physiologiques.

Tous les traits fonctionnels étudiés sont plastiques, mais l'intensité de la réponse, mesurée à l'aide d'indices, varie selon le trait considéré. L'ambrosie à feuilles d'armoise montre une plasticité phénotypique adaptative en réponse au manque d'eau dans le sud de la zone d'expansion.

Les populations étudiées démontrent une stratégie opportuniste dans l'acquisition des ressources. En conditions favorables, la plasticité phénotypique permet un accroissement de la biomasse et de la capacité à acquérir les ressources, un patron lié à l'invasion chez de nombreuses espèces introduites.

Le potentiel évolutif vers une plus grande plasticité phénotypique existe chez les populations étudiées mais semble contraint par une faible variance additive. Ainsi la réponse à la sélection sera lente.

L'ensemble de ces éléments tend à montrer que l'ambrosie à feuilles d'armoise est capable d'envahir et de coloniser une large gamme d'environnements et que le potentiel pour un accroissement de la zone de répartition existe.

- CHAPITRE IV -

**Plasticité phénotypique et différenciation génétique des
traits liés à la germination et à la croissance des
hypocotyles entre les populations natives et
introduites d'ambrosie.**

Introduction générale au chapitre IV

Ce chapitre est rédigé en anglais sous forme d'article scientifique. Il fait l'objet d'une publication en préparation.

L'évolution des traits fonctionnels chez les espèces exotiques introduites est reconnue comme un des facteurs pouvant expliquer le caractère envahissant de ces espèces. Les études de génétiques quantitatives permettent de mettre en lumière les processus évolutifs ayant eu lieu lors de l'introduction et au cours de l'expansion dans l'aire d'introduction, mais également de déterminer le potentiel évolutif existant dans les populations étudiées.

La germination et les premiers stades de développement des plantules sont des paramètres qui vont fortement influencer le développement et donc le succès d'une espèce annuelle comme l'ambrosie à feuilles d'armoise. Caractériser ces paramètres et leur évolution suite à l'introduction de l'espèce en France peut permettre de mieux comprendre le succès de cette espèce invasive.

En comparant des populations de l'aire native à des populations de l'aire d'introduction avec une histoire évolutive différente, il est possible de mettre en évidence l'évolution des traits au cours du processus d'invasion. De plus, la comparaison de ces populations dans différents environnements permet de mesurer la plasticité des traits fonctionnels étudiés, et sa possible évolution.

Nous avons donc comparé les capacités de germination et de croissance des hypocotyles de populations d'ambrosie de différentes origines géographiques et évolutives le long d'un gradient de température. Le but de cette approche est de déterminer si les traits fonctionnels en lien avec la germination et la croissance des plantules ont évolué permettant ainsi une meilleure germination dans l'aire d'introduction, ou si l'adaptation se produit grâce à une importante plasticité phénotypique des traits à la température. La mesure du potentiel évolutif peut également permettre de quantifier le risque de voir une population accroître son potentiel envahissant en répondant rapidement aux pressions de sélection d'un nouvel habitat.

Adaptation and phenotypic plasticity in seed germination and hypocotyl growth traits in the invasive North American common ragweed *Ambrosia artemisiifolia* L.

ABSTRACT

In annual species, the seedling stage is of crucial importance for population dynamics. Surprisingly, very few studies have investigated differences in adaptation and phenotypic plasticity on seedling traits in annual invasive species. Based on populations from the native range (North America) and the invasive range (France) of *Ambrosia artemisiifolia*, we tested whether populations exhibited differentiation in level of phenotypic plasticity and distinct trait response for seed germination and hypocotyl growth. Furthermore, we compared invasive populations with distinct evolutionary history in France in order to test whether differentiation occurred also with different invasiveness of populations. First, we measured seed germination rate in 3 native, 3 isolated introduced and 3 core invasive populations of *A. artemisiifolia* at 7 levels of germination temperature. We used the loess smoothing technique to perform continuous norms of reaction and to quantify total plasticity to temperature for each population. Then, we compared seed germination and hypocotyl growth traits expressed at population and half-sib family levels, in two temperature environments. The continuous norms of reaction for each of the 9 populations of *A. artemisiifolia* exhibited similar patterns through the temperature gradient and total plasticity level was not significantly different for the populations tested. Hence, evolution of plasticity to germination temperature after introduction and during invasion process was not detected. However, higher germination in invasive populations was observed at intermediate temperatures. We found difference in seed germination and hypocotyl growth traits at population and half-sib family levels and high amount of additive genetic variance, when populations were compared at two different temperature environments. These observations suggested an important evolutionary potential, which may favour adaptation of seedling traits to the local environment. Furthermore, significant interactions with temperature at population and seed family within population levels suggested variation in phenotypic plasticity and evolutionary potential in reaction norms. Phenotypic plasticity and adaptation could occur at the same time in populations of common ragweed. Thus, selection could favour some specific trait responses under local environment constraints, while keeping an important level of plasticity, essential to maintain plant fitness in a disturbed environment.

Keywords: seedling traits, norms of reaction, temperature, heritability, invasiveness, common ragweed

INTRODUCTION

Phenotypic plasticity and rapid evolutionary change represent two main mechanisms from which a species may adapt to a changing environment. During the process of invasion, introduced alien species may have to face new environmental conditions and selection regimes in the introduced range. Thus, adaptive mechanisms like phenotypic plasticity and rapid evolutionary change have been identified as important evolutionary processes that could facilitate successful invasions (Richards et al., 2006; Prentis et al., 2008; Buswell et al., 2011).

Phenotypic plasticity is defined as the property of a genotype to express different phenotypes in response to different environments (Pigliucci, 2005). Thus, phenotypic plasticity has been largely viewed as a trait favouring the invasion of nonindigenous species because it can enhance their ability to quickly cope with new environmental conditions (Richards et al., 2006). Indeed, plasticity of key functional traits, e.g. reproductive and growth traits, may determine the organism's ability to establish (Sultan, 2003). We used functional plant traits to describe readily measurable morphological, physiological and phenological attributes, which expression is expected to change with the environment (Drenovsky et al., 2012).

As phenotypic plasticity, genetic variation is needed for plants to respond and adapt to environmental challenges and new selection regimes. In the process of plant invasion, multiple introductions and hybridization in the invasive range, either interspecific or among introduced populations, are factors that can increase standing genetic variation (Prentis et al., 2008). By incorporating new genes in the available pool, multiple introductions may alleviate the negative consequences of genetic bottleneck and founder effect, and increase genetic diversity and heritable phenotypic variation of plant traits in introduced alien species (Lavergne & Molofsky, 2007). Besides, hybridization can favour the emergence of new traits that confer better adaptation to the new environments (Bailey et al., 2007). These mechanisms can promote a high level of additive genetic variance underlying rapid evolutionary change and adaptation in nonindigenous species, which in turn, may increase invasiveness in the new range (Suarez & Tsutsui, 2008). Thus, studying phenotypic plasticity and the evolutionary potential may help to gauge plant invasiveness.

Because common garden experiments allow studying ecological and evolutionary processes causing phenotypic differentiation, they have been largely used in plant invasion studies. By comparing native vs. invasive populations of an introduced alien species in a suit of different common environments, common garden experiments allow disentangling the phenotypic plasticity from the adaptive evolution as the sources of phenotypic evolution in

introduced alien species (Moloney et al., 2009). Differences in phenotypic plasticity can be revealed by representing reaction norms, and genetic differences can be revealed by differences among populations in mean trait responses. Recent studies have shown evidences for evolution of life history traits in the post-introduction phase of the invasion process (Moloney et al., 2009). Thus, the use of invasive populations with different evolutionary histories in a common garden experiment may allow to better understand the evolution of traits that promotes the invasive success of an introduced alien species.

Numerous studies have demonstrated high phenotypic plasticity or rapid evolutionary change in growth or reproductive traits in invasive species (Sexton et al., 2002; Chun et al., 2007; Lavergne & Molofsky, 2007; Caño et al., 2008). However, studies on germination traits remain scarce whereas seedling stage is of crucial importance for population dynamics, especially in annual plants. Indeed, seed dispersal, germination and seedling recruitment are key processes influencing the abundance and distribution of plants (McAlpine & Jesson, 2008). In addition, adaptation to new environments often entails evolution of seed traits, for instance timing of germination, seedling recruitment (Simons & Johnston, 2006). Hence, studying germination of alien plant species can provide insights into processes of range expansion and adaptation to new locations (Donohue et al., 2005).

Ambrosia artemisiifolia is an annual ruderal weed invading mostly disturbed areas, which exhibits a large ecological tolerance (Fumanal et al., 2008). Common ragweed is an out-crossing, wind-pollinated plant that produces massive quantity of highly allergenic pollen (Laaidi et al., 2003; Friedman & Barrett, 2008). Studies on neutral genetic markers have shown that common ragweed has been repeatedly introduced to Europe including France (Genton et al., 2005; Gaudoul et al., 2011). In France, introduced populations have been shaped mainly by multiple introductions and population admixture as a consequence of an intense gene flow (Chun et al., 2010). Furthermore, the species displayed a high genetic variability within native and invasive populations (Genton et al., 2005; Chun et al., 2010). This important level of additive genetic variance constitutes a basis for rapid evolutionary change in plant traits (Novak, 2007). Indeed, previous studies on common ragweed have reported evolution in growth and reproductive traits between native and invasive populations (Chun et al., 2011; Hodgins & Rieseberg, 2011).

The historical spread of common ragweed in France has been redrawn using herbarium records (Chauvel et al., 2006), identifying populations of common ragweed that have been introduced in France in the late 19th century and the early 20th century. Thus, historical invasive populations responsible of the early invasion can be found *in natura*.

When populations spread over large habitat gradient, they may undergo an important range of climates, and temperature may vary on a wide scale. Hence, broad environmental tolerance and plasticity to temperature may play an important role in the ability of the introduced alien species to invade (Maron et al., 2007). In the present study, we compared native populations to isolated and core invasive populations of common ragweed for germination and hypocotyl growth traits in different temperature environments. First, we investigated the plastic response in seed germination rate, in a gradient of 7 temperatures using continuous norms of reaction. Then, we investigated differentiation and variability in germination and hypocotyl growth traits at the population and half-sibs families levels, at two temperatures. We ask whether (i) populations of *A. artemisiifolia* have evolved different phenotypic plastic response to seed germination rate following species introduction in France and along the invasion process, (ii) invasive populations exhibited different germination and hypocotyl growth traits allowing a more efficient germination and seedling growth compared to native populations, (iii) differentiation in germination and hypocotyl growth traits has evolved during the process of invasion in France.

MATERIAL AND METHODS

Population sampling

We collected seeds from 9 populations of *Ambrosia artemisiifolia*, with 3 populations originated from the native range (North America) and 6 populations originated from the invasive range (France). We sampled French populations with contrasted evolutionary history. Three populations were sampled according to herbarium data. These populations occurred in the beginning of the 20th century and have persisted as small, isolated populations with no secondary hybridization with the core invasive area (Chauvel et al., 2006). These populations were considered as naturalized and designated as isolated populations. Three populations were sampled in the core invasive area in the Rhône valley and the Loire valley, the most invaded areas in France. These populations resulted from the colonization and the expansion of the populations previously introduced in the Rhône valley (Chun et al., 2010). These populations were designated as core invasive populations (**Tab. 12**).

Table 12. Origin, status, and collection year for *Ambrosia artemisiifolia* populations.

Collection sites	Status	Acronyms	Collection year
Native range			
Columbus, Ohio, U.S.A.	Native	Columbus	2007
Ottawa, Ontario, Canada	Native	Ottawa 1	2007
Ottawa, Ontario, Canada	Native	Ottawa 2	2007
Invasive range			
Bassens, Gironde, France	Isolated	Bassens	2009
Luant, Indre, France	Isolated	Luant	2009
Lucenay-lès-Aix, Nièvre, France	Isolated	Lucenay	2009
Charité-sur-Loire, Nièvre, France	Core invasive	Charité	2009
Saint Galmier, Loire, France	Core invasive	Galmier	2009
Saint-Jean-de-Muzols, Ardèche, France	Core invasive	Muzol	2009

To minimize non-genetic effects such as maternal effects, we used seeds from one generation of crossing individuals grown in a standardized environment. Thirty plants of each population were grown in a greenhouse at INRA Dijon (Burgundy, France) to provide the adequate control of pollination among plant populations. In May 2010, we collected seeds from each maternal plant separately to constitute seed lots made of half-sibs. For each population, we selected 20 seed families of which the mean weight of 100 seeds was recorded. All seeds were stored on moist paper at 4°C for 4 weeks to alleviate primary seed dormancy before any of the experiments done.

Estimation of the plastic response to temperature

Each studied population was represented by 50 seeds of randomized genotypic origin within population (10 seed families) with two replicates by population. We used growth chambers to produce different temperature environments with a controlled photoperiod of 16h of light. To limit competition between seeds in germination boxes, we put only 5 seeds per fold of a moist pleated filter paper. Seeds were allowed to germinate under 7 temperatures ranging from 0°C to 30°C by step of 5°C. We daily checked for the number of germinated seeds, noticed by the emergence of the radicle during 6 weeks. Once germinated, seed was eliminated from the germination box. At each temperature, we calculated the fraction of germinated and non-germinated seeds to draw the continuous norms of reaction for the 9 populations. We fitted the shape of the norms of reaction using the non-parametric loess smoothing procedure (Simons & Wagner, 2007) implemented in the software R (R Development Core Team, 2011). We selected the smoothing parameter (α) independently for each population using the akaike information criterion implemented in the package paleoMAS in R (Correa-Metrio et al., 2011). We also calculated a 95% confidence interval for each predicted norm of reaction and two indices of the degree of plasticity to temperature for each population from the loess predictor (λ): total plasticity (P_T), the change in loess predictor λ over the entire range of i environments (1) and standardized total plasticity ($P.^{\circ}C^{-1}$), total plasticity value standardized by the range of environmental values (2).

$$P_T = \sum |\lambda_{i+1} - \lambda_i| \quad (1)$$

$$P.^{\circ}C^{-1} = (\sum |\lambda_{i+1} - \lambda_i|) / (T_{\max} - T_{\min}) \quad (2)$$

Estimation of germination and hypocotyl growth traits

We used 10 seed families by population, different from the ones used in the previous experiment. A seed family was represented by 20 seeds. We measured the kinetics of seed germination and of hypocotyl growth at 2 different temperatures $T_1 = 10^{\circ}C$ and $T_2 = 25^{\circ}C$, with two replicates by temperature environment. Forty seeds by family were tested for germination as already described and daily checked for seed germination during six weeks. Daily-germinated seeds were transferred in new germination boxes in order to measure hypocotyl growth. Germinated seeds were stored on moist pleated germination paper with no more than three germinated seeds by fold to avoid side effect and competition on hypocotyl and radicle growth. To measure the hypocotyl growth ability solely linked to seed reserve, germination boxes were wrapped with aluminium foil to keep dark conditions to prevent effective photosynthesis. The length of hypocotyl was measured in a darkroom under green light 2 days after the transfer of the germinated seed in the germination box, then every 4 days until there was no significant elongation observed between two measurements.

Estimation of the traits values of seed germination and hypocotyl growth

Estimation of traits values was calculated using the package “A Flexible Modelling Environment for Inverse Modelling, Sensitivity, Identifiability, Monte Carlo Analysis” (FME) implemented in R software (Soetaert & Petzoldt, 2010). We used a modified Weibull equation (3) to fit a generalized logistic curve to the cumulative germination of seeds as a function of time (x) (Gardarin et al., 2011). We estimated the maximum of seed germinated (m_g), the delay to observe the first germination (x_{0g}), the time to reach 50% of the maximal germination (x_{50g}) and a curve shape parameter (b_1).

$$y = m_g \left[1 - e^{-\ln 2 \left(\frac{x - x_{0g}}{x_{50g} - x_{0g}} \right)^{b_1}} \right] \quad (3)$$

We also calculated the germination speed $\mathcal{V}_g$ as:

$$\mathcal{V}_g = \frac{m_g \times b \times \ln(2)}{2(x_{50g} - x_{0g})} \quad (4)$$

with m_g , b_1 , x_{0g} and x_{50g} as the parameters from the equation (3).

Similarly, we used a modified Weibull equation (5) to fit a generalized logistic curve to the hypocotyl elongation as a function of time (x) (Gardarin et al., 2010). We estimated the observed maximal length of the hypocotyl (m_h), the time to reach 50% of the maximal length (x_{50h}) and a curve shape parameter (b_2).

$$l = m_h \left[1 - e^{-\ln 2 \left(\frac{x}{x_{50h}} \right)^{b_2}} \right] \quad (5)$$

We also calculated the elongation speed for hypocotyl ($\mathcal{V}_h$) as:

$$\mathcal{V}_h = \left[\frac{m_h \times b_2 \times \ln 2}{x_{50h}} \right] \times \left[\frac{b_2 - 1}{b_2 \times \ln 2} \right]^{\frac{b_2 - 1}{b_2}} \times e^{\frac{1 - b_2}{b_2}} \quad (6)$$

with m_h , b_2 and x_{50h} the parameters from the equation (5).

Statistical analyses

We compared the smoothing parameters estimated for continuous reaction norms using mixed effect modelling using the package “Linear and Non-Linear Mixed Effect Models” (nlme) in R (Pinheiro et al., 2011). Mixed effect models were performed on the germination (m_g , x_{50g} and $\mathcal{V}_g$) and the hypocotyl (m_h , x_{50h} and $\mathcal{V}_h$) traits using Restricted Maximum Likelihood (REML) method with the package “Linear mixed-effects models using S4 classes” (lme4) (Bates et al., 2011) implemented in R to divide the phenotypic variance into both genetic and environmental components for each estimated traits.

Model 1

We first ran a mixed effect model on the whole dataset with the temperature (Temp), the status of the population (Status) and the repetition (Block) as fixed effects, and, the population (Pop), the seed family within population (Fam), and their interaction with the temperature (PopxTemp and FamxTemp) as random effects. To meet the assumptions of normality, x_{50g} , x_{50h} and v_h values were natural log transformed, v_g values were fourth root transformed and m_h values were squared root transformed. The significance of fixed effects was estimated by an ANOVA using the package “Companion for Applied Regression” (car) (Fox & Weisberg, 2011) implemented in R. Because the dataset was unbalanced, we first performed an ANOVA with a type III sum of squares and if there was no significant interaction we performed an ANOVA with a type II sum of squares. We used a likelihood ratio to test for the significance of random effects.

Model 2

We then ran mixed effect models for each population separately with temperature (Temp), and repetition (Block) as fixed effects and, seed family within population (Fam) and its interaction with the temperature (FamxTemp) as random effects. The significance of fixed effects was estimated as for the model 1 above. We removed the Block effect when it was not significant in the ANOVA to improve the model efficiency for the estimation of the genetic parameters.

Genetic parameters

Genetic parameters were estimated for germination and hypocotyl growth traits with genetic variance estimates obtained from the models performed. The among-population differentiation (Q_{st}) was calculated as following:

$$Q_{st} = \frac{\sigma_p^2}{\sigma_p^2 + 2\sigma_w^2} \quad (7)$$

where σ_p^2 was the genetic variance between population, and σ_w^2 the genetic variance within population estimated by using the model 1. Because seeds from a family were half-sibs, the variance within population was estimated as $\sigma_w^2 = 4 \times \sigma_f^2$, with σ_f^2 the observed variance among families.

We also calculated the narrow-sense heritability (h^2) of traits as following:

$$h^2 = \frac{4\sigma_f^2}{4\sigma_f^2 + \sigma_{eft}^2 + \sigma_i^2} \quad (8)$$

where σ_f^2 was the observed variance among families, σ_{eft}^2 the observed variation for the seed family x temperature interaction, and σ_i^2 the observed variance among individuals estimated by using the model 2.

