



HAL
open science

Caractérisation des traits biologiques et des processus évolutifs d'une espèce envahissante en France : *Ambrosia artemisiifolia* L.

Boris Fumanal

► **To cite this version:**

Boris Fumanal. Caractérisation des traits biologiques et des processus évolutifs d'une espèce envahissante en France : *Ambrosia artemisiifolia* L.. Ecologie, Environnement. Université de Bourgogne, 2007. Français. NNT : . tel-00163962v2

HAL Id: tel-00163962

<https://theses.hal.science/tel-00163962v2>

Submitted on 18 Oct 2007

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.

UNIVERSITÉ DE BOURGOGNE
INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR EN SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE BOURGOGNE

Spécialité : Biologie des Populations, Génétique et Ecoéthologie
Formation Doctorale : Gènes, Sélection, Adaptation
Ecole Doctorale : Buffon, « Images et Modélisation des Objets Naturels »

**Caractérisation des traits biologiques et des processus évolutifs
d'une espèce envahissante en France : *Ambrosia artemisiifolia* L.**

Présentée et soutenue publiquement par

Boris FUMANAL

Le 24 avril 2007

Directeur de thèse : François BRETAGNOLLE

JURY

Christophe THEBAUD, Professeur, CNRS-UPS, UMR-5174 (Toulouse)	Président
Grégory MAHY, Professeur, Faculté des Sciences Agronomiques de Gembloux (Belgique)	Rapporteur
John D. THOMPSON, Directeur de Recherche, CNRS-CEFE, UMR-5175 (Montpellier)	Rapporteur
Jacques MAILLET, Professeur, Montpellier SupAgro (Montpellier)	Examineur
Peter M. KOTANEN, Associate Professor, Université de Toronto (Canada)	Examineur
Bruno CHAUVEL, Chargé de recherche, INRA, UMR-1210 BGA (Dijon)	Co-encadrant de thèse

REMERCIEMENTS

Je remercie...

L'équipe qui m'a encadré

et en premier lieu François Bretagnolle, mon Directeur de thèse, qui m'a accueilli et accordé son entière confiance en me laissant une grande autonomie dans la mise en place de mes travaux.

Je veux exprimer ici ma reconnaissance toute particulière à Bruno Chauvel pour son indéfectible disponibilité et son soutien plus marqué dans les moments difficiles, notamment en fin de thèse.

Je les remercie également pour m'avoir encouragé à participer à de nombreux colloques ce qui a été très enrichissant tant d'un point de vue scientifique que personnel.

les membres du jury

Jacques Maillet, Grégory Mahy, John Thompson, Peter Kotanen et Christophe Thébaud pour m'avoir fait l'honneur de participer à mon jury de thèse en qualité d'examineurs ou de rapporteurs. Je remercie également les membres du comité de pilotage de cette thèse : Danièle Magda, Pierre Olivier Cheptou et encore une fois Christophe Thébaud dont les conseils et commentaires m'ont été précieux pour élaborer le sujet de thèse et le mettre en forme.

les financeurs

dont en premier lieu la Région Rhône-Alpes pour le financement de ma thèse et Daniel Courtot pour la gestion du dossier ainsi que les différents organismes qui ont participé au financement des expérimentations, la Région Bourgogne, le CETIOM et l'APRR.

et Louis Cosson (président de l'association « Stop Ambroisie ») pour son intervention personnelle et décisive auprès du Conseil régional Rhône-Alpes dans le cadre du financement de cette thèse.

L'équipe de l'unité de recherche «Biologie et Gestion des Adventices» de l'INRA de Dijon, les personnes que j'y ai côtoyé ainsi que tous ceux qui ont collaboré à ce travail de recherche

dont Jacques Gasquez pour m'avoir accueilli dans l'unité et Xavier Reboud pour m'avoir permis de rester dans les locaux jusqu'à la fin de la rédaction du document de thèse.

Toute l'équipe BGA que j'ai eu l'occasion de côtoyer durant ces trois années de thèse et qui m'a réservé un excellent accueil et plus particulièrement, Gilles Louviot et Séverine Michel pour leur appui technique au labo et Christian Plenchette pour sa participation aux expérimentations réalisées sur les mycorhizes.

L'ancien maître des serres, Daniel Pouhair, qui m'a assuré un soutien technique précieux, dans la bonne humeur et avec beaucoup de bienveillance.

Fabrice Dessaint qui à travers de nombreux entretiens m'a ouvert les portes du monde complexe des statistiques, ainsi que David Bru et Fabrice Martin pour leurs conseils judicieux et leur appui technique sur l'utilisation du séquenceur.

Christophe Délye qui m'a accueilli dans son laboratoire pour effectuer mes expérimentations de biologie moléculaire ainsi que Valérie Le Corre pour la pertinence de ses commentaires sur les résultats obtenus.

Claudine Chotel et Sandrine Geslain pour leur patience et leur diligence dans la gestion des questions administratives.

les collaborateurs extérieurs

Yves Drieu (ARVALIS), Michel Lebrat et Yves Pousset de la station expérimentale du CREAS (Satollas) pour leur aide dans la mise en place des expérimentations de terrain.

Etienne Cuenot (APRR), Jean Michel Faton (réserve naturelle des Ramières) et Françoise Serre (Lycée Horticole de Romans) pour m'avoir permis d'installer des parcelles expérimentales afin de suivre des populations d'ambroisie.

les stagiaires que j'ai co-encadré

Anne, Cécile, Christophe, Etienne, Helmut, Iris et Ludovic. Je rends hommage plus particulièrement à Nicia Sabatier pour sa patience, son endurance au stress (et au travail de nuit !) et pour la qualité de son travail lors de son stage sur les AFLP.

les généreux donateurs

qui ont contribué par leurs envois d'échantillons d'ambroisie à l'analyse de la diversité génétique de cette espèce.

et les incontournables dans le paysage « ambroisie »

Chantal Déchamp et Henriette Méon pour leur implication dans la lutte contre l'ambroisie à travers l'association AFEDA et pour avoir suivi mes travaux avec intérêt.

les chargés d'enseignement et leur cohorte d'étudiants assoiffés de savoir

et plus particulièrement Christelle Tougard pour les longs moments passés à la préparation des travaux dirigés, sans

oublier les étudiants que nous avons « torturés » allègrement avec l'analyse des données moléculaires.

Je n'oublie pas également de saluer mes compagnons de « souffrance » et autres thésards sympathiques

dont Alban, Guillaume, Antoine et Yann que je remercie plus particulièrement pour les moments de convivialité et les échanges scientifiques autour de la cafetière (ou de la bière).

Mais aussi, je rends hommage à mes proches

à mon père qui du fin fond de l'Afrique a suivi de près et avec intérêt mes travaux.

à ma mère, dont le potentiel d'envahissement n'a rien à envier à l'ambroisie mais qui est nettement moins allergène, pour son soutien inconditionnel et notre complicité intellectuelle.

à Sandrine, ma douce compagne, qui m'a supporté et soutenu durant ces trois années de thèse, m'a souvent accompagné sur le terrain et a eu l'occasion de respirer à pleins poumons les pollens d'ambroisie (test clinique concluant !) et pour qui la mesure des traits biologiques des ambrosies n'a plus aucun secret.

et enfin je salue, le personnage central de ce propos, dixit la terrible « *Ambrosia artemisiifolia* » qui a colonisé mon champ neuronal pendant ces trois dernières années.

LISTE DES ARTICLES

Les articles marqués d'une étoile figurent en annexe, les autres sont présentés dans les différents chapitres. Une liste complémentaire des communications orales et des posters présentés en congrès se trouve en [Annexe 1](#).

Publiés

1*- [Chauvel B](#), [Vieren E](#), [Fumanal B](#), [Bretagnolle F](#) (2004) Possibilité de dissémination d'*Ambrosia artemisiifolia* L. via les semences de tournesol. *XIIth International symposium on weeds Biology, Dijon*. pp. 445-452. (Annexe 5)

2*- [Fumanal B](#), [Chauvel B](#), [Bretagnolle F](#) (2005) Demography of an allergenic European invasive plant: *Ambrosia artemisiifolia* L. In: *Plant protection and plant health in Europe: introduction and spread of invasive species* (eds. Alford DV, Backhaus GF). British Crop Production Council, Hampshire. pp. 225-226. (Annexe 7)

3*- [Chauvel B](#), [Fumanal B](#), [Bretagnolle F](#) (2005) Développement de l'ambrosie dans le sud de la Bourgogne. *Phytoma* 584, 16-18. (Annexe 8)

4*- [Chauvel B](#), [Fumanal B](#), [Dessaint F](#), [Bretagnolle F](#) (2006) Extension d'*Ambrosia artemisiifolia* L. dans le département de la Côte d'Or. *Le Monde des Plantes* 490, 1-5. (Annexe 9)

5- [Fumanal B](#), [Plenchette C](#), [Chauvel B](#), [Bretagnolle F](#) (2006) Which role arbuscular mycorrhizal fungi can play in the facilitation of *Ambrosia artemisiifolia* L. invasion in France? *Mycorrhiza* 17, 25-35.

6*- [Fumanal B](#), [Chauvel B](#) (2007) Biologie et écologie de l'ambrosie : pourquoi un tel succès ? *Perspectives Agricoles* 332, 6-7. (Annexe 10)

Soumis – acceptés

7*- [Fumanal B](#), [Chauvel B](#), [Bretagnolle F](#). Estimation of the pollen and seed production of common ragweed in Europe. Soumis à *Annals of Agricultural and Environmental Medicine* (ref: 568/OA/06). (Annexe 6)

8- [Fumanal B](#), [Girod C](#), [Fried G](#), [Bretagnolle F](#), [Chauvel B](#). Can the large ecological amplitude of *Ambrosia artemisiifolia* L. explain its invasive success in France? Soumis à *Weed Research*. (ref: WRE-2007-0034)

9- [Fumanal B](#), [Chauvel B](#), [Sabatier A](#), [Bretagnolle F](#). Reproductive trait variations of *Ambrosia artemisiifolia* L.: what consequences for its invasion in France? *Annals of Botany* - accepté avec modifications mineures. (ref: 07229)

En preparation

10- [Fumanal B](#), [Gaudot I](#), [Bretagnolle F](#). Seed bank dynamics of an invasive plant: *Ambrosia artemisiifolia* L. as a case study.

11- Fumanal B, Chauvel B, Tricault Y, Bretagnolle F. Demography and population dynamics of a European invasive plant: the case study of *Ambrosia artemisiifolia* L.

12- Fumanal B, Sabatier A, Chauvel B, Bretagnolle F. Genetic diversity in the invasive *Ambrosia artemisiifolia* L. revealed by amplified fragment length polymorphism fingerprints.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GÉNÉRALE 3

Contexte général de l'étude : les invasions biologiques	3
Un modèle pertinent pour étudier les invasions biologiques : <i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.....	6
Objectifs de la thèse	7

CHAPITRE 1. SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE : LE PHÉNOMÈNE DES INVASIONS BIOLOGIQUES ET LES CONNAISSANCES ACTUELLES SUR LE MODÈLE ÉTUDIÉ..... 11

1.1 Le phénomène des invasions biologiques	11
1.1.1 Caractéristiques des espèces végétales envahissantes.....	11
1.1.2 Caractéristiques des communautés envahies.....	16
1.1.3 Les invasions végétales en France	19
1.2 Connaissances actuelles sur le modèle biologique étudié : <i>Ambrosia artemisiifolia</i> L. .	20
1.2.1 Analyse bibliographique	20
1.2.2 Taxonomie et position phylogénétique	22
1.2.3 Historique d'introduction et répartition actuelle	23
1.2.4 Biologie de l'espèce	27
1.2.5 Caractéristiques génétiques de l'espèce	34
1.2.6 Écologie de l'espèce.....	35
1.2.7 Conséquences de l'invasion	38
1.2.8 Possibilités de gestion de l'espèce et réglementation.....	40
1.2.9 Conclusion.....	42

CHAPITRE 2. TRAITS D'HISTOIRE DE VIE ET CYCLE DÉMOGRAPHIQUE D'A. ARTEMISIIFOLIA 43

2.1 Variabilité des traits reproductifs d' <i>A. artemisiifolia</i>	44
2.2 Dynamique spatiotemporelle du stock semencier d' <i>A. artemisiifolia</i>	65
2.3 Démographie et dynamique des populations d' <i>A. artemisiifolia</i>	89
2.4 Caractérisation de l'adaptation locale et/ou de la plasticité phénotypique des populations d' <i>A. artemisiifolia</i>	113
2.4.1 Introduction	113
2.4.2 Matériel et Méthodes.....	119
2.4.3 Résultats	121
2.4.4 Discussion	129
2.5 Synthèse	132

CHAPITRE 3. DIVERSITÉ ET STRUCTURATION GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS D’A. ARTEMISIIFOLIA 135

3.1 Analyse de la diversité et de la structuration génétique des populations d’*A. artemisiifolia* à l’aide de marqueurs chloroplastiques 138

3.1.1 Introduction 138

3.1.2 Matériel et Méthodes 139

3.1.3 Résultats 143

3.1.4 Discussion 148

3.2 Analyse de la diversité et de la structuration génétique d’*A. artemisiifolia* à l’aide de marqueurs AFLP 150

3.3 Synthèse 178

CHAPITRE 4. FACTEURS ABIOTIQUES ET BIOTIQUES IMPLIQUÉS DANS LE PROCESSUS D’ENVAHISSEMENT D’A. ARTEMISIIFOLIA 181

4.1 L’importante amplitude écologique d’*A. artemisiifolia* permet-elle d’expliquer son succès d’envahissement ? 182

4.2 L’envahissement d’*A. artemisiifolia* en France est-il facilité par des symbioses mycorhiziennes ? 206

4.3 Synthèse 217

SYNTHÈSE GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES 219

Apports de l’étude sur la connaissance de l’espèce et sur les modalités de son invasion... 219

Apport de l’étude dans le cadre de la gestion de l’espèce..... 223

Perspectives..... 224

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 225

ANNEXES 239

RÉSUMÉ

INTRODUCTION GÉNÉRALE

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Contexte général de l'étude : les invasions biologiques

Une espèce envahissante peut se définir comme une espèce naturalisée (introduite et persistante), présente à de fortes densités d'individus, dispersée à de grandes distances des parents introduits et qui a le potentiel de s'étendre sur une aire considérable (Richardson *et al.*, 2000b). Cependant, les définitions des espèces envahissantes sont nombreuses et varient selon certains auteurs, faisant intervenir ou non des notions d'impacts économiques et/ou écologiques de ces organismes (voir Elton, 1958 ; Williamson, 1996 ; Sakai *et al.*, 2001 ; Rejmanek *et al.*, 2002 ; Falk-Petersen *et al.*, 2006). De plus, il existe encore à l'heure actuelle un manque de consensus au niveau de la terminologie de la biologie des invasions (Colautti et MacIsaac, 2004 ; Colautti, 2005 ; Falk-Petersen *et al.*, 2006).

Les invasions biologiques sont des phénomènes connus depuis longtemps. Ainsi, Charles Darwin observait déjà le phénomène des invasions végétales et leurs impacts sur les écosystèmes ("*...many European productions cover the ground in La Plata, and in a lesser degree in Australia, and have to a certain extent beaten the natives*" Darwin, 1859). Le déplacement des organismes en-dehors de leurs aires de répartition naturelle et au-delà des barrières géographiques a toujours existé. Dans l'histoire des espèces, les grands changements à l'échelle planétaire, tels que la tectonique des plaques et les glaciations ont été à l'origine de nombreuses migrations et de changements d'aires (Williamson, 1996).

Actuellement, sous l'action de l'homme, la fréquence des invasions biologiques a considérablement augmenté et certaines espèces qui ne se seraient jamais dispersées naturellement, ont été introduites dans différentes régions du monde (Hanfling et Kollmann, 2002). Les invasions modernes ont pour cause première l'accroissement des échanges commerciaux internationaux ainsi que les nombreuses activités humaines provoquant volontairement ou involontairement le déplacement d'organismes vivants (agriculture, aquaculture, loisirs et transport)(Williamson, 1996 ; Kolar et Lodge, 2001). Par ailleurs, le phénomène des invasions biologiques semble n'épargner aucune zone dans le monde. Pimentel *et al.* (2000) estiment qu'aux États-Unis, les espèces végétales non natives envahissent environ 700 000 ha par an. Selon, Pimentel *et al.* (2001), plus de 120 000 espèces allochtones (plantes, animaux et microbes) ont envahi les États-Unis, le Royaume-Uni, l'Australie, l'Afrique du sud, l'Inde et le Brésil.

A partir de ces introductions volontaires ou accidentelles, certaines espèces se sont établies et ont prospéré au point d'échapper à tout contrôle et de se révéler nuisibles dans leur nouvel environnement (Williamson, 1996 ; Richardson, 2001). En effet, les invasions biologiques sont considérées comme des problèmes environnementaux majeurs et comme une des principales menaces de la biodiversité et de l'environnement en général (Drake *et al.*, 1989 ; Williamson, 1996). D'après Vitousek *et al.* (1997), les invasions biologiques représentent la seconde cause d'érosion de la biodiversité après la destruction des habitats par l'homme. De plus, les invasions biologiques peuvent aussi avoir des effets néfastes sur la santé humaine et des impacts économiques considérables (Kolar et Lodge, 2001). Annuellement, les espèces exotiques causent aux États-Unis, au Royaume-Uni, en Australie, en Afrique du sud, en Inde et au Brésil des pertes économiques excédant les 314 milliards de dollars (Pimentel *et al.*, 2001). Plus récemment, Pimentel *et al.* (2005) ont chiffré le coût total de l'impact des espèces envahissantes à 120 milliards de dollars uniquement pour les États-Unis.

La plupart des espèces disparaissent après leur introduction dans un nouvel habitat, car elles sont confrontées à de nouvelles conditions biotiques et/ou abiotiques défavorables (Williamson, 1996 ; Kolar et Lodge, 2001). Parmi les espèces qui survivent à ces contraintes, seule une minorité (environ 1% : « tens rule ») deviendrait envahissantes et agressives (Williamson et Fitter, 1996 ; Mack *et al.*, 2002 ; Milne et Abbott, 2004).

Dans certains cas extrêmes, les invasions végétales peuvent même avoir des effets sur l'écosystème tout entier, par l'interruption des stades de la succession naturelle et par la modification des flux hydriques, énergétiques et de matière. Certaines espèces envahissantes sont capables de réduire sensiblement la quantité de lumière, d'eau, de nutriments et d'espace disponible pour les espèces indigènes et d'altérer les conditions hydrologiques, la chimie du sol et sa résistance à l'érosion (Williamson, 1996). Ces changements dans les productions primaires et secondaires, la décomposition, la disponibilité en nutriments et l'équilibre hydrologique provoquent des modifications des conditions de vie de l'ensemble des organismes de l'écosystème (Ramakrishnan et Vitousek, 1989). Ainsi, la diversité biologique de plusieurs niveaux trophiques peut subir une érosion significative (Richardson, 2001 ; Mack *et al.*, 2002).

Historiquement, les biologistes et les écologistes ne se sont pas focalisés sur l'ampleur croissante du phénomène des invasions biologiques avant l'ouvrage de référence de Charles Elton (1958). Ce n'est que depuis la conférence de 1982 du SCOPE (« Scientific Committee on Problems of the Environments ») que le phénomène des invasions biologiques a

réellement été pris en compte et envisagé dans une approche globale et pluridisciplinaire. Depuis une dizaine d'années, on constate un accroissement significatif et constant du nombre d'études publiées sur le sujet (Figure 1). On peut également noter qu'une part importante de ces études porte plus particulièrement sur les espèces végétales (Figure 1).

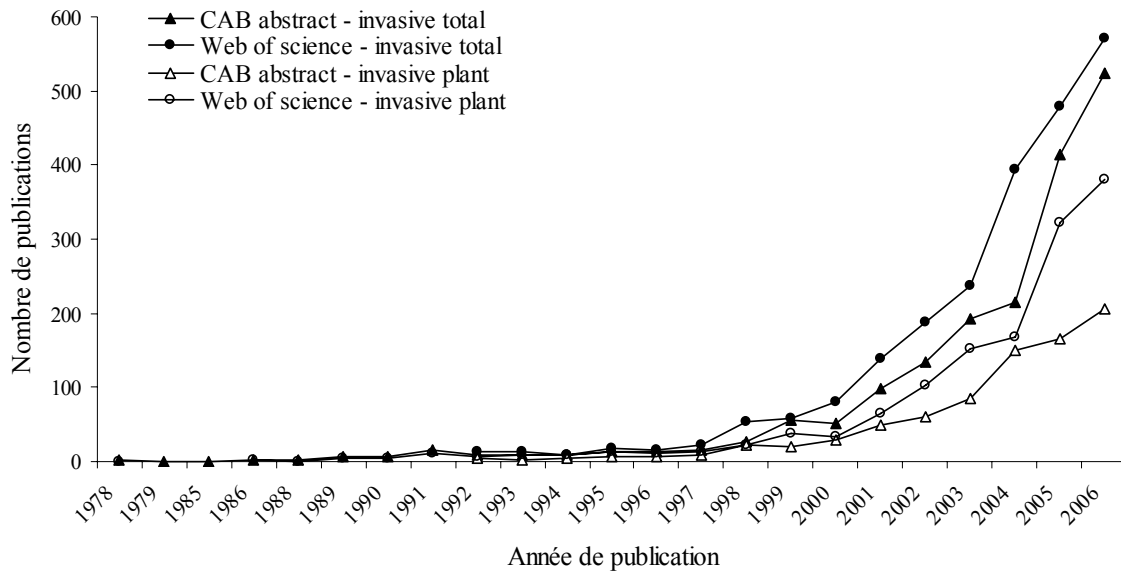


Figure 1. Nombre de publications total ayant pour sujet les invasions biologiques depuis 1978 (1823 articles de 1978-2006 Cab abstract, 2299 articles de 1992-2006 web of science) et détail du nombre de publications relatives aux espèces végétales envahissantes (1370 articles de 1978-2006 Cab abstract, 822 articles de 1992-2006 web of science). Source: ISI web of knowledge, base CAB abstract et base Web of science (formule: TS = "invasive species" OR "biological invasion" et search # AND TS = "plant").

Un modèle pertinent pour étudier les invasions biologiques : *Ambrosia artemisiifolia* L.

L'ambrosie à feuilles d'armoise¹ (*Ambrosia artemisiifolia* L.) est une espèce envahissante dans de nombreux pays Europe (Guillerm *et al.*, 1990 ; Song et Prots, 1998 ; Török *et al.*, 2003 ; Muller, 2004 ; Kiss et Béres, 2006).

Si cette espèce végétale est à l'origine d'un nombre croissant de difficultés au niveau agronomique, c'est prioritairement son impact sur la santé publique qui la désigne comme une des espèces les plus problématiques actuellement en France. L'urgence de la situation sur le plan sanitaire ainsi que les attentes des pouvoirs publics et des professionnels de l'agriculture légitiment en tout premier lieu l'étude de cette espèce dans sa zone d'introduction. Par ailleurs, l'ambrosie peut fournir un modèle pertinent pour aborder les processus d'envahissement, à travers sa biologie particulière (plante annuelle, cycle court, pérennité dans le temps via un stock semencier persistant), son écologie (plante soumise à d'importantes pressions de sélection, amplitude et tolérance écologique élevée), son polymorphisme élevé. De plus, la connaissance relativement précise de son historique d'introduction permet d'aborder l'étude de son processus d'envahissement de manière plus globale.

¹ Le terme « ambrosie » sera employé par la suite comme synonyme de « ambrosie à feuilles d'armoise » et ne concernera que l'espèce *Ambrosia artemisiifolia* et non les autres espèces du même genre également mentionnées.

Objectifs de la thèse

L'objectif général de ce travail de thèse se focalise sur l'étude des facteurs pouvant affecter et expliquer le succès de l'envahissement d'*A. artemisiifolia* en France. Seule une connaissance approfondie des traits d'histoire de vie, de la dynamique des populations, des moteurs adaptatifs et de la diversité génétique de l'espèce, en interaction avec les caractéristiques des communautés envahies peuvent permettre de diagnostiquer précisément les paramètres régulant les populations et ainsi d'élaborer des stratégies de gestion optimales.

Le travail de thèse présenté par la suite est organisé en quatre chapitres. Le premier chapitre synthétise les facteurs influençant le succès des espèces envahissantes et décrit l'état actuel des connaissances sur le modèle étudié (*A. artemisiifolia*). Afin de pouvoir identifier les facteurs expliquant le succès d'envahissement de cette espèce, les trois autres chapitres traitent plus spécifiquement de l'étude des attributs biologiques et génétiques de l'ambrosie ainsi que des caractéristiques abiotiques et biotiques des communautés envahies. Plus précisément, le plan détaillé qui a été retenu dans cette thèse est le suivant :

- Synthèse bibliographique : le phénomène des invasions biologiques et les connaissances actuelles sur le modèle étudié (**Chapitre 1**)

Dans un premier temps, les différents facteurs susceptibles d'influencer le succès d'une espèce envahissante dans son aire d'introduction ont été présentés à travers l'étude générale des caractéristiques des espèces envahissantes et des communautés envahies. Dans un deuxième temps, une synthèse a été réalisée sur l'état actuel des connaissances du modèle étudié (*A. artemisiifolia*).

- Traits d'histoire de vie et cycle démographique d'*A. artemisiifolia* (**Chapitre 2**)

Les traits d'histoire de vie des espèces introduites influencent directement leur succès de survie et de colonisation dans leur nouvel environnement. Chez une espèce végétale annuelle, la semence est le facteur clé influençant à la fois la dynamique générale des populations et les processus de colonisation spatio-temporels. Il paraissait donc primordial d'analyser la variabilité de ce caractère et son influence sur le développement des plantes. Les modes de dispersion de ces semences et la dynamique du stock semencier favorisant la colonisation

spatiale et temporelle de l'espèce ont également été étudiés. De manière plus générale, les traits d'histoire de vie et le cycle démographique de l'espèce ont été analysés dans les différents milieux colonisés par l'ambrosie. Enfin, la plasticité phénotypique des traits d'histoire de vie de l'ambrosie a été évaluée dans le cadre de l'étude de l'hypothèse d'adaptation locale des populations.

- Diversité et structuration génétique des populations d'*A. artemisiifolia* (**Chapitre 3**)

La connaissance de la diversité génétique des espèces envahissantes et de leur évolution lors des processus de colonisation est un pré-requis indispensable pour une compréhension globale des phénomènes d'invasion. Les niveaux de diversité génétique des populations introduites vont directement influencer leur potentiel de survie et d'évolution dans leur nouvel habitat. Par la suite, les phénomènes évolutifs intervenant sur la diversité génétique vont également influencer la capacité d'expansion de l'espèce. Enfin, l'étude de la diversité génétique des espèces à la fois dans leur aire native et d'introduction est également importante pour pouvoir analyser l'historique et l'évolution du phénomène d'envahissement. La diversité génétique et la structuration des populations d'ambrosie originaires d'Amérique du Nord et introduites en France ont été étudiées à l'aide de différents marqueurs neutres (séquences d'ADN chloroplastique et AFLP).

- Facteurs abiotiques et biotiques impliqués dans le processus d'envahissement d'*A. artemisiifolia* (**Chapitre 4**)

Au delà des attributs propres à chaque espèce, le succès d'une espèce envahissante dépend également de facteurs abiotiques et biotiques rencontrés dans les nouveaux environnements colonisés. Les communautés végétales envahies ainsi que les caractéristiques des habitats colonisés ont été analysées afin de caractériser les conditions environnementales favorables au développement des populations d'ambrosie.

Une des hypothèses pouvant influencer les processus d'envahissement est la relâche de la pression des ennemis naturels d'une espèce donnée dans l'aire d'introduction. Ce phénomène peut être suivi dans certains cas d'une réallocation des ressources allouées à la défense vers d'autres fonctions conférant un accroissement évolutif des capacités compétitives. Genton *et al.* (2005a) ont récemment mis en évidence une relâche de la pression de prédation sur les populations d'ambrosie introduites en France mais en revanche aucune

augmentation de la vigueur des individus n'a été observée. Une hypothèse alternative très peu abordée dans le cadre de l'étude des invasions biologiques a été testée, à savoir la facilitation de l'envahissement des espèces végétales par les symbioses mycorhiziennes. La possibilité de colonisation des racines d'ambrosie par des mycorhizes à arbuscules et les effets de cette symbiose sur la vigueur des plants ont été dans un premier temps analysés en laboratoire. L'existence de ces associations en conditions naturelles ainsi que le degré de colonisation des racines d'ambrosie par des mycorhizes a ensuite été évalués dans les différents habitats où se développe la plante.

**CHAPITRE 1. SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE : LE PHÉNOMÈNE
DES INVASIONS BIOLOGIQUES ET LES CONNAISSANCES
ACTUELLES SUR LE MODÈLE ÉTUDIÉ**

CHAPITRE 1. SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE : LE PHÉNOMÈNE DES INVASIONS BIOLOGIQUES ET LES CONNAISSANCES ACTUELLES SUR LE MODÈLE ÉTUDIÉ

1.1 Le phénomène des invasions biologiques

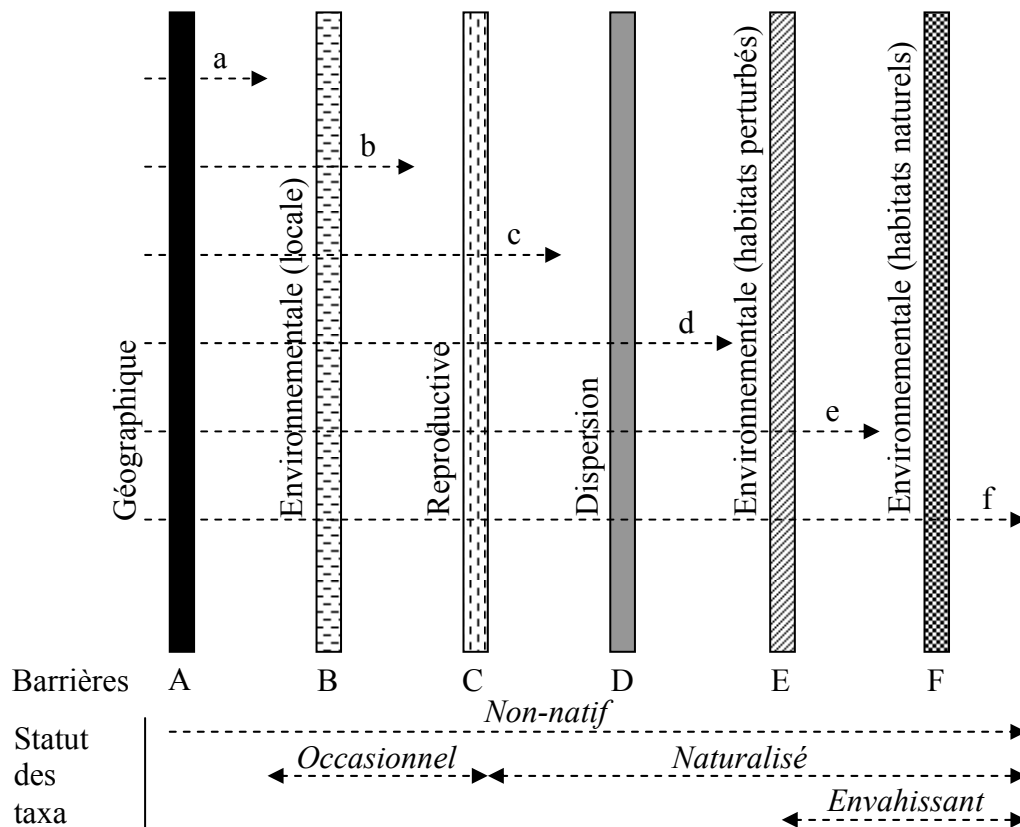
Plusieurs étapes sont observées dans le processus d'envahissement des organismes non-natifs (Encadré 1.1 ; Richardson *et al.*, 2000b) : le transfert dans un nouvel environnement (introduction), l'établissement et le maintien des populations (naturalisation) puis l'expansion des populations (envahissement) après, en général, un temps de latence plus ou moins long (« lag-phase »). La compréhension de la dynamique des plantes envahissantes nécessite à la fois d'appréhender les traits de vie des plantes (capacité d'envahissement des espèces) et les caractéristiques des environnements envahis (Mack *et al.*, 2000 ; Richardson et Pysek, 2006). Les processus d'invasion sont spécifiques à un contexte donné et la capacité d'envahissement d'une espèce ne peut s'exprimer seulement que lorsque certains facteurs environnementaux sont rencontrés (Williamson, 1996).

Afin d'expliquer les facteurs pouvant favoriser les processus des invasions, de nombreuses théories ont été formulées. Ainsi, 28 théories ou hypothèses (Tableau 1.1) mutuellement non exclusives et correspondant aux caractéristiques des espèces envahissantes ou des communautés envahies ont été recensées sur la base de différents articles ou synthèses bibliographiques récentes (Crawley, 1987 ; Blossey et Notzold, 1995 ; Keane et Crawley 2002 ; Inderjit *et al.*, 2005 ; Sharma *et al.*, 2005b ; Alpert, 2006 ; Richardson et Pysek, 2006).

1.1.1 Caractéristiques des espèces végétales envahissantes

De nombreux auteurs ont tenté de définir le profil type des espèces envahissantes. Même si un certain nombre de propriétés générales permettent de définir les organismes envahissants, il existe cependant toujours des exceptions (Thébaud *et al.*, 1996 ; Reichard et Hamilton, 1997 ; Kolar et Lodge, 2001). Aucune espèce ne possède toutes les caractéristiques types d'un bon envahisseur et ces dernières ne sont pas toutes indispensables pour qu'une espèce devienne envahissante (Roy, 1990). Inversement, toute espèce présentant une ou plusieurs de ces caractéristiques, ne deviendra pas nécessairement envahissante. Par ailleurs,

Encadré 1.1. Représentation schématique des barrières majeures limitant l'expansion des plantes introduites d'après Richardson *et al.* (2000b).



(A) Barrières géographiques (inter et/ou intra-continentales, échelle approximative > 100 km dans la plupart des cas) ; (B) Barrières environnementales (abiotiques ou biotiques) dans le site d'introduction ; (C) Barrières reproductives (limite la production de descendant dans l'espace et dans le temps) ; (D) Barrières à la dispersion locale ou régionale ; (E) Barrières environnementales dans un milieu perturbé par l'homme ou dominé par d'autres plantes locales ; (F) Barrières environnementales dans un environnement naturel ou semi-naturel.

(a-f) Voies empruntées par les taxa pour atteindre les différents états de l'introduction jusqu'à l'envahissement des habitats naturels. Le franchissement d'une barrière n'est pas irréversible, les fluctuations climatiques peuvent par exemple engendrer de nouvelles barrières ou empêcher la survie du taxon.

Statut: (*Non-natif*) espèce introduite intentionnellement ou non intentionnellement par l'homme ; (*Occasionnel*) espèce non-native qui va fleurir et se reproduire occasionnellement mais qui ne forme pas de populations persistantes (nécessitent des introductions répétées pour leur persistance) ; (*Naturalisé*) espèce qui forme des populations persistantes dans le temps sans interventions humaines ; (*Envahissante*) espèce naturalisée ayant un potentiel d'extension important : produisant des descendants fertiles, en grand nombre et dispersés à de grandes distances des parents.

Tableau 1.1. Synthèse bibliographique des hypothèses ou théories formulées pour expliquer le succès des invasions biologiques (centrées sur les caractéristiques des communautés envahies ou des espèces envahissantes).

Hypothèse - théorie	Description
<i>Biotic resistance hypothesis (BRH)</i>	La composition biotique de la communauté repousse l'envahisseur
<i>Ressource fluctuation hypothesis (RFH)</i>	La disponibilité des ressources facilite l'envahisseur - dépend de l'intensité de la compétition pour les ressources par les espèces locales
<i>Enemy release hypothesis (ERH)</i>	Perte d'ennemis naturels pendant l'introduction (avantage compétitif)
<i>Enemy of my enemy hypothesis (EEH)</i>	Ennemis co-introduits attaquant les compétiteurs natifs
<i>Enemy inversion hypothesis (EIH)</i>	Ennemis co-introduits réduisant ou inversant leur effets sur leur hôte
<i>Invasional facilitation hypothesis (IFH)</i>	Interactions facilitant l'envahissement (pollinisateurs, agents de dispersion des semences, mycorhizes)
<i>Evolution of increased competitive ability hypothesis (EICA)</i>	Perte d'ennemis naturels et réallocation des ressources dans des traits compétitifs (e.g., taux de croissance)
<i>Evolutionary reduced competitive ability hypothesis (ERCA)</i>	Hypothèse alternative de l'EICA : s'il y a peu de compétition dans l'aire d'introduction et que la capacité de compétition implique des traits qui ont un coût en terme de valeur sélective, la sélection va agir à son encontre en la réduisant et en réallouant les ressources à d'autres processus
<i>Selection for invasive ability hypothesis (SLA)</i>	Les hommes ou leurs activités et/ou l'évolution post-établissement ont sélectionné des génotypes envahissants chez certaines espèces
<i>Human comensal hypothesis (HCH)</i>	Les espèces qui sont commensales de l'homme ont plus de réussite (e.g. adventices des cultures)
<i>Local adaptation hypothesis (LAH) - disturbance component</i>	La perturbation augmente les ressources disponibles (par addition de ressource ou élimination de compétition pour les ressources) pour les espèces envahissantes et diminue la compétition des espèces locales adaptées à des conditions stables
<i>Global competition</i>	Les espèces allochtones sont introduites en grand nombre
<i>Empty niche hypothesis (ENH)</i>	Hypothèse de non-invasion: utilisation de ressources sous utilisées ou non utilisés par les plantes locales sans pour autant que cela ait un effet sur les espèces locales à travers la compétition
<i>Darwin's naturalization hypothesis (DNH)</i>	L'intense compétition entre congénère favorise la naturalisation d'espèces appartenant à des genres différents
<i>Residence time</i>	Plus l'introduction est ancienne et plus la probabilité de devenir envahissant augmente
<i>Long-distance dispersal</i>	La dispersion à de longues distances par l'homme augmente les probabilités d'envahissement
<i>Propagule pressure</i>	Large dispersion des propagules, nombre important de propagules produit, vecteurs nombreux, transports fréquents, survie importante des propagules
<i>Invasional meltdown</i>	Interactions synergiques entre plusieurs espèces envahissantes, accélérant l'envahissement général et amplifiant les effets sur les espèces locales
<i>Superior competitor hypothesis (SCH)</i>	L'envahisseur est meilleur compétiteur pour l'obtention de ressources limitées
<i>Increased susceptibility hypothesis (ISH)</i>	Les envahisseurs ont une diversité génétique réduite à cause des effets de fondation et sont plus sensibles face aux ennemis
<i>General purpose genotype hypothesis (GPG)</i>	Le succès de l'envahisseur vient d'une importante plasticité phénotypique et d'une grande tolérance environnementale
<i>Invasiveness as an evolutionary strategy (IES)</i>	Les envahisseurs appartiennent souvent à des groupes taxonomiques particuliers
<i>Weapons of mass destruction hypothesis (WMD)</i>	Les envahisseurs excluent les compétiteurs grâce à l'allélopathie
<i>Reckless invader hypothesis (RIH)</i>	Les caractéristiques favorisant l'extension d'une espèce à court terme peuvent causer leur perte à long terme (e.g. compromis entre taux de croissance rapide et tolérance au stress)
<i>Theory of seed plant invasiveness</i>	Traits propres aux espèces expliquant leur capacité à devenir envahissante (système de reproduction, RGR, etc.)
<i>Fitness homeostasis</i>	Capacité d'un individu ou d'une population à maintenir une valeur sélective relativement constante à travers une large gamme d'environnements
<i>Neutral community dynamics hypothesis (NCD)</i>	Hypothèse nulle: Les espèces allochtones sont soumises à des processus neutres et stochastiques à travers les événements de naissances et de décès

des espèces possédant les mêmes traits peuvent également différer par leur capacité d'invasion (Thébaud *et al.*, 1996). Vouloir identifier un groupe de traits associés à la capacité d'invasion unique pour toutes les espèces végétales vasculaires semble impossible (Williamson, 1999). L'approche comparative des traits des espèces envahissantes et non-envahissantes à une échelle taxonomique plus réduite reste cependant indispensable pour identifier les facteurs clés permettant de comprendre les processus d'invasion et ainsi de pouvoir mieux gérer ces espèces (Baker, 1965 ; Barrett et Richardson, 1986 ; Bazzaz, 1986 ; Roy, 1990 ; Crawley *et al.*, 1996 ; Rejmanek, 1996 ; Maillet et Lopez-Garcia, 2000 ; Kolar et Lodge, 2001 ; Smith et Knapp, 2001 ; Daehler, 2003 ; Sharma *et al.*, 2005b). Par exemple, Rejmanek et Richardson (1996) ont pu expliquer la capacité d'invasion de certaines espèces du genre *Pinus* en utilisant uniquement trois traits : la taille des graines, la durée de la période juvénile et l'intervalle de temps entre chaque production.

Dans une étude récente, Cadotte *et al.* (2006) ont dénombré sept facteurs majeurs liés aux succès d'invasion des espèces sur la base d'une analyse de 19 études comparatives comprenant chacune plus de 100 espèces étudiées. Les sept principaux facteurs sont : un cycle de vie court, une dispersion abiotique (principalement par le vent), une importante aire de distribution native, un schéma taxonomique hétérogène (certaines familles et ordres sont plus envahissants que d'autres), la présence d'organes clonaux, le développement de l'espèce dans des habitats perturbés et une introduction ancienne des premières populations.

Les caractéristiques associées à la reproduction comme le potentiel reproductif, la reproduction végétative, la dispersion et le régime de reproduction sont des éléments particulièrement importants et souvent corrélés aux phénomènes d'invasion des plantes (Barrett et Richardson, 1986 ; Roy, 1990 ; Crawley *et al.*, 1996). Par exemple, l'autofécondation et l'apomixie favoriseraient l'établissement d'un petit nombre d'individus lors d'événements d'introduction. La reproduction végétative serait quant à elle responsable de l'augmentation de la compatibilité avec l'habitat (Sharma *et al.*, 2005b). Dans le cas d'un système de reproduction sexué, la taille des semences, leur nombre, leur système de dispersion, leur longévité dans le sol et la production dans une large gamme d'habitats sont autant de facteurs déterminants le succès d'une espèce introduite (Roy, 1990 ; Rejmanek et Richardson, 1996).

D'autres caractéristiques physiologiques ou démographiques telles que la capacité des semences à germer dans des environnements différents et à entrer en dormance, mais aussi des taux de croissance plus élevés ou une maturité reproductive plus précoce jouent aussi un rôle dans le processus d'invasion (Roy, 1990). Le taux de croissance relatif (RGR) des

espèces serait un des plus importants facteurs permettant de prédire l'envahissement des espèces dans les habitats perturbés (Grotkopp *et al.*, 2002). Plus généralement, d'après Williamson (1996), les taux d'accroissement et la dynamique des populations seraient des paramètres déterminants dans le succès d'une espèce envahissante. D'autres facteurs comme la stratégie de compétition ou l'adaptation aux perturbations sont également considérés comme déterminants (Pysek *et al.*, 1995). Les espèces envahissantes sont souvent considérées *a priori* comme ayant une stratégie de type *r*, alors qu'une capacité de compétition importante (stratégie *K*) peut également être considérée comme une stratégie favorable (Facon *et al.*, 2006) permettant par exemple l'envahissement des communautés stables et relativement fermées (Williamson, 1996). Une forme particulière de compétition, par allélopathie, peut même dans certains cas expliquer l'envahissement rapide et l'établissement dans un nouvel écosystème par élimination ou inhibition des autres espèces (Bais *et al.*, 2003). Par exemple, *Lantana camara* L. introduite en Australie, est capable d'interrompre le processus de régénération des espèces natives en faisant diminuer leur germination et en réduisant leur taux de croissance et de survie par allélopathie (Gentle et Duggin, 1997). Par ailleurs, selon certaines hypothèses proposées, les espèces introduites qui appartiennent à des genres différents des espèces locales seront plus compétitives car elles posséderont des valeurs de traits différentes ou même des traits différents (Richardson et Pysek, 2006).

Certains facteurs moins étudiés à ce jour tels que l'homéostasie et la plasticité phénotypique peuvent également jouer un rôle déterminant lors de l'introduction et du processus de colonisation des espèces (Sharma *et al.*, 2005b). L'homéostasie caractérise la capacité d'un individu ou d'une population à maintenir une valeur sélective relativement constante à travers une large gamme d'environnements. Cependant l'homéostasie est une variable très difficile à quantifier (Rejmanek, 2000). La plasticité phénotypique, quant à elle, est la capacité d'un génotype à pouvoir modifier sa croissance et son développement en réponse aux changements environnementaux. Dans une synthèse bibliographique récente Daehler (2003) montre que les organismes envahissants possèdent une plasticité phénotypique plus importante que les espèces locales se trouvant dans les communautés envahies.

L'ampleur de la distribution des espèces dans leur aire native peut être un bon indicateur du potentiel envahissant d'une espèce introduite (Forcella et Wood, 1984). D'après une étude basée sur la comparaison de 165 paires d'espèces congénériques, envahissantes et non envahissantes, 70% des cas d'invasion pouvaient être prédits par l'importance de la distribution des espèces dans leur aire d'origine (Goodwin *et al.*, 1999). Les espèces largement distribuées ont plus de chance d'être dispersées (pression de propagules) et seront

aussi prédisposées à s'adapter à une large gamme d'environnements. D'après Booth *et al.* (2003), les traits qui expliquent la distribution d'une espèce dans son aire d'origine sont également ceux qui vont favoriser son envahissement dans un nouvel environnement. De la même manière, l'amplitude climatique rencontrée par l'espèce dans son aire d'origine est un bon indicateur des limites d'expansion d'une espèce introduite (Forcella et Wood, 1984).

Le succès d'une espèce introduite va également dépendre de sa capacité à évoluer et à s'adapter aux nouvelles conditions environnementales rencontrées (Sakai *et al.*, 2001). Plus précisément, les niveaux de diversité génétique des populations peuvent directement influencer cette capacité de réponse (Barrett et Richardson, 1986). Une diminution de la diversité génétique des populations introduites, à travers des phénomènes de goulots d'étranglement ou de dérive génétique, peut réduire les chances de naturalisation et d'envahissement (Barrett, 1992 ; Sakai *et al.*, 2001). A l'opposé, un degré de polyplœidie élevé pourra augmenter la diversité génétique intra-individuelle et réduire les effets de la consanguinité (Amsellem *et al.*, 2000). De même, l'hybridation inter-spécifique peut permettre l'acquisition d'une variabilité génétique nécessaire pour l'adaptation à un nouvel environnement et peut donc ainsi aider à la colonisation de l'aire d'introduction (Williamson, 1996). Ce type de croisement peut en effet engendrer une combinaison des traits phénotypiques des espèces parentales ou l'apparition de phénotypes introgressés génétiquement proches des deux parents (Müller-Schärer et Steinger, 2003). Enfin, la taille du génome et plus particulièrement une quantité réduite d'ADN nucléaire pourrait dans certains cas être le résultat d'une sélection pour un temps de génération plus court et serait impliqué dans le caractère invasif de certaines espèces dans des milieux perturbés (Rejmanek, 1996).

1.1.2 Caractéristiques des communautés envahies

Dans la mesure où les caractéristiques des milieux envahis peuvent se révéler tout aussi déterminantes que les attributs des espèces envahissantes, il est nécessaire de les étudier conjointement (Richardson et Pysek, 2006). La communauté qui subit l'invasion présente des composantes abiotiques et biotiques qui peuvent influencer sa sensibilité face à l'invasion. Parmi les nombreuses hypothèses proposées pour définir la capacité de résistance ou la vulnérabilité des communautés face aux invasions (Tableau 1.1), on peut distinguer plusieurs points majeurs : la disponibilité des niches, la disponibilité des ressources, les perturbations, la composition spécifique (richesse spécifique) et le niveau de prédation ou de facilitation

(Williamson, 1996 ; Mack *et al.*, 2000 ; Prieur-Richard et Lavorel, 2000 ; Inderjit *et al.*, 2005 ; Richardson et Pysek, 2006).

La disponibilité des niches écologiques (vacantes ou sous utilisées) est un facteur clé dans la phase de colonisation et d'installation d'une espèce allochtone (Mack *et al.*, 2000). La disponibilité des ressources dépend également des espèces locales et de l'intensité de l'utilisation de ces ressources ou des quantités de ressources arrivant dans la communauté. La perturbation de l'habitat, en réduisant le nombre d'individus locaux, augmente indirectement les quantités de ressources disponibles (Inderjit *et al.*, 2005). Cependant, dans leur aire d'origine, les espèces sont adaptées à une certaine abondance et à une distribution particulière des ressources, alors que dans leur aire d'introduction, les pressions de sélection pour les ressources peuvent être différentes et contraignantes (DeWalt, 2003).

La perturbation des communautés est reconnue de manière unanime pour favoriser les invasions végétales notamment grâce à la réduction des niveaux de compétition (Williamson, 1996 ; Mack *et al.*, 2000 ; Prieur-Richard et Lavorel, 2000). Dans une analyse bibliographique de 133 organismes envahissants, Lozon et MacIssac (1997) montrent que 68 % des études concernant des plantes envahissantes associent l'établissement des espèces aux perturbations du milieu. L'établissement et l'expansion locale d'une espèce dépendent de la disponibilité en sites favorables à la germination et à la survie des plantules. De plus, la perturbation des habitats contribue à affaiblir la résistance biotique de la communauté en réduisant les niveaux de compétition inter-spécifique pour l'espace, la lumière ou les ressources (Mack *et al.*, 2000). Dans le cas de perturbations du milieu, les espèces autochtones qui sont adaptées à un environnement stable peuvent être désavantagées par rapport aux espèces allochtones. Toutefois, un régime de perturbation trop fréquent pourrait également empêcher l'envahissement d'une espèce dont le cycle de développement ne serait pas adapté.

L'hypothèse la plus classique pour expliquer la résistance des communautés face aux espèces envahissantes est celle de la richesse spécifique (Elton, 1958). Plus une communauté est riche en espèces, plus elle est stable et donc résistante aux invasions biologiques. Cette hypothèse est d'ailleurs une variante de l'hypothèse des niches vacantes à savoir qu'une communauté comportant plus d'espèces aura moins de niches vacantes ou sous utilisées (Crawley, 1987). Par ailleurs, il existe dans ces milieux fortement diversifiés une probabilité plus élevée de trouver des compétiteurs dotés d'une meilleure valeur sélective (Callaway et Aschehoug, 2000). Si de nombreuses études ont confirmé le rôle de la richesse spécifique

dans la résistance des communautés face aux invasions (Tilman, 1997 ; Knops *et al.*, 1999), d'autres l'ont cependant rejeté (Levine et D'Antonio, 1999 ; Levine, 2000).

La sensibilité des communautés envahies peut également s'expliquer par le phénomène de la relâche de la pression d'ennemis sur les populations introduites (« Enemy Release Hypothesis », ERH ; Keane et Crawley, 2002). Dans la mesure où la prédation se trouve réduite dans la nouvelle communauté, les ressources consacrées à la défense peuvent alors être allouées à d'autres fonctions telles que la croissance, la compétition ou la reproduction des plantes envahissantes (« Evolution of Increase Competitive Ability » EICA ; Blossey et Notzold, 1995). Mitchell et Power (2003) ont identifié ce phénomène sur des espèces végétales introduites aux États-Unis et ont démontré que les espèces les moins attaquées par les pathogènes étaient également celles qui étaient les plus envahissantes. Par opposition, dans une récente méta-analyse, Levine *et al.* (2004) ont mis en évidence l'effet négatif de la compétition et de la prédation sur l'établissement et la performance des plantes introduites. Toutefois, ces auteurs tempèrent leurs résultats en concluant que la compétition et la prédation exercées par les espèces locales n'empêchent que très rarement l'établissement des espèces introduites et qu'elles ont surtout un effet sur leur expansion.

Enfin, de nombreuses barrières biotiques et abiotiques dans le nouvel environnement peuvent être franchies par l'espèce introduite grâce à la présence de certains organismes commensaux ou mutualistes locaux comme des pollinisateurs, des agents de dispersion des semences ou des champignons symbiotiques (Richardson *et al.*, 2000a ; Bruno *et al.*, 2003). Les organismes mutualistes rencontrés dans la nouvelle communauté comme les pollinisateurs ou les symbioses racinaires avec des mycorhizes permettent un meilleur accès aux ressources (Richardson *et al.*, 2000a). Bien que le rôle de la facilitation dans le processus d'envahissement ait été jusqu'à présent sous-estimé, son importance commence à être reconnue (Inderjit *et al.*, 2005). Marler *et al.* (1999) ont montré qu'une plante introduite était capable d'utiliser des champignons mycorhiziens natifs pour acquérir davantage de ressources et être ainsi plus compétitive face aux plantes natives. Le phénomène de facilitation peut également se produire lorsqu'un autre organisme introduit (effets synergétiques entre envahisseurs rendant l'environnement plus propice à l'invasion) ou local rend l'environnement plus favorable, en réduisant les stress environnementaux ou l'effet négatif des prédateurs (Richardson *et al.*, 2000a ; Inderjit *et al.*, 2005).

1.1.3 Les invasions végétales en France

Environ 5 % de la flore vasculaire européenne serait actuellement composée d'espèces naturalisées (Vitousek *et al.*, 1996). En France, le nombre d'espèces végétales naturalisées a été évalué à 440 espèces, soit 9,4 % de la flore totale du territoire (Vitousek *et al.*, 1996). D'après l'étude de Weber (1997) basée sur l'analyse de *Flora Europaea* (Tutin *et al.*, 1964-1980), le chiffre serait plus important (479 espèces naturalisées) et la France serait le pays européen possédant le plus d'espèces naturalisées. D'après ce même auteur, 63 % des espèces naturalisées européennes (i.e. espèces indigènes sur une partie de l'Europe, mais ayant étendu leur aire à certains pays de ce continent où elles sont naturalisées) seraient des espèces exotiques. Plus récemment, Aboucaya (1999) a dénombré en France 61 espèces envahissantes avérées, 65 espèces potentiellement envahissantes et 91 espèces à surveiller.

Parmi les 479 espèces naturalisées en France, moins de 100 ont été décrites comme des adventices des cultures (Maillet et Lopez-Garcia, 2000). La plupart des adventices exotiques américaines retrouvées en France appartiennent à la famille des Asteraceae et des Poaceae. Cependant, proportionnellement au nombre total d'espèces envahissantes par famille, les Amaranthaceae, les Euphorbiaceae et les Poaceae sont les familles qui ont eu le plus de succès. Sur 274 espèces exotiques américaines étudiées, 31,7% sont des espèces retrouvées en France comme adventices des cultures. Enfin, parmi ces espèces présentes dans les cultures, la moitié a été introduite avant le 20^{ème} siècle.

1.2 Connaissances actuelles sur le modèle biologique étudié : *Ambrosia artemisiifolia* L.

1.2.1 Analyse bibliographique

Dans le cadre d'une approche préliminaire, une analyse bibliographique a été réalisée sur l'ambrosie afin d'identifier des champs thématiques mal connus à ce jour. Cette analyse porte sur tous les articles publiés sur cette espèce depuis 1971 référencés dans la base de données de CAB abstract. L'évolution du nombre de publications dans le temps ainsi que les zones géographiques et les thématiques scientifiques auxquelles elles se rapportent ont plus précisément été prises en compte.

L'analyse des 972 articles publiés durant les 35 dernières années sur l'ambrosie montre une augmentation globale du nombre de publications dans le temps avec un fléchissement au début des années 1990 (Figure 1.1). Cette analyse révèle que plus de la moitié des études ont été réalisées dans l'aire native de la plante, en Amérique du Nord (Figure 1.2.a). Le nombre de publications en Amérique du Nord augmente jusqu'au milieu des années 1980 et ensuite chute pour enfin rester globalement constant (Figure 1.2.b). En revanche, le nombre de publications en dehors de l'aire native de la plante semble en constante progression depuis les années 1980. L'augmentation du nombre de publications dans les pays les plus touchés par le développement de l'ambrosie (France et Hongrie) est très récente et révèle une prise de conscience du problème relativement tardive.

En analysant les descripteurs permettant de classifier les champs thématiques des références, la grande majorité des publications concernent le domaine de l'agronomie (75 %, compétition, lutte, etc.) et les problématiques de santé publique (allergologie, palynologie) (13 %). En revanche, relativement peu d'études se sont intéressées à l'écologie de l'espèce (10 %) ou encore à son caractère envahissant (2 %).

Si l'on compare l'ambrosie avec les autres adventices communes selon la même procédure, on constate qu'elle est relativement bien étudiée même si le niveau de publication reste encore faible par rapport à d'autres espèces comme *Chenopodium album* L. (4412 références) ou *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv. (4104 références). Parmi les espèces introduites et considérées comme envahissantes en France (Muller, 2004), l'ambrosie est cependant une des espèces les plus étudiées en comparaison à *Reynoutria japonica* Houtt.

(273 références), *Solidago canadensis* Ait. (260 références) ou encore *Senecio inaequidens* DC. (41 références).



Figure 1.1. Nombre de publications sur *Ambrosia artemisiifolia* depuis les 35 dernières années (1971-2006). (Source: CAB abstract, ISI Web of knowledge; formule TS: "*Ambrosia artemisiifolia*" OR "*Ambrosia elatior*" OR "common ragweed" OR "short ragweed").

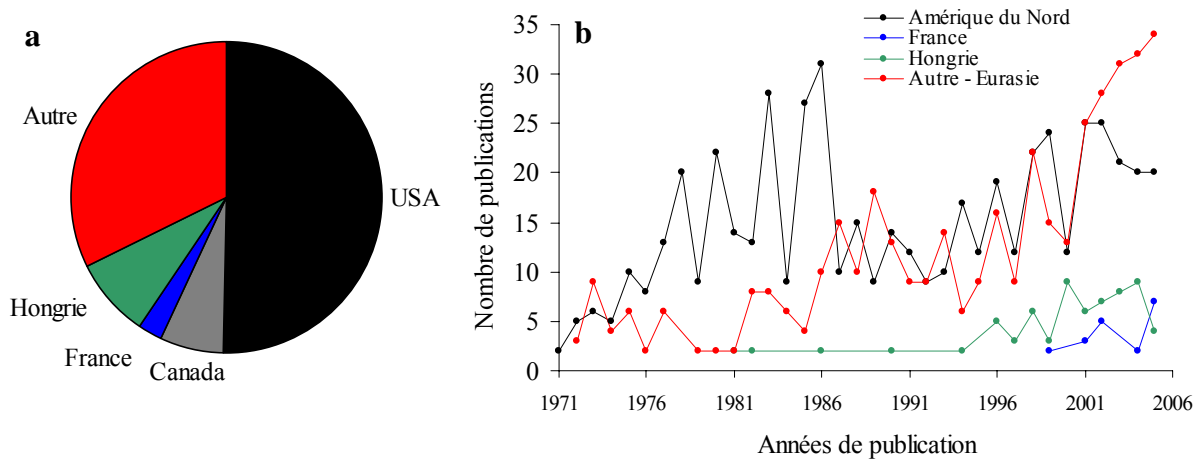


Figure 1.2. Proportion et nombre de publications sur *Ambrosia artemisiifolia* depuis les 35 dernières années (1971-2006) selon les pays ou zones géographiques (a) et selon les années par pays ou zone géographique (b). Source: CAB abstract, ISI Web of knowledge; recherche réalisée en utilisant l'adresse des auteurs, formule: TS = ("*Ambrosia artemisiifolia*" OR "*Ambrosia elatior*" OR "common ragweed" OR "short ragweed") AND AD = ("pays").

1.2.2 Taxonomie et position phylogénétique

Ambrosia artemisiifolia (syn. *A. elatior* L.) fait partie de la famille des Asteraceae (tribu des Heliantheae, sous-tribu des Ambrosiinae). Phylogénétiquement, le genre *Ambrosia* est proche des genres *Hymenoclea*, *Franseria* (= *Ambrosia*) et dans une moindre mesure aux genres *Iva* et *Xanthium* (Figure 1.3 ; Miao *et al.*, 1995a,b). Néanmoins les relations entre les genres à l'intérieur des Ambrosiinae restent relativement confuses (Payne, 1964 ; Miao *et al.*, 1995a).

Toutes les espèces du genre *Ambrosia* (environ 40 espèces selon les Flores et bases de données ; <http://www.ipni.org/index.html>) sont natives du continent américain à l'exception d'*Ambrosia maritima* L. qui est originaire de la région méditerranéenne (Triest *et al.*, 1989). Le genre *Ambrosia* est présent depuis de nombreuses décennies sur tous les continents et plus particulièrement entre les latitudes 45° et 30° nord et sud (Allard, 1943).

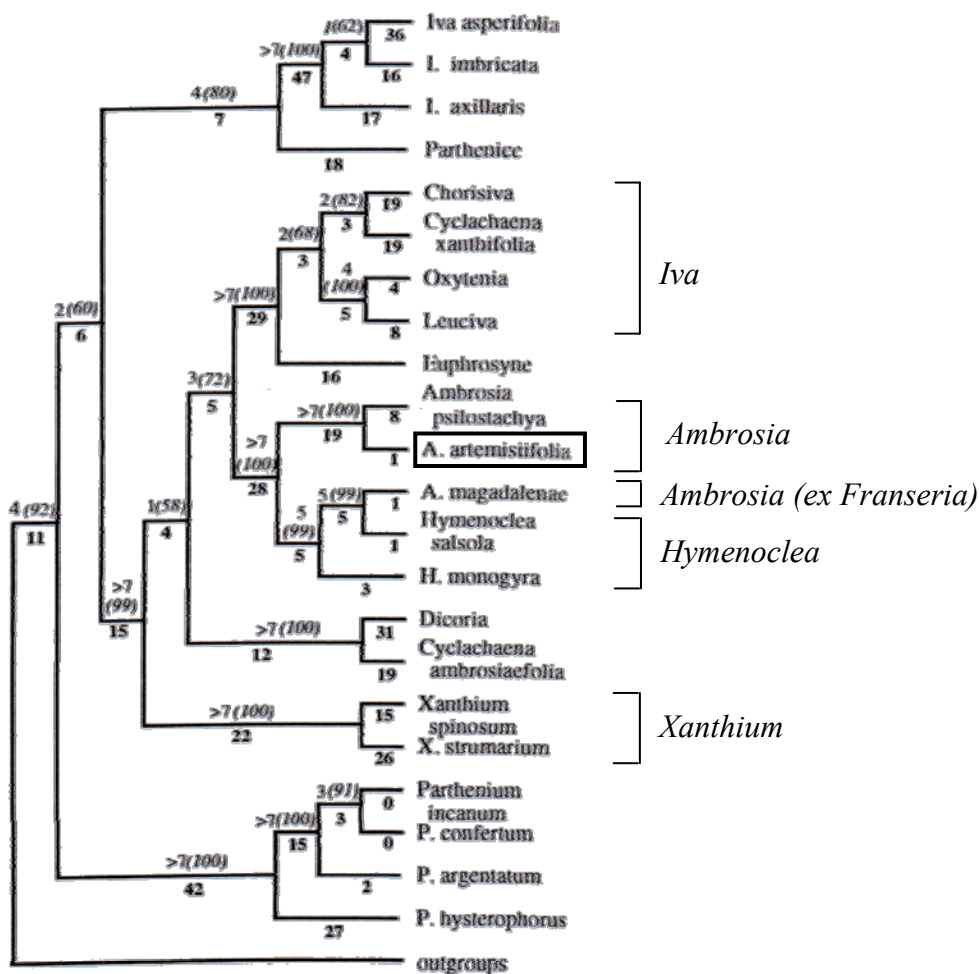


Figure 1.3. Phylogénie de la sous-tribu des Ambrosiinae (Asteraceae : Heliantheae) obtenue à partir de marqueur chloroplastique et incluant *Ambrosia artemisiifolia*, d'après Miao *et al.* (1995a). Reconstruction phylogénétique obtenue par la méthode de parcimonie. La valeur de robustesse des nœuds est signalée entre parenthèses.

1.2.3 Historique d'introduction et répartition actuelle

Ambrosia artemisiifolia est native d'Amérique du Nord comme l'indiquent des pollens fossiles retrouvés dans des dépôts interglaciaires canadiens datant de 60 000 ans (Basset et Crompton, 1975). Cette espèce aurait colonisé le Nord du Canada lors des périodes post-glaciaires puis plus récemment lors de l'anthropisation des milieux et les habitats nouvellement ouverts qui lui ont fourni une niche écologique favorable à sa dispersion (Basset et Terasmae, 1962). Elle semble être devenue plus particulièrement abondante depuis deux siècles suite aux activités des amérindiens et des colons européens (Basset et Crompton, 1975).

L'ambrosie a été introduite à la fin du 19^{ème} siècle et au cours du 20^{ème} siècle dans de nombreuses régions du monde (Allard, 1943 ; Basset et Crompton, 1975). Cette espèce a été introduite pour la première fois en 1863 en Allemagne dans le Brandebourg (Schultze, 1865) et en France dans le département de l'Allier (Olivier, 1904). Par la suite, des introductions multiples ont eu lieu tout au long du 20^{ème} siècle dans de nombreuses régions de France (Figure 1.4 ; Dessaint *et al.*, 2005 ; Chauvel *et al.*, 2006a).

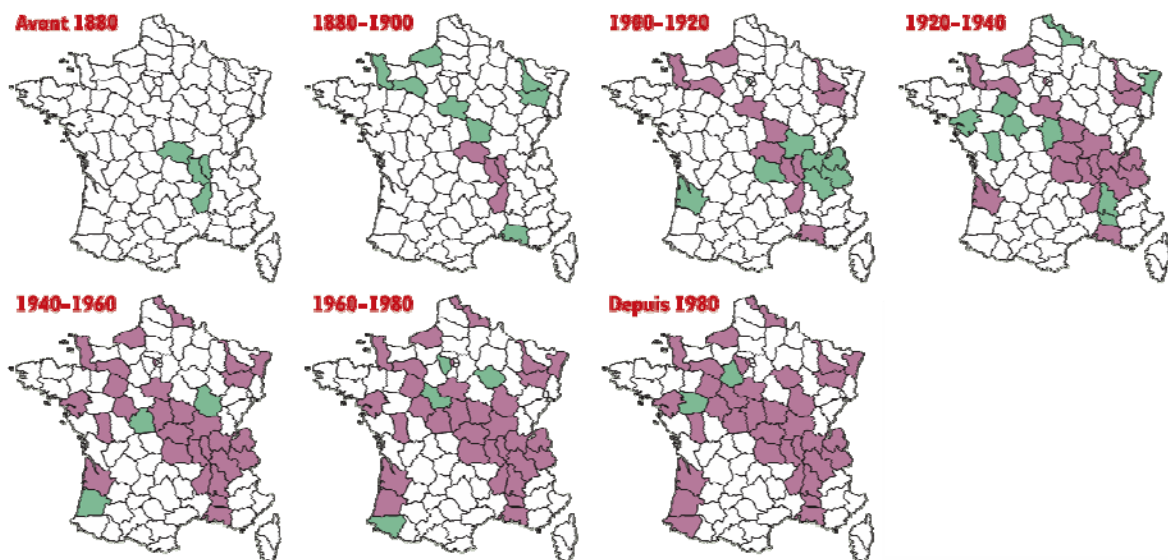


Figure 1.4. Chronologie de l'expansion d'*Ambrosia artemisiifolia* en France, de 1865 à 2002, d'après Dessaint *et al.* (2005). Les nouveaux départements où l'espèce est apparue entre deux périodes sont signalés en vert.

L'homme est le vecteur principal de l'introduction de l'ambrosie et de son expansion (Heckel, 1906 ; Bonnot, 1967 ; Chauvel *et al.*, 2006a). Les premières introductions d'ambrosie se seraient produites à travers l'importation de semences de légumineuses (*Trifolium pratense* L.) puis durant la première guerre mondiale via des importations de fourrage avec des chevaux destinés à l'armée française. Le caractère obsidional (présence des végétaux liée aux mouvements des troupes lors de conflits militaires) de l'ambrosie en France a été signalé à de nombreuses reprises (Martin, 1929 ; Jeanjean, 1961 ; Chauvel *et al.*, 2006a,b). D'autres auteurs associent l'expansion de l'ambrosie en Europe de l'Est (qualifiée de « Stalin weed ») aux changements des modes de gestion des terres agricoles lors de l'émergence puis de la décadence du régime communiste (Kiss et Béres, 2006). L'augmentation du nombre et de la densité des populations d'ambrosie semble plus marquée depuis les années 1960. Plus récemment, l'expansion de l'espèce s'expliquerait par l'augmentation des surfaces mises en jachère dues à la politique agricole commune (PAC) depuis 1992 ainsi que par la favorisation de la culture de tournesol ou le développement des jachères faunistiques (Déchamp *et al.*, 2001). Par ailleurs, la mauvaise gestion des intercultures et des jachères, l'augmentation des surfaces cultivées (en particulier le tournesol²) ainsi que l'intensification de l'urbanisation³, ont largement contribué à un tel succès.

Actuellement, les plus fortes infestations d'ambrosie dans son aire native s'observent en Ontario, au Québec et aux États-Unis (façade atlantique et partie orientale des grandes plaines centrales). En dehors de son aire native, l'ambrosie est maintenant introduite dans de nombreuses régions du monde (Figure 1.5) : en Europe Occidentale (Allemagne, Autriche, Belgique, Danemark, France, Italie, Pays-Bas, Grande-Bretagne, Suède, Suisse), en Europe Centrale (Bulgarie, Croatie, Hongrie, Pologne, Russie, Ukraine, etc.), en Asie (Chine, Japon, Corée) et en Océanie (Australie). Cependant, l'ambrosie n'est pas systématiquement naturalisée partout, en particulier dans les pays situés à des latitudes élevées comme les Pays-Bas, la Grande-Bretagne ou encore la Suède, où elle n'arrive pas à compléter son cycle de développement (Allard, 1943 ; Rich, 1994 ; Dahl *et al.*, 1999). En Europe, l'espèce semble donc abondante entre les latitudes 40° et 50° nord (Déchamp, 1997) avec des foyers principaux d'infestation situés en Europe Centrale (Croatie, Hongrie, Slovaquie) et en France.

² De 8368 ha en 1966 à 643 525 ha en 2005 cultivés en tournesol (sources AGRESTE, <http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/>)

³ De 1993 à 2004, 17 331 ha et 59 177 ha passés de zones naturelles et agricoles en zones artificielles en région Rhône-Alpes (sources IFEN, <http://www.ifen.fr/>)

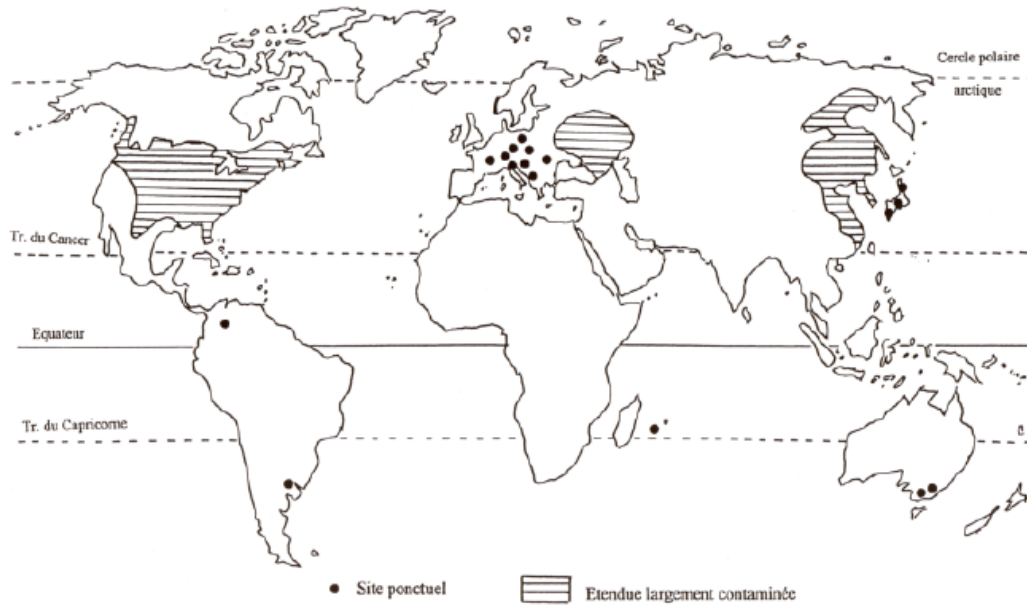


Figure 1.5. Répartition mondiale d'*Ambrosia artemisiifolia* d'après Déchamp (1997).

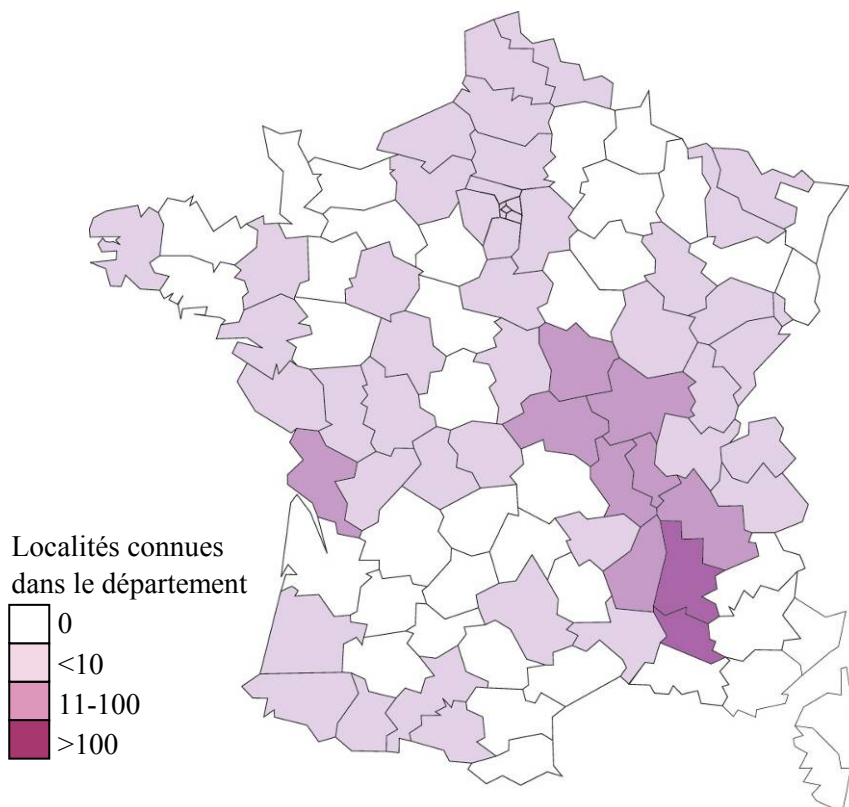


Figure 1.6. Répartition actuelle d'*Ambrosia artemisiifolia* en France d'après Muller (2004).

Tableau 1.2. Tableau synoptique de l'histoire et des caractéristiques des quatre espèces du genre *Ambrosia* introduites en France.

	<i>A. artemisiifolia</i> L.	<i>A. trifida</i> L. ^{1,2,4,5}	<i>A. psilostachya</i> DC. ^{1,2,3,5}	<i>A. tenuifolia</i> Sprengel ^{1,2,5,6}
Origine	Amérique du Nord	Amérique du Nord	Amérique du Nord	Amérique du Sud
Date d'introduction	1863	1916	1900	1839
Habitats natif	cultures, zones rudérales et semi-naturelles	cultures, zones rudérales humides	zones ouvertes, prairies	zones ouvertes, prairies, zones inondées
Habitats en France	cultures et intercultures, zones rudérales et semi-naturelles*	cultures de maïs*	Zones rudérales	bord de mer (sol sableux)*
Type biologique	Thérophyte	Thérophyte	Géophyte	Géophyte
Nombre de localités en France	> 1000	< 10*	< 10*	< 10*
Localisation Française actuelle	principalement Rhône-Alpes, Bourgogne et ponctuellement dans les autres régions	Ariège* et Ain*	Hérault* et Gironde	Hérault*
Statut en France	envahissante	naturalisé*	naturalisé*	naturalisé*
Taille des plantes adultes (cm)	5-200	50-350	20-50	20-80
Feuilles	2- ou 1-pennapartites minces	3-5 palmatilobées	1-pennapartites épaisses	2-pennapartites très minces
Phyllotaxie	opposées puis alternes	opposées	opposées puis alternes	opposées puis alternes
Reproduction	sexuée	sexuée	végétative > sexuée	végétative > sexuée
Akènes (longueur)	3-4	7-9	2-4	2-4
Nombre moyens d'akènes	300-6000 (jusqu'à 62000)	16-1400 (jusqu'à 5000)	~ 100-150	~ 3000
Dormance des akènes	oui	oui	oui	oui
Dispersion des akènes	barochore, anthropochore	barochore, anthropochore	barochore, anthropochore	barochore, anthropochore (zoochore, hydrochore)
Ploïdie (2n)	36	24	72-108-144	72
Nombre de publications**	972	203	79	28

*observations personnelles

**source: CAB abstract, ISI Web of knowledge; formule TS: "nom scientifique de l'espèce"

Références bibliographiques: ¹Lawalree, 1947; ²Payne, 1964; ³Basset et Crompton, 1975; ⁴Abul-Fatih et Bazzaz, 1979; ⁵Guinochet et de Vilmorin, 1982; ⁶Insausti et Grimoldi, 2006

En France, sa répartition principale (en terme d'abondance des populations) se situe dans les moyennes vallées du Rhône et de la Loire (Figure 1.6). Elle est néanmoins en pleine progression vers le nord de la France, en région Bourgogne (Chauvel *et al.*, 2005b; Chauvel *et al.*, 2006b) et vers le sud de la France en Languedoc-Roussillon et Provence Alpes Côte d'Azur (CAREPS, 1998 ; Fumanal et Chauvel, 2007). Un nombre significatif de populations commence également à être signalé en région Poitou-Charentes et Midi-Pyrénées (Felzines, 2004). Plus ponctuellement, des populations réduites sont également présentes dans de nombreux autres départements français (Muller, 2004 ; Chauvel *et al.*, 2005a).

Tout comme *A. artemisiifolia*, trois autres espèces du même genre ont été introduites d'Amérique du Nord en France entre la fin du 19^{ème} siècle et le début du 20^{ème} siècle. Cependant ces trois espèces, très localisées et rares dans la flore française ne sont pas envahissantes (Fournier, 1961 ; Guinochet et de Vilmorin, 1982 ; Muller, 2004). Il s'agit d'une espèce annuelle, *A. trifida* L. présente dans des cultures de maïs situées dans le centre-est et le sud de la France et de deux espèces pérennes *A. psilostachya* DC. et *A. tenuifolia* Sprengel, présentes dans des zones rudérales et sur le littoral méditerranéen et atlantique.

La seule espèce du genre *Ambrosia*, native de la région méditerranéenne, *A. maritima*, a également été signalée dans les flores françaises mais n'a pas été observée depuis de nombreuses années. Les principales caractéristiques des quatre espèces du genre *Ambrosia* introduites en France ont été regroupées dans le tableau 1.2.

1.2.4 Biologie de l'espèce

Cycle biologique

L'ambrosie est une plante annuelle estivale (Basset et Crompton, 1975) qui germe de fin mars à fin avril (Figure 1.7). Sa germination dans les zones de cultures coïncide avec la mise en place des cultures de printemps. Les akènes qui n'ont pas germé rentrent en dormance secondaire (Bazzaz, 1970). Son développement végétatif se poursuit jusqu'au début du mois d'août, date à laquelle la pollinisation débute pour se terminer mi-septembre.

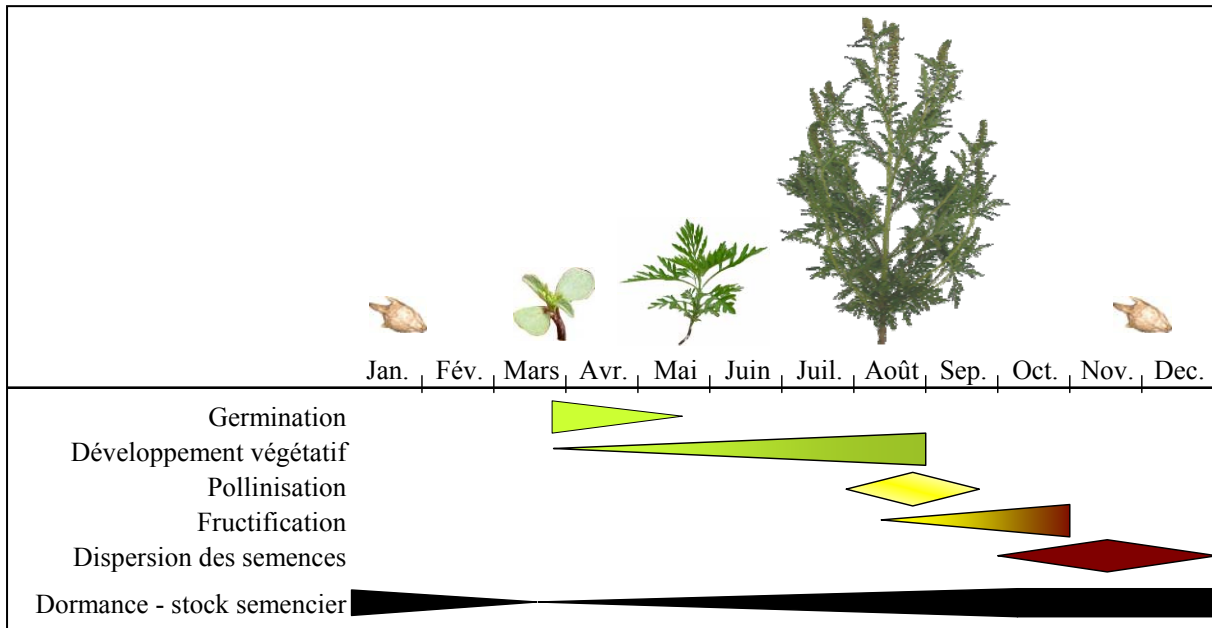


Figure 1.7. Cycle de reproduction d'*Ambrosia artemisiifolia* en France d'après Fumanal et Chauvel (2007).

Semences

Les semences d'ambrosie sont des akènes ovoïdes durs (fruit sec indéhiscent, uniséminé), composés d'un involucre persistant muni d'une couronne d'épines et d'un bec central (Figure 1.8 ; Basset et Crompton, 1975). Chaque akène renferme une graine constituée d'un embryon unique, charnu et huileux. Les akènes mesurent 3-4 mm de long et 2-2,5 mm de large pour un poids moyen de 3 à 5 mg.

Les akènes d'ambrosie sont dormants dès leur dispersion en automne. Cette dormance est ensuite levée par les basses températures de l'hiver et les akènes qui n'ont pas germé au printemps suivant retournent en dormance secondaire (Figure 1.9 ; Bazzaz, 1970 ; Willemsen et Rice, 1972 ; Willemsen, 1975 ; Bazzaz, 1979 ; Baskin et Baskin, 1980). La dormance des akènes est levée en conditions naturelles dès le mois de janvier (Béres et Hunyadi, 1984). Les akènes sont ainsi capables de survivre dans le temps lorsque les conditions du milieu ne sont pas favorables. Cette capacité de dormance permet à l'ambrosie de constituer un stock semencier persistant lui conférant ainsi une meilleure survie des populations dans les habitats perturbés (cultures ou zones rudérales). Dans l'expérimentation initiée par Beal en 1879, 4% des akènes d'ambrosie ont été capables de germer au bout de 40 ans (Darlington, 1922).



Figure 1.8. *Ambrosia artemisiifolia* : (a) plantules au stade cotylédon ou première paire de feuilles, (b) plante fleurie en herbier, (c) stade végétatif, (d) racine principale en pivot, (e) plante adulte au stade floraison, (f) inflorescence mâle - début de pollinisation, (g) grains de pollen en vue polaire (gauche) et méridienne (droite), (h) akènes non matures – disposés en grappes à l’aisselle des feuilles; (i) akènes matures montrant un embryon unique et charnu (bas).

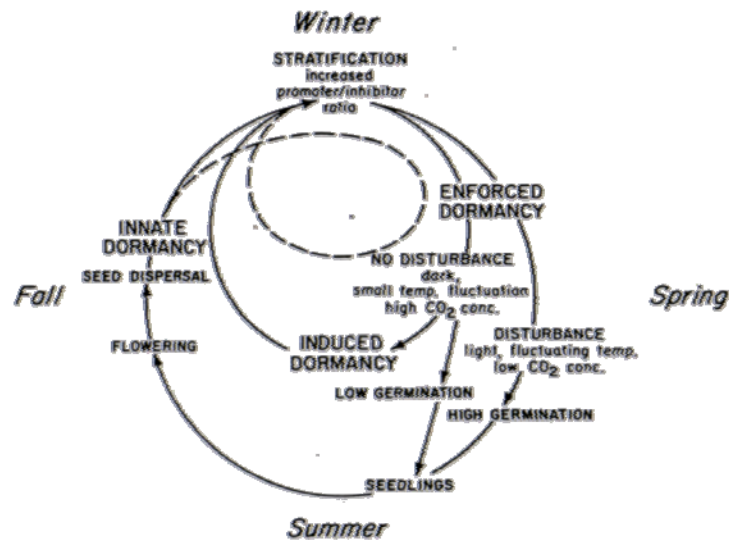


Figure 1.9. Représentation schématique de la germination des akènes d'*Ambrosia artemisiifolia* d'après Bazzaz (1979).