RESULTS

Plastic response of populations to temperature

Differences in the continuous norms of reaction for seed germination were found among the 9 populations of *A. artemisiifolia* tested (**Fig. 9**). Native populations displayed a steady increase in germinated seed number over the entire temperature gradient, except Ottawa 1, which exhibited a plateau between 10 and 15°C. The 95% confidence intervals (CI) of the three curves of native populations overlapped until 15°C indicating that native populations did not differ significantly in seed germination pattern. Above 15°C, Columbus and Ottawa 2 were significantly different from each other but were not different from Ottawa 1 (**Fig. 10**). Core invasive populations displayed a sharp increase in seed germination between 0°C and 15°C, reaching almost the maximum of germinated seed around 15°C. Indeed, these populations hardly germinated at low temperatures (< 5°C) but much more effectively at intermediate and high temperatures (**Fig. 9**). Furthermore, the 95% CI of Charité and Muzol overlapped over the whole temperature gradient indicating no significant difference between the two populations. However, Galmier was found to be significantly different from the two other populations between 12°C and 17°C (**Fig. 10**). Isolated populations showed low germination at low temperatures, and effectively germinated at intermediate and high temperatures (**Fig. 9**). Bassens was significantly different from Luant and Lucenay since 7°C. Luant exhibited the lowest proportion of seeds germinated and Bassens the highest germination rate (**Fig. 10**).

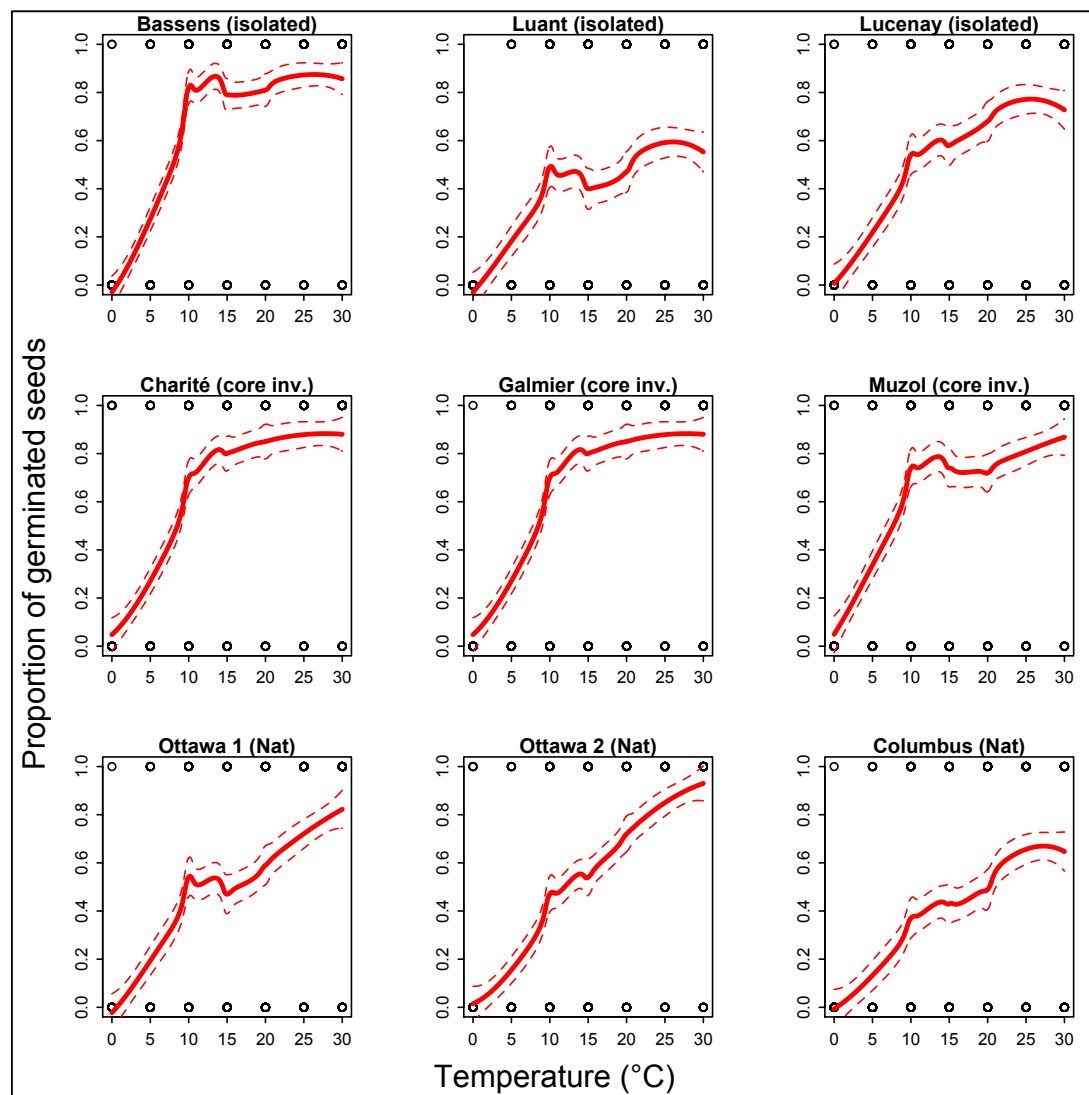


Figure 9. Continuous norms of reaction for germination rate in different temperature environments of the 9 populations of *A. artemisiifolia* tested, with solid lines: evolution of reaction norms; broken lines: 95% confidence intervals of the predicted values. Abbreviations: (isolated): isolated introduced populations, (core inv.): core invasive populations, and (Nat): native populations.

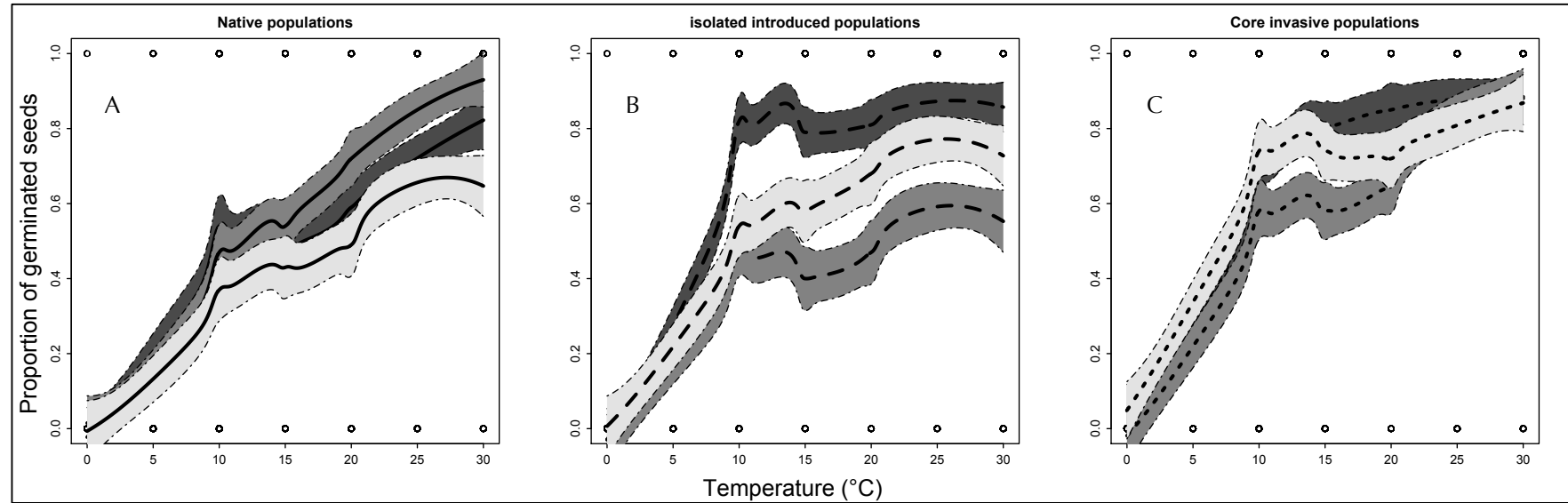


Figure 10. Continuous reaction norms and 95% confidence intervals for each population status with native populations (A), isolated introduced populations (B), and core invasive populations (C). Solid lines: native status with Ottawa 1 in dark grey, Ottawa 2 in grey and Columbus in light grey; dashed lines: isolated introduced status, with Bassens in dark grey, Luant in grey and Lucenay in light grey; dotted lines: core invasive status, with Charité in dark grey, Galmier in grey and Muzol in light grey; black dashed-pointed lines: upper and lower limits of the 95% confidence intervals of the reaction norms.

The Total plasticity (P_T) and the plasticity per °C or standardized plasticity ($P.°C^{-1}$) for the germination rate were calculated for the 9 populations over the temperature gradient. Bassens exhibited the highest values and Columbus the lowest, the other populations were close each other (**Tab. 13**), but no significant difference between population statuses ($F_{2,6}=0.20$, $p=0.82$) and among populations ($L=3.31$, $p=0.069$) in P_T and $P.°C^{-1}$ were found.

Table 13. Total and standardized plasticities for germination rate in the 9 populations of *Ambrosia artemisiifolia*.

Status	Populations	Total Plasticity (P_T)	Standardized Plasticity ($P.°C^{-1}$)
Historical	Bassens	1.1210	0.0374
Historical	Luant	0.8864	0.0295
Historical	Lucenay	0.8705	0.0290
Recent	Charité	0.8734	0.0291
Recent	Galmier	1.0179	0.0339
Recent	Muzol	0.9831	0.0328
Native	Columbus	0.7244	0.0241
Native	Ottawa 1	1.0530	0.0351
Native	Ottawa 2	0.9596	0.0320

Germination

Maximum germination rate (m_g), time to reach 50% of the maximum germination rate (x_{50g}) and germination speed ($\mathcal{V}_g$) differed significantly between temperatures whatever the population was (**Tab. 14**). On average across the 9 populations, the increase of temperature enhanced m_g and $\mathcal{V}_g$ of about 15% and by 86% respectively between 10°C and 25°C, consequently x_{50g} decreased by 82% (**Fig. 11**). Differences among populations and among seed families within populations were highly significant for m_g , x_{50g} and $\mathcal{V}_g$. Significant interactions between seed families within populations and temperature for the three germination traits measured were found. However, interaction between population and temperature was only significant for $\mathcal{V}_g$ (**Tab. 14**).

Hypocotyl growth

Maximal elongation of hypocotyl (m_h) did not differ between temperatures (**Tab. 14**). Time to reach 50% of the maximal elongation (x_{50h}) and elongation speed ($\mathcal{V}_h$) were significantly different between temperatures. On average, the increase in temperature enhanced strongly $\mathcal{V}_h$ by 54%, and thus shortened x_{50h} , which decreased by 66%. However, m_h lowly increased by 3% (**Fig. 12**). The 3 hypocotyl growth traits measured did not differ between blocks and statuses

of populations, but we found a significant interaction between temperature and the status of populations for x_{50h} .

Significant differences among populations for m_h and $\mathcal{V}_h$ but not for x_{50h} were found. However, the 3 traits were significantly different among seed families within populations. We did not find any significant interaction between populations and temperature, either between seed families within populations and temperature, except for x_{50h} where the interaction was found to be highly significant between seed families within populations and temperature.

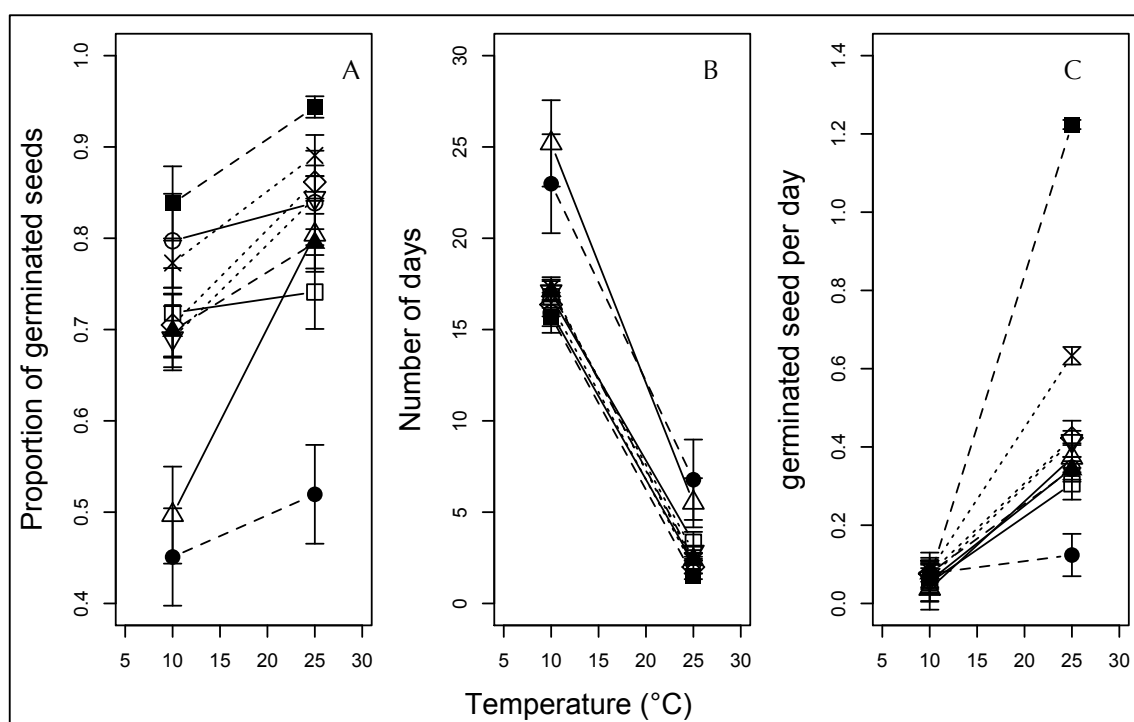


Figure 11. Reaction norms for the three germination traits measured at two temperatures 10°C and 25°C, maximum germination rate (m_g) (A), time to reach 50% of the maximum of germination (x_{50g}) (B) and speed of germination ($\mathcal{V}_g$) (C), for the nine populations of *A. artemisiifolia*. Solid lines: native populations with Ottawa1 ($\square$), Ottawa 2 ($\circ$), and Columbus (Δ); dashed lines: isolated introduced populations with Bassens ($\blacksquare$), Luant ($\bullet$), and Lucenay ($\blacktriangle$); pointed lines: core invasive populations with Charité ($\times$), Galmier ($\diamond$), and Muzol (∇).

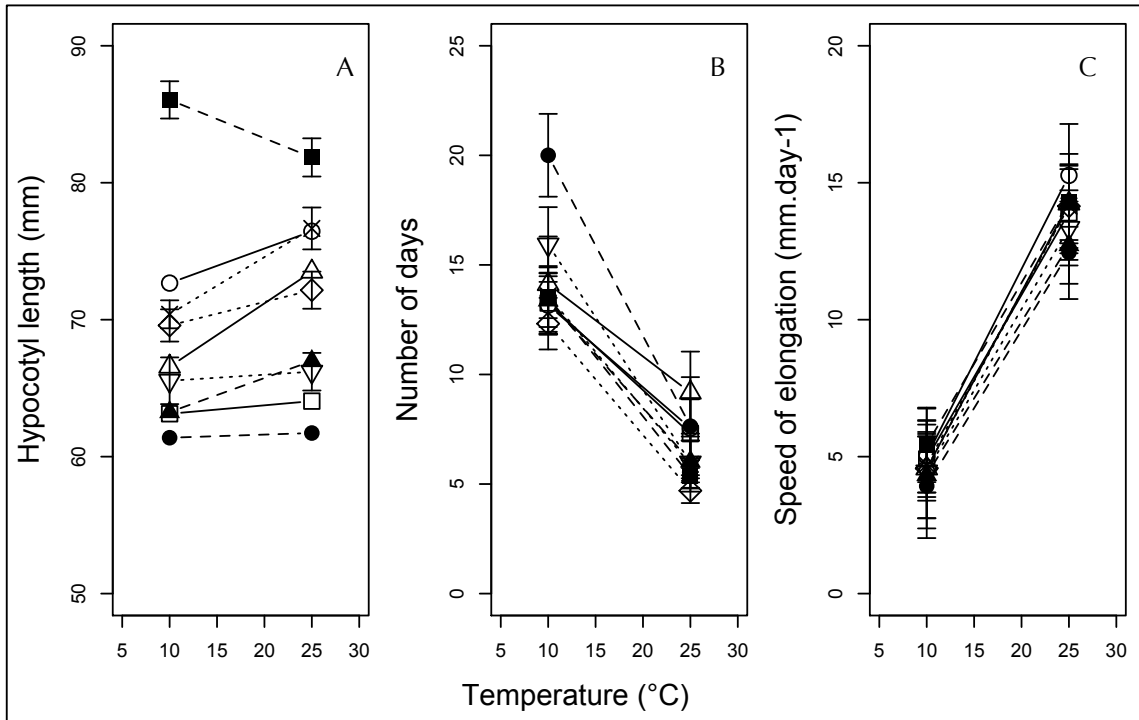


Figure 12. Reaction norms for the three hypocotyl growth traits measured at two temperatures 10°C and 25°C, maximum of elongation (m_h) (A), time to reach 50% of the maximum of elongation (x_{50h}) (B) and speed of elongation (v_h) (C), for the nine populations of *A. artemisiifolia*. Solid lines: native populations with Ottawa1 (□), Ottawa 2 (○), and Columbus (Δ); dashed lines: isolated introduced populations with Bassens (■), Luant (●), and Lucenay (▲); pointed lines: core invasive populations with Charité (×), Galmier (◇), and Muzol (▽).

Table 14. Mixed model analyses of variance (Chi² test) for fixed effects of Temperature (Temp), status of populations (Status) and replicates (Block), and random effects of populations (Pop), seed families within populations (Fam) and their interactions with temperature (Pop x Temp and Fam x Temp) on germination and hypocotyl growth traits for the 9 populations of *A. artemisiifolia* studied.

Factors	Germination traits						Hypocotyl growth traits					
	Maximum of germination (m _g)		Time to reach 50% of maximal germination (x _{50g})		Speed of germination (V _g)		Maximal elongation (m _h)		Time to reach 50% of maximal elongation (x _{50h})		Speed of elongation (V _h)	
	Chi ²	p-value	Chi ²	p-value	Chi ²	p-value	Chi ²	p-value	Chi ²	p-value	Chi ²	p-value
Fixed structure												
Temperature (Temp)	14.6	0.0001	476	0.0001	39.8	0.0001	2.07	0.150	4028	0.0001	7020	0.0001
Status	0.707	0.702	0.981	0.612	1.21	0.547	0.05	0.975	2.24	0.326	1.80	0.407
Block	0.155	0.694	0.19	0.667	0.009	0.924	0.008	0.931	1.40	0.237	3.39	0.066
Temp x Status	0.487	0.784	1.25	0.535	0.087	0.957	0.472	0.790	6.82	0.0330	1.89	0.389
Temp x Block	0.214	0.645	2.73	0.099	0.01	0.92	4.06	0.0439	2.78	0.095	1.78	0.182
Status x Block	5.26	0.072	0.541	0.763	0.202	0.904	0.705	0.703	1.24	0.538	5.10	0.78
Temp x Status x Block	0.247	0.884	1.41	0.494	0.176	0.916	1.928	0.381	0.287	0.866	0.651	0.722
Random structure												
Population (Pop)	21.7	0.0001	12.1	0.0069	13	0.0047	18.9	0.0003	2.58	0.461	11.1	0.0113
Seed family within population (Fam)	102	0.0001	107	0.0001	25.2	0.0001	445	0.0001	192	0.0001	237	0.0001
Pop x Temp	3.59	0.058	2.97	0.085	4.11	0.0427	0	1	0	1	0	1
Fam x Temp	9.41	0.0091	33.6	0.0001	7.36	0.0252	4.02	0.134	24.5	0.0001	5.65	0.059

Genetic population differentiation

The degree of among population differentiation (Q_{ST}) was low. For germination and hypocotyl growth traits, Q_{ST} values were lower than 0.1 showing that the additive genetic variance of traits was mainly within population (**Tab. 15**). The values of narrow-sense heritability (h^2) were quite high for almost two third of the studied populations concerning the germination traits ($h^2 > 0.5$) explaining the presence of heritable variation in the selected germination traits. Populations exhibited lower h^2 values for hypocotyl growth traits ($h^2 < 0.5$) compared with germination traits (**Tab. 15**). There was no geographical pattern explaining the differences between h^2 values. However, we found some distinctive patterns: Galmier displayed a null h^2 for maximum of germination; Lucenay and Ottawa 1 exhibited also very low h^2 value for m_g , and Ottawa 1 for x_{50g} .

Table 15. Narrow-sense heritability (h^2) and differentiation among population (Q_{ST}) values for germination and hypocotyl growth traits for 9 populations of *A. artemisiifolia* compared at two temperatures 10°C and 25°C.