Kivilaan et Bandurski (1981) ont toutefois montré que ces akènes n'ont germé qu'une seule fois en 100 ans, à la 40^{ème} année. Dans une autre expérimentation initiée par Duvel en 1902, 21 % et 57 % des akènes, respectivement enfouis 8 cm et 22 cm dans le sol ont germé 30 ans plus tard et 6 % enterrés à 22 cm ont germé au bout de 39 ans (Toole et Brown, 1946). Cependant, d'après Baskin et Baskin (1977) ces résultats n'indiquent pas nécessairement la durée de vie des akènes mais plutôt leur habilité ou inhabilité à germer dans le temps sous certaines conditions expérimentales. Plus récemment, Stoller et Wax (1974) ont montré que 90 % des akènes d'ambrosie en conditions naturelles survivaient au premier hiver et que 60 % étaient encore viables l'année suivante. Par la suite, seulement 15% des akènes restaient encore viables au bout de 5 années passées dans le sol. Plus récemment, Béres (2003) a mis en évidence que les akènes non enfouis perdaient rapidement leur viabilité au delà d'un an à cause des conditions climatiques.

La densité des akènes dans le sol est variable en fonction du type d'habitat (perturbation du sol ou non), de l'historique de la colonisation et de la dynamique des populations. Raynal et Bazzaz (1973) et Rothrock *et al.* (1993), ont dénombré de 65 à 117 akènes par m² dans les cinq premiers centimètres du sol alors que Gross (1990) a observé jusqu'à 760 akènes par m² dans les 15 premiers centimètres du sol.

En conditions naturelles, la grande majorité des akènes qui germent (Figure 1.8) se situent en surface (Gebben, 1965). Bien que la plupart des akènes germent et lèvent jusqu'à 2-4 cm de profondeur, les plus gros peuvent lever jusqu'à 8 cm (Gebben, 1965 ; Dickerson, 1968). La germination des akènes d'ambrosie dépend de différents facteurs (Figure 1.9)

comme la température du sol (entre 10 et 15 °C), une alternance des températures, la lumière, l'hygrométrie et la concentration en CO₂ (Bazzaz, 1968 ; Bazzaz, 1970 ; Pickett et Baskin, 1973 ; Raynal et Bazzaz, 1973 ; Baskin et Baskin, 1980 ; Shrestha *et al.*, 1999). La germination des akènes est optimale entre 20°C et 25°C en conditions contrôlées (Shrestha *et al.*, 1999). Bien que la majorité des akènes soit apte à germer au printemps, les taux de recrutement des stocks semenciers sont relativement faibles en conditions naturelles : 6,8 % - 38,2 % (Forcella *et al.*, 1992), 42 % (Rothrock *et al.*, 1993) ou encore 15 % - 39 % (Webster *et al.*, 2003).

La prédation des akènes d'ambroisie par les oiseaux (moineaux et faisans) a été observée en Amérique du Nord (Payne, 1962; Gebben, 1965). Raynal et Bazzaz (1975) ont observé jusqu'à 43 % de prédation des semences sur les plantes d'ambroisie. De même, la prédation des semences par les insectes après dispersion par la plante a été signalée mais pas quantifiée (Seaman et Marino, 2003; Gallandt *et al.*, 2005).

Développement et croissance

L'ambroisie est une plante qui se développe en jour court et qui est capable de se développer dans une large gamme de température de 0,9°C (température de base) à 40 °C pour une température optimale de 31,7°C (Deen *et al.*, 1998b). Son développement, influencé par la photopériode et la radiation lumineuse est adapté à une large gamme de températures (Deen *et al.*, 1998a). Les feuilles de l'ambroisie sont dans un premier temps opposées puis à partir du 6-8^{ème} niveau de feuilles, se mettent en position alterne spiralée. Les ramifications secondaires apparaissent peu de temps avant le changement phyllotaxique, soit 70 jours ou 880 degrés jours (base 0°C) après la levée.

Cette espèce n'est pas limitée dans son développement par la pollution à l'ozone et peut ainsi proliférer dans les zones urbaines et périurbaines (Ziska, 2002). Comme les autres plantes de type photosynthétique C₃, l'ambroisie répond positivement à une augmentation des concentrations en CO₂ atmosphérique et pourrait ainsi être favorisée dans un contexte de changement climatique (Wayne *et al.*, 2002).

Plantes adultes

L'ambroisie a un port buissonnant avec des ramifications partant de la base de la plante et possède une racine principale pivotante (Figure 1.8). La hauteur de la plante est en général de 30 à 70 cm. Cependant, cette hauteur peut être très variable en fonction des

habitats colonisés. Des ambrosies d'environ 5 cm de haut peuvent être observées dans des jachères anciennes, pelouses et bords de route alors que certaines peuvent mesurer jusqu'à 150-200 cm de haut dans certaines cultures (comme par exemple le tournesol ou le maïs).

L'espèce montre une plasticité morphologique très importante, dépendant des conditions dans lesquelles elle se développe (Gebben, 1965). Dickerson et Sweet (1971) ont montré chez des ambrosies nord américaines, la présence d'écotypes ayant des morphologies différentes liées à une adaptation génétique à la longueur du jour et à la température. De plus, pour un même écotype, les auteurs ont décrit une importante variabilité phénotypique.

La prédation des plantes durant leur développement est faible (Gebben, 1965) et semble plus réduite dans son aire d'introduction que dans son aire d'origine (Genton *et al.*, 2005a).

Reproduction

L'ambrosie est une espèce monoïque, anémophile, à reproduction à la fois allogame et autogame (Basset et Crompton, 1975). Cependant certaines plantes (moins de 5 %) peuvent être entièrement femelles (Basset et Crompton, 1975). Les fleurs mâles se trouvent aux extrémités apicales de la plante, regroupées en capitules formant l'inflorescence (Figure 1.8). Une fleur mâle comprend cinq étamines. Les fleurs femelles qui donneront les semences sont regroupées à l'aisselle des feuilles supérieures (Figure 1.8). La floraison s'échelonne selon un modèle hiérarchique cyclique, avec l'inflorescence apicale atteignant l'anthèse en premier, suivi des inflorescences du premier ordre d'embranchement.

Les ambrosies peuvent produire plusieurs centaines de millions de grains de pollen par saison et par plante. La production de pollen est suivie annuellement à l'aide de capteurs polliniques et est maximale durant la deuxième moitié du mois d'août (Figure 1.10).

Les grains de pollen (18-25 μm) sont pourvus de 3 sillons et 3 pores (tricolporés ; Figure 1.8). Les pores germinaux sont situés au milieu de la longueur des sillons. Le pollen est facilement aéroporté en raison de sa faible densité (0,63) et de sa vitesse de sédimentation peu élevée (1,56 cm /secondes) (Harrington et Metzger, 1963). Ils peuvent parcourir au moins 65 km avant de se déposer (Girsh, 1982). Le pollen de l'ambrosie est très allergisant pour les hommes comme pour les animaux (Déchamp et Méon, 2002). Parmi les allergènes présents dans le pollen d'ambrosie, 22 sont désormais connus et six sont considérés comme des facteurs majeurs dans la réaction allergénique (Bagarozzi et Travis, 1998).

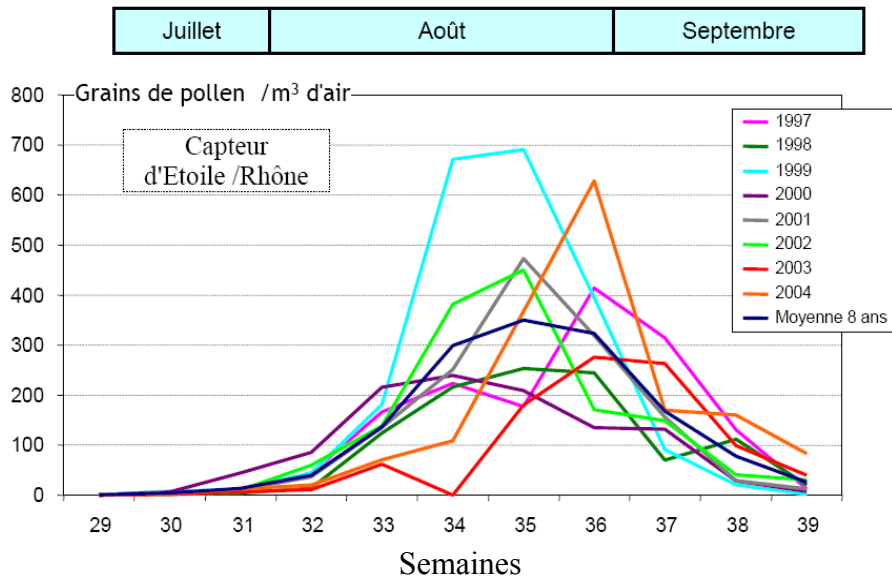


Figure 1.10. Quantité de pollen d'*Ambrosia artemisiifolia* détecté par des capteurs polliniques en région Rhône-Alpes, sur une série temporelle de 8 années d'après Penel et Sanjuan (2004).

L'émission du pollen est conditionnée par des facteurs météorologiques (humidité, température). Son émission maximale se produit du matin jusqu'au milieu de la journée. Le début de la pollinisation peut être prévu avec précision par des modèles utilisant soit des cumuls de températures journalières (environ $2240^{\circ}\text{C}/\text{jours}$ après la levée des plantules), soit des régressions multiples intégrant différents paramètres météorologiques (Thibaudon *et al.*, 2004). Enfin, une augmentation des concentrations de CO_2 atmosphérique a un effet positif sur la production de pollen (Ziska et Caulfield, 2000 ; Wayne *et al.*, 2002 ; Rogers *et al.*, 2004 ; Stinson et Bazzaz, 2006) et même sur l'allergénicité de ses pollens (Singer *et al.*, 2005). Dans un contexte général de changement climatique (augmentation des températures et des concentrations de CO_2) une augmentation des allergies liées à cette espèce est donc à craindre.

Les plantes à maturité produisent en moyenne entre 300 et 6000 akènes en fonction de la taille des plantes (Fumanal *et al.*, 2005). Dickerson et Sweet (1971) ont observé un maximum de production de 62 000 akènes sur des individus très développés.

Il existe une corrélation positive entre la taille des plantes et la quantité de semences produites ou de pollen (Paquin et Aarssen, 2004). Cependant, ces relations allométriques entre la taille des ambrosies et l'allocation des ressources aux fonctions mâles ou femelles peuvent varier en fonction des conditions environnementales, révélant ainsi un certain degré de

plasticité adaptative (McKone et Tonkyn, 1986 ; Ackerly et Jasienski, 1990 ; Traveset, 1992 ; Paquin et Aarssen, 2004).

Les akènes ne semblent pas posséder de mécanismes de dispersion apparents (Gebben, 1965 ; Basset et Crompton, 1975) et aucun akène n'est retrouvé en général au-delà de deux mètres autour des plantes mères (Gebben, 1965; Dickerson, 1968). Les seuls modes de dispersion de l'ambrosie semblent donc être la barochorie et l'anthropochorie. Les akènes d'ambrosie sont principalement dispersés localement ou à grandes distances par les activités humaines (transport de sol, machines agricoles, semences pour l'oïsellerie ; Chauvel *et al.*, 2004 ; Chauvel *et al.*, 2006a). Certaines de ces activités comme le commerce de semences destinées à l'oïsellerie représentent par exemple le principal vecteur d'introduction de l'ambrosie en Grande Bretagne et en Suède (Rich, 1994 ; Dahl *et al.*, 1999). Toutefois, les akènes pourraient dans une certaine mesure être dispersées régionalement par l'eau (hydrochorie) car certains akènes ont la capacité de flotter (Payne, 1962). Par ailleurs, les akènes peuvent survivre à la prédation des moineaux (résistance à la digestion) ce qui laisserait également supposer une dispersion par les oiseaux (Payne, 1962).

Enfin, la possibilité d'hybridation entre les deux espèces *A. artemisiifolia* et *A. trifida* est signalée (Vincent et Cappadocia, 1987 ; Vincent *et al.*, 1988). Les auteurs ont montré que le pollen d'*A. trifida* pouvait féconder les ovules d'*A. artemisiifolia* et donner des hybrides viables alors que la réciproque ne donne aucune plante viable. D'autres hybrides stériles ont été signalés, comme ceux formés par *A. artemisiifolia* et *A. psilostachya* (Basset et Crompton, 1975).

1.2.5 Caractéristiques génétiques de l'espèce

Caryotype

La plupart des études sur l'ambrosie montre qu'il s'agit d'une espèce diploïde ($2n = 2x = 36$; Mulligan, 1957 ; Strother, 1972). L'étude de Miao *et al.* (1995a) sur la phylogénie (ADN chloroplastique) de la sous-tribu des Ambrosiinae confirme également le caractère diploïde de l'ambrosie. Cependant, une seule étude en contradiction avec toutes les autres, basée sur l'analyse du nombre de chromosomes en prophase, suggère le caractère polyploïde de l'ambrosie ($2n = 4x = 36$) (Yuan-gang et Wei, 1998).

Diversité génétique

Un important polymorphisme du gène codant l'acétolactate synthase (ALS) a été révélé entre des ambrosies provenant de populations différentes situées dans trois états américains (Tranel *et al.*, 2004). Aucune structuration apparente des populations n'a été détectée, indiquant ainsi d'importants flux génétiques entre individus. Le polymorphisme de l'ALS chez *A. artemisiifolia* est bien supérieur à celui observé chez les autres espèces analysées dans cette étude (*Xanthium strumarium* L., *Amaranthus hybridus* L., *Amaranthus tuberculatus* (Moq.) Sauer).

Plus récemment, Genton *et al.* (2005b) ont mis en évidence une importante diversité génétique neutre sur la base de marqueurs microsatellites nucléaires. La diversité génétique est aussi importante dans les populations natives que dans les populations introduites en France. La majorité de la variabilité génétique se situe au niveau intra-populationnel et est plus importante dans l'aire d'introduction. Leur étude suggère que de multiples introductions ont eu lieu en France. Enfin, des goulots d'étranglement ont été détectés durant le processus d'expansion de l'espèce en France dans la vallée du Rhône à partir de populations originellement introduites dans l'est de Lyon.

1.2.6 Écologie de l'espèce

L'ambrosie est une plante opportuniste et pionnière qui colonise tous types d'habitats perturbés (Figure 1.11 ; Bazzaz, 1974 ; Basset et Crompton, 1975). Cependant, elle ne résiste pas à la compétition lors de la fermeture des milieux dans les successions végétales secondaires (Bonnot, 1967 ; Bazzaz, 1968 ; Kosola et Gross ; 1999). C'est une adventice qui colonise les cultures de printemps (pois, féverole, tournesol, soja, maïs, etc.), les intercultures, ainsi que les jachères et les friches agricoles. C'est également une espèce rudérale qui se développe sur les bords de route, dans les friches urbaines et périurbaines (chantiers de construction, zone de stockage de sol, décombres) et les gravières abandonnées (Bonnot, 1967 ; Basset et Crompton, 1975 ; Déchamp et Méon, 2002). Enfin, elle colonise également des habitats semi-naturels perturbés comme les grèves des cours d'eau.

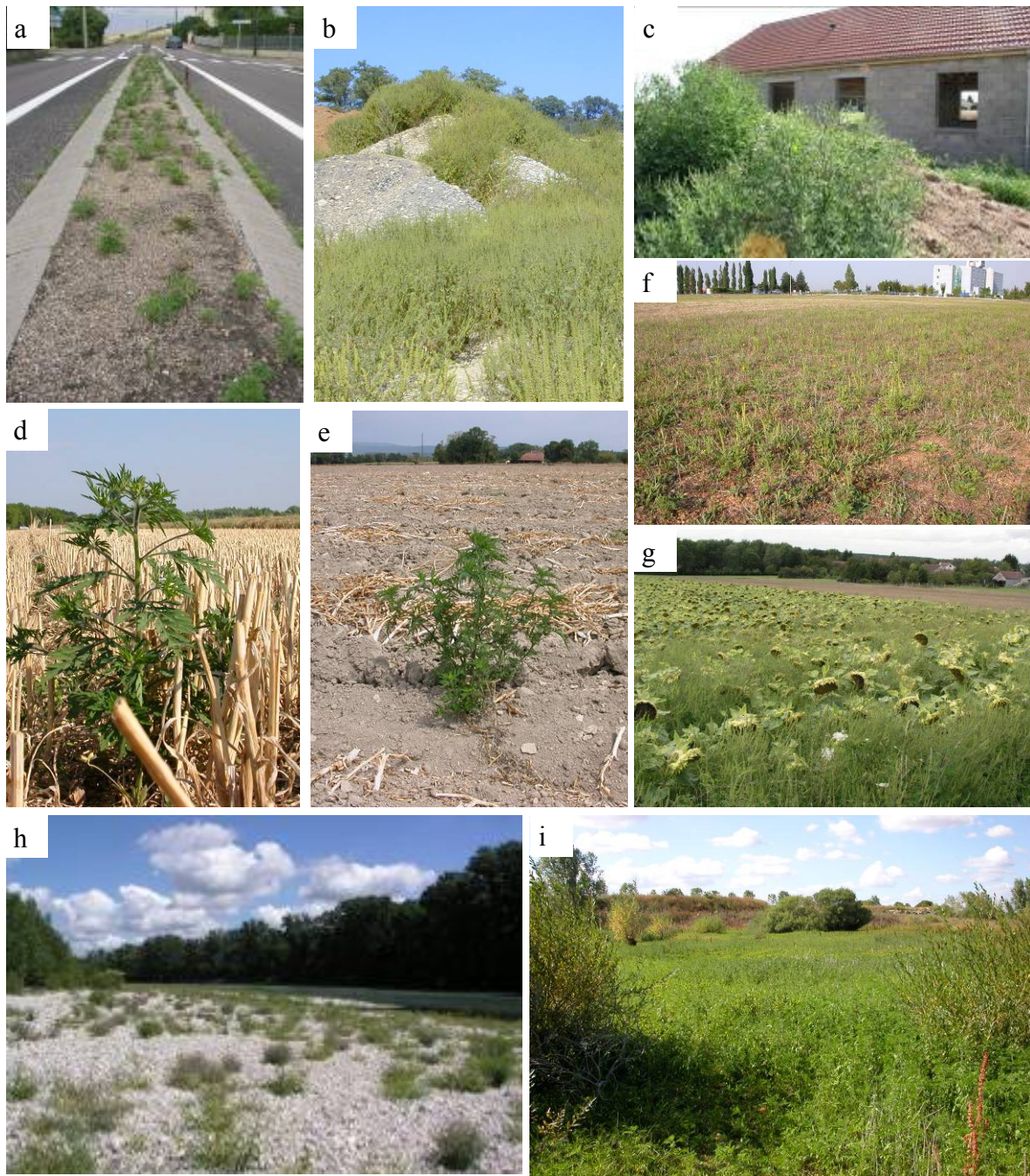


Figure 1.11. Habitats colonisés par *Ambrosia artemisiifolia* en France. (a) bord de route, (b) zone de stockage de graviers, (c) lotissement en construction, (d) chaumes de céréale, (e) interculture, (f) jachère ancienne, (g) culture de tournesol, (h) grève de rivière, (i) gravière abandonnée.

Dans son aire d'origine, l'ambrosie se développe dans les mêmes types d'habitat. Avant la conquête du continent nord américain par les européens l'espèce était cantonnée aux grèves de rivières, aux plaines alluviales, aux deltas et aux glissements de terrain (Wodehouse, 1971). Elle a envahi par la suite les zones agricoles et les habitats perturbés par l'homme (Basset et Crompton, 1975 ; Marks, 1983).

L'ambrosie se développe sur des sols à texture sablonneuse (Touraine *et al.*, 1966) ou limoneuse, voire argilo limoneuse (Basset et Crompton, 1975). Le pH optimum du sol pour son développement semble situé entre 6 et 7 (Basset et Crompton, 1975). L'ambrosie se caractérise par une amplitude écologique très large, lui permettant de coloniser des substrats extrêmement variés, en terme de texture, de pH, de teneur en éléments nutritifs (Fumanal et Chauvel, 2007). Ceci explique par ailleurs, que l'ambrosie ne soit pas associée à un groupement phytosociologique particulier (Bonnot, 1967).

L'espèce s'adapte très bien aux sols fertiles (espèce nitrophile ; Gebben, 1965). Elle possède également une importante capacité de résistance au stress hydrique ainsi qu'à la présence de sel sur le bord des routes (DiTomaso, 2004). D'après l'étude de Cahill et Casper (1999), l'ambrosie possède un système racinaire parfaitement adapté à la recherche et à l'exploitation rapide des nutriments distribués de manière hétérogène dans le sol. Elle est également capable de développer des symbioses avec des mycorhizes à arbuscules lui permettant ainsi en théorie, une meilleure résistance au stress hydrique et une meilleure exploitation des éléments nutritifs du sol comme le phosphore (Crowell et Boerner, 1988). Enfin, cette espèce est même considérée par certains auteurs comme une espèce halophyte primaire, devenue secondairement continentale par action anthropogène (Bonnot, 1967 ; Basset et Crompton, 1975).

L'ambrosie se développe principalement sous des climats continentaux mais peut également être observée sous des climats méditerranéens, steppiques voire même désertiques (Déchamp, 1997). Elle se développe la plupart du temps à de faibles altitudes mais certaines populations viables peuvent toutefois être ponctuellement observées en altitude (jusqu'à 1000 m et plus). L'expansion de la plante semble être principalement limitée dans les latitudes élevées (au delà de 50° nord) par les températures moyennes basses et la période de froid plus grande (Allard, 1943 ; Rich, 1994). Certains auteurs signalent que dans un contexte de réchauffement climatique, l'ambrosie pourrait également devenir un problème dans les pays européens situés dans des latitudes élevées comme la Grande Bretagne ou la Suède (Rich, 1994 ; Dahl *et al.*, 1999). D'ailleurs, Dahl *et al.* (1999) précisent que l'ambrosie est

capable en Suède de réaliser son cycle de développement et de produire des graines viables lors de certaines années particulièrement chaudes.

1.2.7 Conséquences de l'invasion

L'ambrosie est un problème connu et étudié à l'échelle mondiale. Si le problème de santé publique reste le plus préoccupant, cette espèce engendre par ailleurs un certain nombre de difficultés dans la gestion des cultures.

Problèmes de santé publique

L'ambrosie pose d'importants problèmes de santé publique, provoquant des pollinoses (rhume des foins ou coryza de fin d'été) par l'inhalation de ses grains de pollen allergisants (Déchamp et Méon, 2002). Les symptômes identifiés vont de la simple gêne respiratoire avec rhinite jusqu'à des formes plus aggravées comme l'asthme, mais également des conjonctivites ou dans certains cas des réactions cutanées (Déchamp et Méon, 2002 ; Thibaudon *et al.*, 2004). Le rôle de l'ambrosie dans les pollinoses, bien connu en Amérique du Nord depuis le 19^{ème} siècle, n'a été confirmé en France qu'en 1964 (Touraine *et al.*, 1966). En Amérique du Nord, depuis presque un siècle, l'ambrosie est considérée comme la première cause du rhume des foins de fin d'été (Basset et Crompton, 1975) avec plus de 10% de la population concernée (Wilken *et al.*, 2002). En France, les problèmes d'allergies liés à l'ambrosie sont essentiellement localisés en région Rhône-Alpes et leur prévalence a été évaluée en 2004 à 8,5 % de la population, avec un pic à 12,1 % dans le sud-est lyonnais (Thibaudon *et al.*, 2004). Le coût économique associé aux pollinoses dû à l'ambrosie en terme de traitements médicaux en Région Rhône-Alpes était de 1,2 million d'euros en 2005 (Déchamp et Méon, 2006).

Dans certains autres pays européens, notamment en Europe centrale, la situation est encore plus préoccupante, comme en Hongrie où 25 % de la population totale est sensible au pollen d'ambrosie (Torma *et al.*, 2006). Par ailleurs, les quantités de pollen émises dans l'atmosphère par l'ambrosie en Europe ainsi que les zones touchées par les nuages polliniques sont en constante augmentation (Figure 1.12).

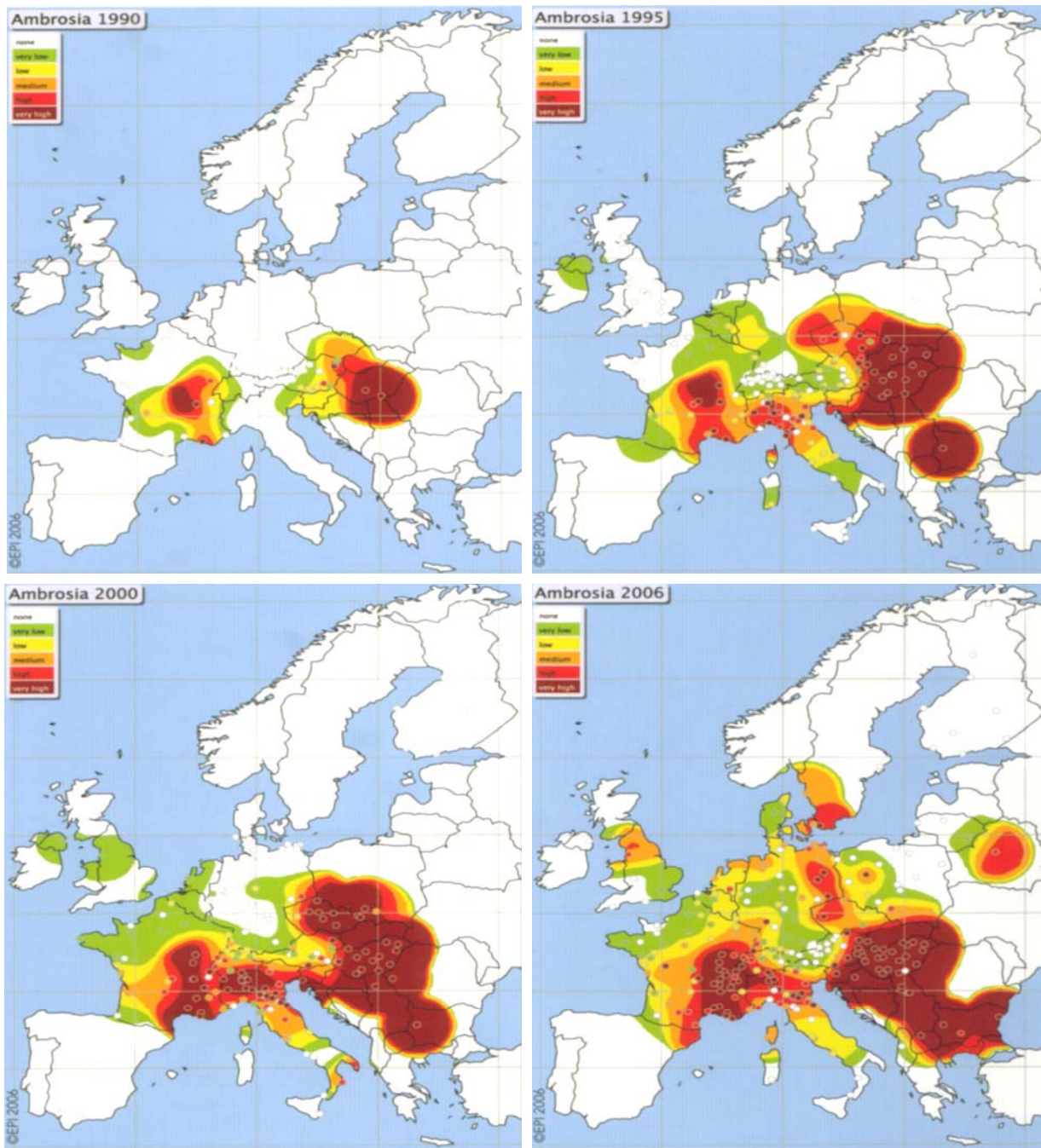


Figure 1.12. Quantités de pollen d'*Ambrosia artemisiifolia* émises dans l'atmosphère entre 1990 et 2006 en Europe. Données issues de l'European Aeroallergen Network (EAN) et de l'European Pollen Information Ltd. (EPI).

Problèmes agronomiques

En Amérique du Nord, l'ambrosie est l'adventice la plus compétitive dans les cultures de haricot blanc (Chikoye *et al.*, 1995), de soja (Coble *et al.*, 1981) et devient un important problème dans les cultures d'arachides (Clewis *et al.*, 2001). L'ambrosie est considérée en France comme l'une des espèces les plus problématiques parmi les mauvaises herbes envahissantes (Chollet *et al.*, 1999). Sa gestion dans les parcelles cultivées est difficile, particulièrement en culture de tournesol du fait de la faible sélectivité des herbicides. De plus, le retrait progressif de certaines molécules herbicides dans le cadre des nouvelles politiques environnementales de réduction des intrants chimiques risque de rendre le désherbage dans d'autres cultures de printemps plus complexe et plus coûteux (Chauvel *et al.*, 2005a). Par ailleurs, de nombreux cas de résistance aux herbicides chez l'ambrosie ont déjà été signalés en Amérique du Nord pour des herbicides appartenant aux groupes des inhibiteurs du photosystème II, de l'ALS, de la protoporphyrinogen oxidase et aux groupes des urées et amides et des Glycines (Heap, 2007).

Certaines études mentionnent également les effets allélopathiques de l'ambrosie sur la germination et le développement des cultures comme le pois, le haricot, le maïs et le tournesol (Béres *et al.*, 1998 ; Béres *et al.*, 2002).

1.2.8 Possibilités de gestion de l'espèce et réglementation

Moyens de gestion

L'ambrosie peut être gérée de diverses manières : lutte mécanique, lutte chimique, végétalisation et éventuellement lutte biologique. Les moyens utilisés pour la lutte doivent être adaptés au milieu traité et être combinés entre eux. Diverses techniques de contrôle mécanique peuvent être mises en place selon l'habitat envahi (culture ou zones rudérales) à savoir le labour, le broyage, le fauchage ou encore l'arrachage. Cependant les dates d'intervention, leur fréquence et la hauteur de coupe restent déterminantes pour que cette lutte soit efficace. Par exemple, dans le cas d'une fauche trop précoce et/ou d'une hauteur de coupe trop haute, l'ambrosie peut émettre par la suite de nouvelles ramifications et produire un nombre important d'akènes (Delabays *et al.*, 2005). L'arrachage, quant à lui ne peut être raisonnablement efficace que sur des surfaces limitées, en raison d'un rendement faible (temps de travail / nombre de pieds arrachés pour une durée donnée ; CAREPS, 1998).

La lutte chimique peut être théoriquement utilisée dans tous les habitats colonisés (sauf au niveau des bords de rivières) même si elle reste cependant difficile dans les zones cultivées (Masson et Chollet, 2007). Le désherbage chimique pose certains problèmes dans les cultures de tournesol du fait de leur proximité taxonomique (Chollet *et al.*, 1999). L'ambrosie est sensible à un certain nombre de matières actives telles que le glyphosate et le glufosinate (Grangeot *et al.*, 2006). Cependant, ces herbicides totaux (non spécifiques) ne peuvent être appliqués sans discernement pendant les périodes de végétation dans les zones en dehors des cultures. De même dans les cultures, les techniques classiques de désherbages peuvent être complétées par un contrôle mécanique comme par exemple le binage dans les cultures de tournesol (Masson et Chollet, 2007).

Une méthode de gestion alternative tout aussi efficace est le recours à la concurrence par la végétalisation des zones envahies ou susceptibles de l'être, comme les zones de stockage de sol pour les chantiers de construction, les friches, etc. (Delval, 2007). Cependant ce type de lutte concurrentielle n'est efficace que si elle est gérée dans le temps et combinée à d'autres systèmes de lutte (fauche les premières années).

L'ambrosie fait partie des 20 espèces envahissantes ciblées dans le cadre de développement de projet de lutte biologique classique en Europe (Sheppard *et al.*, 2006). Des projets de lutte biologique ont déjà été initiés contre l'ambrosie dans différents pays, notamment en Russie, en Yougoslavie, en Hongrie, en Australie et en Chine. Certains agents de lutte biologique sélectionnés semblent potentiellement efficaces comme, *Zygogramma suturalis* F. (Reznik *et al.*, 1994) et *Epiblema strenuana* (Walker). *Zygogramma suturalis* peut causer des dommages importants avec une faible pression de prédation, mais ne réduit pas la densité des plantes. *Epiblema strenuana* cause également des dégâts importants mais s'attaque à un spectre de plante hôte plus large que l'ambrosie, incluant les autres espèces du genre *Xanthium*. D'autres insectes ont également été utilisés en lutte biologique contre l'ambrosie, mais aucun n'a réussi à s'établir de manière durable (Sheppard *et al.*, 2006). Enfin, d'autres agents de lutte biologique prometteurs sont actuellement à l'étude, comme le champignon pathogène, *Phyllachora ambrosiae* (Berk. et Curt.) Sacc. (Vajna *et al.*, 2000).

Législation - état de la réglementation

Il n'existe à l'heure actuelle aucun texte législatif ou réglementaire spécifique sur la lutte contre l'ambrosie tant au niveau européen que français mais uniquement des initiatives locales (régions, départements, communes ; réglementation détaillée : <http://www.ambrosie>.

info/pages/regle.htm). Des restrictions sur les importations de semences, concernant le genre *Ambrosia* sont actuellement à l'étude au niveau de l'Union Européenne. Cependant, cette espèce est un des rares végétaux supérieurs pour lequel il existe en France au niveau préfectoral des arrêtés de destruction de la plante lors de sa floraison. Certains départements ont déjà publié des arrêtés préfectoraux spécifiques à l'ambrosie (Ardèche, Drôme, Isère, Rhône, etc.) et de nombreuses municipalités ont également pris des arrêtés imposant la destruction de l'ambrosie. De plus, le risque « ambrosie » est parfois mentionné dans les plans régionaux pour la qualité de l'air en région Rhône-Alpes.

1.2.9 Conclusion

L'expansion de l'ambrosie en France semble pouvoir s'expliquer par différents facteurs au vu de la description de l'espèce et de son historique d'introduction. Cette espèce semble présenter une plasticité biologique et écologique ainsi qu'une diversité génétique lui permettant de faire face aux conditions rencontrées et de pouvoir coloniser ainsi de nouveaux territoires. Certains traits, comme la production d'un nombre important d'akènes dormants, constituant un stock semencier persistant peuvent également être des facteurs explicatifs. Malgré cette connaissance basique de l'espèce, l'analyse bibliographique a mis en évidence le faible nombre d'études portant sur les attributs biologiques, écologiques ou génétiques de la plante dans son aire d'introduction et d'envahissement (plus particulièrement en France). Il paraît donc primordial d'identifier les grands facteurs susceptibles de réguler ses populations dans un contexte de variation spatio-temporelle. Par ailleurs, les traits des espèces introduites peuvent également évoluer lors des processus d'envahissement. Il est donc fondamental de recueillir des données générales sur la biologie, l'écologie et la génétique de cette espèce dans le contexte de son aire d'introduction.

**CHAPITRE 2. TRAITES D'HISTOIRE DE VIE ET CYCLE
DEMOGRAPHIQUE D'*AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA***

CHAPITRE 2. TRAITS D'HISTOIRE DE VIE ET CYCLE DEMOGRAPHIQUE D'*A. ARTEMISIIFOLIA*

Ce chapitre comporte quatre parties dont les trois premières sont rédigées sous forme d'articles :

- Fumanal B, Chauvel B, Sabatier A, Bretagnolle F. Reproductive trait variations of *Ambrosia artemisiifolia* L.: what consequences for its invasion in France? *Annals of Botany* - accepté avec modification mineures (ref: 07229);
- Fumanal B, Gaudot I, Bretagnolle F. Seed bank dynamics of an invasive plant: *Ambrosia artemisiifolia* L. as a case study (en préparation);
- Fumanal B, Chauvel B, Tricault Y, Bretagnolle F. Demography and population dynamics of a European invasive plant: the case study of *Ambrosia artemisiifolia* L. (en préparation);
- Caractérisation de l'adaptation locale et/ou de la plasticité phénotypique des populations d'*A. artemisiifolia*

Certains articles complémentaires mais moins significatifs (publiés dans des actes de colloques ou des revues de vulgarisation) ont été signalés dans les parties correspondantes

Les traits d'histoire de vie des ambrosies introduites en France et leur variabilité ont été examinés afin de mettre en évidence les attributs pouvant expliquer la capacité et le succès d'envahissement actuel de cette espèce. Plus particulièrement, les traits reproductifs ont été choisis car se sont des facteurs clés chez les espèces annuelles envahissantes.

La variabilité de la taille des akènes d'ambrosie (**partie 2.1**) ainsi que la quantité et la distribution des akènes dans le sol (**partie 2.2**) ont fait l'objet de travaux particuliers.

Les paramètres démographiques et la dynamique des populations naturelles ont également été étudiées dans différents types d'habitats colonisés par l'espèce (**partie 2.3**).

Enfin, des expérimentations de transplantations réciproques *in natura* entre les populations françaises (**partie 2.4**) ont permis de vérifier si les populations d'ambrosie subissent des phénomènes d'adaptation locale et dans le cas contraire, de quantifier la plasticité phénotypique des individus.

La distribution géographique des populations utilisées dans les expérimentations présentées dans ce chapitre a été représentée en Annexe 2.

2.1 Variabilité des traits reproductifs d'*A. artemisiifolia*

L'étude présentée dans cette partie est sous forme d'un article en préparation.

Par ailleurs, deux autres paramètres reproductifs ont été étudiés et ont fait l'objet de publications présentées en annexe :

- La dispersion des akènes d'ambrosie par les activités humaines et notamment par les semences destinées à l'oisellerie a été étudiée et a fait l'objet d'une communication en congrès et d'un article publié dans des actes de colloque (**Annexe 5**) : Chauvel B, Vieren E, Fumanal B, Bretagnolle F (2004) Possibilité de dissémination d'*Ambrosia artemisiifolia* L. via les semences de tournesol. *XIIth International symposium on weeds Biology, Dijon*. pp. 445-452.

- Le nombre d'akènes et de grains de pollen produits en fonction de différents traits d'histoire de vie des ambrosies (relations allométriques entre le poids sec ou le volume des plantes et les productions d'akènes ou de pollens) et des environnements colonisés par la plante ont été quantifiés. Ce travail a fait l'objet d'une publication soumise à une revue à comité de lecture (**Annexe 6**) : Fumanal B, Chauvel B, Bretagnolle F. Estimation of the pollen and seed production of common ragweed in Europe. Soumis à *Annals of Agricultural and Environmental Medicine* (ref: 568/OA/06).

Reproductive trait variations of *Ambrosia artemisiifolia* L.: what consequences for its invasion in France?

Boris Fumanal¹, Bruno Chauvel¹, Anne Sabatier² and François Bretagnolle²

¹INRA, UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA/ENESAD/UB, BP 86510, F-21065 Dijon CEDEX, France and ²Université de Bourgogne, INRA, UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA/ENESAD/UB, BP 86510, F-21065 Dijon CEDEX, France.

ABSTRACT

- *Background and Aims:* *Ambrosia artemisiifolia* L. is a ruderal weed introduced from North America to Europe. It produces large amount of achenes which are highly heterogeneous in size. Due to the preponderant role of propagules in invasive plant processes, the achene mass variability related to germination, dispersal strategy and life history traits of offsprings were investigated within this species.

- *Methods:* The variability of achene mass was quantified among six populations sampled in different habitats. Effects of achene mass variation on germination were studied. The percentages of floating and non-floating achenes were evaluated in the studied populations. The consequences of floatability were studied on the growth and traits of the offsprings.

- *Key Results:* Mean achene mass ranged from 1.72 to 3.60 mg, depending on the populations, and was highly variable. Variation among achenes within plants accounted for 63.9 % of variance, whereas variances among plants within each population (22.2 %) and among populations (13.9 %) were lower. Achene masses were also positively correlated to the total germination percentage for four populations out of six. Two kinds of achenes were distinguished, those floating and those non-floating. The majority of floating achenes (90%) sunk 24 hours after water immersion. Whatever the population, floating achenes were lighter, more dormant and germinate faster than non-floating ones. The plants issued from floating achenes had a better growth than those from non-floating achenes.

- *Conclusions:* The capacity of *A. artemisiifolia* to be invasive in Europe appears to be high regarding its huge plasticity in seed mass which may help cope with a wide range of conditions and to establish in disturbed habitats. Furthermore, the recent invasion of southern

France by *A. artemisiifolia* could be partially explained by water dispersal of achenes through rivers and pinpointed its colonization potential along French rivers.

Key words: Asteraceae, *Ambrosia artemisiifolia*, seed mass variation, achene, germination, growth, heteromorphism, hydrochory, invasive plant.

Running title: Reproductive trait variations of *Ambrosia artemisiifolia*

INTRODUCTION

Seed size is an important trait for plant population dynamics, and an abundant literature has documented the evolutionary significance of interspecific seed mass variation (Stevens, 1957; Harper, 1977; Michaels *et al.*, 1988; Guo *et al.*, 2000). Harper (1977) suggested that variation in seed size is limited within most plant species. However, for the past thirty years, many studies have showed that seed mass can vary widely among populations or growing conditions, among plants within a population, within plants and even among seeds within a fruit (Harper *et al.*, 1970; Pitelka *et al.*, 1983; Thompson, 1984; Michaels *et al.*, 1988; Obeso, 1993; Susko and Lovett-Doust, 2000). It is now well-admitted that individual plants often produce seeds of quite variable size in such a way that the intra-individual range of variation can be higher than within, or among, populations (Venable, 1985; Michaels *et al.*, 1988; Obeso, 1993).

Several hypotheses were formulated to explain intraspecific variation in seed mass. Such variation may be due to trade-offs in resource allocation between seed mass and seed number (Venable, 1992), but other parameters such as plant size and population density have an effect on seed mass variation (Roach and Wulff, 1987; Matthies, 1990). The ovule position in inflorescence on plant axes can also affect seed mass, and the pattern of flowering phenology may also contribute to individual variations (Harper *et al.*, 1970; Obeso, 1993). Seed size may also vary in response to environmental heterogeneity (Janzen, 1977). Whereas phenotypic variation in seed size often results from environmental constraints (i.e. nutrients, temperature, humidity), selection can directly affect variation to promote seed size polymorphism. Such disruptive selection may enhance the ability to survive to a wider range of environmental conditions (Fenner and Thompson, 2005). The production of a “range” of seed sizes is an effective evolutionary strategy that can minimize the risk and increase the probabilities to reproduce in an unpredictable environment (Venable and Brown, 1988; Haig,

1996). This particularly concerns annual ruderal plant species that colonize disturbed habitats (Harper, 1977). Seed mass variation is directly connected to the germination kinetics, dormancy, pattern of dispersal and rate of predation. But it also affects seedling vigour and survival, and can even have consequences for the adult plant (Harper *et al.*, 1970; Baskin and Baskin 1998).

A particular case of seed polymorphism is the seed heteromorphism which is defined as the production by single individuals of seeds (or sometimes single-seeded fruit) of different forms or different behaviours (Venable, 1985). From an evolutionary point of view, seed heteromorphism represents for many authors a form of bet-hedging in the face of temporal variation in environmental suitability (Harper, 1977; Silvertown, 1984). Some of them suggest that seed heteromorphism occurs because environmental differences are extreme and because intermediate adaptations have low fitness (Harper, 1977).

Seed mass variation and seed heteromorphism could be a major feature explaining invasive plant success, as they can enhance colonisation at both local and regional scales but also facilitate the exploitation of spatial and temporal heterogeneous environments (Mandak and Pysek, 2001; Willis and Hulme, 2004). Furthermore, among seed dispersal mechanisms, hydrochory is frequently blamed for the very rapid spread of some invasive plants colonizing riparian habitats (Thébaud and Debussche, 1991; Pysek and Prach, 1993).

Ambrosia artemisiifolia L. (common ragweed) is an annual plant (Asteraceae), introduced from North America to Europe more than one century ago (Heckel, 1906). This invasive plant is currently widespread in numerous European countries (Clot *et al.* 2002; Török *et al.* 2003), as in France (Chauvel *et al.*, 2006). The species is both a weed colonizing spring crops and a ruderal plant developing in open disturbed habitats such as wastelands, roadsides, or riverbanks (Basset and Crompton, 1975). The achenes of *A. artemisiifolia* (i.e. hard coat involucre protecting a soft seed containing a unique embryo) has a central terminal beak surrounded by a ring of tiny spines (Basset and Crompton, 1975). The species can produce about 300 to 6000 achenes in average with a maximum of 14,000 for the biggest plants (Basset and Crompton, 1975).

The achenes of *A. artemisiifolia* possess no obvious morphological dispersal mechanism. If dispersal by birds can be observed (Gebben, 1965), the spread of the species is mostly supported by human activities. Payne (1962) also found that an important proportion of *A. artemisiifolia* achenes sank in water after several hours, and hypothesized that achenes are able to be carried out by flowing water. The occurrence of populations on newly formed sand and gravel bars clearly suggests that hydrochory is a dispersal mechanism of the species

although poorly documented (Gebben, 1965). In France, hydrochory could explain the past and present spread of the species along the Loire and Rhône rivers (Corillion, 1964; Heckel, 1906) and its progression in new areas along the Dordogne river in the South of France (Felzines, 2004).

The aim of this study was (1) to quantify the degree of achene mass variation of *A. artemisiifolia*, among populations, among plants within populations, and within a single plant, (2) to quantify the variability of related germination and dormancy of *A. artemisiifolia* growing in contrasted environments, (3) to quantify the floating ability of achenes of different *A. artemisiifolia* populations, and (4) to determine its consequences on seed dormancy, germination kinetics and seedling growth. This approach, based on life history traits, will potentially determine factors involved in the successful spread of *A. artemisiifolia*.

MATERIALS AND METHODS

Achene materials

Achenes of *A. artemisiifolia* were collected from 30 individual mother plants from six French populations at maturity in autumn 2003 (Table 1). Populations located from the centre to the periphery of invasive *A. artemisiifolia* areas in France, were sampled in four different habitat types (Table 1). Achenes without embryo were removed from the experiment by testing by hands their resistance to pressure.

Table 1. Location and habitat of natural populations of *Ambrosia artemisiifolia* sampled for seed material in France. The location of populations according to the invasive distribution area of *A. artemisiifolia* was mentioned (invasive location).

Population	Location	Longitude (E)	Latitude (N)	Invasive location	Habitat
Co	Concoeur-Corboin	4° 57' 44"	47° 11' 07"	North	Field-crop
Lt	Labergement	5° 14' 27"	47° 14' 34"	North	Wasteland
Lu	Lux	5° 12' 56"	47° 27' 2"	North	Gravel pit
Ch	Chaponnay	4° 56' 20"	45° 37' 41"	Centre	Field-crop
Ra	Alex	4° 56' 39"	44° 44' 26"	South	Riverbank
Sp	St-Pierre-de-Chandieu	5° 00' 52"	45° 38' 43"	Centre	Field-crop

Achene characterization and life history traits of offsprings

The variability of *A. artemisiifolia* achene mass was quantified among populations, among plants within populations, and within plants. A set of 30 achenes per plant were randomly selected and individually weighted for 15 plants per populations ($n = 2699$). For all the plants ($n = 30$) collected per population, 100 achenes were randomly selected and were put in a 100-mL glass jar which was two-third full of tap water at room temperature. The water was agitated for one minute vigorously with magnetic agitator that forced the sinking of achenes. Remaining floating achenes (*Fa*) were separated from sinking achenes, i.e. non-floating achenes (*NFa*). The two sets of *Fa* and *NFa* achenes were dried (35 °C, ventilated, 6 h) and weighted.

The sets of achenes were put on germination paper in Petri dishes and stratified for three weeks (wet dark stratification at 4°C) in order to break the primary dormancy. After this treatment, achenes were placed in optimum germination conditions (24°C / 11 h day and 15°C / 13 h night) and germinated achenes were daily checked for two weeks. Achenes that did not germinate after two weeks were crushed to check whether they had a living white embryo, and dormant achene proportions were deducted from non-germinated achenes.

One seedling (5 days old, cotyledon stage) per floating and non-floating sets were transplanted into individual small pots. Plants grew in pots for one week under greenhouse (25°C, natural light) and were transplanted at two-leaf stage in a experiment garden experiment in Dijon in April 2005. Plants were spaced from 0.5 m to overcome intra-specific competition. During the experiment, the soil was freed from other plants and *A. artemisiifolia* plants were daily watered. After 64 days of growth, the flowering *A. artemisiifolia* plants were harvested and their final individual height and shoot dry mass were recorded. Dry mass was determined after drying the plants at 80°C for 48 hours.

Floating ability of achenes

In order to evaluate the floating ability of *A. artemisiifolia* achenes, a sub-sample of 50 floating achene sets per population was studied. As previously, the sets of achenes were separately put into agitated water, and the number of achenes sinking was recorded each hour (for first ten hours), and every five hours until all achenes had sunk. The effect of achene density in floating ability was also studied using 10 floating and non-floating achenes per population. All achenes were weighted and their width (*Ws*) and length (*Ls*) measured.

Achenes were then separately tested as before for their floating ability by putting them in water and measuring the time duration (in hour) of sinking.

Data analysis

The mean achene mass among populations and among plants were compared using a nested ANOVA, with all effects treated as random to partition the variance among sources. The proportion of the total variance of achene mass that contributed to the variations among populations, among plants within populations and within plants (residual) was then calculated (Sokal and Rohlf, 1981). The amount of seed mass variation among populations was compared using the coefficient of variation (CV). The total germination percentage per plants and the rate of germination, i.e. time (in days) required for 50% of achene to germinate, were evaluated on sets of 100 achenes (including a mixture of *Fa* and *NFa* achene types) and were compared among populations using one-way ANOVA, with populations as a fixed effect. Following the ANOVA, a multiple pairwise comparison with the Bonferroni method was used to test for pairwise population differences.

The correlations between total germination percentage and mean achene mass per plants (calculated on sets of 100 achenes) were calculated for each population using Pearson's correlation. In order to ensure that the mean achene masses calculated on 100 achene sets in 30 plants per populations were not different from those previously calculated with individual seeds in 15 plants, a *t*-test analysis was used.

The mean proportions of *Fa* and *NFa* achenes and the mean number of heteromorphic plants (plants producing both *Fa* and *NFa*) among populations were compared using one-way ANOVA with populations as a fixed effect. Multiple pairwise comparisons between populations were carried out using the Bonferroni procedure. The achene mass, the total percentage of germination, the rate of germination and the final height and shoot dry mass of offsprings were compared among populations and achene types (*Fa*, *NFa*), using two-way ANOVAs. The achene mass distribution of *Fa* and *NFa* achene types within each population was compared using Kolmogorov-Smirnov two-sample tests.

The growth of *A. artemisiifolia* plants was analyzed through the relative growth rate (RGR) in order to compare the relative performance of plants growing from the two achene types (*Fa*, *NFa*) and from different populations. The RGR was calculated as:

$$\text{RGR} = (\ln Mt_2 - \ln Mt_1) / (t_2 - t_1),$$

where M is the plant dry mass (g) at final flowering (t_2) and achene mass before germination (t_1) (in days).

The final height and the shoot dry mass of plants growing from both achene types were compared using two-way ANOVAs with populations and achene types (*Fa*, *NFa*) as fixed effects.

The rate of achene sinking, i.e. time required for 50% of the achenes to sink ($S_{50\%}$), was calculated to compare the floating ability of achenes in each population. The density of achenes was calculated using the volume mass formula of an ellipsoid:

$$\frac{4}{3} \pi (Ws/2)^2 * (Ls/2)$$

where Ws is the achene width and Ls the achene length. The achene density was compared among populations and achene types, using two-way ANOVA with all effects treated as fixed. The correlation between log (*Fa* achene density) and log (time of floatation) was calculated using Pearson's correlation.

All data were checked for normality and homogeneity of variances, and were log-transformed to correct deviations from these assumptions when necessary. Proportional data were arcsin-square root transformed before performing statistical analysis (Sokal and Rohlf, 1981). All statistical analyses were performed with SYSTAT 11[®] software for Windows ($p < 0.05$).

RESULTS

Variations in achene mass and germination

Mean (\pm SE) achene mass varied twofold among the six *A. artemisiifolia* populations, from 1.72 ± 0.04 to 3.60 ± 0.06 mg (Table 2). The achene masses were significantly different among populations and among plants within populations (Table 3). The nested ANOVA showed that 13.9 % of the total observed variation was due to variation among populations, 22.2 % was due to variation among plants within populations, and 63.9% was due to variation within plants (Table 3). The mean achene mass of northern *A. artemisiifolia* populations (*Co*, *Lt* and *Lu*) was lower than those of the populations located in the centre or south (*Ch*, *Ra* and *Sp*). The magnitude of achene mass variation within populations ranged from 16.5-fold for *Ra* population to 49-fold for population *Lt*, and from 1.8-fold to 27-fold within individual plants.

Among all the plants, the lightest achene weighed 0.2 mg whereas the heaviest weighed 9.8 mg. The amount of variation of achene mass among populations, expressed by the coefficient of variation (CV) ranged from 40.33 % to 88.8 % (Table 2). Coefficients of variation were twofold higher for northern populations than for central or southern ones. Finally, variations within populations ranged from 12.7 % to 98.0 %.

Table 2. Mean (\pm SE) achene mass per *Ambrosia artemisiifolia* populations studied with variations within populations. Individual weight of 30 achenes for 15 plants within each population was used. CV = coefficient of variation, range of CV = minimum - maximum individual CV within population.

Population	Seed number	Achene mass (mg)	Range of achene mass (mg)	Magnitude of mass variation (heaviest \div lightest)	CV (%)	Range of CV (%)
Co	450	1.72 (0.04)	0.4 - 6.6	16.5	88.8	22.3 - 98.0
Lu	450	3.08 (0.08)	0.2 - 7.6	38.0	75.77	22.6 - 68.5
Lt	450	3.07 (0.08)	0.2 - 9.8	49.0	73.36	14.9 - 64.6
Ch	450	3.48 (0.07)	0.3 - 8.0	26.7	43.77	22.5 - 50.4
Ra	450	3.60 (0.06)	0.4 - 7.2	18.0	40.23	12.7 - 53.4
Sp	449	3.28 (0.08)	0.4 - 7.7	19.3	45.16	14.1 - 77.0

Table 3. Nested ANOVA of *Ambrosia artemisiifolia* achene mass analyzed on log-transformed data. The proportion of the total variation that was due to the variation among populations, among plants within population and within plants (error) was indicated.

Source of variation	d.f.	MS	F	P	Variance (%)
Populations	5	5.964	108.95	0.001	13.9
Plant (Population)	84	0.625	11.41	0.002	22.2
Within plants	2609	0.055			63.9

The threshold of 50% germination ($F = 14.90$, $P < 0.001$) and total germination ($F = 34.89$, $P < 0.001$) differed significantly among populations (Table 4). Patterns of variation among populations differed according to the germination parameter analyzed. The mean number of days to reach 50% germination ranged from 6.4 ± 0.3 to 17.2 ± 1.0 days and the mean total germination percentage ranged from $15.6 \% \pm 1.8$ to $77.3 \% \pm 2.0$ according to the population (Table 4).

A significant positive correlation between germination rates and the mean mass of achenes per plants (measured on set of 100 achenes per plant) was found for the populations *Co*, *Lu*, *Ch*, *Ra*, but no correlation was detected for the two populations *Lt* and *Sp* (Table 4).

Table 4. Mean (\pm SE) rate of germination (number of days for 50% germination) and total percentage germination of the six different *Ambrosia artemisiifolia* populations studied. Germination was calculated on sets of 100 achenes per plant. The results of the multiple comparison test of Bonferroni (within columns) were indicated by different superscript letters where values differ significantly at $P < 0.05$. Correlation among achene mass and germination rate were also reported for each populations. r , coefficient of correlation; P , probability of correlation.

Population	Plant number	Days to 50% germination	Total germination (%)	r	P
Co	30	11.8 (0.7) ^a	15.6 (1.8) ^c	0.56	0.001
Lu	30	6.9 (0.5) ^b	56.2 (4.4) ^b	0.61	< 0.001
Lt	30	3.6 (0.3) ^c	64.3 (4.1) ^{a,b}	0.28	0.137
Ch	30	9.6 (0.6) ^a	62.5 (2.9) ^b	0.63	< 0.001
Ra	30	7.1 (0.6) ^b	77.3 (2.0) ^a	0.45	0.014
Sp	30	10.6 (0.8) ^a	71.1 (2.3) ^{a,b}	-0.15	0.419

Achene types, germination and seedlings

The proportion of floating achenes (*Fa*) was significantly different (Fig. 1) among populations ($F = 59.40$, $P < 0.001$). Two groups were distinguished, the first one composed by the three northern populations (*Co*, *Lu*, *Lt*) with 95 % to 97 % of *Fa* and the second one composed by the three central and southern populations (*Ch*, *Ra*, *Sp*), with 42 % to 70 % of *Fa* achenes.

The populations were also significantly different ($F = 17.53$, $P < 0.001$), depending on the proportion of heteromorphic individuals (proportion of individuals with both *Fa* and *NFa*). The populations *Co*, *Lu* and *Lt* possessed respectively 40 %, 40 % and 67 % of heteromorphic individuals whereas the populations *Ch*, *Ra* and *Sp*, from the second group, possessed 100 % of heteromorphic individuals.

The distribution of achene mass between *Fa* and *NFa* across all populations pooled together was shown in Fig. 2. The distributions in each population of achene mass from *Fa* and *NFa* types were significantly different ($P < 0.05$, Kolmogorov-Smirnov two-sample test) except for the population *Lt* ($D = 0.317$, $P = 0.327$). Achene mass and total germination

(Table 5) were significantly lower for *Fa* than for *NFa* achenes (Table 6). Significant effects of populations and interaction [population x *Fa/NFa*] were also detected.

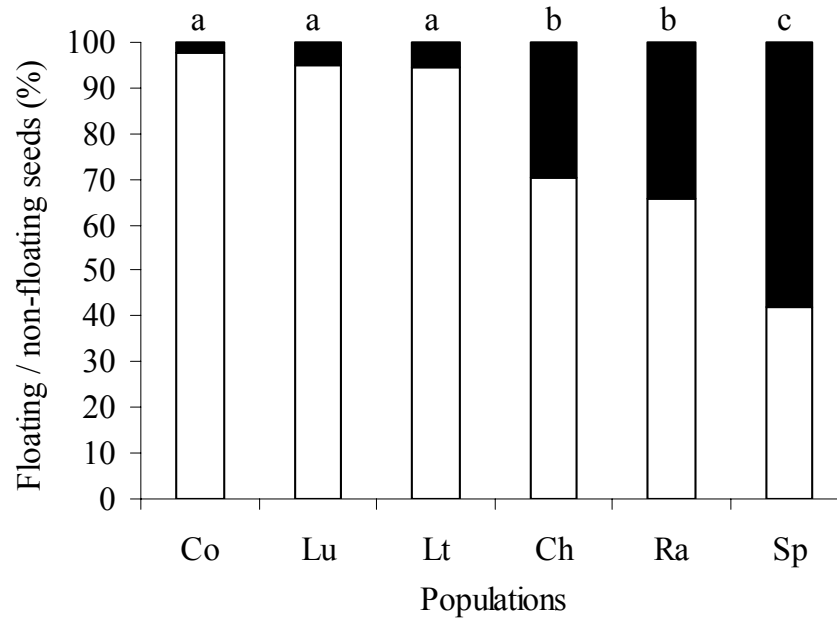


Figure 1. Mean proportion of floating (white bars) and non-floating (black bars) achenes per *Ambrosia artemisiifolia* population. The proportions of floating and non-floating achenes were calculated on sets of 100 achenes per plant. The results of the multiple comparison test of Bonferroni are indicated by different letters where values differ significantly at $P < 0.05$.

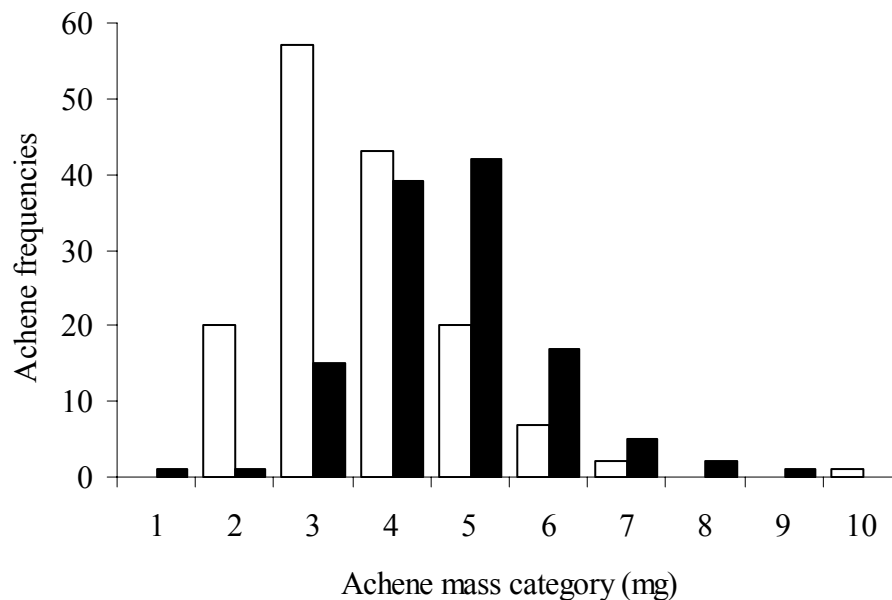


Figure 2. Distribution of achene mass frequencies of floating (white bars) and non-floating (black bars) seeds within all pooled *Ambrosia artemisiifolia* populations tested. Data analyses were based on mean masses of 100 achenes (30 plants among 6 populations).

Table 5. Mean (\pm SE) achene mass, number of days to reach 50% of germination, total percent germination, plant dry mass and height of *Ambrosia artemisiifolia* plants growing from the two achene types (floating, Fa; non-floating, NFa) per population.

Population	Achene type	Achene mass (mg)	Days to 50% germination	Total germination (%)	Shoot dry mass (g)	Plant height (cm)
Co	<i>Fa</i>	1.8 (0.1)	11.6 (0.7)	13.8 (1.6)	35.6 (1.8)	12.6 (1.4)
	<i>NFa</i>	4.5 (0.4)	16.5 (2.2)	70.3 (11.6)	37.1 (3.4)	11.2 (2.0)
Lu	<i>Fa</i>	2.8 (0.1)	6.8 (0.5)	54.9 (4.4)	39.2 (1.7)	20.3 (2.1)
	<i>NFa</i>	4.3 (0.2)	9.5 (1.0)	89.9 (4.0)	38.4 (2.1)	16.5 (2.1)
Lt	<i>Fa</i>	3.1 (0.2)	3.6 (0.3)	63.9 (4.1)	46.3 (2.1)	17.6 (1.4)
	<i>NFa</i>	3.6 (0.3)	5.5 (1.7)	81.5 (8.7)	44.7 (3.0)	12.6 (2.4)
Ch	<i>Fa</i>	3.4 (0.3)	9.2 (0.6)	58.5 (3.2)	40.2 (2.1)	16.1 (1.3)
	<i>NFa</i>	4.4 (0.2)	11.4 (0.9)	77.6 (3.0)	31.4 (2.0)	14.2 (1.1)
Ra	<i>Fa</i>	3.2 (0.2)	6.9 (0.5)	71.4 (2.7)	39.2 (2.1)	15.5 (1.6)
	<i>NFa</i>	4.1 (0.2)	8.0 (0.7)	87.8 (2.5)	34.9 (1.3)	12.8 (1.0)
Sp	<i>Fa</i>	3.2 (0.3)	9.1 (0.8)	68.9 (2.6)	42.0 (2.0)	24.4 (2.7)
	<i>NFa</i>	4.2 (0.3)	11.4 (0.9)	73.9 (2.9)	40.0 (1.5)	24.3 (2.1)

Table 6. Two-way ANOVA of achene mass and germination characteristics of *Ambrosia artemisiifolia* according to the population and achene types (floating, Fa; non-floating, NFa).

Source of variation	d.f.	Achene mass			Days to 50% germination			Total germination		
		MS	<i>F</i>	<i>P</i>	MS	<i>F</i>	<i>P</i>	MS	<i>F</i>	<i>P</i>
Population	5	0.066	3.462	0.005	344.139	21.365	<0.001	0.931	13.983	<0.001
<i>Fa/NFa</i>	1	2.166	113.066	<0.001	410.605	25.492	<0.001	8.534	128.138	<0.001
Population x <i>Fa/NFa</i>	5	0.127	6.640	<0.001	13.743	0.853	0.513	0.613	9.197	<0.001
Error	302	0.019			16.107			0.067		

Within populations, the *Fa* achenes germinate significantly faster than *NFa*, as shown by the number of days to reach 50 % germination (Table 5, 6). A significant effect of populations was also detected, whereas no interaction [population x *Fa/NFa*] was found. The total percentage of germination (Table 5) was significantly lower for *Fa* than for *NFa* achene types (Table 6). As previously, significant differences among populations, but also significant interaction [population x *Fa/NFa*], were observed.

The values of final shoot dry mass and height of *A. artemisiifolia* plants growing from *Fa* achenes were significantly higher than for plants from *NFa* achenes (Table 5, 6). A significant effect of populations was found but no [population x *Fa/NFa*] interaction was detected. Moreover, the relative growth rate (RGR) of *A. artemisiifolia* plants (Fig. 3) growing from *Fa* achenes was also significantly higher (Table 7) than those from *NFa* achenes. Significant difference of RGR was also detected among populations whereas no significant [population x *Fa/NFa*] interaction was found.

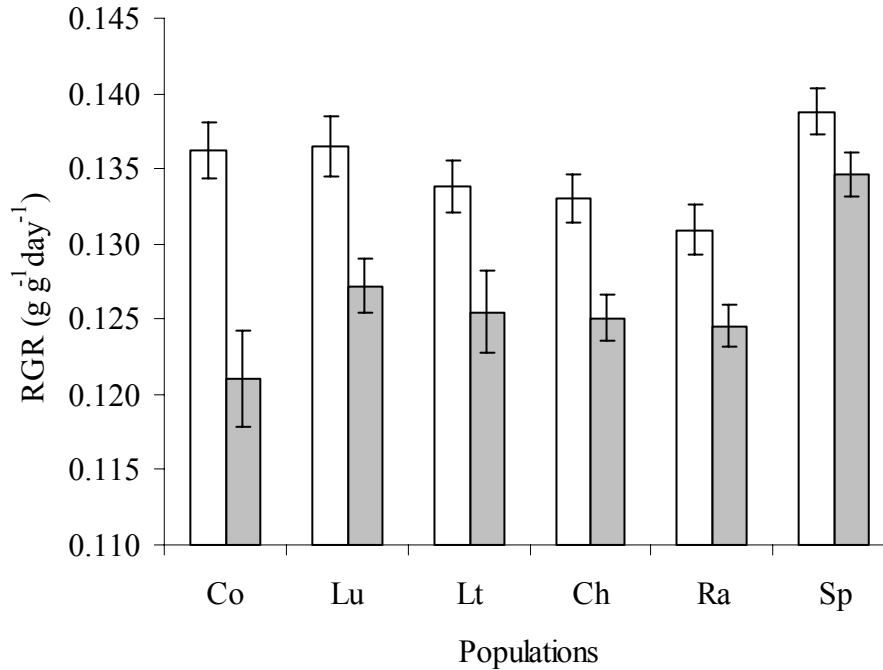


Figure 3. Mean (\pm SE) of relative growth rate (RGR) of *Ambrosia artemisiifolia* plants per population for plants growing from floating (white bars) and non-floating (grey bars) achenes.

Table 7. Two-way ANOVA of shoot dry mass, height and relative growth rate (RGR) of *Ambrosia artemisiifolia* plants growing from different populations and achenes types (floating, *Fa*; non-floating, *NFa*).

Source of variation	d.f.	Shoot dry mass			Plant height			RGR		
		MS	F	P	MS	F	P	MS	F	P
Population	5	948.402	11.164	<0.001	529.867	5.086	<0.001	0.001	7.568	<0.001
<i>Fa/NFa</i>	1	390.886	4.601	0.033	454.093	4.359	0.038	0.005	57.667	<0.001
Population x <i>Fa/NFa</i>	5	33.280	0.392	0.854	147.336	1.414	0.219	<0.001	1.475	0.198
Error	293	84.955			104.180			<0.001		

Floating ability

The floating capacity of *A. artemisiifolia* achenes over time was different among populations (Fig. 4). For the majority of the populations (except for *Co*), 50 % of achenes sank between 3.5 and 10.5 hours after being put into the water ($S_{50\%}$: *Ra* = 3.5h, *Sp* = 10.5h, *Lt* = 7.2h, *Lu* = 9.5h, *Ch* = 4.2h) and more than 90% around 24 hours. For the population *Co*, 50% of the achenes sank $S_{50\%} = 56.2$ hours after being put into the water and 90 % at 80 hours. The maximal time to get 100 % of sinking was 60 hours for all the populations except for the population *Co* (100 hours). The *A. artemisiifolia* population growing in the river habitat (*Ra*) was the fastest to sink.

The mean density of *Fa* achenes (0.86) was significantly lower ($F = 15.753$, $P < 0.001$) than that of *NFa* achenes (0.94). A significant effect of population ($F = 8.994$, $P < 0.001$) and interaction [population x *Fa/NFa*] ($F = 15.033$, $P < 0.001$) was also detected. A negative significant correlation was found ($r = -0.74$, $P < 0.001$) between the log (*Fa* achene density) and the log (hours of floatation) indicating that the highly dense achenes sank faster than the others did (data not shown).

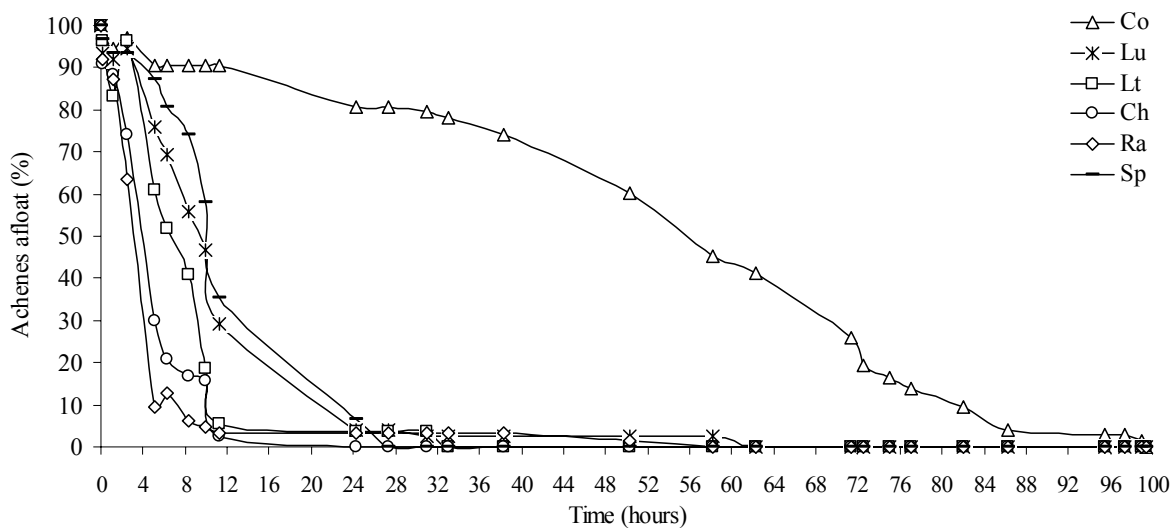


Figure 4. Buoyancy pattern of *Ambrosia artemisiifolia* seeds over time according to different populations in the laboratory experiment.

DISCUSSION

The mean achene mass in *A. artemisiifolia* species found in the present study was relatively high compared to other weeds and/or ruderal plant species belonging to the Asteraceae family (Stevens, 1957; Mazer, 1989). The variability in individual seed masses of *A. artemisiifolia* grown in natural conditions was mostly detected within plants (63.9 % of total variance), while the variability among plants within populations (22.2 %) and then among populations (13.9 %) was lower. Similarly, Obeso (1993) found, for *Asphodelus albus* Mill., that the variation in seed mass was higher within plants (56.2 %) than among plants within populations (30.9 %) or among populations (12.9 %). In a study of 39 species, Michaels *et al.* (1988) found that the variation of seed mass within plants was the larger component of the total variance (62 % of the total variance on average) for 29 of the 39 species.

Although the variation of individual achene mass of *A. artemisiifolia* varied twofold among populations, it varied from 16.5-fold to 49-fold within populations. Such finding was also observed for the other congeneric alien species, *Ambrosia trifida* L. (Washitani and Nishiyama, 1992). Such considerable variation within populations is not common in plant species. For example, achene mass in *Aster acuminatus* Michx. varied 2.5-fold among populations and 2.3-fold within populations (Pitelka *et al.*, 1983) or varied 5-fold among populations and 4-fold within populations in *A. albus* (Obeso, 1993). Only few studies, such as Thompson's (1984), reported a 15.8-fold variation within *Lomatium grayi* (Coult. and Rose) populations grown under similar conditions. A very high achene mass variation intra-plants, from 1.8-fold to 27-fold, was also observed in this study. In general, within plant variation in other species was lower, such as twofold to threefold for *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara and Grande (Susko and Lovett-Doust, 2000) or 2.6-fold to 8.1-fold for *L. grayi* (Thompson, 1984). The average coefficient of variation among the mean seed masses of all *A. artemisiifolia* plants (57.9 %) was higher than what is commonly observed on other species (Pitelka *et al.*, 1983; Thompson, 1984; Michaels *et al.*, 1988) or even on invasive plants (Willis and Hulme, 2004). An explanation would be that such variability may be favoured by selection in a variable environment (Pitelka *et al.*, 1983; Thompson, 1984; Fenner and Thompson, 2005).

Even if most of the highest variability of seed mass was firstly found within plants and secondly within populations, a geographical variation in mean population seed mass was detected. The mean seed masses of populations from Northern latitudes were lower than those

found for central or southern latitudes. Some studies have previously highlighted clinal patterns of seed mass variation with respect to latitude (McWilliams *et al.*, 1968) or species range distribution (Susko and Lovett-Doust, 2000).

As previously described on *A. artemisiifolia* (Washitani and Nishiyama, 1992), the germination and dormant rates were variable among and within populations. According to Baskin and Baskin (1998) and Fenner and Thompson (2005), the germination response to plant size depended on the species investigated and could increase, decrease or remain unaffected by differences in seed size. In the present study, a positive correlation between the mean achene mass per plant and the rate of germination/dormancy was detected. The northern populations exhibited lower germination rates, but higher proportion of dormant achenes which could be interpreted as a strategy of temporal colonization process in unpredictable and disturbed environments. According to Harper (1977), larger seeds can have a competitive advantage that may last until maturity and have effects on germination or dormancy, but conversely, smaller seeds may be dispersed more efficiently.

Two types of achenes differing in their floating ability were observed in *A. artemisiifolia*. Payne (1962) previously signalled that the achenes of *A. artemisiifolia* were able to float. However, no particular achene morphology was associated to floating ability but differences in achene type proportion were detected between northern and southern populations.

Staniforth and Cavers (1976) showed that *Polygonum* spp. achenes were able to float for 3.5 days in turbulent conditions and associated with the calculated flow rate deduced that achenes dispersal could be over considerable distances. As for *Cakile edentula* (Bigelow) Hook. (Payne and Maun, 1981), achenes of *A. artemisiifolia* are well-suited for a long-distance dispersal because they have several essential criteria, such as the ability to float, the inhibition of germination during floatation and the retention of germination after floatation. For all *A. artemisiifolia* populations 50% of floating achenes were able to float from 3.5 to 10.5 hours according to the population, but 90 % of such achenes sank within 24 hours.

Among the Angiosperms, the Asteraceae family is the major group sharing a seed heteromorphism characters (Mandak, 1997; Imbert 2002). Whereas many species produce heteromorphic seeds with divergent morphology (e.g., *Spergularia marina* (L.) Besser, Telenius and Torstensson 1989; genus *Crepis*, Imbert, 2002), some cases reported cryptic seed heteromorphism, where ecological differentiation were observed in absence of apparent morphological differences (Imbert, 2002). An example of such cryptic heteromorphism was provided by Burke (1995) for an Asteraceae (*Geigeria alata* Benth. and Hook.) which had

two kinds of dispersal abilities according to the position of the achenes on the plant, though no morphological characteristics differentiated the seeds. This character of cryptic seed heteromorphism is supposed to be very common in angiosperms (Silvertown, 1984; Venable, 1985). In the case of *A. artemisiifolia*, floating seeds could be regarded as cryptic heteromorphism. According to Fenner and Thompson (2005), water dispersal ability is often difficult to recognize from an examination of the diaspore alone. Although many species possess recognizable buoyancy aids, such as winged seeds of *Spergularia marina* (L.) Griseb (Telenius and Torstensson, 1989), others can float without any obvious morphological adaptations (Staniforth and Cavers, 1976). As in the present study, Mandak and Pysek (2001) observed three types of seeds in *Atriplex sagittata* Borkh. with two of them differing only in size and weight and showing different water dispersal ability.

The differences between floating (*Fa*) and non-floating (*NFa*) achenes were also related to other life history traits of offsprings. In this study, the *Fa* achenes were lighter, less dense with lower germination rate and higher dormant rate than *NFa* achenes. According to Fenner and Thompson (2005), small seeds are more likely to be buried and are more dormant, which contributes to temporal escape through a more persistent seed bank. This trend of germination was previously observed in dimorphic seeds of *C. edulenta* where smaller seeds types germinate earlier than larger ones (Zhang, 1993). The advantage of fast germination is the ability to occupy available space and use limited resources in competitive environments (Ross and Harper, 1972). Easily dispersed seeds usually germinate better and are less dormant, although the probability of seedling survival is low. However, seeds with lower dispersal ability are often dormant but produce seedlings with increased the probability of survival.

Much evidence showed that differences in seed morphs could result in different dispersal, dormancy, and germination patterns (Zhang, 1993; Imbert, 1999). However, few studies demonstrated that the divergent growth and the variation of life history traits resulted from different seed morphs (Zhang, 1993; Mandak and Pysek, 2005). In *A. artemisiifolia*, the plants developing from *Fa* achenes grew faster and had a significant higher shoot dry mass, plant height than those resulting from *NFa* achenes. In their study, Grotkopp *et al.* (2002) demonstrated that these invasive plants had on average a higher relative growth rate (RGR) and lighter seeds in comparison with native species. A higher RGR can provide a competitive advantage in case of annual weed species growing in disturbed habitats. However, as plant biomass is positively correlated to the number of seeds produced in *A. artemisiifolia* (Fumanal *et al.*, 2005), the results of the present study suggest that the plants from *Fa* achenes may have

a higher fitness than *NFa* achenes. Such effects depend on achene types and may probably be related to initial germination stages and correlated to fast growing.

Following all the results of the present study, such a pattern of cryptic heteromorphism is certainly not only a simple continuous achene polymorphism, but also a selected strategy. Functional differences among achene types are necessary for the existence of temporal or spatial variation in their relative success. According to Mandak and Pysek (2005), current explanations of seed heteromorphism are largely adaptationistic.

The considerable variation in achene characteristics (mass, germination, dormancy) observed within *A. artemisiifolia* is likely to maximize the opportunities for the colonization and establishment in this invasive species. As for the European invasive species *Impatiens glandulifera* Royle (Willis and Hulme, 2004), the invasive success of *A. artemisiifolia* could be partially explained by the variation in achene mass that potentially facilitates the exploitation of heterogeneous environment (Venable and Brown, 1988). Bazzaz (1970) previously noted that the complex germination behaviour of *A. artemisiifolia* through dormancy mechanisms had ecological adaptations, which allow this species to colonize disturbed areas and maintain large populations. In order to understand and explain the seed mass variation in this troublesome annual weed, future research should be directed towards the role of parental growing environment, achene position within plants and dispersal phenology. The possibility of hydrochory could be important for long-distance dispersal of *A. artemisiifolia* through rivers. Nevertheless, sinking achenes will be also suitable for local colonization in such habitats. Hydrochory of *A. artemisiifolia* achene should be taken in account to prevent its spread in new areas all over France through the major rivers such as the Rhône, Loire and Dordogne rivers and their tributaries.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was partly supported by the Regional Council of Rhône-Alpes and the Regional Council of Burgundy. We thank Jean-Luc Demizieux for his helpful comments on the manuscript.

LITERATURE CITED

- Baskin CC, Baskin JM. 1998.** *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. San Diego: Academic Press.
- Bassett IJ, Crompton CW. 1975.** The biology of Canadian weeds: 11- *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Canadian Journal of Plant Science* **55**: 463-476.
- Bazzaz FA. 1970.** Secondary dormancy in the seeds of the common ragweed *Ambrosia artemisiifolia*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **97**: 302-305.
- Burke A. 1995.** *Geigeria alata* in the Namib desert: seed heteromorphism in an extremely arid environment. *Journal of Vegetation Science* **6**: 473-478.
- 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.
- Clot B, Schneider D, Tercier P, Gehrig R, Annie G, Thibaudon M. 2002.** *Ambrosia* pollen in Switzerland: local production or transport ? *Allergie et Immunologie* **34**: 126-128.
- Corillion R. 1964.** *Ambrosia artemisiifolia* L. (Composées, Ambrosianées) adventice en extension dans le Val de Loire. *Bulletin de Mayenne-Sciences* : 47-49.
- Felzines JC. 2004.** Introduction et naturalisation d'espèces dans les groupements végétaux aquatiques et alluviaux de la Dordogne quercynoise: situation actuelle et modifications au cours du XXème siècle. *Le Monde des Plantes* **484**: 21-24.
- Fenner M, Thompson K. 2005.** *The ecology of seeds*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Fumanal B, Chauvel B, Bretagnolle F. 2005.** Demography of an allergenic European invasive plant: *Ambrosia artemisiifolia*. In: Alford DV, Backhaus GF, eds. *Plant protection and plant health in Europe: introduction and spread of invasive species*. Alton: British Crop Production Council, 225-226.
- Gebben A.I. 1965.** *The ecology of common ragweed (Ambrosia artemisiifolia L.) in southeastern Michigan*. PhD Thesis, University of Michigan, USA.
- Grotkopp E, Rejmanek M, Rost TL. 2002.** Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *American Naturalist* **159**: 396-419.
- Guo QF, Brown JH, Valone TJ, Kachman SD. 2000.** Constraints of seed size on plant distribution and abundance. *Ecology* **81**: 2149-2155.
- Haig D. 1996.** The pea and the coconut: seed size in safe sites. *Trends in Ecology and Evolution* **11**: 1-2.
- Harper JL. 1977.** *Population biology of plants*. London: Academic Press.
- Harper JL, Lovell PH, Moore KG. 1970.** The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* **1**: 327-356.
- Heckel E. 1906.** Sur l'*Ambrosia artemisiifolia* L. et sa naturalisation en France. *Bulletin de la Société Botanique de France* **53**: 600-620.
- Imbert E. 1999.** The effects of achene dimorphism on the dispersal in time and space in *Crepis sancta* (Asteraceae). *Canadian Journal of Botany* **77**: 508-513.
- Imbert E. 2002.** Ecological consequences and ontogeny of seed heteromorphism. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **5**: 13-36.
- Janzen DH. 1977.** Variation in seed size within a crop of a Costa Rican *Mucuna andreana* (Leguminosae). *American Journal of Botany* **64**: 347-349.
- Mandak B. 1997.** Seed heteromorphism and the life cycle of plants: a literature review. *Preslia* **69**: 129-159.
- Mandak B, Pysek P. 2001.** Fruit dispersal and seed banks in *Atriplex sagittata*: the role of heterocarpy. *Journal of Ecology* **89**: 159-165.