Status	Populations	Germination traits			Hypocotyl growth traits		
		$h^2 (m_g)$	$h^2 (x_{50g})$	$h^2 (V_g)$	$h^2 (m_h)$	$h^2 (x_{50h})$	$h^2 (V_h)$
Historical	Bassens	0.4753	0.8709	0.8709	0.4153	0.0143	0.3233
Historical	Luant	0.9107	0.7905	0.5706	0.2272	0.0764	0.2185
Historical	Lucenay	0.0482	0.7219	0.7219	0.1802	0.0866	0.0070
Recent	Charité	0.5746	0.4249	0.2752	0.3423	0.1858	0.0574
Recent	Galmier	0.0000	0.6964	0.4932	0.2652	0.1194	0.3167
Recent	Muzol	0.6657	0.5122	0.5693	0.1734	0.1402	0.1585
Native	Ottawa 1	0.0522	0.0814	0.4691	0.3465	0.1352	0.3928
Native	Ottawa 2	0.7699	0.7279	0.1793	0.3811	0.2616	0.1807
Native	Columbus	0.7388	0.2334	0.2923	0.5472	0.1664	0.3710
Q_{ST}		0.08882	0.06105	0.08974	0.07728	0.04038	0.08040

We found a positive correlation between the speed of elongation and the mean seed weight of the populations tested ($p = 0.0065$, $r^2 = 0.68$). Furthermore, the correlation between the maximum of elongation and the mean seed weight of the populations was marginally significant ($p = 0.067$, $r^2 = 0.40$).

Variance partitioning

Block and status of the populations explained no variation of any of the traits measured. Variability in timing of germination (x_{50g}), timing of elongation (x_{50h}) and speed of elongation (V_h) were mainly explained by temperature (88%, 88% and 84% respectively). For maximum

germination rate (m_g), populations and seed families within populations explained a significant part of the variation (~48%), whereas temperature explained barely 13% of the variability. Variability in speed of germination (V_g) was explained mainly by temperature (~43%) and variation among individuals (31%). Variability in maximum of hypocotyl elongation (m_h) was explained mainly by the variation among individuals (~80%). Temperature explained almost no variability, whereas populations and seed families within populations explained nearly ~20%. Genotype x Environment interactions (GxE) were expressed by populations x temperature and seed families within population x temperature interactions. GxE interactions explained almost 15% of the variation in m_g and V_g , and nearly 20% in m_h , but poorly explained the variation in other traits (Tab. 16).

Table 16. Variance partitioning obtained from mixed effect model with all factors as random effects. V: component variance, %: percentage of total variance.

Factors	Germination traits					
	m_g		x_{50g}		V_g	
	V	%	V	%	V	%
Temperature (Temp)	0.006683	12.7	1.986278	87.8	0.026911	42.9
Block	0.000000	0.0	0.000000	0.0	0.000000	0.0
Status	0.000000	0.0	0.000000	0.0	0.000000	0.0
Population (Pop)	0.010935	20.8	0.035633	1.6	0.003113	5.0
Seed family within population (Fam)	0.014022	26.6	0.068508	3.	0.003948	6.3
Pop x Temp	0.002353	4.5	0.023307	1.0	0.003122	5.0
Fam x Temp	0.004844	9.2	0.069365	3.1	0.006272	10.0
Residual	0.013832	26.3	0.078150	3.5	0.019417	30.9

Factors	Hypocotyl growth traits					
	m_h		x_{50h}		V_h	
	V	%	V	%	V	%
Temperature (Temp)	0.001587	0.1	0.681740	87.6	0.453130	83.8
Block	0.000000	0.0	0.000094	0.0	0.000071	0.0
Status	0.000000	0.0	0.000233	0.0	0.000000	0.0
Population (Pop)	0.169790	7.7	0.000661	0.1	0.004401	0.8
Seed family within population (Fam)	0.253450	11.5	0.004588	0.6	0.006301	1.2
Pop x Temp	0.001114	0.1	0.000454	0.1	0.000209	0.0
Fam x Temp	0.022889	1.0	0.002523	0.3	0.001219	0.2
Residual	1.751900	79.6	0.087649	11.3	0.075407	13.9

DISCUSSION

Phenotypic plasticity in germination and seedling traits

Phenotypic plasticity has been cited as an important trait in the success of invasive plant species (Richardson & Pyšek, 2006, Davidson et al., 2011). Plasticity in ecological traits may allow the plant to buffer environmental variations and favour its invasiveness (see, for example, Droste et al., 2010). In addition, Richards et al. (2006) have suggested that invasive populations of an alien plant species may evolve higher phenotypic plasticity in the invasive range compared to the populations inhabiting the native range.

Populations of common ragweed differed significantly across temperature environments, suggesting phenotypic plasticity for germination and seedling traits. However, we did not detect any phenotypic plastic response for the maximal elongation of the hypocotyl. Plastic response indexes P_T and $P.^{\circ}C^{-1}$, calculated for germination rate, did not differ between populations. Besides, we did not find variation in phenotypic plasticity for the other studied traits except for speed of germination. Our results suggested that invasive populations of common ragweed displayed phenotypic plasticity in seed germination and hypocotyl growth traits in response to temperature variation but no more than native populations. Furthermore, no evolution of the phenotypic plasticity in seed germination rate according to the evolutionary history of French invasive populations was detected.

Variability among individuals accounted for almost 80% of the total phenotypic variance for maximal elongation of hypocotyl. This suggested that variation for this trait is highly influenced by environmental variation. In disturbed areas such as those invaded by common ragweed, diversification at the level of the individual may allow the species to better respond to the unpredictability of the environment, which can increase the ability of the species to invade (Simons & Johnston, 2006; Venable, 2007).

Genetic differentiation

We did not detect any pattern linked to the status of the populations to explain the variation in germination and hypocotyl growth traits. However, we found significant differences among populations for all traits except for time to reach 50% of maximal hypocotyl elongation (x_{50h}). For maximum of germination, speed of germination and maximal elongation, differences among populations explained a considerable part of the total phenotypic variation. For these traits, we observed that core invasive populations were less differentiated compared to isolated introduced populations. This pattern has been found in other study, and have been interpreted

as the result of population admixture in core invasive populations and an important gene flow conducting to higher genetic homogenization in core invasive populations (Chun et al., 2011).

Since no control for neutral evolutionary processes has been done in this study, the observed differentiation between populations in germination and hypocotyl growth traits could be an outcome from genetic drift and could have evolved due to stochastic events. However, rapid evolutionary change and its adaptive consequence may be frequent in invasive species (Maron et al., 2004; Leger & Rice, 2007; Dormontt et al., 2011) and, previous studies have already found genetic differentiation in invasive populations of common ragweed for reproductive and growth traits (Chun et al., 2011; Hodgins & Rieseberg, 2011). Furthermore, we found high level of additive genetic variance in the studied populations, which selection can act on and may favour locally adapted populations with a better germination timing.

Evolutionary potential

Identifying high levels of additive genetic variation in key traits for invasion may determine whether an introduced population can respond to selection in a new environment and become a successful invader (Jenkins & Keller, 2011). Additive genetic variance and narrow-sense heritability measured in the studied populations suggested an important evolutionary potential for native and introduced populations of common ragweed. Furthermore, we found significant variation among seed families, higher than among populations, in germination and hypocotyl growth traits. These results suggest the potential for a population to adapt to the local environmental conditions and thus to be favoured with a better germination timing. Germination traits like rate and speed of germination have great effect on fitness in the field (Donohue et al., 2005), especially in disturbed environment where high rate and speed of germination allow the plant to maximise site-preemption, which is highly correlated with fitness. Hence, those traits may be under strong selection pressures. Furthermore, germination traits were strongly heritable within a population and then may spread and be fixed in a population quickly. Higher heritability value indicates that a population is able to respond quickly to selection pressures (Ackerly et al., 2000). Thus differences in h^2 values observed among the populations of common ragweed may suggest that populations can evolve differently under habitats heterogeneity. As a consequence some populations may become more invasive than others (Droste et al., 2010).

Phenotypic plasticity may also evolve under new selection pressures (Schlichting & Pigliucci, 1998). We found evidence for a strong genetic potential in each population of

common ragweed. We also found significant variation in seed family x temperature interaction for all germination traits and hypocotyl growth traits except maximal elongation. This result suggested evolutionary potential for reaction norms. If phenotypic plasticity allows common ragweed to germinate in a wider range of temperature, then it can be considered as adaptive. Hence, selection under heterogeneous habitats may increase phenotypic plasticity for germination and hypocotyl growth rate and thus enhance the invasion success of this invasive species.

Conclusion

Efficient dispersal and prolific seed production constituted two traits associated with invasion success in introduced alien species (Lake & Leishman, 2004; Pysěk et al., 2009). *A. artemisiifolia* displays a very high seed production and is an opportunistic disperser, relying mainly on anthropogenic soil disturbance (Kiss & Béres, 2006; Lippe & Kowarik, 2007; Kazinczi et al., 2008; Vitalos & Karrer, 2009). Our results showed that invasion success of *A. artemisiifolia* may also rely on broad temperature range over which germination can occur. Low temperatures constrained germination and hypocotyl growth in both invasive (isolated and core invasive) and native populations, but invasive populations germinated more effectively at intermediate temperatures (above 10°C on average) compared to native populations. The ability to germinate under a broad range of temperature has already been identified as a successful trait in plant invasiveness (McAlpine & Jesson, 2008; Cervera & Parra-Tabla, 2009). A high level of genetic variance constituted the basis for a possible local adaptation for germination traits and indeed enhanced the ability of the species to invade new environments. As selection could favour some specific trait values under local environment constraints while keeping an important level of plasticity, essential to maintain plant fitness in a disturbed environment, both strategies plasticity and genetic differentiation can therefore display in a population, and increase the invasive potential of common ragweed.

Acknowledgements

The authors would like to thank Thierry Fanjas-Mercère and Annick Matejcek for technical assistance, Dr. Benjamin Borgy in developing R commands for traits estimation, Dr. Nathalie Colbach, Dr. Valérie Le Corre, and Dr. Sabrina Gaba for useful comments on our manuscript, Dr. Xavier Vergé (Agriculture and Agri-Food Canada) and Pr. Emilie Regnier (Ohio State

University) for collecting seeds in North America. Financial support of the study was provided by a grant to B.G. Ph.D. proposal from the Conseil Régional de Bourgogne and by research funding from University of Burgundy.

Synthèse des principaux résultats du chapitre IV

L'ambroisie à feuilles d'armoise présente une importante plasticité phénotypique pour les traits fonctionnels liés à la germination et à la croissance des hypocotyles. Cette plasticité phénotypique permet notamment à l'espèce de germer dans une large gamme de températures.

L'étude n'a pas mis en évidence de différence dans la plasticité des traits étudiés entre les populations natives et introduites. De plus, nous n'avons pas observé d'accroissement de la plasticité entre les populations isolées et les populations de l'aire centrale d'invasion.

Il existe une différenciation entre populations mais ni l'origine géographique des populations, ni l'histoire évolutive des populations introduites ne permettent d'expliquer la différenciation entre les traits étudiés.

L'absence de contrôle pour les processus évolutifs neutres empêche de discerner si les différences entre populations sont issues de processus stochastiques, ou le résultat de la sélection naturelle.

Il existe un potentiel évolutif important chez les populations étudiées pour les traits liés à la germination. La plasticité des traits fonctionnels liés à la germination est également susceptible d'évoluer en réponse aux pressions de sélection des environnements envahis.

Les différences d'héritabilité observées entre les populations pour les traits étudiés suggèrent que les populations peuvent évoluer différemment et que certaines populations peuvent devenir plus envahissantes que d'autres.

Plasticité phénotypique et différenciation génétique interagissent et favorisent la capacité d'invasion de l'ambroisie à feuilles d'armoise en France.

- DISCUSSION GENERALE -

BILAN DES RESULTATS OBTENUS

Le cadre conceptuel adopté intègre les processus écologiques et évolutifs pour comprendre l'invasion de l'ambrosie à feuilles d'armoïse en France. Depuis 2005, de nombreuses études permettent de mieux comprendre la trajectoire évolutive de cette espèce invasive en Europe et en France, ainsi que son écologie. L'étude des interactions abiotiques et biotiques pouvant favoriser la colonisation et l'expansion de cette espèce en France a permis de mieux définir sa niche écologique. L'étude des contraintes environnementales et leurs effets sur la capacité d'invasion des espèces exotiques envahissantes a permis de caractériser la tolérance de l'ambrosie au stress hydrique. La modification des interactions espèce invasive - ennemis naturels pouvant contribuer au développement de l'espèce en France, ainsi que l'évolution de cette interaction entre les populations de l'aire native (continent nord-américain) et celles de l'aire d'introduction (France) ont été étudiées. En complément de ces travaux, l'étude des processus évolutifs intervenant lors de l'introduction et au cours de la phase de colonisation a permis d'estimer l'importance de l'adaptation aux conditions environnementales locales et de l'évolution des limites de l'aire de répartition de l'espèce et ainsi de détecter l'évolution de sa niche écologique. Pour cela, la variation génétique et la plasticité phénotypique des populations natives et des populations de l'aire d'introduction ont été comparées dans des environnements différents.

La première question de recherche portait sur la capacité de tolérance au stress hydrique des espèces invasives, dont l'ambrosie. Le stress hydrique contraint le développement de l'ambrosie en réduisant la production de biomasse et l'intensité de la floraison. Comparée aux autres espèces présentes dans les communautés qu'elle envahit (espèces compagnes), l'ambrosie montre une biomasse racinaire supérieure même lorsqu'elle est soumise à un fort stress hydrique. Une biomasse racinaire plus importante peut être interprétée comme un trait adaptatif pour la compétition dans l'acquisition des ressources lorsqu'elles sont limitées. En revanche, cette performance n'est pas corrélée à une performance accrue des autres traits fonctionnels étudiés, notamment la reproduction. En l'absence de déficit hydrique, les espèces invasives ont une biomasse racinaire et un potentiel reproductif supérieurs aux espèces non-invasives. Ces résultats illustrent une stratégie d'acquisition des ressources plus efficace en conditions favorables qui semble favoriser une meilleure reproduction des espèces invasives. **Les traits fonctionnels mesurés montrent des réponses différentes entre l'ambrosie et ses espèces compagnes ce qui suggère une occupation différente des niches écologiques disponibles. La capacité de production d'une biomasse racinaire plus importante pourrait être un trait participant au succès de l'invasion de l'ambrosie. Ces résultats étayaient l'hypothèse**

selon laquelle une plus grande disponibilité des ressources limitantes favorise l'invasion des communautés par les espèces exotiques.

La seconde question de recherche portait sur la tolérance de l'ambrosie à l'herbivorie et l'évolution de ce système de défense suite à l'introduction de l'espèce en France. Pour cela des populations en provenance de l'aire native et des populations de l'aire d'introduction ont été comparées en jardin commun, selon différents niveaux de défoliation artificielle. La mesure de traits fonctionnels liés à la croissance montre que toutes les populations compensent les effets négatifs de la défoliation. Les individus défoliés produisent la même quantité de biomasse aérienne que les individus non défoliés à la fin de leur cycle de vie. La mesure de la biomasse racinaire montre une diminution chez les individus défoliés par rapport aux individus non défoliés, ce qui suggère une réallocation des ressources depuis les racines vers la croissance aérienne. De plus, la mesure de traits liés à la reproduction montre que la défoliation artificielle n'a pas eu de conséquence significative sur la production de graines. En revanche, la capacité de reproduction des populations invasives est supérieure à celle des populations natives, qu'elles aient été défoliées ou non. **Manifestement, la croissance compensatrice en réponse à la défoliation permet à la plante de tamponner l'effet de l'herbivorie sur la biomasse aérienne sans que sa reproduction en soit affectée. Cette forte tolérance à l'herbivorie, identique entre les populations natives et invasives, indique que celle-ci est maintenue au sein des populations invasives malgré l'absence d'ennemis naturels spécialistes dans la zone d'introduction.**

La troisième question de recherche portait sur l'évolution des traits fonctionnels de l'ambrosie suite à l'introduction de populations en France et le rôle potentiel de la plasticité phénotypique dans le succès de l'invasion de l'espèce. Les comparaisons des populations natives *versus* introduites et des populations isolées *versus* non isolées (populations en provenance du foyer d'invasion en France) montrent une grande plasticité phénotypique pour les traits mesurés quelle que soit la population considérée. Cependant aucune différence n'a pu être mise en évidence selon l'origine testée (natives *vs.* introduites, isolées *vs.* non isolées). En revanche, les différences observées entre les populations sont liées au trait fonctionnel considéré. Les traits morphologiques et phénologiques varient entre les populations alors qu'aucune différence n'est observée pour les traits physiologiques. Les variations phénotypiques des traits morphologiques ainsi que la conductance stomatique et l'efficacité de l'utilisation de l'eau sont mieux expliquées par la variation de l'environnement. Ainsi, ces traits montrent une plus grande amplitude de leur réponse (indice de plasticité phénotypique plus élevé). La quantité de variance génétique, ainsi que l'héritabilité des traits morphologiques et phénologiques sont également différentes selon les populations. **Ces résultats suggèrent que le succès de l'ambrosie en France repose sur une forte plasticité phénotypique et peu sur**

l'adaptation locale des populations. Contrairement aux hypothèses de départ, les populations du foyer d'invasion ne montrent pas une plus grande plasticité phénotypique par rapport aux populations isolées ou natives. Les différentes valeurs d'héritabilité et de variance additive montrent une pression de sélection différente selon les traits et un potentiel évolutif des populations différent.

La quatrième question de recherche portait sur l'évolution des traits liés à la germination, étape clé de la dynamique des populations des espèces annuelles. Les mêmes populations natives et introduites (isolées et du foyer central d'invasion) ont été comparées le long d'un gradient de températures reflétant la gamme de température potentiellement rencontrée par l'ambrosie en France. Les populations étudiées ont montré une forte plasticité phénotypique pour la germination et la vitesse d'élongation des hypocotyles. Les résultats mettent en évidence des différences entre les populations mais ces différences ne sont pas expliquées par l'origine des populations testées. Les vitesses de germination et d'élongation sont fortement influencées par la température alors que le maximum de germination l'est beaucoup moins et que le maximum d'élongation ne varie pas selon la température. Les populations étudiées ont montré une variation des normes de réaction au sein des familles, ce qui suggère un potentiel évolutif important pour la plasticité phénotypique des traits liés à la germination et de la vitesse d'élongation des hypocotyles. La variance additive génétique et la forte héritabilité des traits étudiés mettent en évidence la possibilité d'un changement évolutif rapide des valeurs de ces traits, particulièrement ceux liés à la germination, qui peut être rapidement transmis et fixé au sein d'une population. **Les populations étudiées montrent une forte plasticité phénotypique des capacités de germination. De plus, le potentiel évolutif et les valeurs élevées d'héritabilité des traits suggèrent la possibilité d'une adaptation locale rapide des populations vers une meilleure germination et un potentiel d'invasion accru.**

DISCUSSION DES RESULTATS PAR RAPPORT A L'ETAT DES CONNAISSANCES

La biologie des invasions a été largement influencée par l'écologie des communautés et notamment par la théorie de la niche écologique (**Encadré 1**). Une des applications les plus importantes de cette théorie est l'hypothèse de résistance biotique qui postule que plus une communauté est diverse et donc plus les interactions biotiques sont nombreuses et plus elle est résistante à l'invasion (Elton, 1958 ; Tilman, 1997). Toutefois, les interactions biotiques semblent intervenir davantage en tant que régulateur des populations une fois l'espèce introduite dans la communauté, plutôt que comme une barrière pouvant empêcher l'invasion (Levine et al., 2004). Dans le cas de l'ambrosie à feuilles d'armoïse, la richesse spécifique des communautés envahies ne semble pas être un facteur limitant sa colonisation (Fumanal et al.,

2008). La présence d'insectes herbivores généralistes peut également influencer la capacité d'invasion d'une espèce exotique. Dans son aire d'origine, l'ambroisie montre une forte tolérance à l'herbivorie (MacDonald & Kotanen, 2010). Le maintien de cette tolérance dans les populations invasives peut être expliqué par l'existence d'interactions avec les ennemis naturels généralistes (Joshi & Vrieling, 2005), bien que celles-ci soient faibles dans l'aire d'introduction (Genton et al., 2005). Comme la tolérance à l'herbivorie peut être également la conséquence de la tolérance à d'autres facteurs comme le froid ou la sécheresse (Rosenthal & Kotanen, 1994), la colonisation dans l'aire d'introduction d'une large gamme d'habitats généralement fortement perturbés (Fumanal et al., 2008) peut permettre le maintien des mécanismes de tolérance aux stress et donc favoriser le maintien de la tolérance à l'herbivorie chez les populations introduites (Müller-Schärer et al., 2004).