- Mandak B, Pysek P. 2005.** How does seed heteromorphism influence the life history stages of *Atriplex sagittata* (Chenopodiaceae)? *Flora* **200**: 516-526.
- Matthies D. 1990.** Plasticity of reproductive components at different stages of development in the annual plant *Thlaspi arvense*. *Oecologia* **83**: 105-116.
- Mazer SJ. 1989.** Ecological, taxonomic and life history correlates of seed mass among Indiana dune angiosperms. *Ecological Monographs* **59**: 153-175
- McWilliams EL, Landers RQ, Mahlstedt JP. 1968.** Variation in seed weight and germination in populations of *Amaranthus retroflexus* L. *Ecology* **49**: 290-296
- Michaels HJ, Benner B, Hartgerink AP, Lee TD, Rice S. 1988.** Seed size variation: magnitude, distribution, and ecological correlates. *Evolutionary Ecology* **2**: 157-166.
- Obeso JR. 1993.** Seed mass variation in the perennial herb *Asphodelus albus*: sources of variation and position effect. *Oecologia* **93**: 571-575.
- Payne AM, Maun MA. 1981.** Dispersal and floating ability of dimorphic fruit segments of *Cakile edentula* var. *lacustris*. *Canadian Journal of Botany* **59**: 2595-2602.
- Payne WW. 1962.** *Biosystematic studies of four widespread weeding species of ragweeds (Ambrosia: Compositae)*. Ph.D. thesis, University of Michigan, USA.
- Pitelka LF, Thayer ME, Hansen SB. 1983.** Variation in achene weight in *Aster acuminatus*. *Canadian Journal of Botany* **61**: 1415-1420.
- Pysek P, Prach K. 1993.** Plant invasions and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe. *Journal of Biogeography* **20**: 413-420.
- Roach DA, Wulff RD. 1987.** Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 209-235.
- Ross MA, Harper JL. 1972.** Occupation of biological space during seedling establishment. *Journal of Ecology* **60**: 77-88.
- Silvertown JW. 1984.** Phenotypic variety in seed germination behavior the ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. *American Naturalist* **124**: 1-16
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1981.** *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*, 2nd edn. New York: WH. Freeman and Co.
- Staniforth RJ, Cavers PB. 1976.** An experimental study of water dispersal in *Polygonum* spp. *Canadian Journal of Botany* **54**: 2587-2596.
- Stevens OA. 1957.** Weights of seeds and numbers per plant. *Weeds* **5**: 46-55.
- Susko DJ, Lovett-Doust L. 2000.** Patterns of seed mass variation and their effects on seedling traits in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* **87**: 56-66.
- Telenius A, Torstensson P. 1989.** The seed dimorphism of *Spergularia marina* in relation to dispersal by wind and water. *Oecologia* **80**: 206-210.
- Thébaud C, Debussche M. 1991.** Rapid invasion of *Fraxinus ornus* L. along the Herault river system in southern France: the importance of seed dispersal by water. *Journal of Biogeography* **18**: 7-12.
- Thompson JN. 1984.** Variation among individual seed masses in *Lomatium grayi* (Umbelliferae) under controlled conditions: magnitude and partitioning of the variance. *Ecology* **65**: 626-631.
- Török K, Botta-Dukat Z, Dancza I, Németh I, Kiss J, Mihaly B, Magyar D. 2003.** Invasion gateways and corridors in the Carpathian basin: biological invasions in Hungary. *Biological Invasions* **5**: 349-356.
- Venable DL. 1985.** The evolutionary ecology of seed heteromorphism. *American Naturalist* **126**: 577-595.
- Venable DL, 1992.** Size-number trade-offs and the variation of seed size with plant resource Status. *American Naturalist* **140**: 287-304.

Venable DL, Brown JS. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist* **131**: 360-384.

Washitani I, Nishiyama S. 1992. Effects of seed size and seedling emergence time on the fitness components of *Ambrosia trifida* and *A. artemisiaefolia* var. *elatior* in competition with grass perennials. *Plant Species Biology* **7**: 11-19.

Willis SG, Hulme PE. 2004. Environmental severity and variation in the reproductive traits of *Impatiens glandulifera*. *Functional Ecology* **18**: 887-898.

Zhang J. 1993. Seed dimorphism in relation to germination and growth of *Cakile edentula*. *Canadian Journal of Botany* **71**: 1231-1235.

2.2 Dynamique spatiotemporelle du stock semencier d'*A. artemisiifolia*

Seed bank dynamics of an invasive plant: *Ambrosia artemisiifolia* L. as a case study

Fumanal B.¹, Chauvel B.¹, Gaudot I.², Bretagnolle F.²

¹INRA, UMR1210 Biologie et Gestion des Adventices, F-21065 Dijon CEDEX, France.

²Université de Bourgogne, UMR1210 Biologie et Gestion des Adventices, F-21065 Dijon CEDEX, France.

ABSTRACT

Seed bank dynamics of *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae), an annual invasive plant introduced from North America to Europe more than one century ago, was studied in France. Nine populations developing in different habitat types (field-crop, set-aside, wasteland and riverbank) were studied. The vertical distribution of seeds was studied at two depths (0-5 cm, 5-20 cm) and the spatial horizontal pattern of distribution was analyzed for two selected field-crop and set-aside populations. The proportion of dormant, non-dormant and dead seeds as well as the evolution of seed bank dormancy over time were evaluated. Natural seedling emergences and their variation under different disturbance treatments in competitive set-asides were recorded. The living seed bank (0-20 cm) ranged from 534 ± 194 to 4477 ± 717 seeds per m². The majority of seeds in field-crops were found in the lower soil layer whereas the opposite pattern was observed in the other habitats. Dormant seed proportions were low (0% - 18%) before natural germination, but then regularly increased. The seed bank of *A. artemisiifolia* was aggregated, whatever the soil disturbance occurring. On average, 23 ± 12 to 292 ± 62 seedlings per m² were recorded with lower values in set-asides than in other habitats. Seedlings were positively correlated to upper seed densities in two field-crops but not in other habitats. The disturbance of soil and the removal of vegetation had positive effects on seedling recruitment in old set-asides. The seed bank dynamic of *A. artemisiifolia* appears to be crucial in its invasive success in and/or disturbed habitats and its knowledge will provide insights for management of this species.

Keywords: *Ambrosia artemisiifolia*, plant invasion, seed bank, seed dormancy, seedling recruitment, disturbance, spatial distribution

Running title: Seed bank of *Ambrosia artemisiifolia*

INTRODUCTION

Reproductive characteristics of alien plant species have been repeatedly recognized as important traits involved in their invasive success (Roy, 1990; Williamson, 1996; Cox, 2004). Beyond fecundity and dispersal capacities of alien plants, the becoming of seeds after they have reached a new site, are important in determining the outcome of invasion (Moravcova *et al.*, 2006). The seed bank is an important determinant of population dynamics and life cycle of annual plants and this component probably play a key role in the dynamics of invasive annual alien species. Successful invasive species often have larger and longer-persisting seed banks (Pyke 1990; Honig *et al.*, 1992). Though numerous studies attempted to describe the size, the distribution and the dynamics of autochthons species seed bank in different natural or semi-natural habitats (see Roberts, 1981 for review), very few studies have investigated the role and the dynamics of seed bank for alien plants (Yakimowski *et al.*, 2005; Krinke *et al.*, 2005; Shen *et al.*, 2006). Spatial distribution of seed bank is another parameter that influences population dynamics of annual plants (Bigwood and Inouye, 1989; Dessaint *et al.*, 1991; Cardina *et al.* 1997; Wiles and Schweizer, 2002), but has been poorly documented in the context of invasive plant studies.

For plant species with a persistent seed bank, the spreading germination over time until favourable conditions are reached is an efficient mechanism to reduce the hazardous effect of severe environmental conditions (Kalamees and Zobel, 2002). Among these plants, the best-documented examples of species which accumulate large persistent soil seed banks are the ruderal plants of arable fields (Grime, 2001). For such species, the buried seeds have the capacity to survive for long periods owing to their ability to remain dormant and to germinate in large numbers when favourable conditions occurs (i.e. mostly disturbance). Hence, many invasive plants are ruderals and are well adapted to disturbed conditions due to their long living seed banks (Grime, 2001; Prinzing *et al.*, 2002). In France, most exotic species are associated to disturbed areas such as field-crops, set-aside, roadsides, sand dunes and riversides (Maillet and Lopez-Garcia, 2000).

In the present paper, we investigate the heterogeneity of the spatial distribution of the seed of *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) and the consequences of perturbation in the dynamics of the species. This species is one of the most important invasive plant in Europe and in France (Muller, 2004; Sheppard *et al.*, 2006). *Ambrosia artemisiifolia* was introduced for the first time from North America to France in 1863 through seed crops (Chauvel *et al.*, 2006). The species is an annual ruderal weed with a six months life cycle from spring to autumn (Basset and Crompton, 1975). It colonizes spring crops (sunflower, soybean, maize), intercrops following winter crops (barley, corn), fallows, set-asides or abandoned fields. Populations of *Ambrosia artemisiifolia* also grow in human disturbed habitats (roadsides, building sites, abandoned gravel pits or all waste places) and even in semi-natural disturbed area (riverbanks). Furthermore, this species is a threat to human health due to abundant allergenic pollen release (Déchamp and Méon 2002; Laaidi *et al.* 2003).

The plant species produces a range of 300 to 6000 seeds with a maximum of 14,000 for the biggest plants (Fumanal *et al.*, 2007). The seeds of *A. artemisiifolia* are achenes (i.e. hard coat involucre protecting a soft seed) measuring 2.5 mm broad and 3.5 mm long (Basset and Crompton, 1975). We decided to use in the present paper the more convenient term of “seed” instead of the more accurate “achene”. *Ambrosia artemisiifolia* forms a persistent soil seed bank (Thompson *et al.*, 1997). The dormant mature seeds released by plants in autumn persist in the soil during winter and germinate in spring. The seeds that do not germinate in spring re-enter in dormancy due to secondary dormancy mechanisms (Bazzaz, 1970). Finally, the majority of *A. artemisiifolia* seeds are able to survive from at least 5 years (Stoller and Wax, 1974) to 39 years for a few of them (Toole and Brown, 1946).

The overall seed bank densities of *A. artemisiifolia* in field-crop habitats have been previously analysed (Raynal and Bazzaz, 1973; Bigwood and Inouye, 1988; Gross, 1990; Rothrock *et al.*, 1993; Webster *et al.*, 2003). However, a fine scale analysis of the spatial heterogeneity and of its variation is necessary to understand the population dynamics of the species.

The aim of the present study was to fully investigate the seed bank of *A. artemisiifolia*, a major component of population dynamics for this annual invasive plant introduced in France. Through this study we examined for populations growing in different habitats: (1) the size and the respective proportions of dormant, non dormant and dead seeds composing the soil seed bank; (2) the spatial pattern (vertical and horizontal) of seeds distribution into the soil seed bank; (3) the relationship between seed bank densities and seedling recruitment; (4) and the effects of soil disturbance or vegetation removal on seedling recruitment.

MATERIALS AND METHODS

Plant populations

Nine populations of *A. artemisiifolia* were studied in 2006 for both seed bank dynamics and seedling recruitment (Table 1). These populations were chosen from three different habitat types (field-crops, set-asides and wastelands) where *A. artemisiifolia* commonly develops in France. The populations chosen contained at least 5000 individual plants. Characteristics of soil texture and *A. artemisiifolia* plants were provided in Table 1.

Table 1. Locations, habitat descriptions and characteristics of the nine French natural populations of *Ambrosia artemisiifolia* analysed in the present study. Soil textures were defined according to the USDA soil taxonomy. The density of flowering plants per m² were recorded using 10 quadrats (0.5*0.5 m) in 2006 as mean plant height and mean fecundity per plant was estimated using a linear regression relationship between the plant dry mass and the number of seeds (data not shown). ⁺ Populations used for spatial analysis of soil seed bank, ^x populations used in soil disturbance and vegetation removal experiments.

Population	Location	Longitude (N)	Latitude (E)	Habitat	Soil texture	Flowering plants (m ⁻²)	Mean plant height (cm)	Mean fecundity
Ln	Meyzieu	05° 04' 43"	45° 43' 57"	Field-crop	Loam	25	122	1841
Lc	Labergement	05° 14' 27"	47° 14' 34"	Field-crop	Clay loam	100	33	167
Rc ⁺	Romans	05° 00' 04"	45° 03' 10"	Field-crop	Sandy loam	145	33	230
Lm ⁺	Meyzieu	05° 04' 28"	45° 44' 05"	Field-crop	Loam	25	185	5737
Rj ^{+x}	Romans-sur-Isère	05° 00' 04"	45° 03' 10"	Set-aside	Sandy loam	52	28	97
Lj ^{+x}	Meyzieu	05° 04' 26"	45° 43' 04"	Set-aside	Sandy loam	54	5.3	47
Lt	Labergement	05° 14' 27"	47° 14' 34"	Wasteland	Clay loam	3	8.4	40
Lb	La Boisse	05° 01' 49"	45° 49' 41"	Wasteland	Sandy loam	92	32	151
Lu	Lux	05° 12' 56"	47° 27' 03"	Wasteland	Clay loam	105	67	256

The field-crop populations (*Lm*, *Ln*, *Rc*, *Lc*) were annually soil disturbed by agricultural practices such as ploughing (20 cm depth) whereas the others did not have a regular soil disturbance. The field-crop populations *Lm*, *Ln* and *Rc* were organized with a three year crop rotation of spring crops (bean, pea, sunflower, maize) whereas *Lc* was a field-crop used for bird food (sunflower or oats/buckwheat). In 2006, *Lm* and *Ln* were sown and the soil was disturbed after seedling emergence, whereas *Rc* and *Lc* were sown before natural germination. The two set-aside populations *Lj* and *Rj* were respectively a field previously cultivated in sunflower and abandoned for 10 years (annually mowed), and a field previously cultivated in maize and abandoned for 11 years. Finally, the three sites defined as wasteland were recent building sites (*Lb*, *Lt*) and a gravel pit abandoned for 40 years (*Lu*). The

population *Lu* had the particularity to be overflooded (2-3 meters of water high) from winter to the end of spring.

The populations were located from north Burgundy to the south Rhone-Alps region, along the major French distribution area of *A. artemisiifolia* (Table 1). The mean daily temperatures measured in 2005 during winter (December-March) ranged from - 6.3 °C / 14 °C (min-max) for northern populations to - 3 °C / 14.4 °C (min-max) for southern populations, and during summer (June-September) they ranged from 11.3 °C / 26.6 °C (min-max) for northern populations to 12.9 °C / 27.6 °C (min-max) for southern populations. The annual sum of rainfall ranged from 576 mm in the northern populations to 658 mm in the southern populations.

Among the populations studied, the two adjacent field-crop and set-aside populations, *Lm*, *Lj* and *Rc*, *Rj*, characterized by fundamental differences in term of soil disturbance, were selected to analyze the spatial distribution of the seed bank. Furthermore, the two set-aside populations (*Lj*, *Rj*) were also both used for studying the effects of soil disturbance and vegetation removal on the upper seedling recruitment.

Soil seed bank

Two different experiments were realized. The aim of the first experiment was to quantify the horizontal spatial distribution of the seed bank at two different depths of the soil. One hundred soil cores were collected on four populations (*Lm*, *Rc*, *Lj*, *Rj*). Soil cores were regularly sampled according to a rectangular grid of 200 m² (10 x 20 m) for *Lm*, *Rc* and *Lj* populations. Population *Rj* being an edge of *Rc* and had a particular linear configuration. Hence, the samples in the population *Rj* were carried according to a rectangular grid of 135 m² (3 x 45 m). In order to create the maximum class of distances for the spatial analysis the hundred samples collected were regularly positioned on the grid with half of them organised in intercalate cross design. Thus, the minimum distance among soil cores, provided in the intercalate crosses, was 30 cm. The aim of the second experiment was to provide an overall description of the seed bank density at different soil levels in the nine populations studied. Five additional populations were then sampled using twenty (*Ln*, *Lb*, *Lu*, *Lc*) or ten (*Lt*) soil cores randomly taken throughout a 200 m² sampling area.

Soil samples were collected before natural plant germination in spring, when seed dormancy was naturally removed in falling winter. Each soil core samples were collected using a soil hand bore of 5 cm of diameter, at two different depths, namely, the upper soil

layer *L1* (0-5 cm) and the lower soil layer *L2* (5-20 cm). The sampled depth of the upper soil layer was chosen at 0-5 cm because it represents the layer where most of the germination take place in general (Munier-Jolain *et al* 2002) and corresponds to the maximum germination depth for *A. artemisiifolia* in particular (Geben, 1965). The lower soil layer was chosen at 5-20 cm because it corresponds to the soil ploughing depth in field-crops.

The soil cores collected were individually washed with water to separate the *A. artemisiifolia* seeds from the substrate using two sieves, the upper one with a holes of 5 mm to eliminate coarse particles and the lower one with holes of 1.5 mm, small enough to retain *A. artemisiifolia* seeds. The sieving technique is more convenient than seedling quantification by germination experiments and particularly suitable in the case of *A. artemisiifolia* (Gross, 1990; Forcella *et al.*, 1992; Thompson *et al.*, 1997). The seeds were then collected and put on moist paper in individual Petri dishes for germination during 15 days (25°C, photoperiod of 16 h/day). The number of seeds that germinate (non dormant) per core sample was then recorded. At the end of the germination experiment, the seeds that did not germinate were crushed to distinguish living seeds (dormant) showing an intact white embryo (Thompson *et al* 1997) from dead seeds (empty seeds or seeds with brown/black embryo). The number of dormant and non dormant seeds was used to evaluate the number of living seeds and the number of living plus dead seeds was used to calculate the total seed bank.

Kinetics of dormancy

In a third experiment, 20 soil cores were taken every months from February to July 2006, at two depths (*L1* and *L2*) from the *Lc* population in order to quantify the kinetics of secondary dormancy state of the soil seed bank before and after natural germination of *A. artemisiifolia*. Soil cores were analyzed using the same procedure as previously described.

Seedling recruitment

In all the populations studied, seedling densities were quantified using ten quadrats of 0.25 m² (0.5 x 0.5 m plots of standard size) randomly positioned near the soil sampling points, during the spring 2006. The seedling recruitment rate was calculated as the proportion of seedling emerged per m² from the seed bank density per m² of upper soil layer (*L1*) evaluated with soil cores surrounding the quadrats.

Disturbance effects

Effects of two disturbance treatments (soil disturbance or vegetation removal) on the germination of upper soil seed bank of *A. artemisiifolia* were analyzed on the two set-aside populations (*Lj*, *Rj*). Ten soil-disturbed and vegetation-removed quadrats of 1 m² were randomly positioned on the sampling area near soil seed bank core positions. The soil-disturbed quadrats were soil disturbed in the upper soil layer (5 cm depth) using a spade with the total elimination of vegetation. The vegetation was cut at soil level without any perturbation of soil in the vegetation-removed quadrats. As previously quantified in non-disturbed quadrats (controls), the number of seedlings was counted in a central sub-quadrats of 0.25 m² inside each treated square of 1 m² to avoid border effects and the rate of recruitment was calculated as previously.

The floristic composition was analyzed and the total percentage of soil plant coverage was estimated, in order to characterize the role of vegetation into the *A. artemisiifolia* seed bank recruitment in these two set-aside habitats. The number of taxa was characterized by the specific richness (*S*), and the diversity was calculated using Shannon's diversity index:

$$H = -\sum \frac{C_i}{C} \ln\left(\frac{C_i}{C}\right),$$

where *C* is the total coverage of individuals and *C_i* is the coverage of individuals of taxon *i*.

Statistical analysis

A sub-sample of 20 cores were randomly taken from the 100 regular core samples collected for spatial analysis of *Lm*, *Rc*, *Lj*, *Rj*, in order to compare the overall seed bank densities among the nine populations.

The dormant, non dormant, living, dead and total seeds of *A. artemisiifolia* seed banks were analysed using two-way ANOVAs with populations and layers as fixed effects. The variation of the living seed number among and within populations was examined for the *L1*, *L2* and complete (*L1 + L2*) soil layers, using one-way ANOVAs for random effect, with the proportion of variance among and within populations expressed as percentages (Sokal and Rohlf, 1981). The proportion of living seeds across *L1* and *L2* were compared among populations using Chi-square test. The relationships among living seed numbers in *L1* and *L2* were evaluated using Pearson product-moment correlation for each population.

The Moran's I statistics and correlograms were used to study the spatial structure of the seed bank. This statistic conserves the spatial information content of the field sampling by making use of information on the location of each sample point (Sokal and Oden, 1978). Thus, spatial autocorrelation was used to assess autocorrelation of the seeds among the soil cores. The use of Moran's I to evaluate spatial autocorrelation has been adapted to spatial seed bank description (Dessaint, 1991). Moran's I statistics were calculated for each distance class and were used for correlograms representation. Correlograms for populations Lm , Rc , Lj were calculated for 12 distance classes (classes 1-4 with a distance of 0.5 m, classes 5-12 with a distance of 2 m) and for 15 distance classes for population Rj (classes 1-4 with a distance of 0.5 m, classes 5-12 with a distance of 2 m, classes 13-15 with a distance of 5 m) according to the initial sampling matrix design. The size of distance classes were selected in order to have enough pairs of points for individuals Morans' I calculation. Moran's I statistic varies from -1 to +1, and is approximately equal to zero when no trend is present in the spatial pattern (the distribution is randomized). Moran's I are positive (positive autocorrelation) when the values in joined cores tend to vary in the same direction from the mean, indicating that similar values tend to occur in clusters (aggregate spatial pattern) for a given class of distances. Moran's I are negative when the values in joined cores, for a class of distances, vary in opposite directions from the mean. The test of significance of Moran's I per distance classes was performed against the randomization null hypothesis. Complementary to Moran's I correlograms, the spatial pattern of the seed bank distribution as regards the two soil layers studied was assessed by interpolated contour maps (Legendre and Fortin, 1989).

The seedlings emerged per quadrat were compared among populations using one-way ANOVA for random effects, with the proportion of variance among and within populations expressed as the percentage of total variance. The seedling recruitment were compared among populations using Chi-square test. The relationship between living seeds per m² in LI (mean of all sampled cores surrounding the quadrats) and seedlings emerged per m² (mean per quadrat) was evaluated within each population, using Pearson correlation.

The seedling numbers emerged in the disturbance experiment were compared using two-way ANOVA with populations and disturbance treatment as fixed effects. The seedling recruitment rates were compared among treatments within population using Chi-square tests.

Before performing statistical analyses, count data were checked for normality and homogeneity of variance, and were square root transformed (Sokal and Rohlf, 1981) and coded by adding 0.5 to avoid zeros (Yamamura, 1999). Statistical analyses were performed

using SYSTAT 11 software for windows with a significant level of $\alpha = 0.05$ and the spatial analysis of the seed banks were made using PASSAGE 1.0 software (Rosenberg, 2001).

RESULTS

Soil seed bank

The mean (\pm SE) living seed densities of the complete soil seed banks ($L1 + L2$, 0-20 cm depth) of *A. artemisiifolia* ranged from 534 (\pm 194) to 4477 (\pm 717) seeds per m² among populations (Table 2). The majority of living seeds were non-dormant (67 -100 %) when the soil seed bank was sampled early in spring (Table 2). The total seed bank sampled was constituted by variable proportions of dead seeds (8 - 47 %). The detailed means (\pm SE) of dormant, non dormant, dead and total (living + dead) seeds in the total soil seed bank were also recorded in table 2. The dormant, non-dormant, dead and total seed densities per m² were significantly different among the nine populations tested but no significant effect of depth was observed (Table 3). However, a significant interaction between populations and depths was found for non-dormant, living and total seed densities, indicating that both effects were not independent. The contribution to the total variance of among-population variations for living seed densities per m² of the upper ($L1$), lower ($L2$) and complete soil seed bank ($L1 + L2$), were lower than the contribution of within-population variations (Table 4).

Table 2. Mean (\pm SE) dormant, non-dormant, living, dead and total *Ambrosia artemisiifolia* seeds constituting the total soil seed bank (0 - 20 cm) per m² of nine French populations. Means were calculated on 20 replicates per layers for all the populations except *Lt* where 10 replicates were used. Living seeds are those dormant and non-dormant, and total seeds included living and dead seeds.

Population	Dormant	Non-dormant	Living	Dead	Total
Ln	0 (0)	2750 (553)	2750 (553)	229 (94)	2979 (613)
Lc	76 (42)	2979 (541)	3055 (533)	280 (114)	3335 (593)
Rc	306 (158)	1375 (262)	1681 (351)	1502 (336)	3183 (508)
Lm	51 (51)	1350 (287)	1401 (311)	127 (51)	1528 (341)
Rj	161 (96)	4316 (700)	4477 (717)	1608 (924)	6085 (1173)
Lj	0 (0)	631 (136)	631 (136)	267 (90)	898 (161)
Lt	102 (68)	1528 (356)	1630 (370)	255 (157)	1885 (323)
Lb	0 (0)	1043 (218)	1043 (218)	291 (109)	1334 (273)
Lu	76 (42)	458 (192)	534 (194)	204 (68)	738 (217)

Table 3. Two-way ANOVAs on the number of dormant, non-dormant, living, dead and total seeds of *Ambrosia artemisiifolia* per m² among populations and soil layers (*L1* and *L2*).

Source of variation	df	Dormant		Non-dormant		Living		Dead		Total	
		MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F
Population	8	84.400	2.175*	4359.756	13.018***	4365.344	12.565***	1287.352	6.798***	5134.191	12.708***
Layer	1	1.631	0.042	11.301	0.034	14.494	0.042	194.407	1.027	15.232	0.038
Population x layer	8	48.353	1.246	1983.199	5.922***	2010.284	5.786***	220.189	1.163***	2321.676	5.747***
Error	322	38.808		334.906		347.424		189.359		403.998	

***, $P < 0.001$; *, $P < 0.05$

Table 4. One-way random ANOVAs on living soil seed bank of *Ambrosia artemisiifolia* among and within populations from the upper soil layer (*L1*, 0-5 cm), from the lower soil layer (*L2*, 5-20 cm), and from the complete soil layer (*L1* + *L2*, 0-20 cm). The estimates of variance components were expressed in percentage.

Source of variation	df	Upper soil layer (0-5 cm)			Lower soil layer (5-20 cm)			Complete soil layer (0-20 cm)		
		MS	F	Variance (%)	MS	F	Variance (%)	MS	F	Variance (%)
Among populations	8	2118.284	7.089***	26.2	4257.344	10.750***	35.0	4532.758	10.037***	33.4
Within populations	161	298.809		73.8	396.040		65.0	451.588		66.6

***, $P < 0.001$

The proportional distribution of living seeds in *L1* and *L2* (Figure 1) were significantly different among populations ($\chi^2 = 3115.868$, $P < 0.001$). The proportion of living seeds in *L1* was lower than in *L2* for field-crop populations (*Ln*, *Lc*, *Rc*, *Lm*), whereas the opposite pattern was found for the other ones (*Rj*, *Lj*, *Lt*, *Lb*, *Lu*). The population *Lj*, with 96 % of living seeds distributed in the upper soil layer, was different from the other set-aside or the wastelands.

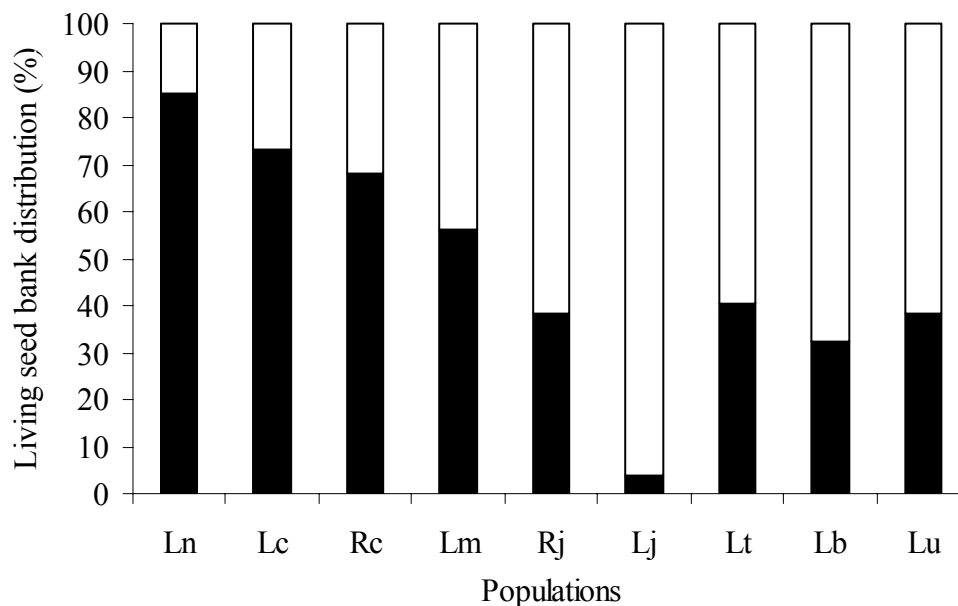


Figure 1. Proportion of living seeds of *Ambrosia artemisiifolia* from the upper soil layer (*L1*, 0 - 5 cm, white bars) and the lower soil layer (*L2*, 5 - 20 cm, black bars) of the complete soil seed bank among populations.

A significant correlation between densities of living seed from the upper soil layer and the lower soil layer was detected for the population *Lb* ($r = 0.62$, $P = 0.002$), whereas no correlations were found for the other populations ($P > 0.05$).

The proportions of non-dormant, dormant and dead seeds within soil layers (Figure 2) were similar between *L1* and *L2* for populations *Ln* and *Lc*, whereas differences were found for the other populations. However, no general pattern was found in the remaining populations, except for the two set-aside populations (*Lj*, *Rj*) whereas higher dead seed proportions was observed in *L2* compared to *L1*.

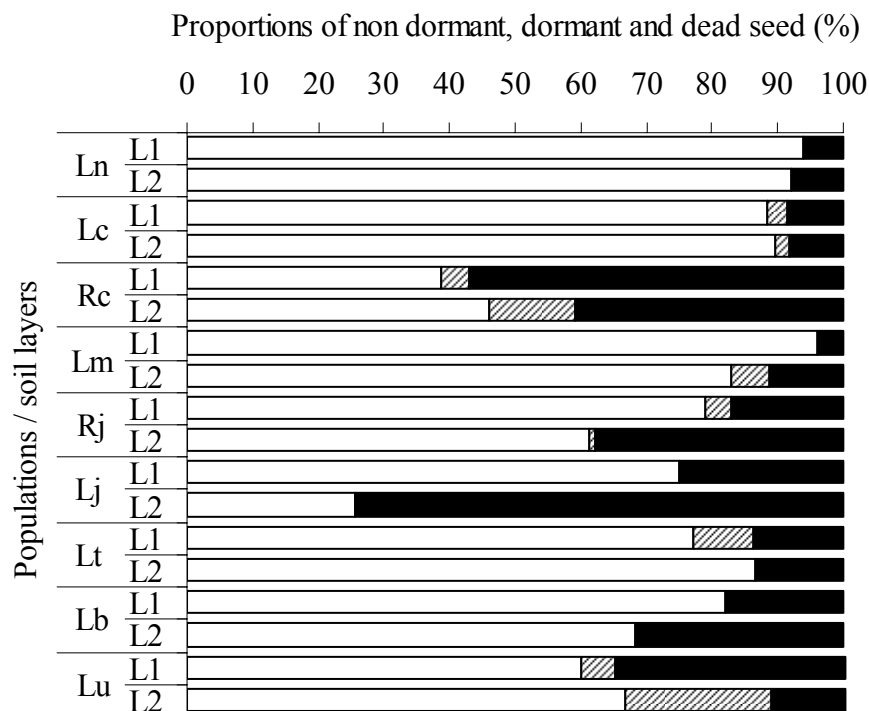


Figure 2. Proportion of non-dormant (white bars), dormant (hatched bars) and dead seeds (black bars) of *Ambrosia artemisiifolia* within the upper soil layer (*L1*, 0 - 5 cm) and the lower soil layer (*L2*, 5 - 20 cm) on the different populations studied. The proportion of living seed correspond to the proportions of non dormant and dormant seeds.

Kinetics of dormancy

For the population *Lc*, 98 % of the total soil seed bank (0-20 cm) of *A. artemisiifolia* seeds were able to germinate in favourable laboratory conditions, since February, i.e. two months before natural germination in field (Figure 3). The proportion of dormant seeds remained small until May (from 2 to 6 %) and increased to 79 % until middle July. The evolution of seed dormancy was quite similar for the two soil layers (*L1* and *L2*) even if the dormant seed proportion in *L1* increased faster than in *L2*.

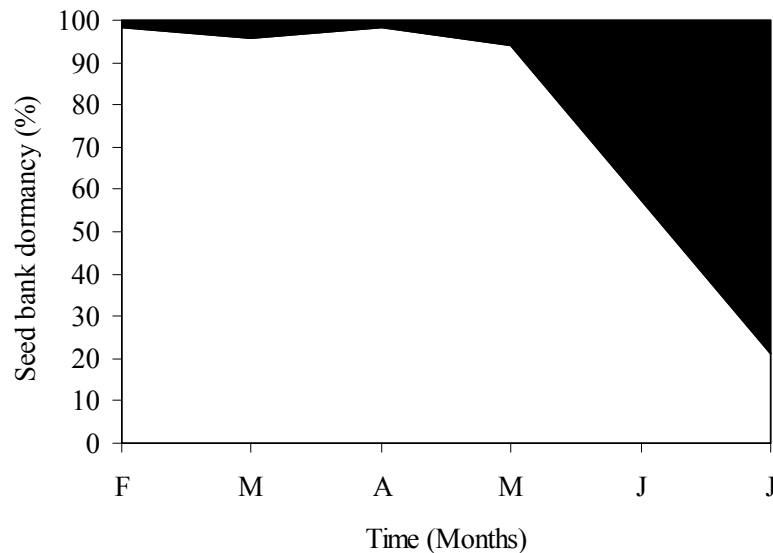


Figure 3. Proportion of non-dormant (white surface) and dormant (black surface) soil seed bank (0 - 20 cm) of *Ambrosia artemisiifolia* in the population *Lc*, from mid-winter to the beginning of summer in 2006.

Spatial analysis of soil seed bank

The interpolated contour maps of the upper (*L1*) and lower (*L2*) living seed bank of *A. artemisiifolia* showed an aggregated distribution for the two field-crops (*Lm*, *Rc*) and set-asides (*Lj*, *Rj*) analyzed (Figure 4). The patches shown on interpolated maps did not clearly match between the two soil layers *L1* and *L2*, except for the *Rj* populations where some similitude occurred. The Moran's *I* index of autocorrelation presented in the correlograms were globally significant for the upper soil layers (Figure 5). Morans' *I* were globally not significant for the lower soil layer, except for the population *Lm*. Significant positive value of Moran's *I* ($P < 0.001$) for the first distance classes followed by negative significant values for longer classes indicated the occurrence of a gradient of densities of seeds only for the lower soil layer of *Lm* population (Legendre and Fortin, 1989). Moran's *I* were not significant for the first distance classes for the other populations except for *Rj* at upper soil layer.

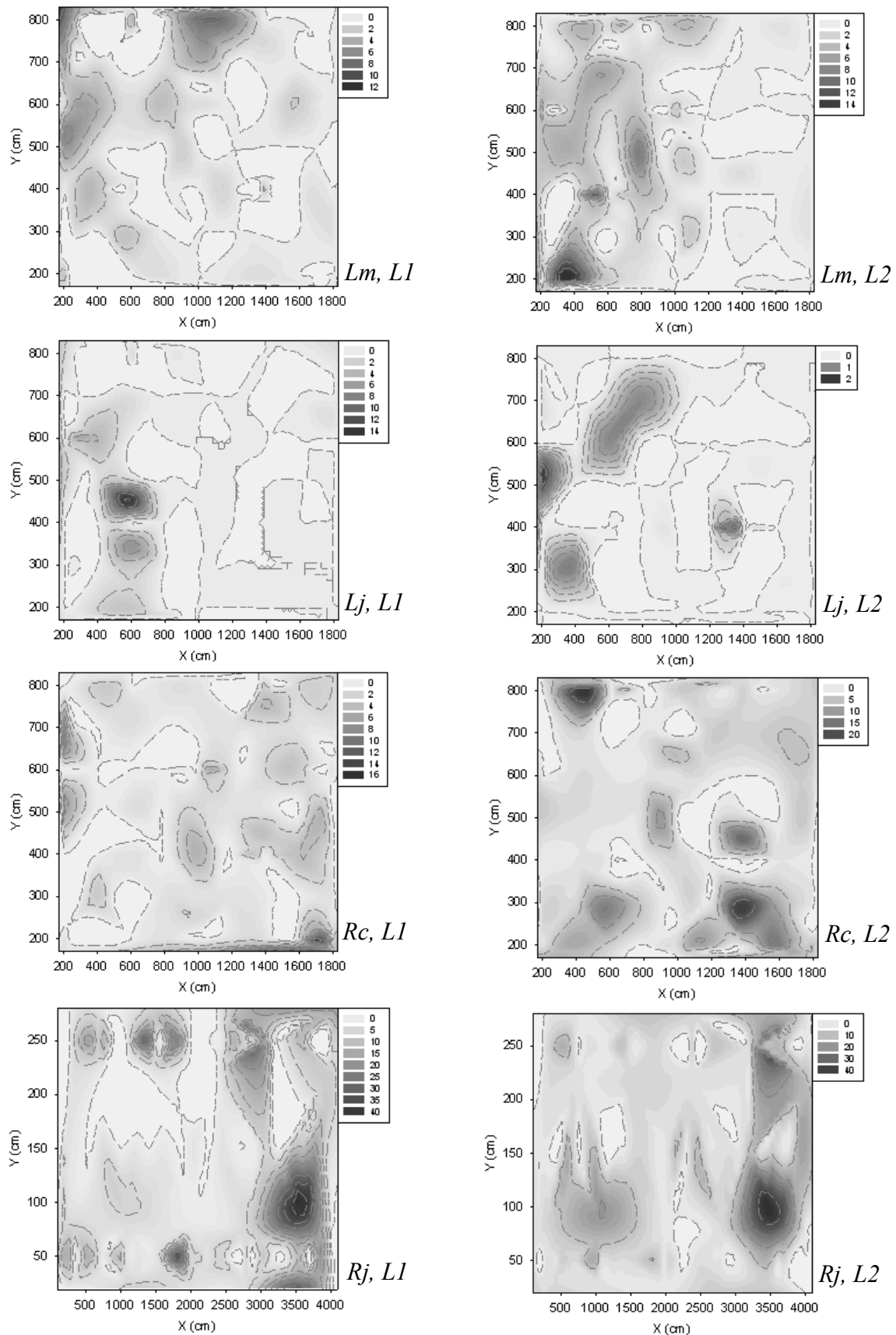


Figure 4. Linear interpolated maps of spatial distribution of *Ambrosia artemisiifolia* living seed bank in the upper soil layer *L1* (on the left) and lower soil layer *L2* (on the right), according to field-crop populations *Lm* and *Rc*, and set-aside populations *Lj* and *Rj*. Legend on the right of each diagram represent the scale of seed numbers.

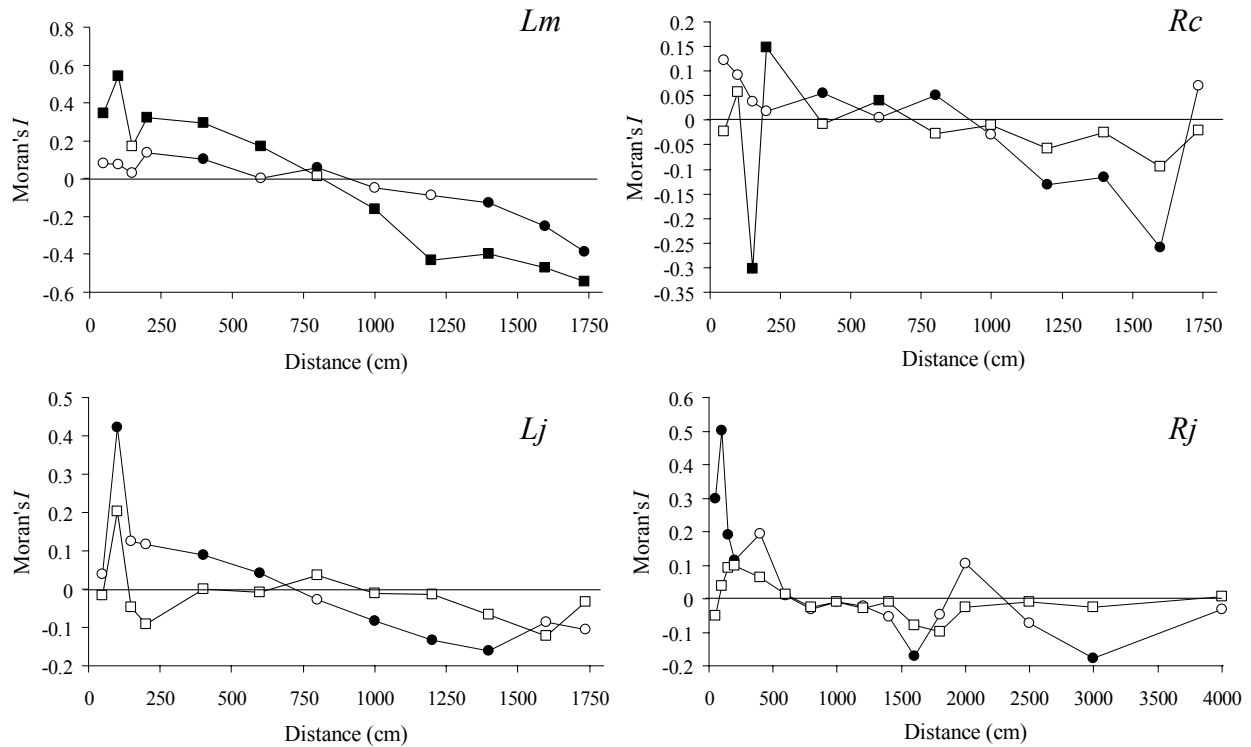


Figure 5. Moran's I correlograms of the living seed bank of *Ambrosia artemisiifolia* in the upper ($L1$, 0-5 cm, circles) and the lower soil layers ($L2$, 5-20 cm, squares) for field-crop populations Lm and Rc , and set-aside populations Lj and Rj . (white symbols) Moran's I not significantly different from 0, (black symbols) Moran's I significantly different from 0.

Seedling recruitment

The mean (\pm SE) number of seedlings emerged per m^2 (Table 5) ranged from 23 (\pm 12) to 292 (\pm 62) and was significantly different among populations ($F = 7.09$, $P < 0.001$). The lowest seedling densities were observed in the set-aside populations (Lj , Rj). The seedling densities were quite similar for the two field-crops Lm and Ln , which were managed similarly, and were lower than the two other field-crops (Rc , Lc) and wastelands (Lu , Lt , Lb). As previously observed on seed bank densities, 41.5 % of the variation in seedling densities was due to among-population variations, whereas the remaining part of the variation, 58.5 %, was situated within populations. The seedling recruitment (emergence from the upper living soil seed bank) ranged from 2.3 % to 35.8 % and was also lower in the two set-aside populations (Table 5). However, significant differences among population were observed ($\chi^2 = 984.604$, $P < 0.001$).

A positive correlation between *L1* seed bank and seedling numbers was found only for the two field-crop populations *Lm* ($r = 0.81$, $P = 0.004$) and *Rc* ($r = 0.66$, $P = 0.034$), whereas no correlation was found for the seven remaining populations ($P > 0.05$).

Table 5. Mean (\pm SE) seedlings emerged per m² and seedling recruitment rate of *Ambrosia artemisiifolia* for the nine French populations studied. Means were calculated on 10 quadrats.