En l'absence de pression d'herbivorie, les ressources disponibles peuvent être allouées à la croissance et à la reproduction. L'évolution de la capacité de compétition permise sous l'effet d'une herbivorie amoindrie expliquerait le succès des espèces invasives dans leur aire d'introduction (Blossey & Notzold, 1995). La fécondité supérieure des populations invasives par rapport aux populations natives, que les plantes soient défoliées ou non, pourrait être expliquée par une diminution de la résistance à l'herbivorie. En effet, la présence de sesquiterpènes lactones, métabolites secondaires impliqués notamment dans la résistance à l'herbivorie a été observée chez l'ambroisie (Rodriguez et al., 1976 ; Möller et al., 2002 ; Tagliatalata-Scafati et al., 2012). La comparaison des concentrations de ces composés dans la plante entre populations natives et invasives, avant et après un traitement d'herbivorie permettrait de déterminer s'il existe une diminution de la résistance à l'herbivorie suite à l'introduction, comme le suggère l'hypothèse d'évolution d'un potentiel de compétition accru (EICA). Une telle comparaison permettrait de tester si l'augmentation de la capacité de reproduction des populations introduites est bien la conséquence de la réallocation vers la reproduction d'une partie des ressources qui ne sont plus utilisées dans la résistance à l'herbivorie.

Si les interactions abiotiques semblent contraindre davantage le développement des espèces envahissantes que les interactions biotiques (Levine et al., 2004), la contrainte hydrique paraît être un facteur d'étude pertinent car de nombreux scénarii climatiques prévoient une augmentation de la fréquence des épisodes de sécheresse dans les zones tempérées (Palmer & Räsänen, 2002 ; Ackerly, 2003). Ainsi, des événements de sécheresse plus fréquents pourraient favoriser l'invasion par les espèces invasives (Davis et al., 2000 ; Moles et al., 2008). Bien que récemment, Funk et collaborateurs (2008) aient montré que les espèces exotiques envahissantes pouvaient être plus performantes que les espèces natives dans les

milieux pauvres en ressources, la faible disponibilité des ressources d'un milieu n'est généralement pas favorable à son invasion par les espèces exotiques (Alpert et al., 2000). Sous l'effet d'un stress hydrique, les espèces invasives dont l'ambroisie produisent une biomasse racinaire supérieure aux espèces non-invasives, ce qui suggère que ce trait pourrait contribuer au succès des espèces invasives lorsque la ressource en eau est limitée. En revanche, les différences ne sont pas aussi évidentes lorsque l'on compare espèces invasives et non-invasives en prenant en compte les liens phylogénétiques. Les espèces invasives ne produisent pas systématiquement une biomasse racinaire supérieure à celle des espèces non-invasives, en situation de stress hydrique. Ces résultats indiquent qu'il est difficile d'identifier des traits indicateurs du potentiel invasif généralisables à toutes les espèces invasives et que même les espèces invasives proches biologiquement et phylogénétiquement (appartenant à une même famille) ne se comportent pas de façon similaire. La comparaison de la réponse à la contrainte hydrique de l'ambroisie et des espèces présentes dans les communautés qu'elle envahit, montre une différence dans les valeurs de traits moyens. Ce résultat corrobore ceux de Fumanal (2007) et Fumanal et collaborateurs (2008) qui montrent que l'ambroisie occupe une niche différente des autres espèces présentes dans les communautés et que cela concourt à son succès envahissant.

Bien que l'expérimentation en jardins communs utilisée ne permette pas de tester explicitement la préadaptation à l'invasion chez l'ambroisie à feuilles d'armoise (van Kleunen et al., 2010b), les résultats obtenus sur les populations natives mettent en évidence des caractéristiques qui peuvent concourir à une préadaptation de l'espèce à devenir invasive (van Kleunen et al., 2011). En effet, les populations natives cultivées dans l'aire d'introduction présentent les caractéristiques attendues pour une espèce invasive telles que la capacité à croître dans une large gamme d'environnements (Hulme, 2008) et la capacité à tirer un meilleur profit des environnements favorables (Burns & Winn, 2006). D'autres études réalisées dans l'aire native ont décrit des caractéristiques susceptibles de favoriser son invasion : notamment une forte tolérance à l'herbivorie (MacDonald & Kotanen, 2010), une très grande production de graines et une durée de vie longue de la banque de graines (Dickerson & Sweet, 1971). Comme les conditions climatiques entre l'aire d'introduction et l'aire d'origine sont relativement proches, l'ensemble de ces caractéristiques semble préadapter l'ambroisie à l'invasion des habitats ouverts et perturbés en France.

La plasticité phénotypique observée pour les traits fonctionnels décrivant les stades clés du développement (germination, croissance, floraison) et du fonctionnement de la plante (utilisation des ressources, flux de carbone) joue potentiellement un rôle important dans l'invasion de l'ambroisie en France. Comme la plasticité phénotypique permet une réponse

rapide à de nouvelles contraintes environnementales (Sultan, 2003), elle peut favoriser le processus d'invasion en l'absence de sélection de génotypes mieux adaptés. Richards et collaborateurs (2006) ont décrit trois scénarii de réponse impliquant la plasticité phénotypique dans le succès des espèces invasives (**Encadré 3**). Au regard de ce travail, l'ambrosie présenterait une stratégie du type « Master-of-some » illustrée par une augmentation de la valeur des traits, soit une meilleure performance en environnement favorable. L'ambrosie semble mieux tirer profit des ressources disponibles du milieu qu'elle envahit que les espèces coexistantes et pourrait même tirer avantage d'un accroissement ponctuel des ressources dans la communauté (Chun et al., 2010). La plasticité phénotypique pourrait également contribuer à agrandir l'aire de distribution de l'espèce s'opposant ainsi à un flux de gènes maladaptatifs provenant des populations du foyer invasive contraignant l'adaptation locale des populations (Lenormand, 2002 ; Alexander & Edwards, 2010). Compte tenu de la pollinisation anémophile de l'espèce et des flux de gènes à longue distance, ces phénomènes évolutifs peuvent être envisagés chez l'ambrosie (Friedman & Barrett, 2008). En permettant une adaptation rapide des populations en limite d'aire de répartition, la plasticité phénotypique pourrait assurer la progression de l'espèce en France, tant que l'amplitude de la réponse plastique permet de répondre à la gamme de variation environnementale (Alpert & Simms, 2002). Les analyses de génétique quantitative effectuées suggèrent que la plasticité phénotypique des traits étudiés peut évoluer (Ward et al., 2012). Une réponse plastique accrue sous l'effet des pressions de sélection en limite d'aire de distribution pourrait ainsi faciliter l'expansion des populations. Toutefois, les différences de valeurs d'héritabilité et de variance génétique additive mesurées entre les traits, mais aussi entre les populations, indiquent que la vitesse de réponse à la sélection sera différente selon le trait et la population concernée (Ackerly et al., 2000).

L'analyse de la structure génétique des populations ne permet pas de mettre en évidence une différenciation des populations suite à leur introduction en France bien que des différences significatives soient observées entre les populations.

Au sein de l'aire native, la population américaine est différente des populations canadiennes pour l'ensemble des traits mesurés. De plus, la population américaine montre systématiquement une biomasse supérieure et une floraison plus tardive par rapport aux populations canadiennes, mais également par rapport aux populations françaises. Cette population est située la plus au sud par rapport aux autres populations échantillonnées. Il est également intéressant de remarquer que les populations canadiennes qui sont situées sous une latitude proche des populations françaises présentent des différences beaucoup moins marquées avec ces dernières, notamment en ce qui concerne la production de biomasse et la date de floraison.

La différenciation des traits phénologiques en réponse au gradient latitudinal est un signal adaptatif observé chez plusieurs espèces végétales (Griffith & Watson, 2006 ; Eckert et al., 2008) et notamment chez les espèces exotiques envahissantes (Colautti et al., 2010). L'adaptation le long d'un gradient géographique se fait évidemment aux dépens de la variabilité génétique additive des populations locales, car les espèces sont soumises à une importante sélection pour l'adaptation locale (Maron et al., 2004). L'analyse des valeurs de variance génétique additive et d'héritabilité calculées pour la date de floraison mâle suggère une réponse adaptative des populations canadiennes situées plus au nord qui doivent faire face à une saison de croissance plus courte en comparaison de la population américaine. Chun et collaborateurs (2011) ont montré le même patron de diversification parmi les populations françaises, chez les populations situées au nord de l'aire d'invasion et chez une population située à plus haute altitude.

Les valeurs de variance génétique additive et d'héritabilité mesurées chez les populations françaises sont généralement faibles, particulièrement pour les populations situées au nord de l'aire de répartition. Ce patron semble indiquer que les populations françaises se sont adaptées aux conditions locales d'ensoleillement qui ont favorisé une floraison en juillet. Ces résultats sont en accord avec ceux de Genton (2005) qui observait également une différenciation significative pour la floraison entre les populations américaines et canadiennes. En outre parmi les populations françaises, on observe des valeurs d'héritabilité plus élevées pour Saint-Galmier et Bassens, ce qui suggère une capacité supérieure à répondre à la sélection pour la date de floraison chez ces populations. Il semble donc envisageable de voir s'accroître vers le nord la zone de répartition de certaines populations, en cas de dispersion à longue distance (Colautti et al., 2010).

On observe également des évolutions différentes parmi les populations définies comme isolées, retrouvées à partir des données d'herbier. Luant qui est une petite population fortement isolée montre dans l'analyse des traits liés à la germination et à la croissance végétative une diversité génétique plus faible, une plasticité moindre et une aptitude phénotypique globale, mesurée au travers de la production de biomasse, inférieure à celles des autres populations étudiées. La dérive génétique associée à des populations de faible effectif et donc une augmentation de la dépression de consanguinité peuvent entraîner une diminution de la variance génétique avec pour conséquence un affaiblissement de l'aptitude phénotypique de la population (Glemin et al., 2001). En revanche, des populations comme Bassens ou Lucenay montrent une diversité génétique et une plasticité phénotypique semblables aux populations échantillonnées au sein du foyer central d'invasion en France. Ces populations sont de taille

plus importante que Luant, ce qui peut expliquer un maintien de la diversité génétique et un effet moindre de la dérive génétique sur ces populations.

RETOUR SUR LA METHODOLOGIE – LIMITES DE L'ETUDE

Dans cette étude trois populations nord-américaines ont été utilisées pour étudier la diversité génétique dans l'aire d'origine et trois populations françaises isolées ou non dans l'aire d'introduction. Dans chacune des études menées, le nombre d'individus constituant la population a été privilégié face au nombre total de populations échantillonnées. Ce choix est justifié par le fait que chez l'ambroisie la variance génétique des marqueurs neutres est répartie en majorité au sein des populations (Genton et al., 2005 ; Gaudeul et al., 2011). L'hypothèse qu'il en est de même pour la variance génétique des caractères quantitatifs a été faite. Toutefois, les résultats obtenus par Hodgins et Rieseberg (2011) mettent en évidence des différences entre l'origine des populations en se basant sur un effort d'échantillonnage des populations plus important. Dans notre étude, une part de la variation phénotypique totale pour la surface foliaire spécifique (SLA), le taux d'accroissement relatif (RGR) et la date de floraison était expliquée par l'origine des populations, sans qu'aucune différence significative entre l'origine des populations soit détectée. Il serait donc intéressant d'augmenter le nombre de populations échantillonnées dans l'aire native et l'aire d'introduction pour confirmer ou non cette observation. L'ambroisie étant présente sur l'ensemble de la façade est du continent nord-américain, un échantillonnage selon un gradient latitudinal depuis la Floride jusqu'aux limites de la forêt boréale au Canada permettrait de collecter des populations subissant des conditions environnementales très variées. Il serait ainsi possible d'estimer de façon plus rigoureuse les capacités d'adaptation de l'ambroisie et la diversité génétique existante dans l'aire native qui a procédé à la diversité observée actuellement dans l'aire d'introduction. Ce travail permettrait également de s'interroger sur quelle stratégie de l'adaptation locale ou de la plasticité phénotypique est privilégiée par les populations de l'aire native.

En l'absence de contrôle pour les processus évolutifs neutres, la mise en évidence de différences dans la variation phénotypique des traits entre populations ne permet pas de savoir si cette différenciation est adaptative ou non. Les processus stochastiques telle la dérive génétique peuvent également amener des différences dans les valeurs phénotypiques. Dans les comparaisons réalisées, la variation génétique mesurée est celle observée au sein des populations pour des traits quantitatifs comme la physiologie et la morphologie (Q_{st}). Il semble donc nécessaire de compléter cette approche par des mesures de différenciation génétique observée à partir de marqueurs neutres (F_{st}). Les comparaisons Q_{st} vs. F_{st} constituent une approche largement utilisée en écologie évolutive (Whitlock, 2008) et en biologie de l'invasion

(Geng et al., 2007 ; Chun et al., 2009 ; Scheepens et al., 2010) pour inférer le rôle de la sélection sur l'évolution des traits quantitatifs. Ce type de comparaison permettrait d'attester si les différences observées entre les populations d'ambrosie sont dues aux effets de la dérive génétique ou si les traits ont évolué sous l'effet de la sélection naturelle (Keller & Taylor, 2008).

Les analyses de génétique quantitative ont montré que la variation phénotypique totale des traits morphologiques et phénologiques était expliquée par les différences entre populations alors que ce n'est pas le cas pour les traits physiologiques. Cette différence observée pourrait être expliquée par les corrélations génétiques existant entre les traits étudiés (Caruso et al., 2005). Les corrélations génétiques peuvent contraindre la réponse d'une espèce à la sélection (Colautti et al., 2010), notamment si elles sont fortement négatives, par exemple si un seul trait est sous sélection ou si deux traits en même temps sont sélectionnés dans la même direction. Si des traits fonctionnellement reliés, comme par exemple la conductance stomatique et l'activité photosynthétique, sont corrélés de façon à ce que cela contraigne leur évolution adaptative, cela pourrait expliquer l'absence de différence pour ces traits entre les populations étudiées. De plus, la mise en évidence de différences dans l'existence et la force des corrélations génétiques entre les populations testées pour les traits étudiés pourrait permettre de déterminer s'il existe des contraintes dans la capacité d'adaptation des populations d'ambrosie introduites en France. Les contraintes génétiques peuvent notamment influencer la répartition des espèces en empêchant l'adaptation locale en limite d'aire d'expansion. L'identification d'un tel compromis chez l'ambrosie à feuilles d'armoïse pourrait renseigner sur sa capacité à poursuivre son expansion sur le territoire français mais également en Europe.

La théorie de la similarité limitée apparaît comme une approche intéressante pour comprendre le succès des espèces invasives (Moles et al., 2012). Etudier la tolérance au stress hydrique de l'ambrosie et de plusieurs de ses espèces compagnes a permis de savoir si l'ambrosie possédait des valeurs de traits fonctionnels différentes de ses espèces compagnes lui permettant d'occuper une niche écologique vacante. Afin de tester de façon plus approfondie si les espèces invasives et natives qui coexistent au sein d'une communauté convergent ou divergent pour les valeurs de traits fonctionnels, il serait intéressant de comparer la distribution des valeurs de traits fonctionnels mesurés pour chaque espèce et de calculer le taux de recouvrement des distributions des traits étudiés entre l'ambrosie à feuilles d'armoïse et chacune des espèces compagnes testées (Geange et al., 2011). De plus, la mesure d'un plus grand nombre de traits et notamment des traits foliaires et physiologiques en lien avec l'acquisition et l'utilisation des ressources permettrait certainement d'affiner les différences obtenues. Enfin, la comparaison des populations natives et introduites permettrait de tester si

les espèces invasives évoluent plutôt vers plus de similarité ou plus de divergence avec les espèces natives résidentes de la communauté envahie.

Comme les perturbations environnementales peuvent modifier la capacité de compétition des espèces natives, elles peuvent modifier leur réponse à la présence d'un nouveau compétiteur comme une espèce exotique introduite, ou favoriser les risques d'invasion à cause de la diminution du potentiel compétitif des espèces natives (Mason et al., 2012). Renouveler l'étude de l'effet du stress hydrique sur l'ambrosie et les espèces présentes dans les communautés qu'elle envahit en ajoutant un facteur compétition permettrait d'étudier l'effet de la compétition des espèces natives soumises à un stress, sur le succès de l'invasion par l'ambrosie.

CONCLUSION – EVOLUTION DE LA NICHE ECOLOGIQUE

La prise en compte à la fois des processus évolutifs et écologiques influençant l'invasion de l'ambrosie à feuilles d'armoise en France a permis de mieux caractériser la niche écologique de l'espèce et son évolution possible (Fig. 13).

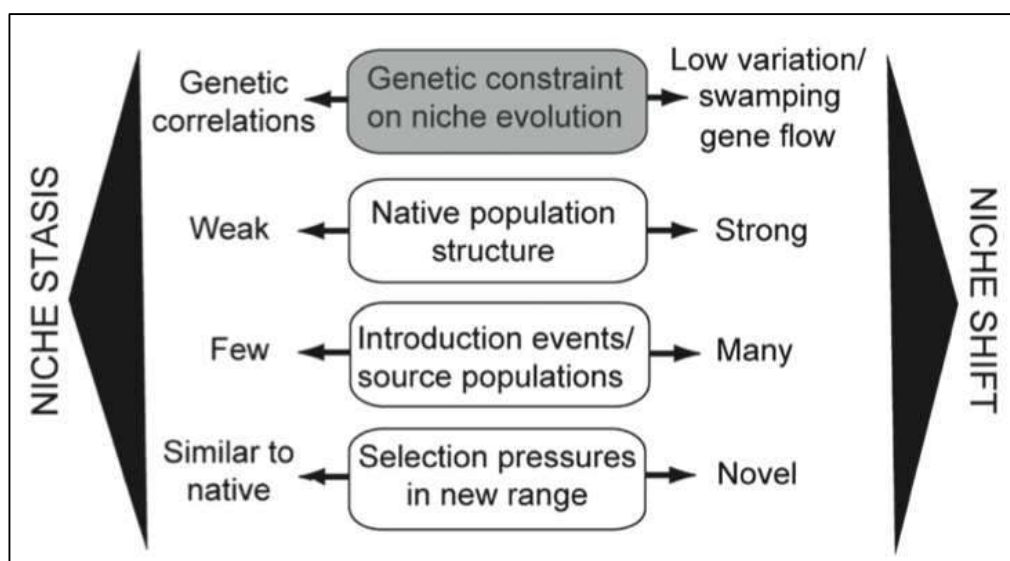


Figure 13. Facteurs pouvant jouer un rôle dans le déplacement de la niche d'une espèce invasive. Les contraintes génétiques en limite d'aire de répartition constituent le facteur principal (encadré grisé) (d'après Alexander & Edwards, 2010).

L'ambrosie à feuilles d'armoise est associée à une flore rudérale ou des milieux perturbés et envahit des milieux écologiquement très différents (Fumanal et al., 2008). Les résultats obtenus au cours de ce travail montrent une grande plasticité phénotypique pour les traits mesurés ainsi qu'une capacité à tolérer l'herbivorie et le stress hydrique indiquant pour l'espèce une capacité à coloniser une large gamme d'habitats. A cela s'ajoute la très forte

production de graines qui associée à une dispersion sur de grandes distances, permettant une importante expansion géographique de l'ambroisie (Kiss & Béres, 2006 ; Kazinczi et al., 2008 ; Vitalos & Karrer, 2009). Ces deux phénomènes : forte capacité d'adaptation et dispersion à longue distance font de l'ambroisie à feuilles d'armoise une espèce hautement problématique, avec une forte capacité d'expansion et d'adaptation qui augmente globalement le succès envahissant de l'espèce à l'échelle du territoire mais également à l'échelle de l'Europe entière (Davidson & Nicotra, 2012 ; Dawson et al., 2012).

Le potentiel évolutif important et la plasticité phénotypique observée peuvent faciliter une augmentation ou un déplacement de sa niche écologique et ainsi favoriser l'expansion de l'espèce dans des habitats où elle n'est pas encore présente (**Fig. 13**) (Alexander & Edwards, 2010).

PERSPECTIVES – IMPLICATIONS POUR LES FUTURES RECHERCHES

Etude des populations de l'aire d'origine

D'après les travaux de cette thèse, peu de différenciation entre les populations natives et les populations envahissantes présentes en France a été observée. D'un point de vue écologique, l'ambroisie en France colonise les mêmes milieux que dans son aire d'origine. Une étude plus approfondie des populations de l'aire d'origine permettrait sûrement de mieux connaître les possibilités évolutives et adaptatives des populations introduites, et également de mieux connaître les limites écologiques de sa niche fondamentale.

Mise en évidence de l'adaptation locale

Récemment, des études ont montré des différences génétiques entre populations natives et introduites et au sein des populations introduites pour différents traits fonctionnels morphologiques et reproductifs (Chun et al., 2011 ; Hodgins & Rieseberg, 2011). Mais les protocoles employés dans ces études ne permettent pas d'identifier si ces évolutions reflètent une adaptation locale des populations. La transplantation réciproque reste le système expérimental le plus pertinent pour tester cette hypothèse (Maron et al., 2004 ; Hierro et al., 2005) mais nécessite un nombre important de jardins communs dans la zone d'introduction et la zone native pour prendre en compte au mieux la variabilité génétique des populations (Williams et al., 2008).

L'adaptation locale peut être un phénomène très rapide chez les espèces invasives, de l'ordre de 5 à 20 générations (Cheptou et al., 2008). Les populations d'ambroisie à feuilles d'armoise présentes en France depuis plus d'un siècle laissent supposer l'existence d'un tel

phénomène. De plus, les analyses de diversité génétique des populations montrent l'existence d'un potentiel évolutif important. L'adaptation locale est sans doute limitée par l'intense flux de gènes existant entre ces populations, ce qui peut ralentir l'effet de la sélection (Chun et al., 2010) mais certains traits fortement soumis à la sélection peuvent évoluer vers une adaptation locale et favoriser par la suite l'invasion.

La comparaison de populations échantillonnées le long d'un gradient latitudinal permettrait notamment de confirmer si la modification de la période et de la durée de la floraison est bien liée à l'adaptation locale des populations testées.

Résistance biotique et potentiel compétitif

Ce travail de thèse aborde de nombreux facteurs qui potentiellement favorisent le caractère invasif de l'ambrosie. La comparaison entre populations de différentes origines permet de comprendre l'évolution du caractère envahissant dans la zone d'introduction et la comparaison des valeurs de traits fonctionnels avec d'autres espèces invasives et non-invasives permet de déterminer si les traits étudiés participent à expliquer le caractère envahissant de l'espèce. Mais un des aspects qui reste encore peu abordé est le potentiel compétitif de l'espèce dans les habitats envahis et comment la complexité des assemblages d'espèces dans les communautés envahies peut modifier la capacité d'envahissement de l'espèce. L'ambrosie à feuilles d'armoïse est une espèce rudérale qui colonise des milieux perturbés et ouverts et semble peu compétitrice face à la fermeture du milieu et à la colonisation par les espèces plus tardives de la succession végétale.

L'ambrosie est présente dans différents types d'habitats qui présentent souvent des communautés riches en espèces (Fumanal et al., 2008). Les études empiriques ont montré que les espèces invasives étaient davantage sensibles à la diversité des groupes fonctionnels que la diversité des espèces présente dans les assemblages testés (Hooper & Vitousek, 1997 ; Prieur-Richard et al., 2002 ; Pokorny et al., 2005). Il semble donc intéressant d'étudier la capacité de compétition de l'ambrosie selon des conditions de richesse fonctionnelle différentes. En identifiant quel groupe fonctionnel défavorise ou au contraire facilite l'installation de l'ambrosie dans une communauté végétale (Prieur-Richard et al., 2000), les résultats obtenus pourraient trouver d'importantes applications pour la gestion des zones envahies. Sélectionner des espèces au sein de groupes fonctionnels ayant un impact négatif important sur le développement de l'ambrosie permettrait de proposer une méthode de revégétalisation pour les gestionnaires en charge de la lutte contre l'invasion de l'ambrosie.

- REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES -

- Ackerly, D. (2003). Canopy gaps to climate change - extreme events, ecology and evolution. *New Phytologist*, 160, 2-4.
- Ackerly, D. D., Dudley, S. A., Sultan, S. E., Schmitt, J., Coleman, J. S., Linder, C. R., Sandquist, D. R., Geber, M. A., Evans, A. S., Dawson, T. E., & Lechowicz, M. J. (2000). The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *BioScience*, 50, 979-995.
- Alexander, J. M. & Edwards, P. J. (2010). Limits to the niche and range margins of alien species. *Oikos*, 119, 1377-1386.
- Allard, H. A. (1943). The North American ragweeds and their occurrence in other parts of the world. *Science*, 98, 292-294.
- Alpert, P., Bone, E., & Holzapfel, C. (2000). Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3, 52-66.
- Alpert, P. & Simms, E. L. (2002). The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology*, 16, 285-297.
- Aparicio, A., Zuki, S., Pastorino, M., Martinez-Meier, A., & Gallo, L. (2012). Heritable variation in the survival of seedlings from Patagonian cypress marginal xeric populations coping with drought and extreme cold. *Tree Genetics & Genomes*, 8, 801-810.
- Ashton, I. W. & Lerda, M. T. (2008). Tolerance to herbivory, and not resistance, may explain differential success of invasive, naturalized, and native North American temperate vines. *Diversity and Distributions*, 14, 169-178.
- Bailey, J., Bimova, K., & Mandak, B. (2007). The potential role of polyploidy and hybridisation in the further evolution of the highly invasive *Fallopia* taxa in Europe. *Ecological Research*, 22, 920-928.
- Baker, H.G. (1974). The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 1-24.
- Barney, J., Whitlow, T., & DiTommaso, A. (2009). Evolution of an invasive phenotype: shift to belowground dominance and enhanced competitive ability in the introduced range. *Plant Ecology*, 202, 275-284.
- Barrett, S. C. H., Colautti, R. I., & Eckert, C. G. (2008). Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Molecular Ecology*, 17, 373-383.
- Bass, D. J., Delpech, V., Beard, J., Bass, P., & Walls, R. S. (2000). Ragweed in Australia. *Aerobiologia*, 16, 107-111.
- Bassett, I. & Crompton, C. (1975). The biology of Canadian weeds: 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Canadian Journal of Plant Science*, 55, 463-476.

- Bates, D., Maechler, M., & Bolker, B. (2011). lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and Eigenpack. (en ligne) CRAN, juin 2011 (28/10/2012). <http://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html>.
- Bei, S. & Jian-dong, L. (2005). Research advance on control of ragweed. *Research of Agricultural Modernization*, 26, 317-320.
- Blossey, B. & Notzold, R. (1995). Evolution of Increased Competitive Ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, 83, 887-889.
- Bossdorf, O., Auge, H., Lafuma, L., Rogers, W. E., Siemann, E., & Prati, D. (2005). Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia*, 144, 1-11.
- Bossdorf, O., Schröder, S., Prati, D., & Auge, H. (2004). Palatability and tolerance to simulated herbivory in native and introduced populations of *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*, 91, 856-862.
- Brock, M. T. & Galen, C. (2005). Drought tolerance in the alpine dandelion, *Taraxacum ceratophorum* (Asteraceae), its exotic congener *T. officinale*, and interspecific hybrids under natural and experimental conditions. *American Journal of Botany*, 92, 1311-1321.
- Brown, R. L. & Peet, R. K. (2003). Diversity and invasibility of Southern Appalachian plant communities. *Ecology*, 84, 32-39.
- Burns, J. H. (2004). A comparison of invasive and non-invasive dayflowers (Commelinaceae) across experimental nutrient and water gradients. *Diversity and Distributions*, 10, 387-397.
- Burns, J. H. & Winn, A. A. (2006). A comparison of plastic responses to competition by invasive and non-invasive congeners in the Commelinaceae. *Biological Invasions*, 8, 797-807.
- Buswell, J. M., Moles, A. T., & Hartley, S. (2011). Is rapid evolution common in introduced plant species? *Journal of Ecology*, 99, 214-224.
- Callaway, R., Kim, J., & Mahall, B. (2006). Defoliation of *Centaurea Solstitialis* stimulates compensatory growth and intensifies negative effects on neighbors. *Biological Invasions*, 8, 1389-1397.
- Caruso, C. M., Maherali, H., Mikulyuk, A., Carlson, K., & Jackson, R. B. (2005). Genetic variance and covariance for physiological traits in *Lobelia*: are there constraints on adaptive evolution? *Evolution*, 59, 826-837.
- Catford, J. A., Daehler, C. C., Murphy, H. T., Sheppard, A. W., Hardesty, B. D., Westcott, D. A., Rejmánek, 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. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14, 231-241.

- Catford, J. A., Jansson, R., & Nilsson, C. (2009). Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions*, 15, 22-40.
- Caño, L., Escarre, J., Fleck, I., Blanco-Moreno, J. M., & Sans, F. X. (2008). Increased fitness and plasticity of an invasive species in its introduced range: a study using *Senecio pterophorus*. *Journal of Ecology*, 96, 468-476.
- Cervera, J. & Parra-Tabla, V. (2009). Seed germination and seedling survival traits of invasive and non-invasive congeneric *Ruellia* species (Acanthaceae) in Yucatan, Mexico. *Plant Ecology*, 205, 285-293.
- Chauvel, B. & Cadet, E. (2011). Introduction et dispersion d'une espèce envahissante : le cas de l'ambrosie à feuilles d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia* L.) en France. *Acta Botanica Gallica*, 3, 309-327.
- Chauvel, B., Dessaint, F., Cardinal-Legrand, C., & Bretagnolle, F. (2006). The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records. *Journal of Biogeography*, 33, 665-673.
- Cheptou, P.-O., Carrue, O., Rouifed, S., & Cantarel, A. (2008). Rapid evolution of seed dispersal in an urban environment in the weed *Crepis sancta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 3796-3799.
- Chesson, P., Gebauer, R. L. E., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M. S. K., Sher, A., Novoplansky, A., & Weltzin, J. F. (2004). Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*, 141, 236-253.
- Chollet, D., Drieu, Y., Molines, J., & Pauget, J. (1999). Comment lutter contre l'ambrosie à feuilles d'armoise. *Perspectives Agricoles*, 250, 78-82.
- Chun, Y. J., Collyer, M. L., Moloney, K. A., & Nason, J. D. (2007). Phenotypic plasticity of native vs. invasive purple loosestrife: A two-state multivariate approach. *Ecology*, 88, 1499-1512.
- Chun, Y. J., Le Corre, V., & Bretagnolle, F. (2011). Adaptive divergence for a fitness-related trait among invasive *Ambrosia artemisiifolia* populations in France. *Molecular Ecology*, 20, 1378-1388.
- Chun, Y. J., Fumanal, B., Laitung, B., & Bretagnolle, F. (2010). Gene flow and population admixture as the primary post-invasion processes in common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations in France. *New Phytologist*, 185, 1100-1107.
- Chun, Y. J., Nason, J. D., & Moloney, K. A. (2009). Comparison of quantitative and molecular genetic variation of native vs. invasive populations of purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L., Lythraceae). *Molecular Ecology*, 18, 3020-3035.

- Chun, Y. J., Van Kleunen, M., & Dawson, W. (2010). The role of enemy release, tolerance and resistance in plant invasions: linking damage to performance. *Ecology Letters*, 13, 937-946.
- Colautti, R. I., Eckert, C. G., & Barrett, S. C. H. (2010). Evolutionary constraints on adaptive evolution during range expansion in an invasive plant. *Proceedings of the Royal Society B | Biological sciences*, 277, 1799-1806.
- Colautti, R. I. & MacIsaac, H. J. (2004). A neutral terminology to define "invasive" species. *Diversity and Distributions*, 10, 135-141.
- Correa-Metrio, A., Urrego, D. H., Cabrera, K. R., & Bush, M. B. (2011). *paleoMAS: Paleoeological Analysis*. (en ligne), CRAN, décembre 2011 (28/10/2012). <http://cran.r-project.org/web/packages/paleoMAS/index.html>
- Csontos, P., Vitalos, M., Barina, Z., & Kiss, L. (2010). Early distribution and spread of *Ambrosia artemisiifolia* in Central and Eastern Europe. *Botanica Helvetica*, 120, 75-78.
- 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. *Ecology Letters*, 14, 419-431.
- Davidson, A. M. & Nicotra, A. B. (2012). Beware: alien invasion. Where to next for an understanding of weed ecology? *New Phytologist*, 194, 602-605.
- Davis, M. A. (2009). *Invasion biology*. Oxford University Press Inc., New York.
- Davis, M. A. (2003). Biotic globalization: Does competition from introduced species threaten biodiversity? *BioScience*, 53, 481-489.
- Davis, M. A., Grime, J. P., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, 88, 528-534.
- Davis, M. A., Thompson, K., & Grime, J. P. (2001). Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. *Diversity and Distributions*, 7, 97-102.
- Dawson, W., Rohr, R. P., Van Kleunen, M., & Fischer, M. (2012). Alien plant species with a wider global distribution are better able to capitalize on increased resource availability. *New Phytologist*, 194, 859-867.
- Dickerson, C. T. & Sweet, R. D. (1971). Common ragweed ecotypes. *Weed Science*, 1, 64-66.
- Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Hutchison, M. A., Ewers, R. M., & Gemmell, N. J. (2005). Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 470-474.
- Dlugosch, K. M. & Parker, I. M. (2008). Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology*, 17, 431-449.

- Donohue, K., Dorn, L., Griffith, C., Kim, E., Aguilera, A., Polisetty, C. R., & Schmitt, J. (2005). The evolutionary ecology of seed germination of *Arabidopsis thaliana*: variable natural selection on germination timing. *Evolution*, 59, 758-770.
- Dormontt, E. E., Lowe, A. J., & Prentis, P. J. (2011) Is rapid adaptive evolution important in successful invasions? In: D. M. Richardson (Eds.), *Fifty years of invasion ecology - The legacy of Charles Elton*. Blackwell Publishing Ltd.
- Drenovsky, R. E., Grewell, B. J., D'Antonio, C. M., Funk, J. L., James, J. J., Molinari, N., Parker, I. M., & Richards, C. L. (2012). A functional trait perspective on plant invasion. *Annals of Botany*, 110, 141-153.
- Droste, T., Flory, S. L., & Clay, K. (2010). Variation for phenotypic plasticity among populations of an invasive exotic grass. *Plant Ecology*, 207, 297-306.
- Dullinger, S., Kleinbauer, I., Johannes, P., Smolik, M., & Essl, F. (2009). Niche based distribution modelling of an invasive alien plant: effects of population status, propagule pressure and invasion history. *Biological Invasions*, 11, 2401-2414.
- Eckert, C. G., Samis, K. E., & Loughheed, S. C. (2008). Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology*, 17, 1170-1188.
- Elton, C. S. (1927). *Animal Ecology*. Sedgwick and Jackson, London.
- Elton, C. S. (1958). *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Emery, S. M. (2007). Limiting similarity between invaders and dominant species in herbaceous plant communities? *Journal of Ecology*, 95, 1027-1035.
- Erice, G., Louahlia, S., Irigoyen, J. J., Sanchez-Diaz, M., & Avise, J.-C. (2010). Biomass partitioning, morphology and water status of four alfalfa genotypes submitted to progressive drought and subsequent recovery. *Journal of Plant Physiology*, 167, 114-120.
- Facon, B., Genton, B. J., Shykoff, J., Jarne, P., Estoup, A., & David, P. (2006). A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 130-135.
- Fargione, J., Brown, C. S., & Tilman, D. (2003). Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 8916-8920.
- Fox, J. & Weisberg, S. (2011). *An R companion to applied regression* (Second Edition), Sage, Thousand Oaks - CA.
- Friedman, J. & Barrett, S. C. H. (2008). High outcrossing in the annual colonizing species *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). *Annals of Botany*, 101, 1303-1309.

- Fumanal, B. (2007). *Caractérisation des traits biologiques et des processus évolutifs d'une espèce envahissante en France : Ambrosia artemisiifolia L.*, Thèse de Doctorat en sciences vie, Université de Bourgogne, Avril 2007.
- Fumanal, B., Chauvel, B., & Bretagnolle, F. (2007). Estimation of pollen and seed production of common ragweed in France. *Annals of Agricultural and Environmental Medicine*, 14, 233-236.
- Fumanal, B., Girod, C., Fried, G., Bretagnolle, F., & Chauvel, B. (2008). Can the large ecological amplitude of *Ambrosia artemisiifolia* explain its invasive success in France? *Weed Research*, 48, 349-359.
- Funk, J. & Zachary, V. (2010). Physiological responses to short-term water and light stress in native and invasive plant species in southern California. *Biological Invasions*, 12, 1685-1694.
- Funk, J. L. (2008). Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology*, 96, 1162-1173.
- Funk, J. L. & Vitousek, P. M. (2007). Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature*, 446, 1079-1081.
- Gallagher, R. V., Beaumont, L. J., Hughes, L., & Leishman, M. R. (2010). Evidence for climatic niche and biome shifts between native and novel ranges in plant species introduced to Australia. *Journal of Ecology*, 98, 790-799.
- Gallien, L., Münkemüller, T., Albert, C. H., Boulangeat, I., & Thuiller, W. (2010). Predicting potential distributions of invasive species: where to go from here? *Diversity and Distributions*, 16, 331-342.
- Garcia-Serrano, H., Caño, L., Escarré, J., Fleck, I., & Sans, F. X. (2009). Physiological comparison of alien *Senecio inaequidens* and *S. pterophorus* and native *S. malacitanus*: Implications for invasion. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 204, 445-455.
- Gardarin, A., Dürr, C., & Colbach, N. (2011). Prediction of germination rates of weed species: Relationships between germination speed parameters and species traits. *Ecological Modelling*, 222, 626-636.
- Gardarin, A., Dürr, C., & Colbach, N. (2010). Effects of seed depth and soil aggregates on the emergence of weeds with contrasting seed traits. *Weed Research*, 50, 91-101.
- Garnier, E. & Navas, M.-L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32, 365-399.

- Gaudeul, M., Giraud, T., Kiss, L., & Shykoff, J. A. (2011). Nuclear and chloroplast microsatellites show multiple introductions in the worldwide invasion history of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*. *PLoS ONE*, 6, e17658.
- Gause, G. F. (1937). Experimental populations of microscopic organisms. *Ecology*, 18, 173-179.
- Geange, S. W., Pledger, S., Burns, K. C., & Shima, J. S. (2011). A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 175-184.
- Geng, Y.-P., Pan, X.-Y., Xu, C.-Y., Zhang, W.-J., Li, B., Chen, J.-K., Lu, B.-R., & Song, Z.-P. (2007). Phenotypic plasticity rather than locally adapted ecotypes allows the invasive alligator weed to colonize a wide range of habitats. *Biological Invasions*, 9, 245-256.
- Genton, B., Kotanen, P., Cheptou, P., Adolphe, C., & Shykoff, J. (2005). Enemy release but no evolutionary loss of defence in a plant invasion: an inter-continental reciprocal transplant experiment. *Oecologia*, 146, 404-414.
- Genton, B. J. (2005). *Intérêt d'une approche évolutive pour l'étude des invasions biologiques - L'invasion d'Ambrosia artemisiifolia dans la vallée du Rhône*. Thèse de Doctorat en sciences, Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Mai 2005.
- Genton, B. J., Shykoff, J. A., & Giraud, T. (2005). High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction. *Molecular Ecology*, 14, 4275-4285.
- Gerber, E., Schaffner, U., Gassmann, A., Hinz, H. L., Seier, M., & Müller-Schärer, H. (2011). Prospects for biological control of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe: learning from the past. *Weed Research*, 51, 559-573.
- Gerlach, J. D. & Rice, K. J. (2003). Testing life history correlates of invasiveness using congeneric plant species. *Ecological Applications*, 13, 167-179.
- Ghalambor, C. K., McKay, J. K., Carroll, S. P., & Reznick, D. N. (2007). Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, 21, 394-407.
- Givnish, T. J. (2002). Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants. *Evolutionary Ecology*, 16, 213-242.
- Gladieux, P., Giraud, T., Kiss, L., Genton, B. J., Jonot, O., & Shykoff, J. A. (2011). Distinct invasion sources of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in Eastern and Western Europe. *Biological Invasions*, 13, 933-944.
- Glemin, S., Bataillon, T., Ronfort, J., Mignot, A., & Olivieri, I. (2001). Inbreeding depression in small populations of self-incompatible plants. *Genetics*, 159, 1217-1229.