Population	Seedling m ⁻²	Seedling recruitment (%)
Ln	74 (21)	18.3
Lc	292 (62)	35.8
Rc	154 (29)	28.8
Lm	75 (24)	12.2
Rj	64 (24)	2.3
Lj	23 (12)	3.7
Lt	229 (77)	23.6
Lb	190 (41)	29.1
Lu	115 (22)	34.8

Disturbance effects on seed bank recruitment

The mean seedling density of *A. artemisiifolia* per m² was significantly different between *Lj* and *Rj* populations ($F = 73.111$, $P < 0.001$) and between disturbance treatments ($F = 26.746$, $P < 0.001$). However, a significant interaction between populations and treatments was also detected ($F = 17.745$, $P < 0.001$). The mean (\pm SE) seedling density of control quadrats (*Lj* = 23 ± 12 , *Rj* = 64 ± 25) was lower than vegetation-removed quadrats (*Lj* = 48 ± 22 , *Rj* = 228 ± 58) and soil-disturbed quadrats (*Lj* = 64 ± 25 , *Rj* = 798 ± 122).

The seedling recruitment, was also significantly different among treatments in both *Lj* ($\chi^2 = 10.572$, $P = 0.006$) and *Rj* ($\chi^2 = 940.572$, $P < 0.001$) populations. However, different patterns were observed between the two populations (Figure 6). Seedling recruitment of vegetation-removed and soil-disturbed quadrats in *Lj* were 2-fold higher than control ones ($\chi^2 = 9.346$, $P = 0.002$; $\chi^2 = 8.125$, $P = 0.004$) although not significantly different ($\chi^2 = 0.046$, $P = 0.830$). For population *Rj*, the seedling recruitment in vegetation-removed quadrats were 4-fold higher than control quadrats ($\chi^2 = 97.252$, $P < 0.001$) and than those in soil-disturbed quadrats, 12-fold higher than control ($\chi^2 = 740.620$, $P < 0.001$). The seedling recruitment in soil-disturbed quadrats were 4-fold higher than in vegetation-removed quadrats ($\chi^2 = 388.931$, $P < 0.001$).

The specific richness and Shannon diversity index were about 2-fold higher for *Lj* ($S = 29$, $H = 2.069$) than for *Rj* ($S = 15$, $H = 1.222$) but the total coverage of habitat by vegetation was lower for *Lj* ($C = 90\%$) than for *Rj* ($C = 100\%$). The dominant species of *Lj* community belonged to Poaceae, Plantaginaceae and Asteraceae families (50 % covered by *Vulpia myuros* (L.) C.C. Gmelin and *Plantago lanceolata* L., 20 % covered by *Erigeron annuus* (L.) Pers., *Crepis Foetida* L.), whereas in *Rj* the dominant species belonged to the Poaceae family (75 % covered by *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Poa pratensis* L.).

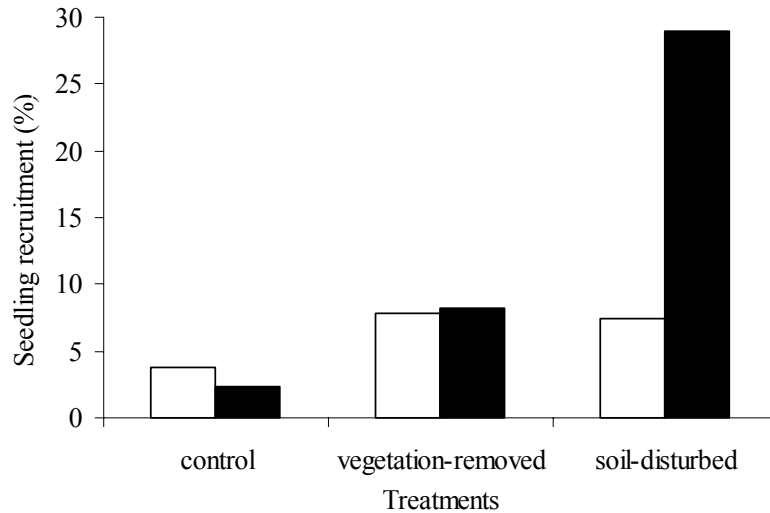


Figure 6. Seedling recruitment rates of *Ambrosia artemisiifolia* in the two set-aside populations, *Lj* (white bars) and *Rj* (black bars), according disturbance treatments.

DISCUSSION

The seeds of *A. artemisiifolia* are released by plants in autumn and form a persistent dormant soil seed bank. The seeds are enabled to survive unfavourable growth conditions due to mechanisms of dormancy and its complex germination behavior may explain the success of *A. artemisiifolia* as a primary invader after soil disturbance (Bazzaz, 1970). Long-term buried seed experiment previously showed that seeds of *A. artemisiifolia* can remain viable in the soil for decades. In the Beal's buried experiment initiated in 1879, 4 % of the seeds were able to germinated 40 years after their burial (Darlington, 1922). In the Duvel's experiment, which started in 1902, 21 % and 57 % of seeds respectively buried at a depth of 8 cm and 22 cm, germinated 30 years later and 6 % buried at 22 cm were able to germinate after 39 years (Toole and Brown, 1946). However, these results do not necessarily represent the life span of the seeds, but rather their ability or inability to germinate over time and under specific

experimental conditions (Baskin and Baskin, 1977). More recently, Stoller and Wax (1974) found that 90 % of *A. artemisiifolia* seeds survive during the first winter, 60 % remained viable after one year and only 15 % after 5 years of burial. Finally, Béres (2003) found that the seeds of *A. artemisiifolia* on soil surface (not buried) lose their viability after four years. Based upon such previously published studies, we can estimate that an important proportion of *A. artemisiifolia* seeds can remain alive for at least 5 years in the soil seed bank. Nevertheless, all these experiments highlight the importance of studying the structure of *A. artemisiifolia* seed bank in order to understand its population dynamics.

The average of total living seed bank density varied among populations with a magnitude of up to height, from 534 to 4477 seed per m². No particular trends were observed among the different habitats whether they were submitted to soil disturbance or not. Nevertheless, the minimum variance within habitat types was observed for field-crops and the maximum for the set-aside populations. These variations can be explained by historical or ecological differences experienced by the populations, such as human uses and soil disturbance, population age, or even nutrient status of the soil, that influence plant size and seed rain (Krinke *et al* 2005). The importance of seed bank is directly connected to the number of residual dormant living seeds in the soil, to the seed rain of the previous years, to the seed losses by predation or seed decay (Harper 1977). Moreover, the differences we found could be due to the plasticity in fecundity and vigour of plants, and to the variation in genetic make up (Krinke *et al* 2005). The total living seed bank density also varied within populations and such variation was higher than the variation observed among populations. The propensity of *A. artemisiifolia* to develop in disturbed and heterogeneous habitats may explain such differences in plant repartition and seed bank distribution within habitats. Such heterogeneity in *A. artemisiifolia* seed bank within sites was previously reported from multiple species studies (Bigwood and Inouye, 1988; Rothrock *et al.*, 1993).

The density per m² of *A. artemisiifolia* living seed bank found in the present study was higher than previously published data from multiple species studies carried out in field-crop habitats in the USA (Raynal and Bazzaz, 1973; Bigwood and Inouye, 1988; Rothrock *et al.*, 1993; Webster *et al.*, 2003). As for the invasives *Eupatorium adenophorum* Sprengel (Shen *et al.*, 2006) and *Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier (Krinke *et al.*, 2005), the important seed bank of *A. artemisiifolia* seems to be a crucial feature of its invasive success.

The amount of seeds in the soil seed bank of *A. artemisiifolia* found in the upper or in the total soil layer also seems to be high compared to other representative species of the Asteraceae family. The average seed number found for *A. artemisiifolia* soil seed bank in the

5-cm (837 ± 98 seeds per m^2) and 20-cm (1900 ± 166 seeds per m^2) deep soil layer was higher than the mean value calculated from Thompson's seed bank database in the corresponding soil depth (5-cm deep: 205 seeds per m^2 , $N = 53$; 20-cm deep: 923 seeds per m^2 , $N = 42$) (Thompson *et al.*, 1997). Even if interpretation from such comparison must be considered carefully due to the representativeness of the data compiled by Thompson *et al.* (1997) and the limitation of their uses, they indicate that the amount of seeds in the soil found in France for *A. artemisiifolia* is two times or three times higher than the average value in the Asteraceae family.

The proportions of living seeds were lower in *L1* than in *L2* for field-crop populations, whereas the opposite pattern was found for non-field-crop populations. The higher proportion of seeds in *L1* in non-field-crop habitats is explained by the annual seed rain and the absence of soil disturbance as in field-crops. Even if the the seed bank in field-crops is expected to be more homogeneous than in non-field-crops, as the seeds are buried by ploughing, we should expect more seeds in the deeper layer. Gross (1990) found a similar pattern in annual ploughed field where *A. artemisiifolia* seeds, like the other species tested, were more abundant in the 5-15 cm layer than in the 0-5 cm layer. The seed bank distribution in depth has an influence on the renewal and the persistence of annual weed populations (Forcella *et al* 2000, Ghera and Martinez-Ghera 2000). The amount of germinations depend on different factors such as the burying depth of seeds and the maximum length of elongation of the hypocotyls (Gebben, 1965). Site management can influence the seed distribution in the soil and population replacement (Dyer, 1995) as agricultural management tends to bury deeply a large proportion of the seed bank (20-30 cm under soil surface level in the area studied).

The burying of seeds can be an advantage for weed management by reducing seedling density. However, the stock of buried seeds is latent in the case of long viability of seeds and can promote a new infestation of the weed, after a new episode of ploughing. Moreover, *A. artemisiifolia* buried seeds are less sensitive to weather conditions (Béres and Hunyadi, 1984) compared to seeds under the soil surface that suffered from meteorological factors during winter. Buried seeds are also less exposed to predation as most seed predators are surface foragers (Fenner and Thompson, 2005). Finally, the burial of *A. artemisiifolia* seeds prevent their germination because of the dark, the low fluctuation in temperatures, and the high carbone dioxide concentrations (Bazzaz, 1970). Nevertheless, the proportion of dead seeds (empty seeds or dead embryo) found in the total soil seed bank was not due to particular habitat conditions. The proportion of dead seeds in seed banks was different according to the populations and soil layers, which depends on the history of the habitats. The proportion of

dead seeds in the total seed banks (0-20 cm) was lower in field-crops than in other non-field-crop populations, except for field-crop *Rc*. Empty seeds can be produced empty by plants due to unfavourable site conditions (such as weather, competition or disturbance of plants before total seed maturation) or lack of fecundation. An alternative explanation could be a strategy of predation escape which produced empty seeds to reduce the predation pressure on living ones (Fuentes and Schupp, 1998). Finally, empty seeds could be old seeds that died and where the embryo disappeared.

The capacity of *A. artemisiifolia* seeds to be dormant is considered as a strategy of temporal dispersion and perenniality in changing habitats (Fenner and Thompson, 2005). The average rates of dormant seeds ranged from 0 to 18 % according to the populations, but no particular pattern can be detected according to habitat types or within populations among soil layers. The variation of dormant seed proportions could be related to environmental conditions or mother plant stress during seed maturation (Baskin and Baskin, 1998).

The low values of dormant seeds indicate that the majority of *A. artemisiifolia* seeds were able to germinate before natural germination time in spring. Furthermore, our study on seed dormancy kinetics in population *Lc* showed that 98 % of seeds within the total soil seed bank (0-20 cm) were non dormant two months before the natural germination period in field, and then, one month later the seeds returned progressively dormant up to 79 % in summer. This pattern was previously documented by Béres and Hunyadi (1984) in Hungarian fields. The seeds within the two soil layers exhibit the same pattern of seed dormancy.

Like the vertical distribution of seeds, the horizontal spatial distribution of *A. artemisiifolia* seeds was also heterogeneous within the four populations studied. According to Dessaint *et al.* (1991), the seeds of weed species are generally aggregated around the mother plants that produce it. However, the amounts of seeds found in a particular area may depend on several factors, such as the fate of the mother plant affecting the seeds size and shape (size, phenology, density, etc.), the size and the shape of the seeds themselves, the activity of dispersal agents, and the spatial heterogeneity of parent plants in the habitat (Dessaint *et al.*, 1991). Finally, the spatial pattern of seeds in the soil seed bank depends on their predation, longevity or to the soil disturbance. Thus, the two soil layers among the four populations analyzed showed an aggregated spatial distribution of seeds confirming what was previously supposed (Bigwood and Inouye, 1988; Rothrock *et al.*, 1993). Such aggregate structure of seed bank is very common for weed seed banks (Bigwood and Inouye, 1988; Benoit *et al.*, 1992; Dessaint *et al.*, 1991). The seed bank of *A. artemisiifolia* was aggregated in both habitats that experienced, or not, soil disturbances. Furthermore, a gradient was

observed for the lower soil layer of the field-crop population *Lm*. The spatial structures between the two soil layers did not match very well, except for the set-aside *Rj*. This description of spatial heterogeneity as a functional component of weed populations became very important to derive realistic predictions about weed population behaviour and modelling the weed population dynamics (Groenendael, 1988). Such studies are also important to design adequate sampling procedures for seed bank analysis (Wiles and Schweizer, 2002). The spatial study of seed bank could also be an helpful tool for agricultural management purpose, so as to target the areas for post-emergence management (Wiles and Schweizer, 2002). A special emphasis in characterisation of weed spatial distribution is put on the study of pollen flow, seed dispersal or pesticide movement (Cardina *et al.*, 1997). More generally, describing, predicting and managing weed populations, requires an understanding of how the plants are spatially distributed and what the consequence of such distribution for population process is.

In spite of the high germination capacity of the seeds in optimal conditions at the laboratory collected after winter (82 - 100 %), the rate of natural seedling recruitment was low and varied among populations (2.3 % to 35.8 %). The results obtained in field-crops (12.2 % - 35.8 %) were consistent with what was previously found in the same habitat types, 6.8 % - 38.2 % (Forcella *et al.*, 1992), 42 % (Rothrock *et al.*, 1993) and 15 % - 39 % (Webster *et al.*, 2003). The similar seedling recruitment of field-crop and wasteland habitats, were on average about 9-fold higher than those found in the two set-asides. The decrease of recruitment in the set-asides could be due to the degree of vegetation covering. Higher vegetation coverage could modify the condition for the germination as, for example, light requirements needed for *A. artemisiifolia* seed germination (Bazzaz, 1968).

A positive relationship was found between seed bank and seedling densities for two field-crops. The same pattern was previously found in *A. artemisiifolia* ($P < 0.001$, $r^2 = 0.91$; Rothrock *et al.*, 1993). However, no significant relationship was found in the remaining populations. In the non field-crop populations, the absence of relationship could be explained by the heterogeneity of either vegetation coverage (influencing seedling recruitment) or heterogeneous dormant seed bank distribution. Furthermore, several studies demonstrated a lack of relations, in non-crop habitats as in agricultural fields (Thompson and Grime, 1979; Roberts, 1981; Forcella *et al.*, 1992).

The seedling recruitment in the two set-aside populations was highly enhanced by the soil disturbance and vegetation removal. The soil disturbance increased the seedling recruitment more highly than the vegetation removal for the population which had the higher rate of vegetation coverage, the lower species richness and Shannon diversity index, and

dominated by perennial grasses. The two treatments had the same effect on seedling recruitment for the population with lower vegetation coverage, more diversified and without dominant families. Similar results were found in *Daucus carota* L., showing reductions in seedling emergence due to the presence of high coverage of perennial grasses in three-year fallows (Holt, 1972). Our results highlight the importance of disturbance for *A. artemisiifolia* in abandoned fields to regenerate a new seed bank. Our results can also explain the differences in seedling recruitment according to the vegetation coverage and the lack of relationship that we found between seed bank and seedling densities. Gebben (1965) previously showed the relationship between soil disturbance and the high germination of *A. artemisiifolia* in plots tilled prior to seed sowing. Furthermore, our result could explain why *A. artemisiifolia* is most abundant during the first year of secondary succession, when the community is not yet stabilized (Bazzaz, 1968). The germination of *A. artemisiifolia* is closely linked to disturbance, which ensures the availability of resources and reduces the probability of competition with later-successional plant species (Bazzaz, 1979). When seeds are brought up near the surface by soil disturbance, they experienced reduced CO₂ concentration and when vegetation is removed, they experienced in addition unfiltered light and fluctuant temperatures. These factors determine the switch of seed germination in *A. artemisiifolia*. As in the case of most weedy invasive plants, the colonization by *A. artemisiifolia* of secondary successional or stable habitats may be successful when it can find temporary openings provided by disturbance.

The present data are the first quantitative estimate of the *A. artemisiifolia* seed bank developing in different habitats, in its area of introduction. The reproductive output of *A. artemisiifolia* is huge and seems to be a crucial feature, making invasion possible in France and elsewhere in Europe. Davis (2006), recently pinpointed the need to develop weed seed-bank management techniques for summer annual weed species as part of integrated weed management systems. Most specific studies like the present one are needed regarding the invasive species processes and more particularly outside field-crop systems. The knowledge of seed bank is a key point to manage such species as *A. artemisiifolia* because it is the only means for their population increase. Furthermore, an accurate knowledge of the spatial distribution of seeds should be interesting for modelling the population dynamics in the case of weedy and ruderal invasive plants. Based on our results, management strategies should minimize the soil or vegetation disturbance to favour natural vegetation competition. To maximize the efficacy of competition, installation of dense and poorly different perennial grasses in vegetation cover of invaded sites could be suitable.

ACKNOWLEDGEMENT

This work was partly supported by the Regional Council of Rhône-Alpes and the Regional Council of Burgundy by different societies (ARVALIS, APRR, and CETIOM). Louviot G. is acknowledged for its technical assistance. We also thank Demizieux J-L. for his helpful comments on the manuscript.

REFERENCES

- Baskin, C.C. and Baskin, J.M.** (1998) *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. San Diego, Academic Press.
- Baskin, J.M. and Baskin, C.C.** (1977) Dormancy and germination in seeds of common ragweed with reference to Beal's buried seed experiment. *American Journal of Botany* **64**, 1174-1176.
- Bassett, I.J. and Crompton, C.W.** (1975) The biology of Canadian weeds: 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Canadian Journal of Plant Science* **55**, 463-476.
- Bazzaz, F.A.** (1968) Succession on abandoned fields in the shawnee hills, Southern Illinois. *Ecology* **49**, 924-936.
- Bazzaz, F.A.** (1970) Secondary dormancy in the seeds of the common ragweed *Ambrosia artemisiifolia*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **97**, 302-305.
- Bazzaz, F.A.** (1979) The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**, 351-371.
- Benoit, D.L., Derksen, D.A. and Panneton, B.** (1992) Innovative approaches to seedbank studies. *Weed Science* **40**, 660-669.
- Béres, I. and Hunyadi, K.** (1984) Dormancy and germination of common Ragweed (*Ambrosia elatior* L.) seeds in the field in Hungary. *Acta Agronomica Academiae Scientiarum Hungaricae* **33**, 383-387.
- Béres, I.** (2003) Distribution, importance and biology of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.). *Novenyvedelem* **39**, 293-302.
- Bigwood, D.W. and Inouye, D.W.** (1988) Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling. *Ecology, USA* **69**, 497-507.
- Cardina, J, Johnson, G.A. and Sparrow, D.H.** (1997) The nature and consequence of weed spatial distribution. *Weed Science* **45**, 364-373.
- Chauvel, B., Dessaint, F., Cardinal-Legrand, C. and Bretagnolle, F.** (2006) The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records. *Journal of Biogeography* **33**, 665-673.
- Cox, G.W.** (2004). *Alien species and evolution: the evolutionary ecology of exotic plants, animals, microbes, and interacting native species*. Washington D.C., Island Press.
- Darlington, H.T.** (1922) Dr. W. J. Beal's seed-viability experiment. *American Journal of Botany* **9**, 266-269.
- Davis, A.S.** (2006) When does it make sense to target the weed seed bank? *Weed Science* **54**, 558-565.
- Déchamp, C. and Méon, H.** (eds) (2002) *Ambrosies, polluants biologiques*. Lyon, Arppam Press.
- Dessaint, F.** (1991) The spatial distribution of the seedbank: comparison of statistical procedures. *Weed Research* **31**, 41-48.

- Dessaint, F., Chadoeuf, R. and Barralis, G.** (1991) Spatial pattern analysis of weed seeds in the cultivated soil seed bank. *Journal of Applied Ecology* **28**, 721-730.
- Dyer, W. E.** (1995) Exploiting weed seed dormancy and germination requirements through agronomic practices. *Weed Science* **43**, 498-503.
- Fenner, M. and Thompson, K.** (2005) *The ecology of seeds*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Forcella, F., Benech-Arnold, R.L., Sanchez, R. and Ghera, C.M.** (2000) Modelling seedling emergence. *Field-crops Research* **67**, 123-139.
- Forcella, F., Wilson, R.G., Renner, K.A., Dekker, J., Harvey, R.G., Alm, D.A., Buhler, D.D., and Cardina, J.** (1992) Weed seedbanks of the U.S. corn belt: magnitude, variation, emergence, and application. *Weed Science* **40**, 636-644.
- Fuentes, M. and Schupp, E.W.** (1998) Empty seeds reduce seed predation by birds in *Juniperus osteosperma*. *Evolutionary Ecology* **12**, 823-827.
- Fumanal, B. and Chauvel, B.** (2007) Biologie et écologie de l'ambrosie : pourquoi un tel succès ? *Perspectives Agricoles* **332**, 6-7.
- Gebben, A. I.** (1965) *The ecology of common ragweed Ambrosia artemisiifolia L., in southeastern Michigan*. The University of Michigan, Ph.D.
- Ghera, C.M. and Martinez-Ghera, M.A.** (2000) Ecological correlates of weed seed size and persistence in the soil under different tilling systems: implications for weed management. *Field-crops Research* **67**, 141-148.
- Grime, J.P.** (2001) *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. Chichester, John Wiley and Sons Ltd.
- Groenendael, J.M.** (1988) Patchy distribution of weeds and some implications for modelling population dynamics: a short literature review. *Weed Research* **28**, 437-441.
- Gross, K. L.** (1990) A comparison of methods for estimating seeds numbers in the soil. *Journal of Ecology* **78**, 1079-1093.
- Harper, J.L.** (1977) *Population biology of plants*. New York, Academic Press.
- Honig, M. A., Cowling, R. M. and Richardson, D. M.** (1992) The invasive potential of Australian banksias in South African fynbos: a comparison of the reproductive potential of *Banksia ericifolia* and *Leucadendron lauroleum*. *Australian Journal of Ecology* **17**, 305-314.
- Holt, B.R.** (1972) Effect of arrival time on recruitment, mortality, and reproduction in successional plant populations. *Ecology* **53**, 668-673.
- Kalamees, R. and Zobel, M.,** (2002) The role of the seed bank in gap regeneration in a calcareous grassland community. *Ecology* **83**, 1017-1025.
- Krinke, L., Moravcova, L., Pysek, P., Jarosik, V., Pergl, J. and Perglova, I.** (2005) Seed bank of an invasive alien, *Heracleum mantegazzianum*, and its seasonal dynamics. *Seed Science Research* **15**, 239-248.
- Laaidi, M., Laaidi, K., Besancenot, J.P. and Thibaudon, M.** (2003) Ragweed in France: an invasive plant and its allergenic pollen. *Annals of Allergy, Asthma and Immunology* **91**, 195-201.
- Legendre, P. and Fortin, M-J.** (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* **80**, 107-138.
- Maillet, J. and 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.
- Moravcova, L., Pysek, P., Pergl, J., Perglova, I., and Jarosik, V.** (2006) Seasonal pattern of germination and seed longevity in the invasive species *Heracleum mantegazzianum*. *Preslia* **78**, 287-301.
- Muller, S.** (2004) *Plantes invasives en France*. Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

- Munier-Jolain, N. M., Chauvel, B. and Gasquez, J.** (2002) Long-term modelling of weed control strategies : analysis of threshold-based options for weed species with contrasted competitive abilities. *Weed Research* **42**, 107-122.
- Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S. and Brandl, R.** (2002) Which species become aliens? *Evolutionary Ecology Research* **4**, 385-405.
- Pyke, D. A.** (1990) Comparative demography of co-occurring introduced and native tussock grasses: persistence and potential expansion. *Oecologia* **82**, 537-543.
- Raynal, D.J. and Bazzaz, F.A.** (1973) Establishment of early successional plant populations on forest and prairie soil. *Ecology* **54**, 1335-1341.
- Roberts, H.A.** (1981) Seed banks in soils. *Advances in Applied Biology* **6**, 1-55.
- Rosenberg, M. S.** (2001) *PASSAGE. Pattern analysis, spatial statistics and geographic exegesis*. Tempe, Arizona State University.
- Rothrock, P.E., Squiers, E.R. and Sheeley, S.** (1993) Heterogeneity and size of a persistent seedbank of *Ambrosia artemisiifolia* L and *Setaria faberi* Herrm. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **120**, 417-422.
- Roy, J.** (1990). In search of the characteristics of plant invaders. pp. 335-352 in Di Castri, F., Hansen, A.J., Debussche, M.(Eds) *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers.
- Shen, Y., Liu, W., Baskin, J.M., Baskin, C.C. and Cao, M.** (2006) Persistent soil seed banks of the globally significant invasive species, *Eupatorium adenophorum*, in Yunnan Province, south-western China. *Seed Science Research* **16**, 157-162.
- Sheppard, A.W., Shaw, R.H. and Sforza, R.** (2006) Top 20 environmental weeds for classical biological control in Europe: a review of opportunities, regulations and other barriers to adoption. *Weed Research* **46**, 93-117.
- Sokal, R.R. and Oden, N.L.** (1978) Spatial autocorrelation in biology - I: Methodology. *Biological Journal of the Linnean Society* **10**, 199-228.
- Sokal, R.R. and Rohlf, F.J.** (1981) *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman and Co., New York.
- Stoller, E.W. and Wax, L.M.** (1974) Dormancy changes and the fate of some annual weed seeds in the soil. *Weed Science* **22**, 151-155.
- Thompson, K., Bakker, J.P., and Bekker, R.M.** (1997) *The soil seed banks of north west Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Thompson, K. and Grime, J.P.** (1979) Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in 10 contrasting habitats. *Journal of Ecology* **67**, 893-921.
- Toole A.H., Brown, E.** (1946) Final results of the duvel buried seed experiment. *Journal of agricultural research* **72**, 201-210.
- Webster, T.M., Cardina, J. and White, A.D.** (2003) Weed seed rain, soil seedbanks, and seedling recruitment in no-tillage crop rotations. *Weed Science* **51**, 569-575.
- Wiles, L. and Schweizer, E.** (2002) Spatial dependence of weed seed banks and strategies for sampling. *Weed Science* **50**, 595-606.
- Williamson, M.** (1996) *Biological invasions*. London, Chapman and Hall.
- Yakimowski, S.B., Hager, H.A. and Eckert, C.G.** (2005) Limits and effects of invasion by the non-indigenous wetland plant *Lythrum salicaria* (purple loosestrife): a seed bank analysis. *Biological Invasions* **7**, 687-698.
- Yamamura, K.** (1999) Transformation using $(x + 0.5)$ to stabilize the variance of populations. *Researches on Population Ecology* **41**, 229-234.

2.3 Démographie et dynamique des populations d'*A. artemisiifolia*

L'étude présentée dans cette partie est rédigée sous forme d'un article en préparation et a déjà fait l'objet d'une communication en 2005 publiée dans des actes de colloque (**Annexe 7**) :

- Fumanal B, Chauvel B, Bretagnolle F, (2005) Demography of an allergenic European invasive plant: *Ambrosia artemisiifolia* L. In: *Plant protection and plant health in Europe: introduction and spread of invasive species* (eds. Alford DV, Backhaus GF). British Crop Production Council, Hampshire. pp. 225-226.

Demography and population dynamics of a European invasive plant: the case study of *Ambrosia artemisiifolia* L.

Fumanal B.¹, Chauvel B.¹, Tricault Y.¹, Bretagnolle F.²

¹INRA, UMR1210 Biologie et Gestion des Adventices, F-21065 Dijon CEDEX, France.

²Université de Bourgogne, UMR1210 Biologie et Gestion des Adventices, F-21065 Dijon CEDEX, France.

ABSTRACT

- *Background and Aims* The knowledge of the population dynamics of invasive alien plants is a crucial step toward the understanding of the invasion process. The variability of demographic parameters according to contrasting environments colonized is also necessary to improve adapted and efficient management strategies. In the present study, the life history traits of different populations of *Ambrosia artemisiifolia*, an invasive annual plant in Europe, were assessed.

- *Methods* The experiments were conducted in 2004-2005 on eight populations in France from different geographical locations and habitat types, in order to analyze the variability of their demographic parameters (soil seed bank, seedling recruitment, seedling survival, plant growth, flowering characteristics, fecundity, seed rain).

- *Key Results* The seed bank, seedling emergence and recruitment, seedling survival, life history traits of flowering plants, fecundity and seed rain were highly different among populations and years. *Ambrosia artemisiifolia* developing in field-crop habitats and in set-asides showed for some demographic parameters, differences according to the other ruderal or natural habitats. In general, seed bank and seedling emergence were higher in ruderal and natural habitats, whereas seedling survival and plant life history traits were lower. *Ambrosia artemisiifolia* in field-crops produced and dispersed either no seeds or many seeds, depending on the crop cultivated and the harvest times. The *A. artemisiifolia* population growth rate in field-crop was potentially the highest with favourable crop and was also more or less increasing in the other populations except in set-aside dominated by perennial Poaceae. The crucial parameters to manage *A. artemisiifolia* were to reduce seedling recruitment and survival or to favour seed losses by predation.

- *Conclusions* The results suggest that the considerable plasticity of demographic parameters allowed *A. artemisiifolia* to be successful in disturbed habitats and determine the success of this invader in France. However, this plasticity can be problematic for modelling the plant demography using general parameter values without any habitat distinction.

Key words: *Ambrosia artemisiifolia*, demography, population dynamics, life history trait, invasive plant, therophyte, common ragweed, seedling recruitment, seed rain, seed bank.

Running title: Demography of *Ambrosia artemisiifolia*

INTRODUCTION

The biological invasions are a major threat to natural ecosystems by displacement of native biota and are considered as the second main factor for biodiversity losses after habitat destruction (Williamson, 1999). The success of invasion and its rate depends both on intrinsic species attributes (biological, ecological or genetic) and the environment colonized (Williamson, 1996; Mack *et al.*, 2000). Many investigations on invasive plants have focused on biological attributes that promote invasiveness (Roy, 1990; Rejmanek and Richardson, 1996; Williamson and Fitter, 1996). Invasiveness was associated with reproductive and growth characteristics of the species (Roy, 1990; Cox, 2004), pinpointing the need to understand overall population dynamics. The analysis of demography and population dynamics enables to quantify the population growth rate and the factors that directly influence the invasion. Furthermore, this kind of analysis may identify major life history stages on population growth parameters that could be determinant for a long-term management strategy (Lambrecht-McDowell and Radosevitch, 2005).

The ability of plants to be phenotypically plastic may enhance their survival under disturbed conditions particularly in the case of weedy and/or ruderal species. The knowledge on how plasticity may be regulated and acted upon by selection is a crucial step toward a global understanding of the invasive success and the effect on the invaded communities (Richards *et al.*, 2006).

Among invasive plants introduced in Europe, *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) appears to be particularly problematic. This species was introduced from North America to France more than one century ago (Heckel, 1906) and is currently widespread in numerous European countries (Sheppard *et al.*, 2006). *Ambrosia artemisiifolia* is a threat to human

health due to abundant allergenic pollen release (Laaidi *et al.*, 2003). It is more especially a weed in spring crops, in intercrops, in fallows or set-asides (Chollet *et al.*, 1999). The species is also a ruderal plant developing in human disturbed habitats such as roadsides, abandoned gravel pits, urban wastelands or in riverbank habitats (Bassett and Crompton, 1975). *Ambrosia artemisiifolia* is an annual plant with a six-month vegetative life cycle from spring to autumn (Bassett and Crompton, 1975). It has a persistent soil seed bank due to mechanisms of seed dormancy from at least 5 years to 39 years (Toole and Brown, 1946; Willemsen and Rice, 1972; Stoller and Wax, 1974; Thompson *et al.*, 1997).

Though many authors described the germination, phenology, growth and crop competition of *A. artemisiifolia* using mechanistic models, no data on the demographic parameters on its whole life cycle are currently available (Marra and Carlson, 1983; Chikoye and Swanton, 1995; Chikoye *et al.*, 1995; Chikoye *et al.*, 1996; Deen *et al.*, 1998a,b; Shresta *et al.*, 1999; Clewis *et al.*, 2001; Deen *et al.*, 2001; Myers *et al.*, 2004). The whole population dynamics of such a weedy invasive plant was never studied in field habitats as in all the other ruderal or natural habitats colonized by *A. artemisiifolia*. Furthermore, the high ecological and biological variability within *A. artemisiifolia* species previously highlighted (Gebben, 1965; Dickerson and Sweet 1971) could reflect the need to get a demographic knowledge on that species developing in contrasted environments.

As Deen *et al.* (2001) pinpointed, there is a real need for additional data for further modelling developments in order to manage this species. Thus, the aim of the present paper was firstly to provide basic insides on the key demographic parameters, natural plant growth and phenology of *A. artemisiifolia* populations growing in different habitats. Moreover, the structure and the dynamic of populations were also compared among contrasted habitats in order to detect the key parameters involved in its invasive capacities and to set up management strategies.

MATERIALS AND METHODS

Population studied

Eight *A. artemisiifolia* populations in France (see table 1 for details) were studied in 2004 and 2005 in order to evaluate the demographic parameters of the life cycle. Four different habitats were selected: field-crops, set-asides, wastelands and riverbanks. The two field-crop populations (*Ln* and *Lm*) were characterized by different crops during the two years

of experiment (*Ln*: faba bean, pea; *Lm*: sunflower, maize) and by soil tillage in winter and spring (20 cm depth). The two set-aside populations *Lj* and *Rj* were respectively a field previously cultivated in sunflower and abandoned for 8 years (annually mowed), and a field previously cultivated in maize and abandoned for 9 years. The three sites defined as wastelands were building sites (*Lb*, *Lt*) and a 40-year abandoned gravel pit (*Lu*). The populations *Lu* and *Ra* were disturbed by annual flooding from late autumn and spring. All the population studied possessed at least 5000 *A. artemisiifolia* plants. The populations studied from different habitats were characterized by different plant community compositions and soil characteristics (Table 1). Finally, populations of *A. artemisiifolia* were located from North Burgundy to the South Rhone-Alps region, along the major French distribution area of the plant species, with a continental temperate climate (Table 1). The mean daily temperatures during the *A. artemisiifolia* growing season (from April to September), in 2004 and 2005, were cooler for northern populations (16.4 °C) than southern populations (18.6 °C). The average total rainfall during the growing season in northern (371 mm) and southern (357 mm) populations was higher than in central population (346 mm).

Table 1. Location, habitat description and soil characteristics of the *A. artemisiifolia* populations studied

Populations	Site location			Habitat description			Soil characteristics		
	Localisation	Longitude	Latitude	Habitat type	Species richness	Dominant plant family* - life form**	Texture: clay - silt - sand (%)***	pH KCl	N - C - CaCO ₃ (g/kg)
<i>Lm</i>	Meyzieu	05° 04' 28"	45° 44' 05"	field-crop	9	Am, Po - T	16.3 - 32.9 - 50.8	5.6	1.1 - 9.7 - 0.5
<i>Ln</i>	Meyzieu	05° 04' 43"	45° 43' 57"	field-crop	9	Am, Po - T	19.3 - 29.3 - 51.4	5.5	1.2 - 11.4 - 0.5
<i>Lj</i>	Meyzieu	05° 04' 26"	45° 43' 04"	set-aside	29	Po, As - T, H, G	17.0 - 29.1 - 53.9	6.8	1.5 - 17.5 - 1.9
<i>Rj</i>	Romans-sur-Isère	05° 00' 04"	45° 03' 13"	set-aside	15	Po, Pl - H, G	13.4 - 23.2 - 63.4	7.2	1.1 - 10.7 - 0.2
<i>Lb</i>	La Boisse	05° 01' 48"	45° 49' 42"	wasteland	28	Po, As - T, H	15.9 - 30.2 - 53.9	6.8	1.6 - 19.2 - 1.7
<i>Lt</i>	Labergement	05° 14' 27"	47° 14' 34"	wasteland	18	Po, As - T, H	27.8 - 31.3 - 40.9	7.4	3.5 - 36.5 - 385.0
<i>Lu</i>	Lux	05° 12' 56"	47° 27' 02"	wasteland	25	Ro, Fa, Sa - T, H, G, P	30.2 - 40.8 - 29.0	7.6	1.2 - 10.9 - 40.9
<i>Ra</i>	Alex	04° 56' 39"	44° 44' 26"	riverbank	36	As, Pl, Sa - T, H, G	4.6 - 13.6 - 81.8	8.6	0.2 - 2.1 - 761.0

* Plant family codes: As, *Asteraceae*; Am, *Amaranthaceae*; Fa, *Fabaceae*; Pl, *Plantaginaceae*; Po, *Poaceae*; Ro, *Rosaceae*; Sa, *Salicaceae*

** Raunkiaer's plant life form: T, Therophyte; H, Hemicryptophyte; G, Geophyte; P, Phanerophyte

*** Size particle: clay (< 2 µm), silt (2-50 µm), sand (50-2000 µm)

Experimental design and field measurements

The study of the demographic parameters of *A. artemisiifolia* was carried out in 200 m² plots in each population. The two field plots were positioned in a conventional field of about 10 ha, situated 30 m away from the field border. All cultural practices, except herbicide

treatment were carried out of the plots. The fruit of *A. artemisiifolia* is an achene which contains only one seed with an embryo (Bassett and Crompton, 1975), but for convenience, the term “seed” instead of “achene” will be used.

The seed bank (SB) of *A. artemisiifolia* in the first five centimetres of soil, was evaluated in February 2005, before the natural plant germination. The depth of 5 cm was chosen since this corresponds to the maximal depth for *A. artemisiifolia* seed germination and thus represents the depth of seedling recruitment (Gebben, 1965). Ten soil cores of 20 x 20 cm close to the seedling quadrats were collected. The number of seeds present in each core was determined by washing each core through sieves with a mesh of 5 x 5 mm to eliminate big particles and 1.5 x 1.5 mm to retain *A. artemisiifolia* seeds (Thompson *et al.*, 1997). Intact seeds collected were germinated in Petri dishes (25 °C, 16h/day). After two weeks, non-germinated seeds were crushed to ensure seed viability by the presence of fresh white embryo and were considered as dormant.

The seedling density of *A. artemisiifolia* was quantified using ten 0.5 x 0.5 m quadrats, randomly located within each population in 2004 and 2005. The number of seedlings (SDL) present in each quadrat, was counted in spring 2004 and 2005 just after germination and then regularly checked until flowering. The number of flowering plants per m² (FP) was then quantified at the end of the summer. The seedling recruitment rate per quadrat (P_g) was calculated as $P_g = \frac{SDL}{SB} * 100$ in 2005 and their final survival rate of seedling until flowering

stage (P_s) was calculated as $P_s = \frac{FP}{SDL} 100$ in 2004 and 2005.

To try to evaluate the range of possible variations in demographic parameters within and among populations, plants measurements were carried out during the two growing seasons (2004-2005). Forty seedlings were randomly selected and labelled in each population. The height (length of the main stem) and width (maximal plant diameter) were measured three times from the seedling stage to the final flowering stage. The measurements were carried out at the same date for each population. The starting time of pollen release (i.e. 5% of open flowers) was also recorded in each plant population. At the end of summer, all flowering *A. artemisiifolia* plants were collected and their final height, width, main stem diameter (measured at the base of the main stem), number of secondary shoots and plant dry mass (after 80°C for 48 hours) were measured. .

The seed production of *A. artemisiifolia* was estimated in 2004 and 2005 using an allometric linear relationship between (x) the final plant dry mass and (y) the number of seeds

produced. This relationship ($y = 71.387 x + 26.173$, $r^2 = 0.84$, $P < 0.001$) was established on 134 additional random *A. artemisiifolia* plants collected at the end of summer 2004 in the same studied populations. Plant dry mass was obtained using the same protocol as described above and seeds produced by plant were counted. The mean fecundity values per population (f) were obtained and the total seed production per m² (SP) was calculated using flowering plant densities. Then, the value of SP was used as a seed rain measurement.

Statistical analysis

The seed bank densities, proportion of dormant seeds and seedling recruitments were compared among populations using one-way ANOVA with populations as fixed effect. The seedling emergence, seedling survivorship, final life history traits of the flowering plants (height, width, main stem diameter, secondary shoot numbers, plant dry mass), seed production and seed rain were compared using two-way ANOVA with populations and years as fixed effects (because quadrats were independent between years).

Data were checked for normality and homogeneity of variances, and were log-transformed to correct deviations from these assumptions when needed. Dormant seeds, seedling recruitment, seedling survival, which are proportions, were arcsin square root transformed before performing statistical analysis (Sokal and Rohlf, 1981).

The proportion of the total variance of plant height that contributed to variations between-years, among populations within years and within populations was examined using two-way nested ANOVA design with random effect (Sokal and Rohlf, 1981).

The relative growth rate of plant volume (RGR_v) was calculated to compare the relative performance of *A. artemisiifolia* plants, as:

$$RGR_v = \frac{(\ln V_{t2} - \ln V_{t1})}{(t2 - t1)},$$

where V is the plant volume at final flowering (t_2) and initial seedling (t_1) (with the first two leaves), t_1 and t_2 is the time (in days).

The volume of plants, expressed in cm³, was calculated using cylinder formula, as:

$$V = \pi * H * \left(\frac{W}{2}\right)^2,$$

where H is plant height and W is plant width. To calculate the RGR_v, the plant volume was used as a non-destructive measure instead of classical plant dry mass. Differences in RGR_v were analysed using two-way ANOVA with populations and years as fixed effects.

The relationship between soil seed bank (SB) and seedling emergence (SDL) within populations were analysed using the Pearson correlation coefficient. All statistical analyses were performed using SYSTAT 11 software for windows at significant level of $\alpha = 0.05$.

Population dynamics analysis

The annual dynamics of the population was described following the approach of Gonzalez-Andujar *et al.* (2005). The life cycle stages of *A. artemisiifolia* populations can be diagrammatically represented as in Figure 1 and were divided into four different functional phases: seedlings (SDL), flowering plants (FP), seed produced (SP) and seed bank (SB). All these phases were interconnected through five interphases (Figure 1): seedling recruitment (P_g , the probability of emergence according to the seed bank), plant survivorship (P_s , the portion of emerged seedlings surviving until flowering plants), fecundity (f , the mean number of viable seeds produced per flowering time), seed lost (P_l , the seed rate lost by predation or physical removal) and seed survivorship (P_m , the rate of seeds that removed by natural mortality in soil).