- Godoy, O., Valladares, F., & Castro-Díez, P. (2011). Multispecies comparison reveals that invasive and native plants differ in their traits but not in their plasticity. *Functional Ecology*, 25, 1248-1259.
- Gribben, P. E., Byers, J. E., Clements, M., McKenzie, L. A., Steinberg, P. D., & Wright, J. T. (2009). Behavioural interactions between ecosystem engineers control community species richness. *Ecology Letters*, 12, 1127-1136.
- Griffith, T. M. & Watson, M. A. (2006). Is evolution necessary for range expansion? Manipulating reproductive timing of a weedy annual transplanted beyond its range. *American Naturalist*, 167, 153-164.
- Grinnel, J. (1917). The niche-relationships of the California thrasher. *Auk*, 34, 427-433.
- Gurevitch, J., Fox, G. A., Wardle, G. M., Inderjit, & Taub, D. (2011). Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. *Ecology Letters*, 14, 407-418.
- Gurevitch, J. , Scheiner, S. M. , & Fox, G. A. (2006). *The ecology of plants*. (Second Edition). Sinauer Associates, Inc. Andrew D. Sinauer.
- Hamilton, M. A., Murray, B. R., Cadotte, M. W., Hose, G. C., Baker, A. C., Harris, C. J., & Licari, D. (2005). Life-history correlates of plant invasiveness at regional and continental scales. *Ecology Letters*, 8, 1066-1074.
- Hayes, K. & Barry, S. (2008). Are there any consistent predictors of invasion success? *Biological Invasions*, 10, 483-506.
- Heckel, E. (1906). Sur l'*Ambrosia artemisiifolia* L. et sa naturalisation en France. *Bulletin de la société botanique de France*, 53, 600-620.
- Henderson, S., Dawson, T. P., & Whittaker, R. J. (2006). Progress in invasive plants research. *Progress in Physical Geography*, 30, 25-46.
- 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. *Journal of Ecology*, 93, 5-15.
- Hill, J., Germino, M., Wraith, J., Olson, B., & Swan, M. (2006). Advantages in water relations contribute to greater photosynthesis in *Centaurea maculosa* compared with established grasses. *International Journal of Plant Sciences*, 167, 269-277.
- Hodgins, K. A. & Rieseberg, L. (2011). Genetic differentiation in life-history traits of introduced and native common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 2731-2749.
- Hooper, D. U. & Vitousek, P. M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277, 1302-1305.

- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal*, 50, 346-363.
- Huang, W., Siemann, E., Wheeler, G. S., Zou, J., Carrillo, J., & Ding, J. (2010). Resource allocation to defence and growth are driven by different responses to generalist and specialist herbivory in an invasive plant. *Journal of Ecology*, 98, 1157-1167.
- Hulme, P. E. (2008). Phenotypic plasticity and plant invasions: is it all Jack? *Functional Ecology*, 22, 3-7.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- Igrc, J., Deloach, C. j., & Zlof, V. (1995). Release and establishment of *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae) in Croatia for control of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L). *Biological Control*, 5, 203-208.
- Jenkins, C. & Keller, S. (2011). A phylogenetic comparative study of preadaptation for invasiveness in the genus *Silene* (Caryophyllaceae). *Biological Invasions*, 13, 1471-1486.
- Jeschke, J. M., Aparicio, L. G., Haider, S., Heger, T., Lortie, C. J., Pyšek, P., & Strayer, D. L. (2012). Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. *NeoBiota*, 14, 1-20.
- de Jong, G. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New Phytologist*, 166, 101-118.
- Joshi, J. & Vrieling, K. (2005). The enemy release and EICA hypothesis revisited: incorporating the fundamental difference between specialist and generalist herbivores. *Ecology Letters*, 8, 704-714.
- Kazinczi, G., Béres, I., Novák, R., Bíró, K., & Pathy, Z. (2008). Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.): a review with special regards to the results in Hungary. I. taxonomy, origin and distribution, morphology, life cycle and reproduction strategy. *Herbologia*, 9, 55-92.
- Keane, R. M. & Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 164-170.
- Keller, S. R. & Taylor, D. R. (2008). History, chance and adaptation during biological invasion: separating stochastic phenotypic evolution from response to selection. *Ecology Letters*, 11, 852-866.
- Kiss, L. & Béres, I. (2006). Anthropogenic factors behind the recent population expansion of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in Eastern Europe: is there a correlation with political transitions? *Journal of Biogeography*, 33, 2156-2157.

- van Kleunen, M., Dawson, W., Schlaepfer, D. R., Jeschke, J. M., & Fischer, M. (2010). Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. *Ecology Letters*, 13, 947-958.
- van Kleunen, M. & Fischer, M. (2005). Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166, 49-60.
- van Kleunen, M., Schlaepfer, D. R., Glaettli, M., & Fischer, M. (2011). Preadapted for invasiveness: do species traits or their plastic response to shading differ between invasive and non-invasive plant species in their native range? *Journal of Biogeography*, 38, 1294-1304.
- van Kleunen, M. & Schmid, B. (2003). No evidence for an evolutionary increased competitive ability in an invasive plant. *Ecology*, 84, 2816-2823.
- van Kleunen, M., Weber, E., & Fischer, M. (2010a). A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters*, 13, 235-245.
- van Kleunen, M., Dawson, W., Schlaepfer, D. R., Jeschke, J. M., & Fischer, M. (2010b). Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. *Ecology Letters*, 13, 947-958.
- Klotz, S., Kühn, I., & Durka, W. (2002). BIOLFLOR - Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. *Bundesamt für Naturschutz, Bonn*.
- Kolar, C. S. & Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 199-204.
- Küster, E. C., Durka, W., Kühn, I., & Klotz, S. (2010). Differences in the trait compositions of non-indigenous and native plants across Germany. *Biological Invasions*, 12, 2001-2012.
- Laaidi, M., Laaidi, K., Besancenot, J.-P., & Thibaudon, M. (2003). Ragweed in France: an invasive plant and its allergenic pollen. *Annals of allergy, Asthma, and immunology*, 91, 195-201.
- Lagey, K., Duinslaeger, L., & Vanderkelen, A. (1995). Burns induced by plants. *Burns*, 21, 542-543.
- Lake, J. C. & Leishman, M. R. (2004). Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation*, 117, 215-226.
- Lavergne, S. & Molofsky, J. (2007). Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 3883-3888.

- Lavergne, S., Muenke, N. J., & Molofsky, J. (2010). Genome size reduction can trigger rapid phenotypic evolution in invasive plants. *Annals of Botany*, 105, 109-116.
- Lavoie, C., Jodoin, Y., & De Merlis, A. G. (2007). How did common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) spread in Québec? A historical analysis using herbarium records. *Journal of Biogeography*, 34, 1751-1761.
- Lavorel, S., Prieur-Richard, A.-H., & Grigulis, K. (1999). Invasibility and diversity of plant communities: from patterns to processes. *Diversity and Distributions*, 5, 41-49.
- Lee, C. E. (2002). Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 386-391.
- Leger, E. A. & Rice, K. J. (2007). Assessing the speed and predictability of local adaptation in invasive California poppies (*Eschscholzia californica*). *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 1090-1103.
- Lenormand, T. (2002). Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 183-189.
- Levine, J. M. (2000). Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science*, 288, 852-854.
- Levine, J. M., Adler, P. B., & Yelenik, S. G. (2004). A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters*, 7, 975-989.
- Lippe, M. V. D. & Kowarik, I. (2007). Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions. *Conservation Biology*, 21, 986-996.
- Liu, H. & Stiling, P. (2006). Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis. *Biological Invasions*, 8, 1535-1545.
- Lockwood, J. L., Cassey, P., & Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 223-228.
- Lonsdale, W. M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80, 1522-1536.
- MacDonald, A. A. M. & Kotanen, P. M. (2010). Leaf damage has weak effects on growth and fecundity of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Botany*, 88, 158-164.
- MacDonald, A. A. M. & Kotanen, P. M. (2010). The effects of disturbance and enemy exclusion on performance of an invasive species, common ragweed, in its native range. *Oecologia*, 162, 977-986.
- MacIsaac, H. J., Tella, R. A., & Ricciardi, A. (2011) Patterns and rate of growth of studies in invasion ecology In: D. M. Richardson (Eds.), *Fifty years of invasion ecology - The legacy of Charles Elton*. Blackwell Publishing Ltd.

- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, M. W., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10, 689-710.
- Maillet, J. & Lopez-Garcia, C. (2000). What criteria are relevant for predicting the invasive capacity of a new agricultural weed? The case of invasive American species in France. *Weed Research*, 40, 11-26.
- Maron, J. L., Elmendorf, S. C., & Vilà, M. (2007). Contrasting plant physiological adaptation to climate in the native and introduced range of *Hypericum perforatum*. *Evolution*, 61, 1912-1924.
- Maron, J. L. & Vilà, M. (2001). When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, 95, 361-373.
- Maron, J. L., Vilà, M., Bommarco, R., Elmendorf, S., & Beardsley, P. (2004). Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs*, 74, 261-280.
- Mason, T. J. & French, K. (2008). Impacts of a woody invader vary in different vegetation communities. *Diversity and Distributions*, 14, 829-838.
- Mason, T. J., French, K., & Russell, K. (2012). Are competitive effects of native species on an invader mediated by water availability? *Journal of Vegetation Science*, 23, 657-666.
- Mauricio, R. (2000). Natural selection and the joint evolution of tolerance and resistance as plant defenses. *Evolutionary Ecology*, 14, 491-507.
- McAlpine, K. & Jesson, L. (2008). Linking seed dispersal, germination and seedling recruitment in the invasive species *Berberis darwinii* (Darwin's barberry). *Plant Ecology*, 197, 119-129.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178-185.
- Meyer, G., Clare, R., & Weber, E. (2005). An experimental test of the evolution of increased competitive ability hypothesis in goldenrod, *Solidago gigantea*. *Oecologia*, 144, 299-307.
- Mitchell, C. E., Agrawal, A. A., Bever, J. D., Gilbert, G. S., Hufbauer, R. A., Klironomos, J. N., Maron, J. L., Morris, W. F., Parker, I. M., Power, A. G., Seabloom, E. W., Torchin, M. E., & Vázquez, D. P. (2006). Biotic interactions and plant invasions. *Ecology Letters*, 9, 726-740.
- Mitchell, C. E. & Power, A. G. (2003). Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, 421, 625-627.
- Moles, A. T., Flores-Moreno, H., Bonser, S. P., Warton, D. I., Helm, A., Warman, L., Eldridge, D. J., Jurado, E., Hemmings, F. A., Reich, P. B., Cavender-Bares, J., Seabloom, E. W., Mayfield, M. M., Sheil, D., Djietror, J. C., Peri, P. L., Enrico, L., Cabido, M. R., Setterfield, S. A., Lehmann, C. E. R., & Thomson, F. J. (2012). Invasions: the trail behind, the path ahead, and a test of a disturbing idea. *Journal of Ecology*, 100, 116-127.

- Moles, A. T., Gruber, M. A. M., & Bonser, S. P. (2008). A new framework for predicting invasive plant species. *Journal of Ecology*, 96, 13-17.
- Moloney, K., Knaus, F., & Dietz, H. (2009). Evidence for a shift in life-history strategy during the secondary phase of a plant invasion. *Biological Invasions*, 11, 625-634.
- Moloney, K. A., Holzapfel, C., Tielboerger, K., Jeltsch, F., & Schurr, F. M. (2009). Rethinking the common garden in invasion research. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 11, 311-320.
- Monclus, R., Dreyer, E., Villar, M., Delmotte, F. M., Delay, D., Petit, J.-M., Barbaroux, C., Thiec, D. L., Bréchet, C., & Brignolas, F. (2006). Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoides* × *Populus nigra*. *New Phytologist*, 169, 765-777.
- Moss, H. E. (1956). Ragweed in Southeastern Alberta. *Canadian Journal of Botany*, 34, 763-767.
- Muth, N. Z. & Pigliucci, M. (2007). Implementation of a novel framework for assessing species plasticity in biological invasions: responses of *Centaurea* and *Crepis* to phosphorus and water availability. *Journal of Ecology*, 95, 1001-1013.
- Möller, H., Spirén, A., Svensson, Å., Gruvberger, B., Hindsén, M., & Bruze, M. (2002). Contact allergy to the Asteraceae plant *Ambrosia artemisiifolia* L. (ragweed) in sesquiterpenelactone-sensitive patients in southern Sweden. *Contact Dermatitis*, 47, 157-160.
- Müller-Schärer, H., Schaffner, U., & Steinger, T. (2004). Evolution in invasive plants: implications for biological control. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 417-422.
- Nicotra, A. B. & Davidson, A. (2010). Adaptive phenotypic plasticity and plant water use. *Functional Plant Biology*, 37, 117-127.
- Novak, S. J. (2007). The role of evolution in the invasion process. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 3671-3672.
- Ordonez, A., Wright, I. J., & Olff, H. (2010). Functional differences between native and alien species: a global-scale comparison. *Functional Ecology*, 24, 1353-1361.
- Orians, C. M. & Ward, D. (2010). Evolution of plant defenses in nonindigenous environments. *Annual Review of Entomology*, 55, 439-459.
- Palacio-López, K. & Gianoli, E. (2011). Invasive plants do not display greater phenotypic plasticity than their native or non-invasive counterparts: a meta-analysis. *Oikos*, 120, 1393-1401.
- Palmer, T. N. & Raisanen, J. (2002). Quantifying the risk of extreme seasonal precipitation events in a changing climate. *Nature*, 415, 512-514.

- Parker, I. M., Rodriguez, J., & Loik, M. E. (2003). An evolutionary approach to understanding the biology of invasions: local adaptation and general-purpose genotypes in the weed *Verbascum thapsus*. *Conservation Biology*, 17, 59-72.
- Perrings, C., Williamson, M., Barbier, E. B., Delfino, D., Dalmazzone, S., Shogren, J., Simmons, P., & Watkinson, A. (2002). Biological invasion risks and the public good: an economic perspective. *Conservation Ecology*, 6(1).
- Pigliucci, M. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 481-486.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., & Morrison, D. (2000). Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience*, 50, 53-65.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & R Development Core Team (2011). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. (en ligne), CRAN, octobre 2012 (28/10/2012). <http://cran.r-project.org/web/packages/nlme/index.html>.
- Pokorny, M. L., Sheley, R. L., Zabinski, C. A., Engel, R. E., Svejcar, T. J., & Borkowski, J. J. (2005). Plant functional group diversity as a mechanism for invasion resistance. *Restoration Ecology*, 13, 448-459.
- Poulin, J., Sakai, A. K., Weller, S. G., & Nguyen, T. (2007). Phenotypic plasticity, precipitation, and invasiveness in the fire-promoting grass *Pennisetum setaceum* (Poaceae). *American Journal of Botany*, 94, 533-541.
- Prentis, P. J., Wilson, J. R. U., Dormontt, E. E., Richardson, D. M., & Lowe, A. J. (2008). Adaptive evolution in invasive species. *Trends in Plant Science*, 13, 288-294.
- Prieur-Richard, A.-H., Lavorel, S., Grigulis, K., & Dos Santos, A. (2000). Plant community diversity and invasibility by exotics: invasion of Mediterranean old fields by *Conyza bonariensis* and *Conyza canadensis*. *Ecology Letters*, 3, 412-422.
- Prieur-Richard, A.-H., Lavorel, S., Linhart, Y., & Dos Santos, A. (2002). Plant diversity, herbivory and resistance of a plant community to invasion in Mediterranean annual communities. *Oecologia*, 130, 96-104.
- Pysěk, P., Jarošík, V., Pergl, J., Randall, R., Chytrý, M., Kühn, I., Tichý, L., Danihelka, J., Jun, J. C., & Sádlo, J. (2009). The global invasion success of Central European plants is related to distribution characteristics in their native range and species traits. *Diversity and Distributions*, 15, 891-903.
- Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P. E., Kühn, I., Wilda, J., Arianoutsou, M., Bacher, S., Chiron, F., Didžiulis, V., Essl, F., Genovesi, P., Gherardi, F., Hejda, M., Kark, S., Lambdon, P. W., Desprez-Loustau, M.-L., Nentwig, W., Pergl, J., Poboljšaj, K., Rabitsch, W., Roques, A., Roy, D. B., Shirley, S., Solarz, W., Vilà, M., & Winterd, M. (2010). Disentangling the role of

- environmental and human pressures on biological invasions across Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 12157-12162.
- Pyšek, P. & Richardson, D. M. (2007). *Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand?* In Nentwig Wolfgang (Eds.). Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg.
- R Development Core Team (2011). R: A Language and Environment for Statistical Computing. (en ligne) The R project for statistical computing (28/10/12) <http://www.r-project.org>.
- Radford, I. J. & Cousens, R. D. (2000). Invasiveness and comparative life history traits of exotic and indigenous *Senecio* species in Australia. *Oecologia*, 125, 531-542.
- Radford, I. J., Dickinson, K. J. M., & Lord, J. M. (2006). Nutrient stress and performance of invasive *Hieracium lepidulum* and co-occurring species in New Zealand. *Basic and Applied Ecology*, 7, 320-333.
- Rees, M., Condit, R., Crawley, M., Pacala, S., & Tilman, D. (2001). Long-Term Studies of Vegetation Dynamics. *Science*, 293, 650-655.
- Rejmánek, M. (1996). What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77, 1665-1672.
- Rice, K. J. & Mack, R. N. (1991). Ecological genetics of *Bromus tectorum* L. A hierarchical analysis of phenotypic variation. *Oecologia*, 88, 77-83.
- Richards, C. L., Bossdorf, O., Muth, N. Z., Gurevitch, J., & Pigliucci, M. (2006). Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9, 981-993.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6, 93-107.
- Richardson, D. M. & Pyšek, P. (2006). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30, 409-431.
- Rodriguez, E., Towers, G. H. N., & Mitchell, J. C. (1976). Biological activities of sesquiterpene lactones. *Phytochemistry*, 15, 1573- 580.
- Rosenthal, J. P. & Kotanen, P. M. (1994). Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 145-148.
- Ross, C. A., Faust, D., & Auge, H. (2009). *Mahonia* invasions in different habitats: local adaptation or general-purpose genotypes? *Biological Invasions*, 11, 441-452.
- van Ruijven, J., De Deyn, G. B., & Berendse, F. (2003). Diversity reduces invasibility in experimental plant communities: the role of plant species. *Ecology Letters*, 6, 910-918.
- 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. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 32, 305-332.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., & Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770-1774.
- Sax, D. F., Stachowicz, J. J., Brown, J. H., Bruno, J. F., Dawson, M. N., Gaines, S. D., Grosberg, R. K., Hastings, A., Holt, R. D., Mayfield, M. M., O'Connor, M. I., & Rice, W. R. (2007). Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 465-471.
- Scalera, R. (2010). How much is Europe spending on invasive alien species? *Biological Invasions*, 12, 173-177.
- Scheepens, J. F., Stöcklin, J., & Pluess, A. R. (2010). Unifying selection acts on competitive ability and relative growth rate in *Scabiosa columbaria*. *Basic and Applied Ecology*, 11, 612-618.
- Schlaepfer, D. R., Glättli, M., Fischer, M., & van Kleunen, M. (2010). A multi-species experiment in their native range indicates pre-adaptation of invasive alien plant species. *New Phytologist*, 185, 1087-1099.
- Schlichting, C. D. (1986). The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 17, 667-693.
- Schlichting, C. D. & Pigliucci, M. (1998). *Phenotypic Evolution - A Reaction Norm Perspective*. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, Massachusetts.
- Schumacher, E., Kueffer, C., Tobler, M., Gmür, V., Edwards, P. J., & Dietz, H. (2008). Influence of drought and shade on seedling growth of native and invasive trees in the Seychelles. *Biotropica*, 40, 543-549.
- Sexton, J. P., McKay, J. K., & Sala, A. (2002). Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in north america. *Ecological Applications*, 12, 1652-1660.
- Sharma, G. P., Singh, J. S., & Raghubanshi, A. S. (2005). Plant invasions: emerging trends and future implications. *Current Science*, 88, 726-733.
- Shea, K. & Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 170-176.
- Simberloff, D. (2009). The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40, 81-102.
- Simons, A. M. & Johnston, M. O. (2000). Plasticity and the genetics of reproductive behaviour in the monocarpic perennial, *Lobelia inflata* (Indian tobacco). *Heredity*, 85, 356-365.

- Simons, A. M. & Johnston, M. O. (2006). Environmental and genetic sources of diversification in the timing of seed germination: implications for the evolution of bet hedging. *Evolution*, 60, 2280-2292.
- Simons, A. M. & Wagner, I. (2007). The characterization of complex continuous norms of reaction. *Oikos*, 116, 986-994.
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10, 1115-1123.
- Soetaert, K. & Petzoldt, T. (2010). Inverse modelling, sensitivity and Monte Carlo analysis in R using package FME. *Journal of Statistical Software*, 33, 1-28.
- Stastny, M., Schaffner, U., & Elle, E. (2005). Do vigour of introduced populations and escape from specialist herbivores contribute to invasiveness? *Journal of Ecology*, 93, 27-37.
- Stockwell, C. A., Hendry, A. P., & Kinnison, M. T. (2003). Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 94-101.
- Stohlgren, T. J., Binkley, D., Chong, G. A. W., Kalkhan, M. A., Schell, L. D., Bull, K. A., Otsuki, Y., Newman, G., Bashkin, M., & Son, Y. (1999). Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs*, 69, 25-46.
- Stohlgren, T. J. & Jarnevich, C. S., (2009) Risk assessment of invasive species In: M. N. Clout & P. A. Williams (Eds.), *Invasive Species Management A Handbook of Principles and Techniques*. Oxford University Press, Oxford.
- Stratton, L. C. & Goldstein, G. (2001). Carbon uptake, growth and resource-use efficiency in one invasive and six native Hawaiian dry forest tree species. *Tree Physiology*, 21, 1327-1334.
- Strauss, S. Y. & Agrawal, A. A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 179-185.
- Stubbs, W. J. & Wilson, J. B. (2004). Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92, 557-567.
- Suarez, A. V. & Tsutsui, N. D. (2008). The evolutionary consequences of biological invasions. *Molecular Ecology*, 17, 351-360.
- Suding, K., Lejeune, K., & Seastedt, T. (2004). Competitive impacts and responses of an invasive weed: dependencies on nitrogen and phosphorus availability. *Oecologia*, 141, 526-535.
- Sultan, S. E. (2001). Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology*, 82, 328-343.
- Sultan, S. E. (2003). Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution and Development*, 5, 25-33.

- Sultan, S. E. & Spencer, H. G. (2002). Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *The American Naturalist*, 160, 271-283.
- Sutherland, S. (2004). What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia*, 141, 24-39.
- Tagliatalata-Scafati, O., Pollastro, F., Minassi, A., Chianese, G., De Petrocellis, L., Di Marzo, V., & Appendino, G. (2012). Sesquiterpenoids from Common Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.), an invasive biological polluter. *Planta Medica*, 78, 1191.
- Tecco, P. A., Díaz, S., Cabido, M., & Urcelay, C. (2010). Functional traits of alien plants across contrasting climatic and land-use regimes: do aliens join the locals or try harder than them? *Journal of Ecology*, 98, 17-27.
- Thuiller, W., Richardson, D. M., Pyšek, P., Midgley, G. F., Hughes, G. O., & Rouget, M. (2005). Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, 11, 2234-2250.
- Tilman, D. (1997). Community invasibility, recruitment limitation and grassland biodiversity. *Ecology*, 78, 81-92.
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., & Zavala, M. A. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94, 1103-1116.
- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J.-C., & Simberloff, D. (2008). In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions*, 10, 1345-1351.
- Venable, D. L. (2007). Bet hedging in a guild of desert annuals. *Ecology*, 88, 1086-1090.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., Jong, G. D., Scheiner, S. M., Schlichting, C. D., & Tienderen, P. H. V. (1995). Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 212-217.
- Vilà, M., Basnou, C., Pyšek, P., Josefsson, M., Genovesi, P., Gollasch, S., Nentwig, W., Olenin, S., Roques, A., Roy, D., & Hulme, P. E. (2010). How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8, 135-144.
- Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y., & Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 14, 702-708.
- Vilà, M. & Weiner, J. (2004). Are invasive plant species better competitors than native plant species? - evidence from pair-wise experiments. *Oikos*, 105, 229-238.
- Vitalos, M. and Karrer, G. (2008). Dispersal of *Ambrosia artemisiifolia* seeds along roads: the contribution of traffic and mowing machines. In P. Pyšek and J. Pergl (Eds), *Biological*

- invasions: towards a synthesis, proceedings, volume 8 of Neobiota*, 53-60. 5th European Conference on Biological Invasion - Neobiota, Prague, CZECH REPUBLIC, SEP 23-26.
- Vitousek, P. M., D'antonio, C. M., Loope, L. L., Rejmánek, M., & Westbrooks, R. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, 21, 1-16.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997). Human domination of earth's ecosystems. *Science*, 277, 494-499.
- Ward, D., Shrestha, M. K., & Golan-Goldhirsh, A. (2012). Evolution and ecology meet molecular genetics: adaptive phenotypic plasticity in two isolated Negev desert populations of *Acacia raddiana* at either end of a rainfall gradient. *Annals of Botany*, 109, 247-255.
- Whitlock, M. C. (2008). Evolutionary inference from Q_{ST} . *Molecular Ecology*, 17, 1885-1896.
- Williams, J., Auge, H., & Maron, J. (2008). Different gardens, different results: native and introduced populations exhibit contrasting phenotypes across common gardens. *Oecologia*, 157, 239-248.
- Williamson, M. (1996). *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London.
- Williamson, M. & Fitter, A. (1996). The Varying Success of Invaders. *Ecology*, 77, 1661-1666.
- Wolfe, L. M., Elzinga, J. A., & Biere, A. (2004). Increased susceptibility to enemies following introduction in the invasive plant *Silene latifolia*. *Ecology Letters*, 7, 813-820.
- Zhao, Y. J., Qing, H., Zhao, C. J., Zhou, C. F., Zhang, W. G., Xiao, Y., & An, S. Q. (2010). Phenotypic plasticity of *Spartina alterniflora* and *Phragmites australis* in response to nitrogen addition and intraspecific competition. *Hydrobiologia*, 637, 143-155.
- Ziska, L. H., George, K., & Frenz, D. A. (2007). Establishment and persistence of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in disturbed soil as a function of an urban-rural macro-environment. *Global Change and Biology*, 13, 266-274.
- Zou, J., Siemann, E., Rogers, W. E., & DeWalt, S. J. (2008). Decreased resistance and increased tolerance to native herbivores of the invasive plant *Sapium sebiferum*. *Ecography*, 31, 663-671.

- LISTE DES ANNEXES -



Annexe 1 : Liste des travaux issus de ce travail de thèse

Publication scientifique :

Gard B., Bretagnolle F., Dessaint F., Laitung B. (2012). Invasive and native populations of common ragweed exhibit strong tolerance to foliar damage. ***Basic and Applied Ecology***, *in press*.

Communications orales :

Gard B., Bretagnolle F., Laitung B., (2011). Tolérance de l'ambrosie à l'herbivorie simulée – comparaison entre populations natives et invasives, Journées des doctorants du département Santé des Plantes et Environnement (S.P.E.) de l'INRA, 8-10 June 2011, Dijon, France.

Gard B., Bretagnolle F., Laitung B., (2011). Growth and reproduction responses of French invasive and North American native populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia* L. to defoliation. International Ragweed Conference, 28-29 March 2012, Lyon, France.

Posters scientifiques :

Gard B., Bretagnolle F., Laitung B., (2010). L'ambrosie est elle plus résistante au stress hydrique que les espèces natives ?, 2-4 June 2010, Sophia-Antipolis, France.

Gard B., Bretagnolle F., Laitung B., (2010). Is the invasive common ragweed better adapted to water stress than native plant species?, ECOLOGIE 2010, 2-4 September 2010, Montpellier, France.

Gard B., Bretagnolle F., Laitung B., (2010). Is the invasive common ragweed better adapted to water stress than native plant species?, 6th NEOBIOTA Conference, 14-17 September 2010, Copenhagen, Denmark.

Gard B., Bretagnolle F., Laitung B., (2011). How does common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia* L., tolerate herbivory?, EWRS 4th workshop of the Weeds and Biodiversity Working Group, 28 February-3 March 2011, Dijon, France.

Gard B., Bretagnolle F., Laitung B., (2011). Effect of leaf herbivory on French invasive and North American native populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia* L., 3rd International Symposium on Weeds and Invasive Plants, 2-7 October 2011, Ascona, Switzerland.

Gard B., Fanjas-Mercère T., Laitung B., Bretagnolle F., (2011). Phenotypic plasticity and adaptation in seedling traits of the invasive North American common ragweed., 7th NEOBIOTA Conference, 12-14 September 2012, Pontevedra, Spain.

Article de vulgarisation scientifique :

Chauvel B. & Gard B., (2011). Gérer l'ambrosie à feuilles d'armoise, Phytoma – La défense des végétaux, n°633, avril 2010.

dossier BIOAGRESSEURS RÉ-ÉMERGENTS



Gérer l'ambrosie à feuilles d'armoise

Un défi pour les agriculteurs vu sa progression géographique et l'augmentation de ses nuisances aux cultures et à la santé publique

Bruno Chauvel* et Benjamin Gard*

L'ambrosie à feuilles d'armoise est en France depuis un siècle et demi... mais c'est bien plus tard qu'elle est devenue une espèce végétale émergente. Son aire de répartition s'étend et sa densité de population augmente dans ses « zones historiques ». Or son pollen est responsable d'affections chez une part grandissante de la population. Ces pollinoses posent un problème de santé publique et imposent de lutter particulièrement contre cette espèce. Pourquoi cette émergence ?

Quel rôle y joue l'agriculture et ses évolutions récentes ?

Pourquoi faut-il combattre l'ambrosie en zones agricoles ?

Quels sont les atouts de nouvelles techniques de lutte mais aussi les précautions à prendre avec elles ? Répondre à ces questions permettra de mieux maîtriser l'ambrosie.



Les milieux cultivés constituent des habitats particulièrement favorables au développement de certains organismes qui, profitant d'une ressource trophique abondante, peuvent alors développer des populations importantes.

L'arrivée de nouvelles espèces, parfois originaires de zones géographiques lointaines, peut poser un réel problème agronomique. Des ravageurs animaux tels le criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria*) et la chrysomèle des racines du maïs (*Diabrotica virgifera*-Reynaud *et al.*, 2006) font l'objet de surveillance par les services de la protection des végétaux. De même, des espèces végétales telles que le souchet comestible (*Cyperus esculentus*), le sicyos anguleux (*Sicyos angulatus*) et l'orobanche rameuse (*Phelypaea ramosa*) sont actuellement en expansion dans les systèmes cultivés en France.

Les agriculteurs, eux aussi sensibles à ce problème, détectent régulièrement dans leurs parcelles de « nouvelles mauvaises herbes » (Chauvel *et al.*, 2005) aux provenances variées. L'arrêt d'utilisation d'une famille d'herbicides (Béraud, 2006), le passage au travail superficiel du sol, l'introduction d'une nouvelle culture, le changement de date de semis : autant de facteurs favorables à « l'apparition » de « nouvelles » espèces d'origine plus ou moins lointaine.

Parmi les différentes espèces citées par les agriculteurs, l'ambrosie à feuilles d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia*) est certainement l'es-

pèce végétale étrangère (xénophyte) qui pose aujourd'hui le problème le plus important en terme d'invasion biologique des milieux cultivés. Son développement actuel en France se traduit à la fois par un élargissement de son aire de répartition et par une augmentation du nombre et de la densité des populations dans les zones anciennement colonisées.

De plus, le nombre de nouveaux milieux dans lesquels la plante peut être observée est également en augmentation.

Quelques généralités sur l'espèce

L'ambrosie à feuilles d'armoise est une espèce annuelle à germination printanière de la famille des Astéracées. Les fleurs mâles situées à l'extrémité des tiges disséminent à partir de la mi-juillet (photo en médaillon), et parfois très loin des pieds émetteurs, un pollen responsable de pollinoses chez une part notable de la population humaine. La plante produit ses premières semences matures à partir de mi-septembre. L'espèce est donc principalement identifiée dans les cultures à semis tardif mais elle est aussi capable de se développer sous le couvert de cultures d'hiver telles que le colza ou le blé.

L'ambrosie est particulièrement visible dans les parcelles de tournesol (photo 1) ainsi que pendant la période d'interculture dans les par-

* INRA, UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, Agro-Sup-INRA-UB, 17, rue Sully, BP 86510 - 21065 Dijon Cedex. bruno.chauvel@dijon.inra.fr

celles non déchaumées où son développement peut être spectaculaire. Présente sur n'importe quel type de sol, c'est une espèce très compétitive vis-à-vis de la culture en place.

1860-1980, 120 ans de discrétion

Introduite au début des années 1860 avec des semences de trèfle violet en provenance des États-Unis, l'ambrosie, d'abord uniquement identifiée dans les milieux cultivés (cultures fourragères), est sortie de cet habitat initial pour occuper les bords de route et les zones d'étiage des cours d'eau (Loire, Rhône, Isère...).

La plante a été introduite en de nombreux endroits en France tout au long du XX^e siècle. Toutefois, il n'existe que peu de données sur la présence de l'ambrosie dans les parcelles cultivées du début du XX^e siècle. Sa première citation dans *Phytoma* semble dater du début des années 1960 (Bouron et Poignant, 1960). Ceci peut sans doute s'expliquer par l'existence de populations qui, bien que quelquefois très denses, devaient rester très localisées, mais aussi par les plus faibles surfaces de cultures de printemps, lesquelles sont favorables au développement de l'espèce.

Années 80, la révélation

C'est à la fin des années 1980 que l'on trouve dans *Phytoma* des articles sur l'ambrosie dans la culture du tournesol en tant qu'espèce difficile à désherber (Desplantes, 1989 ; Pemy, 1990). Puis à partir de 1995, des articles entièrement consacrés à la gestion de l'espèce se succèdent traduisant l'augmentation de difficultés dues essentiellement à une efficacité incomplète des herbicides (Jacquemot, 1995 ; Bertrand et Maupas, 1996 ; Chollet *et al.*, 1998). L'ambrosie est présente dans tous les milieux perturbés par les activités humaines et sa tolérance à la sécheresse lui permet d'occuper des zones particulièrement pauvres (bords de



route, gravières, zones de stockage) où elle n'est que très faiblement concurrencée par d'autres espèces végétales. Elle disparaît dès que la concurrence exercée par la végétation est trop forte (prairie permanente) mais peut se maintenir dans des friches ou des jachères tant qu'il lui reste suffisamment d'espaces pour germer. Toutefois dans ces derniers types de milieu, elle souffre de la compétition et son développement est généralement réduit.

La présence aujourd'hui

Aujourd'hui, l'espèce est bien présente en France (carte 1) mais la densité de ses populations est très hétérogène d'une région à l'autre. Les plus fortes restent dans la vallée du Rhône et dans le département de l'Allier. Ce sont les premières zones d'implantation de l'ambrosie. La carte de capture des pollens pour l'année 2009 (carte 2) permet d'avoir une idée de la densité de plantes présentes même si le pollen de l'ambrosie est connu pour se disperser à longue distance et pour être capturé dans des zones où la plante est absente.

Pourquoi et comment parvient-elle à se disperser ?

Des outils, de l'eau, voire divers matériaux...

La taille des semences exclut une dispersion par le vent et leur ornementation (photo 2) ne semble pas favoriser le transport par des animaux. Dans les milieux cultivés, comme les autres adventices, l'ambrosie est dispersée par les outils de travail du sol.

Par ailleurs les moissonneuses batteuses semblent jouer un rôle particulièrement important dans les zones où les agriculteurs ne possèdent pas leur propre machine.

L'irrigation par immersion pourrait aussi avoir un rôle local non négligeable et malgré les précautions prises, on ne peut exclure encore aujourd'hui la dispersion par la contamination des semences utilisées en agriculture (Cadet *et al.*, 2007).

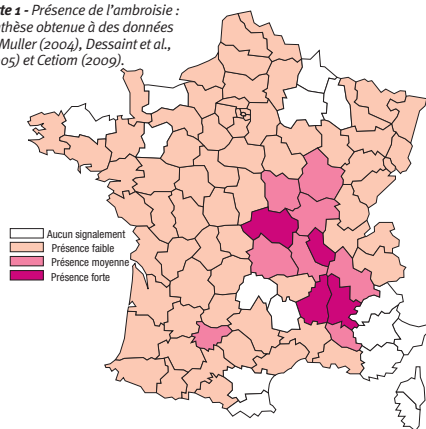
Quelques phénomènes plus locaux évoqués par des agriculteurs tels que l'apport de matériaux (sables de rivière, marnage, etc.) ont pu aussi contribuer à des époques plus ou moins lointaines à la propagation de l'ambrosie.

Le mode de dispersion de l'espèce varie suivant les zones géographiques : soit prépondérance de la dispersion par des vecteurs agricoles (cas de la Côte-d'Or), soit rôle important des corridors fluviaux (vallées du Rhône, de la Loire...) soit rôle des matériaux transportés pour l'entretien des voies de communications.

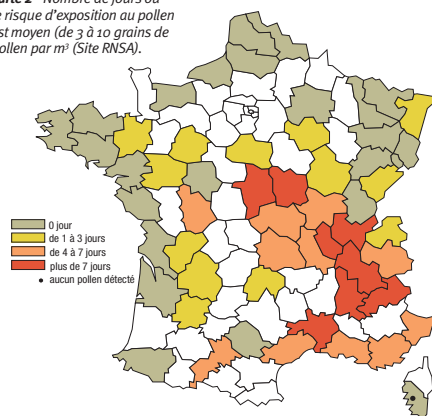
Tournesol et pratiques actuelles

Différents autres facteurs ont pu contribuer à la dispersion de l'ambrosie. Le remplacement du maïs par le tournesol, culture proche botaniquement, a pu favoriser l'extension de la plante (Déchamp *et al.*, 2001).

Carte 1 - Présence de l'ambrosie : synthèse obtenue à des données de Muller (2004), Dessaint *et al.*, (2005) et Cetiom (2009).



Carte 2 - Nombre de jours où le risque d'exposition au pollen est moyen (de 3 à 10 grains de pollen par m³) (Site RNSA).



Le contexte environnemental actuel, avec le retrait d'un certain nombre de molécules herbicides, favorise aussi certainement le développement de l'ambrosie dans les milieux agricoles. Observée depuis longtemps dans le tournesol, le soja ou le sorgho, l'ambrosie est aujourd'hui présente dans de nouvelles cultures telles que le pois de printemps voire le maïs (Bibard, 2007) ainsi que dans des vergers de la vallée du Rhône. Grâce à un système racinaire important, l'espèce se montre très tolérante à toutes les pratiques de désherbage mécanique et de déchaumage superficiel et semble toujours parvenir à produire des semences malgré des stress intenses.

Enfin les jachères florales, vu la réglementation qui est y attachée (broyage tardif), sont particulièrement favorables à l'extension de l'ambrosie et d'autres adventices estivales (amarantes, panics, sétaires, etc.).

Études en cours à l'INRA

Mieux connaître les facteurs qui facilitent l'envahissement de l'ambrosie est une étape-clé vers une gestion durable du problème. C'est pourquoi les recherches actuelles, réalisées à l'INRA dans le cadre d'une thèse, s'orientent vers l'étude et la compréhension des mécanismes qui permettent à des espèces introduites envahissantes telles que l'ambrosie de surpasser les espèces natives dans leur propre environnement.

Un des principaux mécanismes avancés par les écologues serait la variabilité génétique (plasticité phénotypique) de ces plantes envahissantes. Il s'agit de la capacité de la plante à s'adapter à de nouvelles conditions environnementales en changeant son développement, (modifications physiologiques ou phénologiques). Ces modifications sont la source d'une grande capacité d'adaptation qui facilite l'envahissement des milieux les plus divers.

La plasticité phénotypique répond à des signaux environnementaux telles que la température, la luminosité ou les conditions hydriques et permet une bonne adaptation aux pratiques culturales. Ce mécanisme très réactif rend l'espèce d'autant plus agressive dans les milieux naturels. Ces travaux actuels visent à approfondir les connaissances sur les mécanismes biologiques d'adaptation de l'ambrosie à différents environnements, ainsi qu'à parvenir à déterminer son niveau de plasticité phénotypique afin de mieux comprendre le pouvoir envahissant de cette espèce introduite.

Quelle gestion pour cette espèce ?