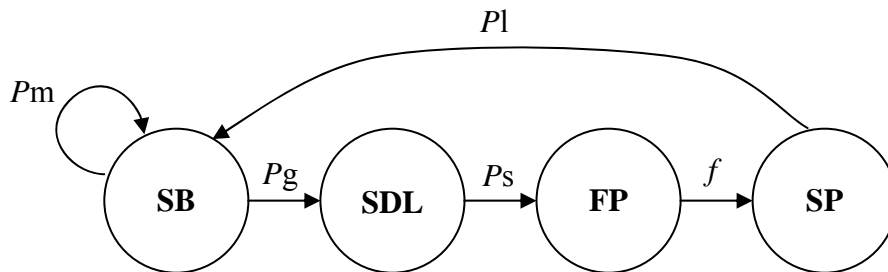


Figure 1. The general life cycle of *A. artemisiifolia* populations. The circles represent stages in the life cycle while the lines between the boxes represent estimated demographic parameters, which describe the proportion of individuals moving from one life-cycle stage to the next one. The seed bank represents the number of seeds per m^2 at five-centimetre depth of soil. Life cycle stages: SB, seed bank in spring; SDL, proportion of seedlings established; FP, flowering plants; SP, seeds produced. Transitional demographic parameters: P_g , seedling recruitment; P_s , seedling survival; f , fecundity; P_l , seed loss by predation or physical removal; P_m , seed bank survival.

In order to estimate the overall population growth (λ), this basic model was used:

$$\lambda = (1 - P_g)(1 - P_m) + P_g * P_s * f * (1 - P_l),$$

where $\lambda > 1$ indicates positive population growth, $\lambda = 1$ a stable population size and $\lambda < 1$ a population decrease.

The estimates of λ were obtained from populations in 2005 since the data collected in 2004 did not cover the whole plant life cycle. The rate of seed loss, e.g. seeds that did not return to seed bank due to predation or physical removal, such as flooding, was estimated as $Pl = 0.8$ (unpublished data). This estimation was partly based on the differences between mean seed production per plant and seed recovered in seed traps, but also by the differences between seed production per m^2 in 2004 and seed bank in 2005 in stabilized or increasing populations as Lj , Lt and Lb . The proportion of seeds removed by natural mortality from surface to 5 cm deep during the winter and until natural germination time was also estimated ($Pm = 0.05$) by averaging the values previously published for that species (Stoller and Wax, 1974; Willemsen, 1975).

In order to assess the sensitivity of the model, a sensitivity index was calculated (Pannell, 1997) as:

$$SI = (D_{\max} - D_{\min}) / D_{\max},$$

where D_{\max} is the output result when the parameter in question is set at its maximum value and D_{\min} is the result for the minimum parameter value. A large SI indicates that a small variation in that parameter will result in a large modification in the model output. The sensitivity of the model was tested only for the demographic parameters Pg , Ps and f because the two remaining Pl and Pm were estimated (no min-max values available).

RESULTS

Demographic parameters

Seed bank

The living seed bank (SB) in spring 2005 ranged on average (\pm SE) from 90 ± 40 to 1560 ± 348 seeds per m^2 (Figure 2.a) and was significantly different among populations ($F = 9.901$, $P < 0.001$). The seed bank of the two field-crop populations (Lm , Ln) and the set-aside Lj were lower than the other ones.

The frequencies of dormant seeds in spring before natural germination (Figure 2.b) were significantly different among populations ($F = 15.298$, $P < 0.001$) and ranged from 0 % to 11.30 ± 1.65 %, except for Lu where 27.45 ± 3.66 % of the seeds were dormant. The two populations with the lowest dormant seed frequencies were the field-crop Ln and the set-aside Rj .

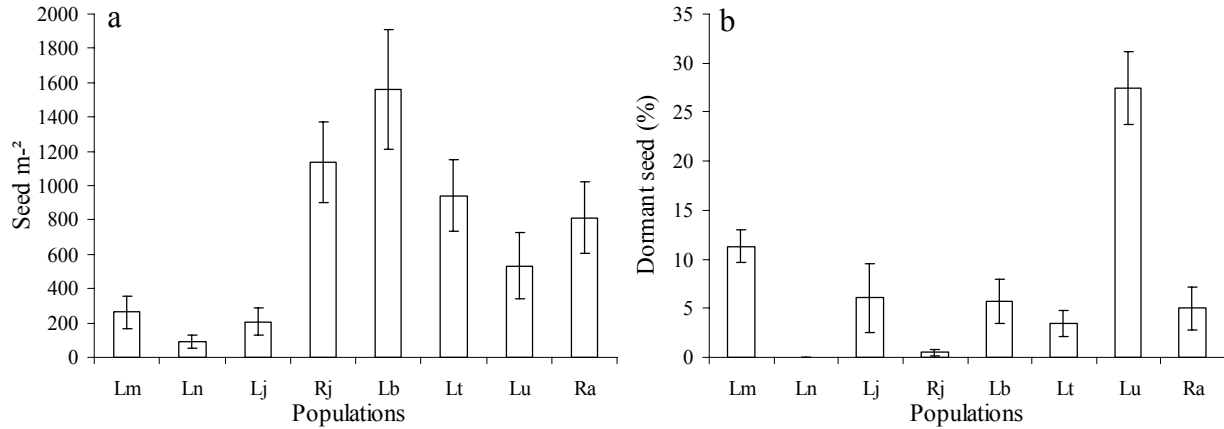


Figure 2. Mean (\pm SE) living seed density per m² (a) and their proportion of dormant seed (b) of the *A. artemisiifolia* upper soil seed bank (5 cm) of the different populations in 2005.

Seedling establishment, recruitment and survival

The mean (\pm SE) seedling emergence (SDL) ranged from 10.50 ± 1.26 to 644.00 ± 124.40 seedlings per m² depending on the population and year (Figure 3). Seedling emergences were higher in wasteland and riverbank habitats than in field-crops and set-asides. Seedling numbers varied also between years and globally increased in 2005, except for population *Lu*. A significant difference was found among populations ($F = 24.037$, $P < 0.001$) and years ($F = 39.033$, $P < 0.038$). However, a significant interaction between populations and years occurred ($F = 9.790$, $P < 0.001$). For most of populations, the seedling emergence period started at the end of March to middle April and spread through 20 days in field-crop populations and 30 days in other ones. Nevertheless, the population *Lu* growing in a wasteland, was an exception. In 2004, seedlings of *A. artemisiifolia* from *Lu* appeared at the same time as other populations, whereas in 2005 they appeared in average 72 days later than the others, when the water flooding the site was removed.

The mean (\pm SE) seedling recruitment (P_g) ranged from 12.56 ± 4.24 % to 86.25 ± 10.90 % (Table 2) and was significantly different among populations ($F = 4.720$, $P < 0.001$). No significant correlations were detected between soil seed bank and seedlings per m² within populations.

The mean (\pm SE) seedling survival until flowering (P_s) ranged from 24.70 ± 6.71 % to 98.80 ± 1.66 % (Table 2) with the exception of the 2004 *Rj* population (all the individuals died earlier in the growing season). Seedling survival rates were significantly different among

populations ($F = 15.668$, $P < 0.001$) but not between years ($F = 3.109$, $P < 0.08$). However, a significant interaction between populations and years ($F = 7.006$, $P < 0.001$) was found. In 2004, the lower survival rates were found in the two set-asides (Lj , Rj) and the higher in the two field-crop populations (Lm , Ln), whereas no such pattern was observed in 2005, mostly due to changes in vegetation competition levels and field-crop practices.

Finally, the plant density per quadrat was very stable for field-crop populations, but decreased quickly in the other ones in 2004. However, the density decreased for all the populations in 2005.

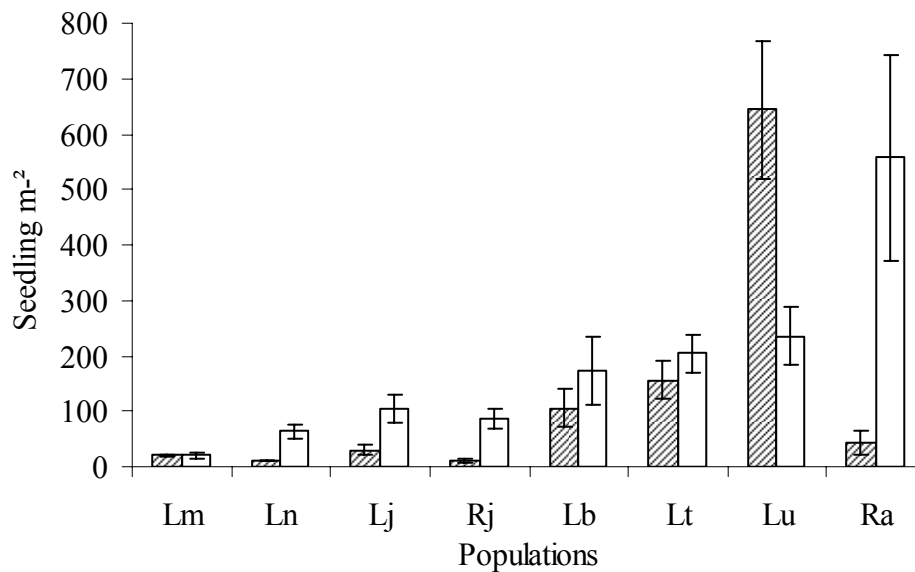


Figure 3. Mean (\pm SE) seedling density per m² per population in 2004 (hatched bars), 2005 (white bars).

Table 2. Mean (\pm SE) rate of seedling recruitment in 2005 and seedling survival until flowering time in 2004 and 2005.

Populations	Seedling recruitment (%)		Seedling survival (%)	
	2005		2004	2005
Lm	20.89 (10.00)		98.80(1.66)	78.50 (7.82)
Ln	86.25 (10.90)		93.20 (4.70)	63.70 (8.79)
Lj	59.36 (12.82)		45.30 (7.86)	83.67 (5.70)
Rj	27.15 (11.66)		0	37.80 (10.99)
Lb	12.56 (4.25)		66.57 (9.09)	49.10 (9.69)
Lt	32.52 (8.27)		68.75 (8.11)	24.70 (6.71)
Lu	66.40 (11.86)		64.80 (6.21)	54.40 (7.97)
Ra	51.74 (12.23)		64.30 (7.74)	32.70 (8.09)

Growth development and life history trait of plants

The final height, width, main stem diameter, secondary shoot number and dry mass of plants were significantly different among populations and years (Table 3 and 4). However, a significant interaction between populations and years occurred for all the parameters (Table 4). The plant height ranged on average (\pm SE) from 9.94 ± 0.79 cm in 2004 for *Lj* to 174.31 ± 5.15 cm for *Lm* population. The plants growing in the field-crop population *Lm* were the biggest ones both in 2004 and 2005, whereas the smaller ones were found in set-aside or wasteland populations. The variability of plants within and among populations or between the two years studied was high for all the life history traits measured. However, the contribution of the total variance of among-year variation in *A. artemisiifolia* height was very low (0.24 %) compared to the contribution of among population height within years (85.19 %) and contribution within populations (14.57 %).

The population *Rj* was not presented in Table 3 because all the individuals labelled at the beginning of the experiment died early in 2004 and the majority that did not die in 2005 was small and non fertile. The plant dry mass and seed number of *Lm* and *Ln* population were noted as absent in 2004 because the field-crops were harvested before the plants completed their seed maturation. Hence, these populations were excluded from the two-way ANOVA design (Table 4). For the same reasons the *Ln* population in 2005 had no seed production but final life history traits were measured before crop harvest.

The fecundity (*f*) of *A. artemisiifolia* plants ranged on average (\pm SE) from 36.01 ± 1.86 to 4659.23 ± 728.83 seeds per plant and was significantly different among populations and years (Table 3, 4). The seed production among the non-field-crop *A. artemisiifolia* populations varied with a maximum magnitude of 15, whereas in 2005 the mean seed per plant growing in the field-crop *Lm* was about 12-fold to 140-fold higher than in the non-field-crop populations.

Table 3. Mean (\pm SE) final life history traits of *A. artemisiifolia* plants developing in seven different populations during two growing seasons in 2004 and 2005.

Population	Plant height (cm)		Plant diameter (cm)		Stem diameter (cm)	
	2004	2005	2004	2005	2004	2005
Lm	86.20 (3.63)	174.31 (5.15)	30.20 (2.39)	61.97 (3.35)	0.80 (0.03)	0.96 (0.05)
Ln	72.38 (3.62)	38.54 (3.79)	39.50 (1.60)	16.09 (0.94)	1.02 (0.04)	0.35 (0.03)
Lj	9.94 (0.79)	14.39 (0.94)	4.45 (0.21)	3.29 (0.26)	0.09 (0.01)	0.20 (0.02)
Lb	41.70 (1.85)	17.44 (2.65)	22.80 (1.85)	6.50 (1.74)	0.45 (0.04)	0.17 (0.03)
Lt	37.31 (3.10)	10.13 (0.98)	11.16 (1.56)	2.88 (0.49)	0.27 (0.02)	0.16 (0.05)
Lu	62.88 (2.43)	53.16 (2.11)	10.99 (0.76)	12.81 (1.05)	0.24 (0.02)	0.35 (0.02)
Ra	36.08 (1.97)	12.10 (1.15)	20.45 (1.88)	2.43 (0.31)	0.38 (0.04)	0.10 (0.01)

Population	Secondary shoots		Plant dry mass (g)		Seed production	
	2004	2005	2004	2005	2004	2005
Lm	26.85 (1.27)	9.17 (0.60)	-	64.90 (10.21)	0	4659.23 (728.83)
Ln	23.73 (1.36)	16.03 (1.00)	-	1.75 (0.38)	0	0
Lj	1.49 (0.25)	1.81 (0.35)	0.12 (0.01)	0.20 (0.02)	34.62 (0.70)	40.54 (1.77)
Lb	10.33 (0.60)	2.31 (0.85)	6.67 (1.36)	0.92 (0.40)	502.45 (97.10)	91.58 (28.43)
Lt	6.35 (1.10)	0	1.99 (0.62)	0.09 (0.03)	168.20 (44.01)	32.83 (1.93)
Lu	4.75 (0.46)	9.78 (1.02)	1.14 (0.19)	4.82 (1.39)	107.43 (13.27)	370.10 (99.50)
Ra	10.55 (0.99)	0.38 (0.18)	3.66 (0.61)	0.14 (0.03)	287.10 (43.84)	36.01 (1.86)

Table 4. Two-way ANOVA of *A. artemisiifolia* height, width, main stem diameter secondary shoot number, dry mass (per plant) and seed production (per plant) parameters with effects of population, year and population x year interaction.

Source of variation	Height			Width			Stem diameter		
	df	MS	P	df	MS	P	df	MS	P
Population	6	114229.263	<0.001	6	15159.784	<0.001	6	5.257	<0.001
Year	1	1394.735	0.031	1	2254.871	<0.001	1	1.855	<0.001
Population x year	6	32104.518	<0.001	6	6209.555	<0.001	6	1.649	<0.001
Error	461	296.889		461	100.590		461	0.033	

Source of variation	Secondary shoots			Plant dry mass			Seed production		
	df	MS	P	df	MS	P	df	MS	P
Population	6	3488.605	<0.001	4	141.213	<0.001	4	719637.883	<0.001
Year	1	3976.129	<0.001	1	140.873	0.011	1	717903.065	0.011
Population x year	6	1006.761	<0.001	4	223.111	<0.001	4	1136997.649	<0.001
Error	462	28.854		320	21.292		320	108504.636	

The evolution of *A. artemisiifolia* height from emergence to flowering plants was different according to the population but also according to the years (Figure 4). In 2004, the two field populations (*Lm*, *Ln*) and the wasteland *Lu* reached their 50% height faster than the other ones. Furthermore, the population *Lm* reached its final height faster than the others. The pattern found in 2005 between populations was quite different from that of 2004 in particular for the *Ln*.

The relative growth rate in plant volume (RGRv) of *A. artemisiifolia* (Figure 5) was significantly different among populations ($F = 107.736, P < 0.001$) and years ($F = 10.366, P = 0.001$). However, a significant interaction between populations and years was detected ($F = 78.442, P < 0.001$). The RGRv in the two field-crops in 2005 were 3-fold to 5-fold higher than those from the other populations, whereas in 2004 only the RGRv of *Ln* was high. The RGRv was only similar between the two years for the most stable population *Lj*.

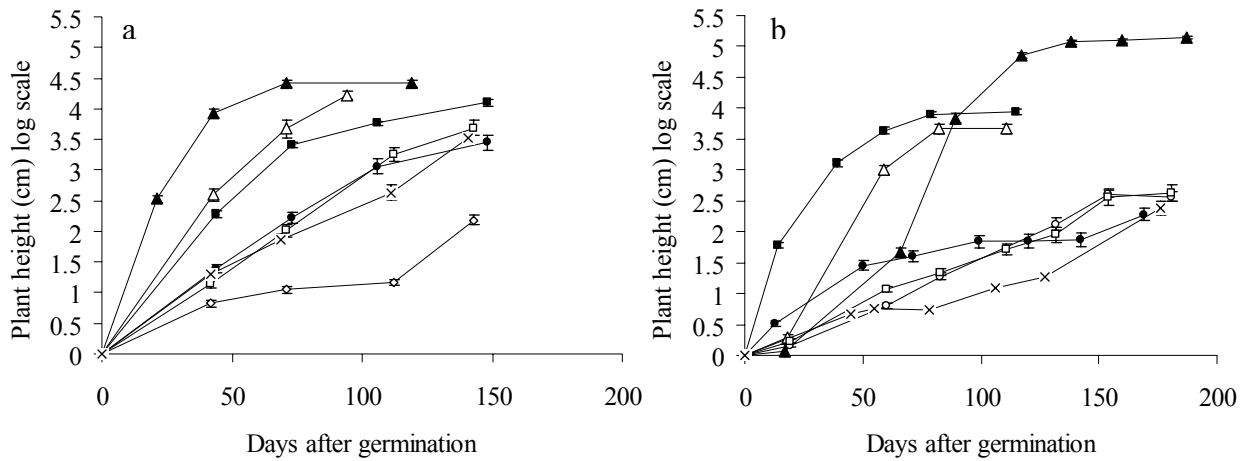


Figure 4. Mean (SE) of *A. artemisiifolia* plant height evolution during the growing season 2004 (a) and 2005 (b). The time duration was expressed in days after seedling emergence. Populations were labelled as follows: *Lm* (▲), *Ln* (△), *Lj* (○), *Lb* (□), *Lt* (●), *Lu* (■), *Ra* (×).

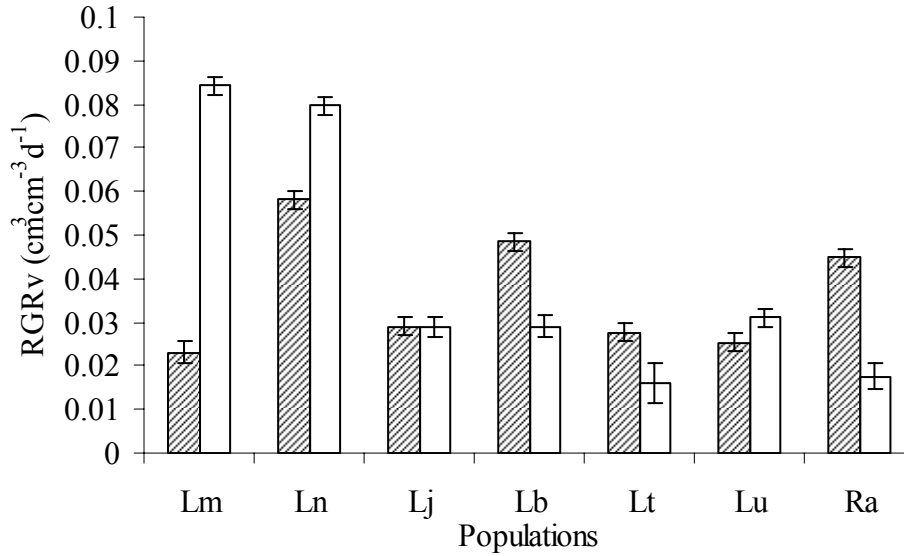


Figure 5. Mean (SE) of the relative growth rate in plant volume (RGRv) of *A. artemisiifolia* plants from different populations in 2004 (hatched bars), 2005 (white bars).

Seed rain

The seed rain (Table 5) was significantly different among populations ($F = 14.49$, $P < 0.001$) and years ($F = 4.82$, $P < 0.031$), whereas no significant interaction between populations and years ($F = 1.87$, $P < 0.123$) was found. In 2005, the seed rain started in mid-September and ended in December.

Table 5. Mean (\pm SE) seed rain per m^2 of *A. artemisiifolia* populations during two growing seasons in 2004 and 2005. Seed rain was calculated using plant fecundity and density per m^2 .

	Seed rain per m^2	
	2004	2005
Lm	0	72683.97 (12252.58)
Ln	0	0
Lj	519.11 (184.38)	3567.29 (897.62)
Rj	0	0
Lb	34193.94 (11760.00)	4212.70 (851.69)
Lt	18620.75 (5465.46)	1877.76 (685.69)
Lu	52547.90 (8440.17)	45744.66 (11193.07)
Ra	5160.99 (2125.85)	3744.88 (688.42)

Phenology of Ambrosia artemisiifolia

The phenology of *A. artemisiifolia* previously described in the experiments was schematized in Figure 6. On average, the plants started to release pollen 122 days after seedling emergence and seed rain started 170 days later and ended 262 days after seedling emergence. The population *Lu* was different from the others in 2005 due to water flooding that delayed the germination for two month and a half. The plants from *Lu* started to release pollen 20 days after the other local population (*Lt*). However, the *Lu* seed began at the same time as that of *Lt*. As for life history traits, the phenology of plants was also variable within and among populations.

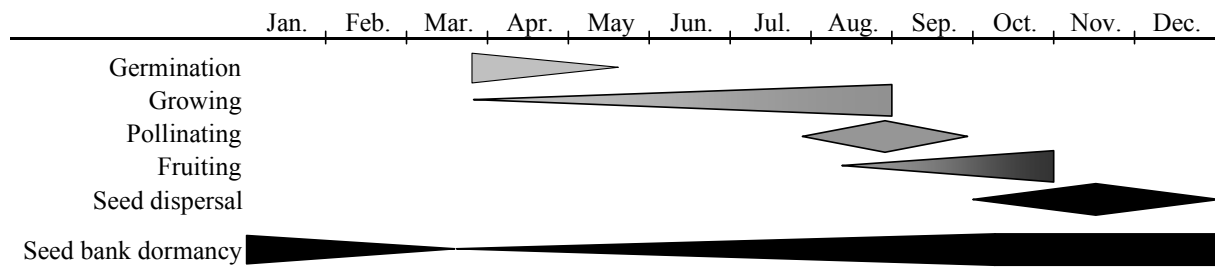


Figure 6. General phenophase of *A. artemisiifolia* life cycle in France

Population dynamics

Using the model described before and the values of parameters obtained in the experiments (P_g , P_s , f), we estimated the annual rate of population growth in 2005 for the different populations analysed. The population growth rate obtained for *Lm* ($\lambda = 153.56$) and *Lu* ($\lambda = 27.06$) populations indicated the potential of *A. artemisiifolia* to rapidly increase its populations in the absence of control measures. The population growth rates of *Lj* ($\lambda = 4.41$), *Lb* ($\lambda = 1.96$), *Ra* ($\lambda = 1.68$) and *Lt* ($\lambda = 1.17$) were lower than the previous ones, but also indicated a potential increase of populations. Finally, two populations (*Ln* and *Rj*) did not show any population increase due to the absence of seed production.

The high rate of potential population growth was mainly derived from the fecundity parameter (f). In the model described previously, parameters appears to be variable between populations depending on environmental conditions, but some of these parameters measured from 2004 to 2005 (i.e. survival rates, fecundity) also showed high variation from one year to the other year. The effects of changing the values of the different parameters were generally

high, indicating a high sensitivity of the model to all parameter variation (Table 6). The sensitivity analysis showed differences among populations. The two demographic processes that were most sensitive to parameter variation for populations *Lm*, *Lb* and *Lu* were firstly the fecundity (*f*) and secondly the seedling recruitment (*Pg*). For the two populations *Lt* and *Ra* the seedling survival (*Ps*) was the most sensitive. Finally, in *Lj* population, the most sensitive parameter was *Pg*.

Table 6. Demography sensitivity analysis for all the populations studied (except those with $\lambda = 0$).

Population	Parameters	Values			Sensitivity index
		Minimum	Maximum	Model parameters	
Lm	<i>Pg</i>	0.05	0.58	0.21	0.91
	<i>Ps</i>	0.40	1.00	0.79	0.60
	<i>f</i>	272	19083	4659	0.98
Lj	<i>Pg</i>	0.06	1.00	0.59	0.81
	<i>Ps</i>	0.50	1.00	0.84	0.46
	<i>f</i>	28	87	41	0.64
Lb	<i>Pg</i>	0.02	0.43	0.13	0.75
	<i>Ps</i>	0.03	0.88	0.49	0.69
	<i>f</i>	28	551	92	0.85
Lt	<i>Pg</i>	0.08	0.83	0.33	0.33
	<i>Ps</i>	0.00	0.69	0.25	0.70
	<i>f</i>	28	42	33	0.17
Lu	<i>Pg</i>	0.13	1.00	0.66	0.85
	<i>Ps</i>	0.26	1.00	0.54	0.74
	<i>f</i>	39	3688	370	0.99
Ra	<i>Pg</i>	0.14	1.00	0.52	0.51
	<i>Ps</i>	0.01	0.93	0.33	0.87
	<i>f</i>	27	60	36	0.45

DISCUSSION

The data obtained in the present study pinpointed the important demographic parameters in the population dynamics of *A. artemisiifolia*. Furthermore, the concomitant analysis of several populations growing in different habitat types enabled the quantification of the degree of variation among populations for these parameters.

The seed bank density of *A. artemisiifolia* in upper soil layer (5-cm depth) was highly heterogeneous among habitats, depending mostly on their historical uses (agricultural practices, soil tillage, etc.). The large amount of differences observed among populations concerning seed bank highlights the probable variability existing in population dynamics for that species. The majority of seeds (> 89 %) in soil was able to germinate earlier in spring. However, the particular wasteland population (*Lu*) showed high proportion of dormant seeds (27 %) mostly due to abiotic conditions (flooding conditions delaying the germination). Such phenomenon where seeds of *A. artemisiifolia* remained progressively dormant after natural germination time was previously documented (Béres and Hunyadi, 1984).

Seedling emergence and seedling recruitment from seed bank were also highly variable among populations and years. Seedling emergences appeared to be lower in field-crops and set-asides than in other ruderal and natural habitats. However, seedling recruitment did not show any pattern of differentiation between field-crops and other habitats. Other studies on seedling recruitment of *A. artemisiifolia* developing in field-crops showed lower values than those found in this study (Forcella *et al.*, 1992; Rothrock *et al.*, 1993; Webster *et al.* 2003). Differences were found in set-aside populations where seedling recruitment in *Rj* was 2-fold lower than in *Lj* due to higher vegetation coverage, suggesting inhibition of seedling emergence by light filtering. In *Daucus carota* L., the high coverage of perennial grass in a three-year fallow reduced significantly the rate of seedling emergence (Holt, 1972). The seedling survival until flowering was also highly different among populations and years and was in general lower in 2005 than in 2004. The survival rates were higher in field-crops than in others habitats for both years with highest value in 2005 for the set-aside *Lj*. Although the survival rates found in field-crops were consistent with those of 85% found by Gebben (1965), the survival of *A. artemisiifolia* in other habitats was lower probably because of competition, environmental stress and density dependence relationships. Increasing competition in undisturbed wasteland due to the secondary succession process currently acting in *Lu*, *Lt* and *Lb* populations is probably a major limiting factor of seedling emergence for that species. This is particularly true for the population *Rj* that did not show any plant

survival in 2004, due to high plant competition by perennial grasses combined with a water deficit observed in 2004. In 2005, about 38 % of *A. artemisiifolia* seedlings survived, but the plants were very small and failed to reproduce.

The growth and the final life history traits of *A. artemisiifolia* populations showed a strong variation among different habitats. A high plastic response of *A. artemisiifolia* genotypes was observed in early successional fields (Raynal and Bazzaz, 1975). In the present study, the evolution of plant height was also faster in first stage, and more particularly in field-crops, suggesting competition for light with the crop. The highest and largest plants were found in field-crops, except for *Ln* in 2005. The plants in *Ln* were smaller than those growing in *Lm*, but these plants did not achieve their growing stage due to harvest crop in July. The size of the *A. artemisiifolia* plants in field-crops were also correlated to the size of the crop sown, suggesting competition for light. In 2005 the average size of *A. artemisiifolia* in *Lm* was 2-fold higher than in 2004, probably because they grew in maize crop instead of sunflower, pea or bean less competitive for light.

Plant fecundity was also highly variable among populations and years. The *A. artemisiifolia* plants growing in field-crops produced more seeds per plant than those from other habitat types (except when they were harvested before seed maturation). Such finding was linked to the plant size as there is a positive relationship between plant size and the number of seed produced (Paquin and Aarssen, 2004). The highest seed rain was observed for the field-crop *Lm* in 2005. The discrepancy between estimate seed rain in autumn 2004 and surface soil seed bank sampled earlier in spring 2005 could be attributed to post dispersal predation. This phenomenon is a very important interaction in plants (Fenner, 1992). An important amount of predation of *A. artemisiifolia* seeds is strongly suspected although not fully documented. *A. artemisiifolia* seed predation by birds (sparrow or pheasant) was previously mentioned (Payne, 1962; Gebben, 1965). Raynal and Bazzaz (1975) found in undisturbed field plot an average of 42.6 ± 8.3 % of predation of seeds on plants (e.g. not yet dispersed) during the first year of their experiment. Such estimation did not include post dispersal seed predation. Post dispersal predation and removal of *A. artemisiifolia* by insects were also previously reported (Seaman and Marino, 2003; Gallandt *et al.* 2005). Moreover, important seed predation (88 %) has been also quantified for *Ambrosia trifida* L. (Harrison *et al.*, 2003), a congeneric species of *A. artemisiifolia* introduced in France. Another explanation for seed losses in *A. artemisiifolia* was suggested, namely as the influence of meteorological factors during the winter which broke the seed coats of a considerable proportion of seeds on the soil surface and provoke the death of the embryo (Béres and Hunyadi, 1984). Finally,

concerning the riverbank population *Ra*, this discrepancy in addition to predation could be largely explained by the river flooding as is the case for the gravel pit *Lu* where seeds are potentially displaced. The seed rain occurred for three months but was quite delayed for the population *Lu* due to the delay of its seed germination in spring.

Based on the data obtained from the different populations and years, a general life cycle of *A. artemisiifolia* in France is proposed (Figure 6). The seedling emergence begins from the end of March to April, according to the population. Then, the plant grows until their maximum pollinating time at the end of August. The pollination started in August until September with an increase of seed maturation until their dispersal from October to December. Then the dispersed dormant seeds will be added to the dormant seed bank and afterripen during winter to start a new cycle the next spring.

The variability of demographic parameters of *A. artemisiifolia* observed among populations could be attributed to environment. Otherwise, the capacities of the plant to adapt and respond to different environments could explain its invasive status. *Ambrosia artemisiifolia* is a dominant weed in early successional abandoned fields, but did not persist in older ones (Bazzaz, 1968; Raynal and Bazzaz, 1975). Our finding in the old set-aside habitat *Rj* with high perennials grass coverage confirmed this pattern.

The population growth rate integrates the whole life history of an organism within the context of its environment, and therefore is a useful tool for studying the patterns of invasiveness (Parker, 2000). In 2005, all the populations of *A. artemisiifolia* analyzed showed a λ value > 1 suggesting increasing population sizes except for *Ln* and *Rj*. The population growth rate obtained for *Lm* field-crop and *Lu* wasteland populations were particularly high ($\lambda = 153.56$, $\lambda = 27.06$), indicating a strong potential of *A. artemisiifolia* to rapidly increase its populations in the absence of control measures. A high population growth rate was also estimated using the same model for another weed, *Phalaris brachystachys* (Gonzalez-Andujar *et al.*, 2005). The population *Lj* showed a lower value of population growth ($\lambda = 4.41$), indicating that *A. artemisiifolia* can increase even in a set-aside situation, depending on the regime of disturbance and competition intensity. The populations *Lb*, *Lt* and *Ra* showed also lower values of growth rate ($\lambda = 1.96$, $\lambda = 1.17$, $\lambda = 1.68$) that were linked to the pressure of vegetation competition or in the case of *Ra*, to highly disturbance and displacement of seed bank by flooding. Finally, the two populations *Ln* and *Rj* had no increase of population due to the absence of seed production. In the case of the pea field-crop population (*Ln*), the *A. artemisiifolia* plants did not produce seeds before the crop harvest in July. However, this population could have the same population growth rate as *Lm*, depending on the crop

cultivated. The *A. artemisiifolia* growing in the population *Rj*, dominated by perennial grasses, did not produce any seed (as in 2004) due to high vegetation competition. Nevertheless, the seed bank decrease of *Ln* was faster than *Rj* population due to higher seedling recruitment.

These results demonstrated the possibility of *A. artemisiifolia* populations to grow faster in field-crop habitats and highlighted the need for a rapid control when infestation is detected.

The high sensitivity index estimated from the three parameters studied (P_g , P_s , f) suggest that using management practices that reduce seedling recruitment, seedling survival and plant fecundity may result in substantial changes in *A. artemisiifolia* populations. However, the highly sensitive parameters were different according to the habitat colonized by *A. artemisiifolia*. In *Lt* and *Ra* populations, the parameter influencing mostly the population increase rate was the seedling survival, which confirmed the observation made on the higher rates of plant death due to biotic or abiotic stresses. In the case of the set-aside *Lj*, the most sensitive parameter was the seedling recruitment corresponding to the high competition levels within the stabilized plant community. This result highlights the importance of soil covering for long-term *A. artemisiifolia* population management. Finally, in the populations where there were no limiting factors (*Lm*, *Lb*, *Lu*) the most important parameters were the seed production.

In order to understand and to describe *A. artemisiifolia* population dynamics, future research will need to focus especially on seed predation and on the long-term survey of population extinction in abandoned field. Such kind of descriptive data and basic analysis of population dynamics will give future tools and directions to develop more practical and developed models.

ACKNOWLEDGEMENT

This work was partly supported by the Regional Council of Rhône-Alpes and the Regional Council of Burgundy by different societies (ARVALIS, APRR, and CETIOM). H. Meiss, A. Roulin, C. Riget and G. Louvriot are acknowledged for their technical assistance. We also thank J-L. Demizieux for his helpful comments on the manuscript.

LITERATURE CITED

- Bassett IJ, Crompton CW. 1975.** The biology of Canadian weeds: 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Canadian Journal of Plant Science* **55**: 463-476.
- Bazzaz FA. 1968.** Succession on abandoned fields in the Shawnee hills, Southern Illinois. *Ecology* **49**: 924-936.
- Béres I, Hunyadi K. 1984.** Dormancy and germination of common Ragweed (*Ambrosia elatior* L.) seeds in the field in Hungary. *Acta Agronomica Academiae Scientiarum Hungaricae* **33**: 383-387.
- Chikoye D, Hunt LA, Swanton CJ. 1996.** Simulation of competition for photosynthetically active radiation between common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) and dry bean (*Phaseolus vulgaris*). *Weed Science* **44**: 545-554.
- Chikoye D, Swanton CJ. 1995.** Evaluation of 3 Empirical-Models depicting *Ambrosia artemisiifolia* competition in white bean. *Weed Research* **35**: 421-428.
- Chikoye D, Weise SF, Swanton CJ. 1995.** Influence of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) time of emergence and density on white bean (*Phaseolus vulgaris*). *Weed Science* **43**: 375-380.
- Chollet D, Drieu Y, Molines J, Pauget J. 1999.** Comment lutter contre l'Ambroisie à feuilles d'armoise. *Perspectives Agricoles* **250**: 78-82.
- Clewis SB, Askew SD, Wilcut JW. 2001.** Common ragweed interference in peanut. *Weed Science* **49**: 768-772.
- Cox GW. 2004.** *Alien species and evolution: the evolutionary ecology of exotic plants, animals, microbes, and interacting native species*. Island Press, Washington.
- Deen W, Hunt T, Swanton CJ. 1998a.** Influence of temperature, photoperiod, and irradiance on the phenological development of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Weed Science* **46**: 555-560.
- Deen W, Hunt LA, Swanton CJ. 1998b.** Photothermal time describes common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) phenological development and growth. *Weed Science* **46**: 561-568.
- Deen W, Swanton CJ, Hunt LA. 2001.** A mechanistic growth and development model of common ragweed. *Weed Science* **49**: 723-731.
- Dickerson CT, Sweet RD. 1971.** Common ragweed ecotypes. *Weed Science* **19**: 64-66.
- Fenner M. 1992.** *The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford.
- Forcella F, Wilson, RG, Renner, KA, Dekker, J, Harvey, RG, Alm, DA, Buhler, DD, Cardina, J. 1992.** Weed seedbanks of the U.S. corn belt: magnitude, variation, emergence, and application. *Weed Science* **40**: 636-644.
- Gallandt ER, Molloy T, Lynch RP, Drummond FA. 2005.** Effect of cover-cropping systems on invertebrate seed predation. *Weed Science* **53**: 69-76.
- Gebben AI. 1965.** *The ecology of common ragweed, Ambrosia artemisiifolia L., in southeastern*. Ph.D. thesis, University of Michigan.
- Gonzalez-Andujar JL, Jimenez-Hidalgo M, Garcia-Torres L, Saavedra M. 2005.** Demography and population dynamic of the arable weed *Phalaris brachystachys* L. (short-spiked canary grass) in winter wheat. *Crop Protection* **24**: 581-584.
- Harrison SK, Regnier EE, Schmoll JT. 2003.** Postdispersal predation of giant ragweed (*Ambrosia trifida*) seed in no-tillage corn. *Weed Science* **51**: 955-964.
- Heckel E. 1906.** Sur l'*Ambrosia artemisiifolia* L. et sa naturalisation en France. *Bulletin de la Société Botanique de France* **53**: 600-620.
- Holt BR. 1972.** Effect of arrival time on recruitment, mortality, and reproduction in successional plant populations. *Ecology* **53**: 668-673.

- Hulme PE. 1998.** Post-dispersal seed predation and seed bank persistence. *Seed Science Research* **8**: 513-519.
- Laaidi M, Laaidi K, Besancenot JP, Thibaudon M. 2003.** Ragweed in France: an invasive plant and its allergenic pollen. *Annals of Allergy, Asthma and Immunology* **91**: 195-201.
- Lambrecht-Mcdowell SC, Radosevich SR. 2005.** Population demographics and trade-offs to reproduction of an invasive and non invasive species of *Rubus*. *Biological Invasions* **7**: 281-295.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. 2000.** Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* **10**: 689-710.
- Marra MC, Carlson GA. 1983.** An economic threshold model for weeds in soybeans (*Glycine max*). *Weed Science* **31**: 604-609.
- Myers MW, Curran WS, VanGessel MJ, Calvin DD, Mortensen DA, Majek BA, Karsten HD, Roth GW. 2004.** Predicting weed emergence for eight annual species in the northeastern United States. *Weed Science* **52**: 913-919.
- Pannell DJ. 1997.** Sensitivity analysis of normative economic models: theoretical framework and practical strategies. *Agricultural Economics* **16**: 139-152.
- Paquin V, Aarssen, LW. 2004.** Allometric gender allocation in *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) has adaptive plasticity. *American Journal of Botany* **91**: 430-438.
- Parker IM. 2000.** Invasion dynamics of *Cytisus scoparius*: a matrix model approach. *Ecological Applications* **10**: 726-743.
- Payne WW. 1962.** *Biosystematic studies of four widespread weeding species of ragweeds (Ambrosia: Compositae)*. Ph.D. thesis, University of Michigan.
- Raynal DJ, Bazzaz FA. 1975.** Interference of winter annuals with *Ambrosia artemisiifolia* in early successional fields. *Ecology* **56**: 35-49.
- Rejmanek M, Richardson DM. 1996.** What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* **77**: 1655-1661.
- Richards CL, Bossdorf O, Muth NZ, 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.
- Rothrock PE, Squiers ER, Sheeley S. 1993.** Heterogeneity and size of a persistent seedbank of *Ambrosia artemisiifolia* L and *Setaria faberi* Herrm. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **120**: 417-422.
- Roy J. 1990.** In search of the characteristics of plant invaders. In Di Castri F, Hansen AJ, Debussche M, eds. *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 335-352.
- Seaman RE, Marino PC. 2003.** Influence of mound building and selective seed predation by the red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) on an old-field plant assemblage. *Journal of the Torrey Botanical Society* **130**: 193-201.
- Sheppard AW, Shaw RH, Sforza R. 2006.** Top 20 environmental weeds for classical biological control in Europe: a review of opportunities, regulations and other barriers to adoption. *Weed Research* **46**: 93-117.
- Sokal RR, Rohlf FJ. 1981.** *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman WH and Co., New York, second edition.
- Stoller EW, Wax LM. 1974.** Dormancy changes and the fate of some annual weed seeds in the soil. *Weed Science* **22**: 151-155.
- Thompson K, Bakker JP, Bekker RM. 1997.** *The soil seed banks of north west Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Toole AH, Brown E. 1946.** Final results of the Duvel buried seed experiment. *Journal of agricultural research* **72**: 201-210.

- Webster TM, Cardina J, White AD. 2003.** Weed seed rain, soil seed banks, and seedling recruitment in no-tillage crop rotations. *Weed Science* **51**: 569-575.
- Willemsen RW. 1975.** Dormancy and germination of common ragweed seeds in the field. *American Journal of Botany* **62**: 639-643.
- Willemsen RW, Rice EL. 1972.** Mechanism of seed dormancy in *Ambrosia artemisiifolia*. *American Journal of Botany* **59**: 248-257.
- Williamson M. 1996.** *Biological invasions*. London: Chapman and Hall.
- Williamson M. 1999.** Invasions. *Ecography* **22**: 5-12.
- Williamson M, Fitter A. 1996.** The characters of successful invaders. *Biological Conservation* **78**: 163-170.

2.4 Caractérisation de l'adaptation locale et/ou de la plasticité phénotypique des populations d'*A. artemisiifolia*

2.4.1 Introduction

Deux types de stratégies contrastées peuvent être observées durant les processus d'invasion : l'adaptation locale des populations une importante plasticité phénotypique des individus (Parker *et al.*, 2003 ; Kawecki et Ebert, 2004 ; Richards *et al.*, 2006). L'adaptation locale se définit comme un changement génétique au niveau d'une population en réponse à une pression de sélection. Une population va subir une évolution de ses traits d'histoire de vie (THV) qui va lui conférer un avantage sélectif sous une contrainte environnementale locale donnée. La plasticité phénotypique se définit comme la production de phénotypes différents pour un même génotype lorsqu'il est soumis à des changements de conditions environnementales. De nombreux organismes expriment de la plasticité phénotypique en réponse à des facteurs abiotiques ou biotiques liés à leur environnement (Miner *et al.*, 2005). Cette réponse plastique peut s'exprimer sur la physiologie, la morphologie, la croissance, la démographie ou tout autre THV de manière plus générale. La réponse plastique aux facteurs environnementaux peut également être différente entre génotypes d'une même population entraînant une variabilité de la plasticité phénotypique intra-populationnelle (interaction entre génotype et environnement - GxE ; Miner *et al.*, 2005). Selon certains auteurs, la plasticité pourrait être maintenue par la sélection naturelle (plasticité adaptative ; Miner *et al.*, 2005). Elle serait même dans certains cas un trait héritable et pourrait évoluer indépendamment des autres traits (Scheiner, 1993). Par conséquent, la connaissance des phénomènes de régulation de la plasticité par la sélection peut être considérée comme une étape nécessaire vers la compréhension et l'explication du succès des espèces envahissantes et de l'évolution des organismes dans les communautés envahies.