Les enjeux de la gestion de l'ambrosie dans les parcelles cultivées sont importants d'un point de vue agronomique (mise en place de pratiques intégrées) mais aussi législatif. En effet, plusieurs départements français ont produit des décrets préfectoraux (agriculture - DDAF/santé - DDASS) impliquant une interdiction de la montée à graine de l'espèce (surface en gel en-

vironnemental) et/ou interdisant la présence de la plante en fleur sur les parcelles (limitation de la production de pollen) (Carte 3).

Le poids de l'inter-culture

Pourtant avec un cycle végétatif long et une production de semences très tardive, l'ambrosie semble *a priori* peu adaptée à la survie dans les milieux cultivés. Seule la durée de vie des semences d'environ dix années dans le stock et leurs dormances naturelles ou induites semblent susceptibles de lui conférer un réel avantage dans les parcelles cultivées.

Aussi sa propagation pourrait être surtout liée à un relâchement de la pression de gestion (déchaumage insuffisant, cultures intermédiaires non recouvrantes) pendant la période d'interculture qui permettrait la constitution de stocks de semences importants.

Désherbage chimique

L'ambrosie ne présente pas de problématique particulière vis-à-vis du désherbage chimique : pas de tolérance naturelle, pas de cuticule imperméable (Gauvrit *et al.*, 2006). Les difficultés de gestion liées à une plus faible efficacité du désherbage chimique ont des causes différentes en interculture, en zones non agricoles et dans certaines cultures.

En interculture, cela peut être lié à l'application de produits en conditions sub-optimales (pourcentage d'hygrométrie pour le glyphosate).

En zones non agricoles, le stade d'application des produits est important car la limitation de la production de semences est difficile à obtenir en une seule application (Gauvrit *et al.*, 2005) : un désherbage précoce favorise le démarrage d'une seconde vague de plantes et un désherbage trop tardif ne permet pas d'éviter la production de semences.

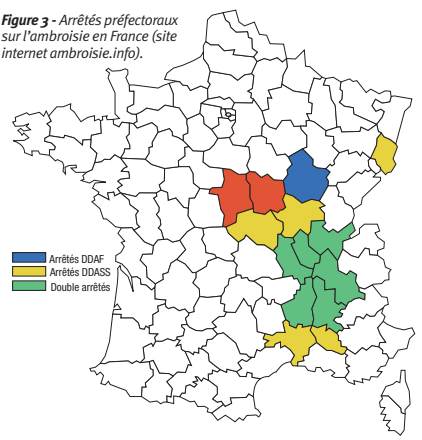
En cultures, la lutte contre l'ambrosie, facile par exemple dans le maïs, peut poser des problèmes en cultures de dicotylédones telles le pois mais surtout le tournesol qui est proche botaniquement de l'ambrosie.

Le développement de l'ambrosie est actuellement particulièrement important en culture de tournesol où la gestion de mauvaises herbes de la famille des Astéracées (ambrosie mais aussi bidents, lampourde) et des Solanacées (morelle noire) est devenue plus difficile avec le retrait de certains produits tels la trifluraline.

À propos de « tournesols tolérants »

La mise sur le marché de variétés de tournesol « tolérantes aux herbicides » sur lesquelles ont été sélectionnées des mutations du gène

Figure 3 - Arrêtés préfectoraux sur l'ambrosie en France (site internet ambrosie.info).



de l'acétolactate synthase - ALS induisant une résistance à un herbicide de la famille des imidazolinones (Clearfield® BASF Agro) ou de la famille des sulfonylurées (ExpressSun™ DuPont), apparaît alors comme une solution technique très attirante.

Ces variétés permettent un désherbage chimique de post-levée efficace avec des grammages faibles, et qui peut de plus être combiné avec des pratiques de désherbage mécanique (désherbinage).

Cette solution variétale doit néanmoins être utilisée avec beaucoup de précautions et intégrée dans un raisonnement global du désherbage. Si pour le moment, aucune résistance aux herbicides chez l'ambrosie n'a été encore publiée en Europe, de nombreux cas ont déjà été signalés en Amérique du Nord concernant des familles variées (Tableau 1). La sélection de populations d'ambrosies résistantes au glyphosate dans des cultures de soja génétiquement modifié aux États Unis confirme la réalité du risque encouru (Heap, 1999).

En ce qui concerne le mode d'action (inhibiteurs de l'ALS) et les substances actives impliquées dans les résistances des variétés de tournesol, l'ambrosie a déjà développé sur de très grandes surfaces des résistances à ces produits dans différents états américains (Heap, 1999).

Or la mutation actuellement identifiée dans ces populations d'ambrosie (mutation en position 574 - Tranel *et al.*, 2008) confère la résistance à la plupart des molécules de cette famille d'herbicides.

Aussi, la tentation légitime des agriculteurs ou des préconisateurs d'utiliser des variétés résistantes sur les zones les plus infestées pourrait avoir pour conséquence de favoriser rapidement la sélection de populations d'ambrosies résistantes, le risque étant d'autant plus important que la densité des populations d'ambrosies est forte.

Tableau 1 - Résistances aux herbicides actuellement connues chez l'ambroisie à feuilles d'armoise. La liste complète des substances actives concernées par les résistances est disponible sur le site weedsience.com (Heap, 2010).

Substances actives	Mode d'action	Famille	Année	Pays
atrazine (*), cyanazine (*), simazine (*)	Inhibiteurs de la photosynthèse	triazines	1976	Canada, USA
imazamox, imazapyr (*), imazaquine (*), imazethapyr (*)	Inhibiteurs de l'enzyme acéto-lactate synthase (ALS) (**)	imidazolinones	1998	USA
chlorimuron-éthyl (*), halosulfuron-méthyl (*), iodosulfuron-méthyl-sodium, metsulfuron-méthyle, primisulfuron-méthyl (*), prosulfuron	Inhibiteurs de l'enzyme acéto-lactate synthase (ALS) (**)	sulfonylurées	1998	USA
cloransulam-méthyl (*)	Inhibiteurs de l'enzyme acéto-lactate synthase (ALS) (**)	triazolo-pyrimidines	1998	USA
linuron	Inhibiteurs de la photosynthèse	urées substituées	1999	Canada
glyphosate	Inhibiteurs de l'enzyme énopyrone shikimate phosphate synthase (EPSP)	amino-phosphonates	2004	USA
acifluorfen-sodium (*), carfentrazone-éthyle, fomesafène (*), lactofène (*), oxyfluorène, sulfentrazone (*)	Inhibiteurs de l'enzyme protoporphyrène oxydase (PPO)	diphényl éthers	2005	USA

(*) Substances actives non autorisées à la vente en 2010 (Acta, 2009)

(**) Les mutations impliquées confèrent la résistance à la plupart des molécules avec ce mode d'action (Tranel et al. 2010)
En gras : substance active ou familles concernées par les variétés de toumesol résistantes aux herbicides

On ne peut prévoir avec certitude quelle mutation pourrait être sélectionnée en France chez l'ambroisie, mais l'utilisation répétée de ces nouvelles variétés dans des conditions de contrôle difficile comporte aussi théoriquement d'autres risques comme la sélection de résistance chez d'autres espèces notamment chez les toumesols sauvages.

Parcelles très envahies, intégrer les techniques

Sur les parcelles fortement envahies, la gestion la plus raisonnable de l'ambroisie reste de multiplier les techniques culturales susceptibles d'enrayer la dynamique de l'espèce. Aussi dans ces parcelles, il est nécessaire ne plus semer de toumesol (ou de cultures où l'efficacité du dés-

herbage est réduite) pendant plusieurs années en privilégiant des cultures d'hiver ou, sinon, du maïs dans lequel un désherbage efficace de l'ambroisie est possible.

Il faut aussi profiter des périodes d'interculture pour épuiser le stock de semences en favorisant des levées qui seront éliminées par les travaux de déchaumage. La durée de vie et la dormance des semences d'ambroisie dans le sol rendent ces pratiques moins efficaces en comparaison des résultats obtenus sur des espèces comme le vulpin ou le brôme, mais la destruction des plantes avant production de semences amènera à moyen terme une réduction de la banque de graines permettant ainsi une gestion par le désherbage chimique moins risquée.

Par ailleurs la sélection de populations d'ambrosies résistantes aux herbicides sera certainement ressentie comme une aggravation des problèmes liés à cette espèce allergisante et les acteurs du monde agricole pourraient alors en être tenus pour responsables... même à tort.

Quels enjeux ?

Dans le contexte actuel de conservation de la biodiversité, la volonté d'éradiquer une espèce végétale peut paraître exagérée au regard des quantités herbicides utilisées ou du coût engendré par les différents types de pratiques

Contans® WG
Contre le sclérotinia

La Force de la nature

BELCHIM
Crop Protection

Contans® WG (AV9900189) : concentration : 1 x 10¹² spores actifs (*Coniothyrium minitans*, souche CON/M/91-08) / kg, formulation WG. Sans classement toxicologique. © Marque déposée de et homologuée par : PHYTOMA Biologischer Pflanzenschutz GmbH. Contans® WG est un produit biologique autorisé en agriculture biologique en application du RCE 834/2007. Lire attentivement l'étiquette avant toute utilisation et respecter strictement les usages, doses, conditions et précautions d'emploi. Doses et usages : se référer à la notice et à l'étiquette. Distribué par : Belchim Crop Protection France SA - T. 04 78 83 40 66 - www.belchim.com - Fiche de données de sécurité disponible au 04 78 83 40 66 ou sur le site www.quickds.com. Annule et remplace toutes versions précédentes - BCP février 2010.

PRODUITS POUR LES PROFESSIONNELS : RESPECTER LES CONDITIONS D'EMPLOI

Bibliographie

- **Ambrosie.info, 2009** - L'ambrosie, une plante sauvage qui nuit à la santé [Online] <http://www.ambrosie.info/pages/reglez.htm>. Consultation février 2010.
- **Béraud J.-M., 2006** - Évolution de la flore adventice des cultures - Les exemples du maïs et de la vigne. Phytoma-LdV, 599, pp. 48-50.
- **Bertrand P., Maupas E., 1996** - L'ambrosie à feuilles d'armoise, envahissante et allergisante. Phytoma-LdV, 484, pp. 25-26.
- **Bibard V., 2007** - S'adapter à une flore en évolution. Perspectives Agric., 331, pp. 50-54.
- **Bouron, H., Poignant, P., 1960** - Échelle de sensibilité des mauvaises herbes les plus communes des terres de grande culture et des herbages aux principaux désherbants sélectifs. Phytoma, 115, pp. 9-16.
- **Cadet E., Fried G., Chauvel B., 2007** - Diversité floristique en jachère faune sauvage : quels risques d'apparition d'espèces envahissantes ? (ed.) 2007 AFPP - Vingtème Conférence du COLUMA. Journées Internationales sur la Lutte contre les Mauvaises Herbes, Dijon (France), 11 et 12 Décembre 2007.
- **CETIOM, 2009** - Ambrosie à feuille d'armoise. <http://www.cetiom.fr/index.php?id=11474>
- **Chauvel B., Dessaint F., Longchamp J.-P., Gasquez J., 2005** - Cinq élues et des candidates. Enquête sur les mauvaises herbes envahissantes en grandes cultures en France. Phytoma-LdV 578, pp. 16-20.
- **Chollet D., Micovich C., Pilorgé E., 1998** - La lutte contre l'ambrosie dans les tournesols. Phytoma-LdV 504, pp. 30-32.
- **Déchamp C., Calleja M., Deviller P., Harf R., Méon H., 2001** - L'ambrosie dans le Rhône et la Politique agricole commune. Le rôle des « jachères européennes » et des cultures de tournesol sur la pollution biologique aéroportée par le pollen d'ambrosie. Phytoma-LdV 538, pp. 13-16.
- **Desplantes G., 1989** - Combattre les dicotylédones dans le tournesol. Phytoma 407, pp. 33-34.
- **Gauvrit C., Lombard A., Chauvel B., 2005** - Gestion de l'ambrosie à feuilles d'armoise en interculture - Le glyphosate, certes, mais pourquoi pas le glufosinate ? Phytoma-LdV 580, pp. 5-8.
- **Gauvrit C., Grangeot M., Chauvel B., 2006** - Les paradoxes du glufosinate et du glyphosate - Comportement dans l'ambrosie à feuilles d'armoise. Phytoma-LdV 591, pp. 8-11.
- **Heap I., 1999** - International survey of herbicide resistant weeds <http://www.weedscience.org/>, consultation février 2010.
- **Jacquemet H., 1995** - Ambrosie : allergies ... et désherbage. Phytoma-LdV 478, pp. 2.
- **Muller S., 2004** - Plantes invasives en France, Muséum nat. d'Hist. naturelle, Paris.
- **Perry, A., 1990** - La flore adventice du tournesol et du soja. Phytom., 416, pp. 53-55.
- **Reynaud P., Ferreira B., Huguet B., 2006** - La chrysomèle des racines du maïs Diabrotica virgifera, insecte de quarantaine et ravageur du maïs. Progression maîtrisée en 2005. Phytoma-LdV 589, pp. 28-32.
- **RNSA, 2009** - Le site français des allergies aux pollens. <http://www.pollens.fr/accueil.php>. Consultation février 2010.
- **Tanel P.J., Wright T.R., Heap I.M., 2008** - ALS mutations from herbicide-resistant weeds. <http://www.weedscience.com>. Consultation février 2010.

de gestion. Mais les pollinoses dues au pollen d'ambrosie touchent une part grandissante de la population. Ce réel problème de santé publique mobilise de nombreux acteurs publics comme privés et les coûts engendrés pour les soins sont de plus en plus élevés. Pour les acteurs du monde agricole, une gestion efficace de l'ambrosie, dans le respect des contraintes environnementales et agronomiques, pourrait représenter un réel enjeu sociétal qui semble, à moyen terme, d'un point de vue

technique et économique, à la portée des agriculteurs qui sont sans doute les mieux armés pour gérer cette espèce. Du point de vue de la santé, l'ambrosie pose un problème réel et qui s'étend au-delà de la parcelle agricole. Cela, qui impose une gestion globale de cette plante à l'échelle du territoire français mais aussi une bonne gestion des parcelles cultivées, diminuera déjà de façon importante la gêne apportée par cette espèce allergisante.

Résumé

l'ambrosie à feuilles d'armoise est une plante envahissante qui se développe en France en occupant les milieux agricoles. Observée aussi sur les bords de route et dans tous les milieux perturbés, la plante est maintenant présente sur presque tout le territoire. Mais sa densité reste encore très variable suivant les zones géographiques. Très tolérante à différents stress, elle peut produire même en conditions difficiles des semences qui survivent plusieurs années dans le sol. L'arrivée sur le marché de variétés de tournesol « tolérantes aux herbicides » peut apporter une solution aux agriculteurs à condition d'être utilisées de façon raisonnée afin d'éviter la sélection de populations d'ambrosies résistantes qui deviendraient ensuite difficile à contrôler.

Mots-clés : *Ambrosia artemisiifolia* L., tournesol, plante envahissante, désherbage intégré

Summary

common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) is an invasive weed that develops in France by occupying agricultural areas. Also observed on the roadsides and in all perturbed areas, the plant is now present over the whole country. However, its density is still very variable between geographical areas. Very tolerant to different stresses, the plant can produce – even under hard conditions – seeds that can survive several years in the soil. The possibility for the farmers to use «herbicide-tolerant» sunflower varieties can provide new solutions if these varieties are integrated in global weed management in order to avoid selection of ragweed resistant populations, which would then become difficult to control. Key-words: *Ambrosia artemisiifolia* L., sunflower, invasive plant, integrated weed management.

Publications de l'AFEDA



« Ambrosie », organe officiel de l'Association Française d'Etude des Ambrosies (AFEDA) est devenue fin 2009

« Ambrosie, the First International Ragweed Review »

Vous y trouverez les **noms de l'Ambrosie** dans chaque pays d'Europe, « the Call for action on an European invasive weed, Ragweed » lancé l'an dernier à Budapest (Hungary) and Osijek (Croatia) lors de congrès scientifiques internationaux, **13 articles (120 pages)** venus du Canada, des Etats-Unis, d'Italie, de Madagascar, de Russie, de Suisse et bien sûr de France. En fin l'état des lieux de l'ambrosie au sol en France et en Europe, les anciens états des lieux s'adressaient essentiellement aux pollens.

Plus d'informations sur le site internet de l'AFEDA <http://assoc.pages-pro-orange.fr/afeda/actualites.htm> ou vous trouverez sommaires détaillés et bon de commande (20€ pour Ambrosie 26 ou 30€ pour Ambrosie 25 et 26)

Les bons de commande des institutions sont acceptés. Règlement par chèque à la commande à l'ordre de : AFEDA - 25 Rue Ambroise Paré F 69800 Saint-Priest

Processus écologiques et évolutifs influençant la colonisation de l'ambroisie à feuilles d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia* L.) en France.

Résumé : La compréhension des mécanismes déterminant le succès des espèces invasives est une étape essentielle dans la gestion des invasions biologiques actuelles et la prédiction des futurs risques d'invasion. En adoptant un cadre d'étude conceptuel intégrant les processus écologiques et évolutifs, l'objectif de ce travail était d'analyser les déterminants de la colonisation de l'ambroisie à feuilles d'armoise en France. Tout d'abord, l'étude des interactions biotiques et abiotiques a permis de montrer la capacité de tolérance de l'ambroisie à l'herbivorie et au stress hydrique. L'ambroisie est capable de tolérer la défoliation grâce à une croissance compensatoire efficace, sans que sa reproduction en soit affectée. Cette forte tolérance à l'herbivorie est maintenue chez les populations introduites, malgré la faible pression des ennemis naturels dans la zone d'introduction. En condition de stress hydrique, l'ambroisie produit une biomasse racinaire supérieure aux espèces présentes dans les communautés qu'elle envahit. De plus, les différences dans les valeurs moyennes pour les traits mesurés suggèrent une occupation différente par l'ambroisie des niches écologiques disponibles. La comparaison en jardins communs de populations de l'aire d'origine avec des populations de l'aire d'introduction isolées et issues du foyer central d'invasion a montré que l'adaptation de l'ambroisie à son environnement reposait principalement sur la plasticité phénotypique plutôt que sur la différenciation des traits. Les études de génétiques quantitatives ont mis en évidence un potentiel évolutif élevé pour les traits liés à la germination. Les traits liés à la morphologie, à la phénologie et à la physiologie de la plante montrent une variance additive et une héritabilité plus faibles et donc un potentiel évolutif moindre. En revanche, la variation dans les normes de réaction indique un potentiel évolutif important de la plasticité phénotypique. La tolérance au stress hydrique et à l'herbivorie sont des facteurs qui potentiellement augmentent la capacité de l'ambroisie à coloniser une large gamme d'habitat. De plus, la plasticité phénotypique et le potentiel évolutif important peuvent favoriser une augmentation ou un déplacement de la niche écologique de l'espèce et ainsi favoriser l'expansion de son aire de répartition.

Mots-clés : espèce invasive, stress hydrique, herbivorie, tolérance, plasticité phénotypique, changements évolutifs rapides, expérimentation en jardin commun

Ecological and evolutionary processes influencing the colonization of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in France.

Abstract: Understanding of the mechanisms behind the success of the invasive species is essential to manage current biological invasions and to prevent the risks of the futures ones. Using a conceptual framework integrating ecological and evolutionary processes, this work aimed to analyse the factors of the common ragweed colonization in France. First of all, the study of biotic and abiotic interactions has shown the ability of common ragweed to tolerate herbivory and water stress. Common ragweed is able to buffer defoliation through an efficient compensatory growth with no consequence on the reproduction. Herbivory tolerance has been maintained in introduced populations even if herbivory pressure is low in the introduction area. Under water stress conditions, common ragweed displayed higher root biomass than the other species present in the communities it invades. In addition, differences in mean trait values suggest different niche occupation by common ragweed compared with its companion species. Common garden experiments comparing native populations vs. invasive isolated and invasive core populations have shown that adaptation ability is mainly due to phenotypic plasticity rather than trait differentiations. Quantitative genetic studies suggest a high evolutionary potential for germination traits. Morphological, phenological and physiological traits exhibit lower standard genetic variation and lower heritability and thus a lower evolutionary potential. However, variation in reaction norms suggests a high evolutionary potential for phenotypic plasticity. Herbivory and water stress tolerance are factors that potentially increase the ability to colonize a large range of habitats. Furthermore, phenotypic plasticity and evolutionary potential may also favour an increase or a shift in species ecological niche and hence may favour the distribution range expansion.

Keywords: invasive species, water-stress, herbivory, tolerance, phenotypic plasticity, rapid evolutionary change, common garden experiment