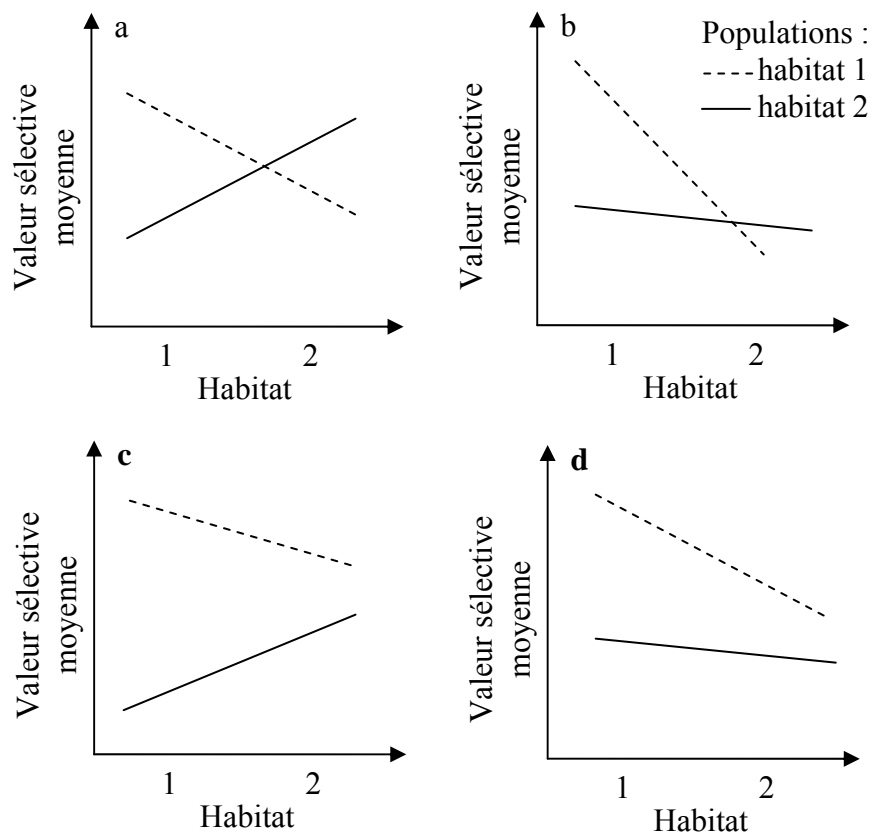
La capacité de survie et de reproduction dans des conditions environnementales différentes favorisent le succès d'invasion des espèces possédant des génotypes généralistes « general-purpose genotypes » (Baker, 1965 ; Parker *et al.*, 2003). Cette plasticité permet aux organismes d'exprimer des phénotypes avantageux dans une plus large gamme d'environnements (Sultan, 2001 ; Richards *et al.*, 2005) et peut être considérée comme une réponse fonctionnelle qui maximise la valeur sélective dans des environnements hétérogènes (Barrett et Richardson, 1986 ; Coleman *et al.*, 1994). Par opposition, de récentes études

suggèrent que le succès d'invasion de certains organismes pourrait être favorisé par leur adaptation rapide et successive aux nouveaux environnements colonisés dans la mesure où leur potentiel évolutif est suffisant (Williamson, 1996 ; Kawecki et Ebert, 2004).

Cependant, le rôle respectif de l'adaptation et de la plasticité dans l'historique et les processus des invasions a très peu été étudié jusqu'à présent (Parker *et al.*, 2003 ; Dybdahl et Kane, 2005). Différentes approches expérimentales permettent de détecter la présence d'adaptation locale ou de plasticité phénotypique dans les processus de colonisation des espèces envahissantes (Parker *et al.*, 2003, Kawecki et Ebert, 2004). Les études en laboratoire et en parcelles expérimentales, où des populations d'origine différentes sont étudiées dans des conditions standards, permettent de déterminer si les différences observées entre les populations ont une base génétique (Parker *et al.*, 2003). En revanche, ces approches ne permettent pas de distinguer la nature du potentiel adaptatif de la variabilité génétique (Rice et Mack, 1991b). Une approche plus complète et classiquement utilisée consiste à réaliser des transplantations réciproques permettant de déterminer si les organismes sont mieux adaptés à leur environnement natal ou au contraire sont plutôt performants dans tous les environnements (Clausen *et al.*, 1948). Cette méthode permet d'analyser la variation des THV des organismes et la signification adaptative des éventuelles différenciations génétiques observées (Schmid, 1992). D'après Antonovics et Primack (1982), les transplantations réciproques donnent une vision plus réaliste des effets génétiques et environnementaux car elles prennent en compte les facteurs biotiques (par exemple pression de prédation) qui peuvent être importants dans le développement d'une adaptation locale. L'adaptation locale se détecte lorsque la valeur sélective moyenne de la population transplantée dans son habitat d'origine est supérieure à celle des populations d'origine différentes (Encadré 2.1.a,b). A l'opposé, l'absence d'adaptation locale se détecte dans le cas où certaines populations sont toujours plus performantes que d'autres et peuvent ainsi avoir une valeur sélective supérieure à la population locale se trouvant dans son propre environnement (Encadré 2.1.c,d). Cependant, certains cas de figure sont ambigus (Encadré 2.1.c) et peuvent quand même être le reflet d'adaptation locale masquée par des biais expérimentaux ou correspondre à une pré-adaptation accidentelle de certaines populations aux conditions environnementales testées (Kawecki et Ebert, 2004). L'approche la plus classique pour comparer la valeur sélective des populations et des génotypes consiste à mesurer les THV des organismes comme par exemple, la fécondité, la survie, le poids ou la hauteur (Kawecki et Ebert, 2004).



Encadré 2.1. Détection de l'adaptation locale.



Les résultats obtenus dans le cadre d'expérimentations en laboratoire, parcelles cultivées ou transplantations réciproques *in natura*, permettent de mettre en évidence des processus d'adaptation locale en comparant les valeurs sélectives moyennes de différentes populations dans différents environnements.

Quatre situations peuvent être observées :

(a, b) mise en évidence d'adaptation locale, la valeur sélective moyenne de la population dans son habitat d'origine est toujours supérieure à celle des autres populations.

(c, d) pas d'adaptation locale, la valeur sélective moyenne de la population dans son habitat d'origine n'est pas toujours supérieure à celle des autres populations et certaines populations sont plus performantes que d'autres dans tous les habitats.

(d'après Kawecki et Ebert, 2004)

Au delà de la comparaison des valeurs sélectives moyennes obtenues par population, dans le cas de l'étude de la plasticité phénotypique, il est primordial d'analyser la réponse spécifique de chaque génotype. La réponse d'un génotype dans différents environnements appelée « normes de réaction » (Encadré 2.2.a) permet de caractériser la direction et l'amplitude de la plasticité des individus (Encadré 2.2.b). De plus, comme les différences entre les individus peuvent être à la fois sous la dépendance de facteurs génétiques et environnementaux, les normes de réaction par génotype permettent de révéler l'existence d'interactions entre génotype et environnement (Schlichting, 1986 ; Stearns, 1992 ; Encadré 2.3).

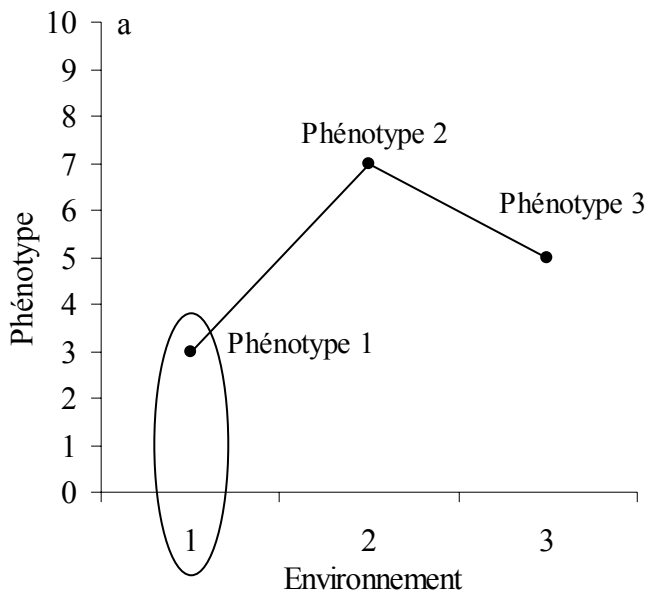
Chez l'ambrosie, l'importante variabilité des THV mise en évidence au niveau intra et inter-populationnel dans les expérimentations précédentes suggère que cette espèce possède une importante plasticité phénotypique. Cette hypothèse a été testée expérimentalement à partir de transplantations réciproques entre des populations françaises envahissantes se développant dans des habitats contrastés.

Plus spécifiquement, plusieurs questions sont posées :

- les populations d'ambrosie introduites et envahissantes sont-elles adaptées localement ?
- dans le cas contraire :
 - existe-t-il une importante plasticité phénotypique des individus ?
 - l'expression de cette plasticité phénotypique varie-t-elle entre populations ?
 - peut-on détecter des interactions entre génotypes et environnements ?
 - cette capacité de réponse aux contraintes environnementales permet-elle d'expliquer le succès d'envahissement de l'espèce ?



Encadré 2.2. Normes de réaction d'un génotype soumis à différentes contraintes environnementales



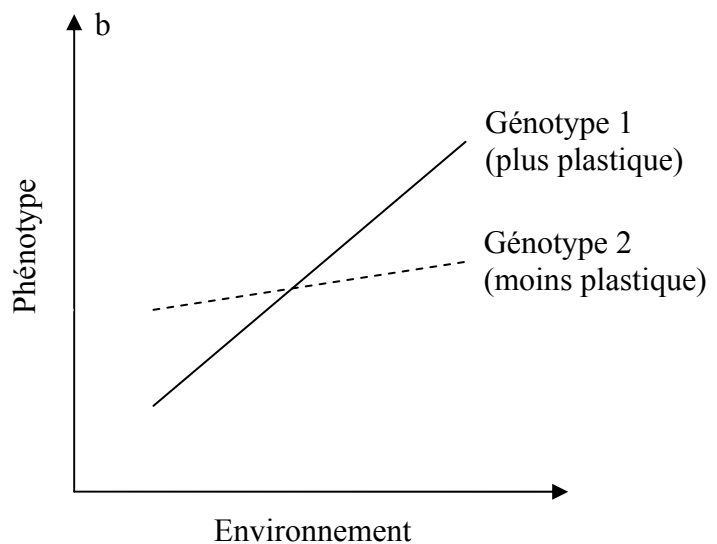
(d'après Sultan, 2000)

(a) Le schéma de réponse phénotypique d'un génotype donné face à la variabilité environnementale est défini par sa norme de réaction. La norme de réaction d'un génotype quel que soit le trait mesuré peut être décrite par un graphique représentant sa valeur phénotypique dans chaque environnement testé.

(b) Ce type de représentation produit une association explicite entre un phénotype donné et l'environnement particulier dans lequel il est exprimé (i.e. phénotype 1 et environnement 1 ci-contre).

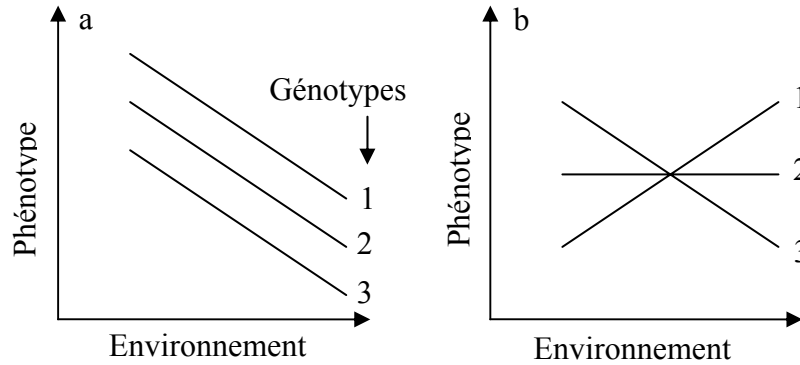
(b) Les normes de réaction pour un groupe de génotypes peuvent être visualisées conjointement pour décrire graphiquement le schéma de la variance génotypique intra et inter-environnement. Le degré de plasticité de chaque génotype peut être comparé en analysant l'amplitude de la variation observée entre environnements.

(d'après Pigliucci, 2005)





Encadré 2.3. Détermination graphique de la présence d'interactions entre génotypes et environnements dans le cadre de l'étude de la plasticité des traits des organismes



L'utilisation de normes de réactions par génotype permet la détection d'éventuelles interactions entre génotypes et environnements (GxE) à l'inverse des représentations des phénotypes moyens par populations transplantées dans des environnements différents. (a) les normes de réaction sont parallèles, il n'y a pas d'interaction GxE ; (b) les interactions GxE existent car les normes de réaction ne sont pas parallèles, elles sont importantes car elles se croisent et le potentiel de réponse varie de large et négatif à large et positif.

(d'après Stearns, 1992)

2.4.2 Matériel et Méthodes

Populations étudiées

Trois populations différenciées sur la base de leur localisation géographique et de leur habitat ont été étudiées (Tableau 2.1). Afin d'obtenir un gradient géographique/climatique, ces populations ont été échantillonnées du nord au sud de la vallée du Rhône (zone principale d'invasion de l'ambrosie en France). Les conditions climatiques (précipitations cumulées, températures moyennes et ensoleillement) durant la période d'expérimentation (20 mai - 28 septembre 2005) sont décrites dans le Tableau 2.1. Les populations échantillonnées (>5 000 ambrosies) ont été sélectionnées dans des habitats contrastés : gravière abandonnée (population *Lu*), zone de décombres située dans un chantier de construction périurbain (population *Lb*) et grève de rivière (population *Ra*). Les habitats de ces populations se distinguent par un assemblage de végétation spécifique (Tableau 2.1). Ils sont également caractérisés par des compositions différentes de sol, allant de sols alcalins à acides, contenant des quantités de carbone (C) et d'azote (N) plus ou moins optimales pour le développement des plantes et de texture variable, d'argilo limoneuse à limono sableuse (Tableau 2.1).

Tableau 2.1. Localisation, description écologique des habitats (diversité, familles et types biologiques dominants, caractéristiques du sol) et conditions climatiques (durant l'expérimentation) des trois populations d'ambrosie réciproquement transplantées. C/N: rapport carbone/azote.

Population	Localisation			Description des habitats		
	Localité	Longitude (E)	Latitude (N)	Habitat	Richesse spécifique	Famille* - type biologique**
Lu	Lux	05° 12' 56"	47° 27' 02"	gravière	25	Ro, Fa, Sa - T, H, G, P
Lb	La Boisse	05° 01' 48"	45° 49' 42"	décombres	28	Po, As - T, H
Ra	Alex	04° 56' 39"	44° 44' 26"	grève de rivière	36	As, Pl, Sa - T, H, G
Population	Conditions climatiques (mai-septembre 2005)			Caractéristiques du sol		
	Précipitation (mm)	Température moyenne (°C)	Rayonnement global (J/cm ²)	pH KCl	C/N	Texture***: argile - limon - sable (%)
Lu	234,1	18,2	2013,2	7,57	9,3	30,2 - 40,8 - 29,0
Lb	188,6	20,4	2394,7	6,85	12,2	15,9 - 30,2 - 53,9
Ra	164,0	20,8	2193,9	8,60	12,6	4,6 - 13,6 - 81,8

* Familles dominantes : As, Asteraceae; Fa, Fabaceae; Pl, Plantaginaceae; Po, Poaceae; Ro, Rosaceae; Sa, Salicaceae

** Types biologiques (Raunkiaer) dominants : T, Therophyte; H, Hemicryptophyte; G, Geophyte; P, Phanerophyte

*** Taille des particules: argile (< 2 µm), limon (2-50 µm), sable (50-2000 µm)

Expérimentation de transplantation réciproque

Des lots d'akènes matures d'ambrosie ont été prélevés en automne 2004, sur 30 plantes mères échantillonnées de manière aléatoire. Le poids moyen des akènes par plante mère a été mesuré pour un sous échantillon de 20 akènes afin d'évaluer l'effet maternel. Les akènes ont été stratifiés durant 4 semaines (stratification humide à 4°C, dans l'obscurité) au début du printemps 2005. Afin de déclencher le processus de germination, les akènes ont ensuite été mis en chambre de germination (24°C / 11 h jour : 15°C / 13 h nuit), deux jours avant le repiquage sur le terrain. Au niveau des populations, les akènes provenant de chaque plante mère sont considérés comme des génotypes. Les 30 génotypes des trois populations ont été semés réciproquement et de manière aléatoire dans les trois habitats au printemps 2005. Seuls les akènes ayant débuté leur germination et se trouvant au même stade de développement (premier jour d'apparition de la radicule, radicule inférieure à 5 mm) ont été repiqués afin de ne pas induire de décalage entre les génotypes et les populations dans les habitats. Le semis des populations dans l'habitat *Lu* (mi-juin) a été retardé d'environ un mois par rapport aux deux autres populations *Lb* et *Ra* (mi-mai) du fait de l'inondation du site. Pour chaque génotype, trois akènes ont été semés afin d'obtenir au moins un représentant par génotype au final et ont été identifiés par des étiquettes. Les génotypes ont été semés sur une surface de 30 m² et espacés de 0,5 m afin de limiter la compétition intra-spécifique. Les plantules surnuméraires ont été supprimées au bout d'une semaine et la végétation naturelle a été éliminée tout au long de l'expérimentation. Au bout de 10 jours, la longueur (*L*) et la largeur (*I*) d'un cotylédon par plantule ont été mesurées afin de tester l'effet maternel (Parker *et al.*, 2003). La hauteur (de la base à l'extrémité de la tige principale) des ambrosies a été mesurée à quatre reprises durant le cycle de développement. A la fin de l'expérimentation (fructification, fin septembre), les ambrosies matures ont été récoltées et leur hauteur, leur diamètre (mesuré au 2/3 de la hauteur de la plante), leur nombre de ramifications secondaires et leur poids sec (séchées à 80°C pendant 48 heures) ont été mesurés.

Analyse des résultats

L'effet maternel a été évalué en comparant le poids des semences entre chaque population avec une ANOVA à un facteur avec l'effet population fixe et par des comparaisons multiples par paire selon la procédure de Bonferroni. L'effet maternel a également été évalué en comparant la surface des cotylédons ($\pi \times L \times I$) entre les populations,

dans chaque habitat en utilisant une ANOVA à un facteur avec l'effet population fixe. Le taux de croissance relatif (RGR) des ambrosies a été calculé comme suit :

$$\text{RGR} = (\ln Pt_2 - \ln Pt_1) / (t_2 - t_1),$$

où P est le poids sec des ambrosies matures (t_2) et le poids moyen initial des akènes (t_1) exprimé en g en fonction du temps exprimé en jour.

La hauteur, l'envergure, le nombre de ramifications, le poids sec et le RGR des ambrosies ont été comparés en utilisant une ANOVA à deux facteurs avec habitat et population en effets fixes. Le coefficient de variation (CV) a été calculé afin de comparer l'amplitude des variations des différents THV par population et par habitat. L'évolution de la hauteur dans le temps a été analysée à la fois entre habitats par population et entre populations par habitat avec une ANOVA à un facteur en mesures répétées, avec l'effet population fixe.

Les données ont été analysées à l'aide d'une analyse factorielle discriminante (AFD) (Fisher, 1936) afin de visualiser les différences entre les populations transplantées dans les différents habitats sur la base de leurs THV combinés. Cette analyse crée de nouvelles variables (représentées par les axes discriminants) à partir d'une combinaison linéaire des variables originales et permet ainsi de discriminer les observations. La qualité de la discrimination a également été testée par des matrices de confusion qui analysent la probabilité, pour chaque observation, d'appartenance à chacune des classes définies *a priori*.

La normalité des données et l'homogénéité des variances ont été testées avant de réaliser les analyses de variance. Seules les données correspondant aux génotypes ayant survécu à la fois dans les trois habitats ont été conservées dans les analyses statistiques. Les analyses statistiques ont été réalisées avec le programme SYSTAT 11 pour Windows en utilisant un seuil de significativité de $\alpha = 0,05$.

2.4.3 Résultats

Une différence significative du poids des akènes a été observée entre les trois populations testées ($F = 5,109$; $P = 0,008$). Les poids moyens des akènes des populations *Lb* et *Ra* ne sont pas significativement différents ($P = 0,968$) alors que des différences significatives ont été observées entre les populations *Ra* et *Lu* ($P = 0,001$) et *Lb* et *Lu* ($P = 0,043$). De même, une différence significative de la surface des cotylédons entre les populations a été observée dans les habitats *Lb* ($F = 5,070$; $P = 0,008$) et *Lu* ($F = 7,488$; $P = 0,001$) mais pas au niveau de l'habitat *Ra* ($F = 0,158$; $P = 0,854$).

La hauteur, l'envergure, le nombre de ramifications et le poids sec des ambrosies matures ainsi que leur RGR final sont significativement différents entre habitats mais pas entre populations (Tableau 2.2, Tableau 2.3). De plus, aucune interaction significative entre les habitats et les populations n'a été détectée. L'AFD prenant en compte l'ensemble des variables mesurées montre également le même schéma de différenciation entre les habitats (Figure 2.1.b). Les deux premiers axes de l'AFD expliquent 95,57 % de la variance totale avec l'axe 1 expliquant à lui seul la majorité de cette variation (84,31 %). Parmi les variables analysées, le poids sec est le critère qui paraît être le plus discriminant (plus forte corrélation avec l'axe 1 ; Figure 2.1.a). En moyenne, seulement 38,74 % des ambrosies ont bien été assignées à leur population et habitats de transplantation confirmant ainsi la faible discrimination entre les populations.

Tableau 2.2. Comparaison des traits d'histoire de vie mesurés sur les ambrosies matures entre populations et entre habitats avec une ANOVA à 2 facteurs fixes.

Variable	Source de variation	df	MS	F	P
Hauteur (cm)	Habitat	2	20058,503	60,311	< 0,001
	Population	2	277,434	0,834	0,436
	Habitat x Population	4	77,367	0,233	0,920
	Erreur	141	332,585		
Envergure (cm)	Habitat	2	7419,533	14,198	< 0,001
	Population	2	142,032	0,272	0,762
	Habitat x Population	4	221,577	0,424	0,791
	Erreur	141	522,561		
Nombre de ramifications	Habitat	2	4462,761	87,484	< 0,001
	Population	2	88,498	1,735	0,180
	Habitat x Population	4	27,605	0,541	0,706
	Erreur	141	51,012		
Poids sec (g)	Habitat	2	8853,521	8,346	< 0,001
	Population	2	3055,431	2,880	0,059
	Habitat x Population	4	598,356	0,564	0,689
	Erreur	141	1060,811		
RGR (gg ⁻¹ jour ⁻¹)	Habitat	2	6,1 10 ³	29,583	< 0,001
	Population	2	0,1 10 ³	0,538	0,585
	Habitat x Population	4	0,1 10 ³	0,550	0,699
	Erreur	141	0,2 10 ³		

Tableau 2.3. Moyenne (\pm erreur standard) des traits d'histoire de vie d'*Ambrosia artemisiifolia* par population dans chacun des habitats de transplantation et variations intra-habitats. CV = coefficient de variation.

Population Trait	Habitat	N	Moyenne (\pm ES)	CV (%)	Minimum	Maximum
Lb						
Hauteur (cm)	Lb	15	66,7 (\pm 6,0)	34,6	20	118
	Lu	15	67,8 (\pm 3,1)	17,6	43	87
	Ra	15	30,0 (\pm 3,3)	42,5	14	60
Envergure (cm)	Lb	15	46,2 (\pm 6,9)	57,9	9	100
	Lu	15	52,0 (\pm 4,5)	33,4	13	75
	Ra	15	28,2 (\pm 5,5)	75,7	4	83
Nombre de ramifications	Lb	15	20,5 (\pm 2,1)	39,6	4	35
	Lu	15	29,6 (\pm 1,8)	23,5	14	43
	Ra	15	9,6 (\pm 1,6)	65,0	0	20
Poids sec (g)	Lb	15	32,2 (\pm 11,7)	141,2	1,4	150,3
	Lu	15	35,9 (\pm 4,5)	48,1	5,5	73,3
	Ra	15	9,0 (\pm 4,4)	187,6	0,4	63,9
RGR ($gg^{-1}jour^{-1}$)	Lb	15	0,082 (\pm 0,003)	16,2	0,059	0,106
	Lu	15	0,085 (\pm 0,002)	7,2	0,069	0,096
	Ra	15	0,065 (\pm 0,004)	24,0	0,043	0,098
Lu						
Hauteur (cm)	Lb	17	58,9 (\pm 6,1)	43,0	15	125
	Lu	17	65,5 (\pm 3,3)	20,8	40	90
	Ra	17	27,3 (\pm 3,7)	56,5	6	64
Envergure (cm)	Lb	17	41,5 (\pm 7,3)	72,0	7	120
	Lu	17	56,5 (\pm 2,5)	18,5	40	71
	Ra	17	25,9 (\pm 5,7)	91,0	3	70
Nombre de ramifications	Lb	17	19,1 (\pm 1,8)	39,9	4	31
	Lu	17	29,0 (\pm 0,7)	10,4	23	34
	Ra	17	8,9 (\pm 1,9)	88,5	0	23
Poids sec (g)	Lb	17	18,7 (\pm 5,6)	123,7	0,5	68,7
	Lu	17	39,5 (\pm 3,8)	39,2	9,8	62,3
	Ra	17	6,5 (\pm 2,2)	139,4	0,1	31,3
RGR ($gg^{-1}jour^{-1}$)	Lb	17	0,079 (\pm 0,004)	19,6	0,047	0,103
	Lu	17	0,090 (\pm 0,001)	5,3	0,077	0,096
	Ra	17	0,064 (\pm 0,004)	28,1	0,035	0,093
Ra						
Hauteur (cm)	Lb	18	62,2 (\pm 5,9)	40,0	21	110
	Lu	18	67,7 (\pm 3,3)	20,9	36	97
	Ra	18	33,3 (\pm 3,7)	46,9	6	67
Envergure (cm)	Lb	18	47,2 (\pm 6,6)	59,5	8	120
	Lu	18	52,1 (\pm 2,5)	20,6	35	75
	Ra	18	34,2 (\pm 6,4)	79,9	1,5	95
Nombre de ramifications	Lb	18	20,2 (\pm 1,5)	32,4	8	34
	Lu	18	30,6 (\pm 1,1)	15,7	19	42
	Ra	18	13,8 (\pm 2,5)	75,5	0	34
Poids sec (g)	Lb	18	42,7 (\pm 14)	139,7	0,6	234,9
	Lu	18	42,4 (\pm 5,6)	56,2	14,5	88,4
	Ra	18	24,0 (\pm 9,7)	171,5	0,1	151,8
RGR ($gg^{-1}jour^{-1}$)	Lb	18	0,083 (\pm 0,004)	18,3	0,052	0,110
	Lu	18	0,087 (\pm 0,001)	6,7	0,077	0,096
	Ra	18	0,070 (\pm 0,005)	32,8	0,024	0,105

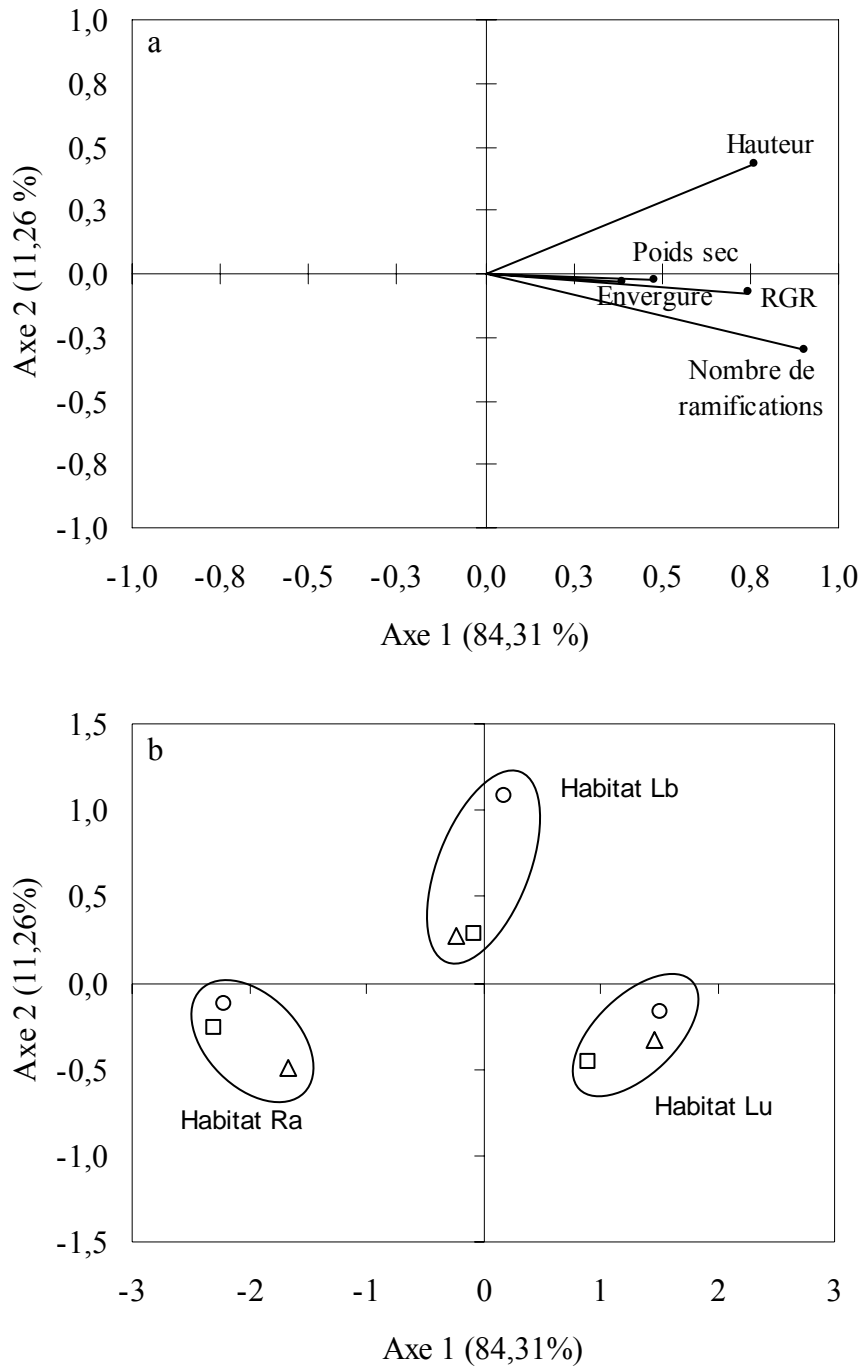


Figure 2.1. Analyse factorielle discriminante (AFD) réalisée sur l'ensemble des variables explicatives décrivant les ambrosies mesurées (hauteur, envergure, nombre de ramifications, poids sec des plantes et RGR). (a) vecteurs correspondants aux différentes variables analysées, (b) barycentres de chaque population transplantee dans chaque habitat en fonction de toutes les variables mesurées. L'origine des populations transplantees est represente par les symboles suivants : (○) population *Lb*, (□) population *Lu*, (△) population *Ra*. Les habitats de transplantation sont signales par des cercles.

De manière générale, la hauteur, l'envergure, le nombre de ramifications, le poids sec et le RGR suivent le même schéma de variation et montrent des valeurs plus élevées dans l'habitat *Lu* que dans les habitats *Lb* et *Ra* (Figure 2.2). Inversement, les taux de mortalité observés sont plus élevés dans l'habitat *Ra* que dans les habitats *Lb* et *Lu*. Cependant, dans certains cas, les différences observées entre habitats pour une même population sont relativement peu marquées voir absentes comme par exemple la hauteur de la population *Lb* dans les habitats *Lb* et *Lu* (Figure 2.2).

Les normes de réaction pour les différents THV montrent que dans une même population la réponse des génotypes aux environnements peut être très variable en terme de direction et d'amplitude (Figure 2.3). Par exemple, pour la population *Lb* une partie des génotypes aura une hauteur finale plus importante dans l'habitat *Lb* que dans l'habitat *Lu* et l'autre partie aura une hauteur finale moins importante. De manière générale, on constate, toutes populations ou traits confondus, que l'amplitude de la variation intra-populationnelle (variation entre génotypes) est plus importante dans les habitats *Lb* et *Ra* que dans l'habitat *Lu* (Figure 2.3, Tableau 2.3). Les coefficients de variation des THV sont environ deux fois plus importants dans les habitats *Lb* et *Ra* que dans l'habitat *Lu* et ceci pour les trois populations testées. Enfin, on observe également grâce aux normes de réaction (Figure 2.3) et aux variations autour des valeurs moyennes observées (Tableau 2.3) que la gamme des phénotypes exprimés pour chaque population dans les trois habitats est décalée entre les deux habitats *Lb* et *Lu* et l'habitat *Ra*.

L'évolution moyenne de la hauteur est significativement différente entre habitats pour une même population (Figure 2.4 ; population *Lb* : $F = 21,634$, $P < 0,001$; population *Lu* : $F = 20,292$, $P < 0,001$; population *Ra* : $F = 19,146$, $P < 0,001$). Alors que l'évolution de la hauteur des populations dans les habitats *Lb* et *Lu* semble identique elle est différente dans l'habitat *Ra*. Le décalage dans le temps observé entre l'habitat *Lu* et l'habitat *Lb* s'explique par la transplantation décalée dans l'habitat *Lu* due à l'inondation du site. En revanche, l'analyse des variances en mesures répétées n'a pas révélé de différences significatives de l'évolution de la hauteur dans le temps entre les populations à l'intérieur des habitats (habitat *Lb* : $F = 0,316$, $P = 0,928$; habitat *Lu* : $F = 0,510$, $P = 0,807$; habitat *Ra* : $F = 0,967$, $P = 0,451$).

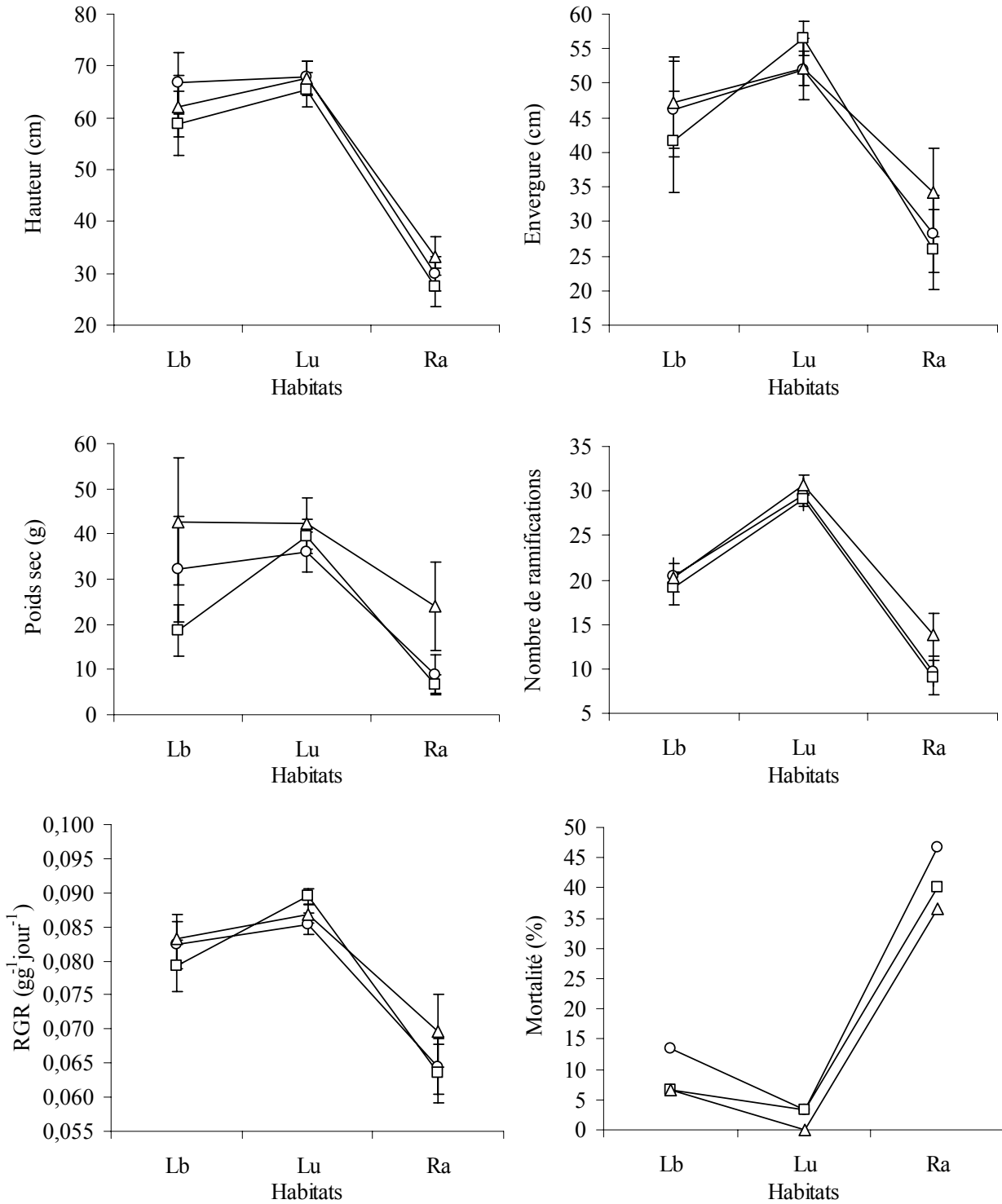


Figure 2.2. Moyenne (\pm erreur standard) des différents traits d'histoire de vie mesurés (hauteur, envergure, nombre de ramifications, poids sec, RGR) et de la mortalité finale des ambrosies par population transplantée réciproquement dans les trois habitats étudiés. L'origine des populations est représenté par les symboles suivants : (○) population *Lb*, (□) population *Lu*, (△) population *Ra*.

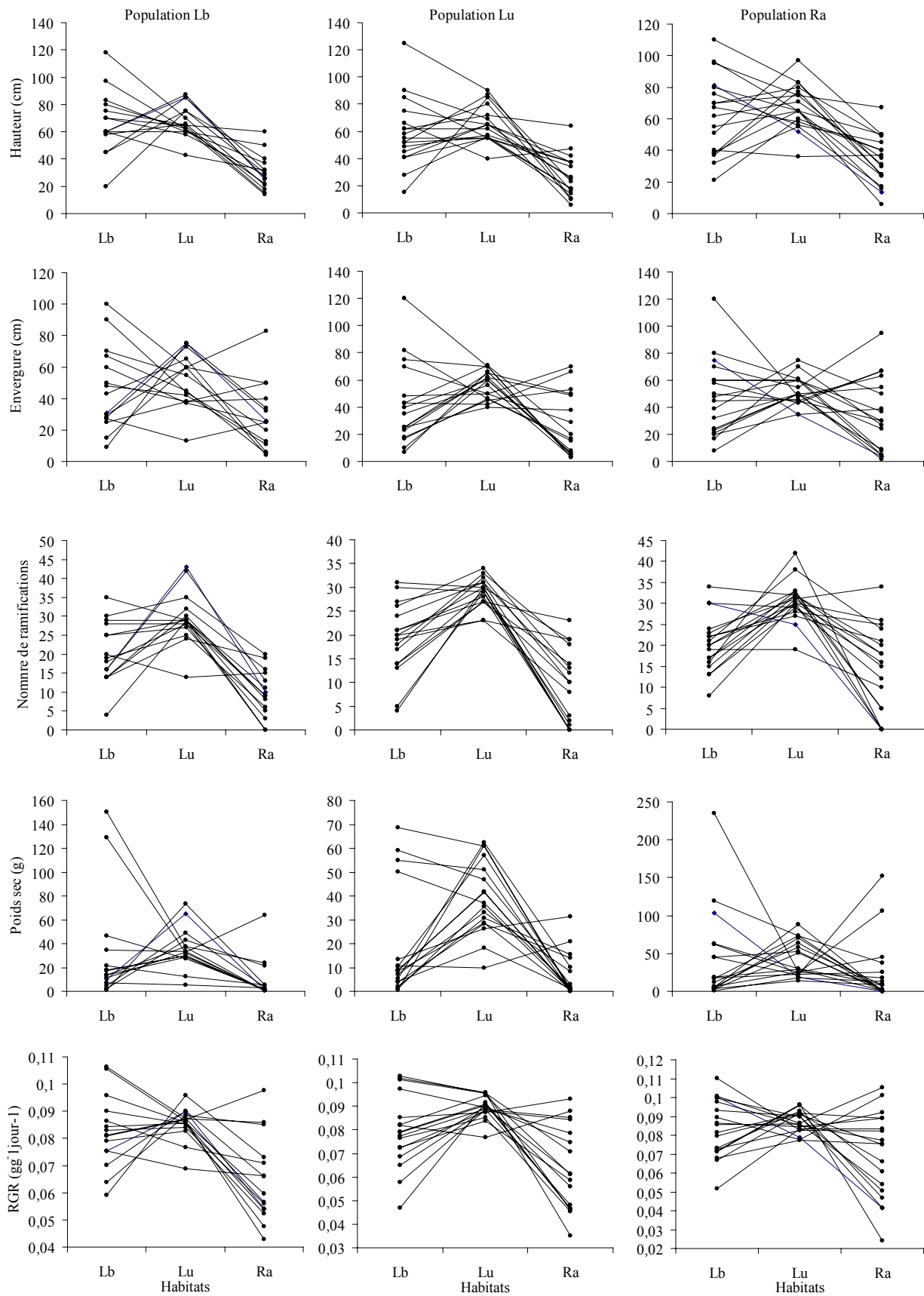


Figure 2.3. Normes de réaction des génotypes par population d'*Ambrosia artemisiifolia* transplantée réciproquement dans les trois habitats étudiés, selon les différents traits d'histoire de vie des plantes (hauteur, envergure, nombre de ramifications, poids sec, RGR).

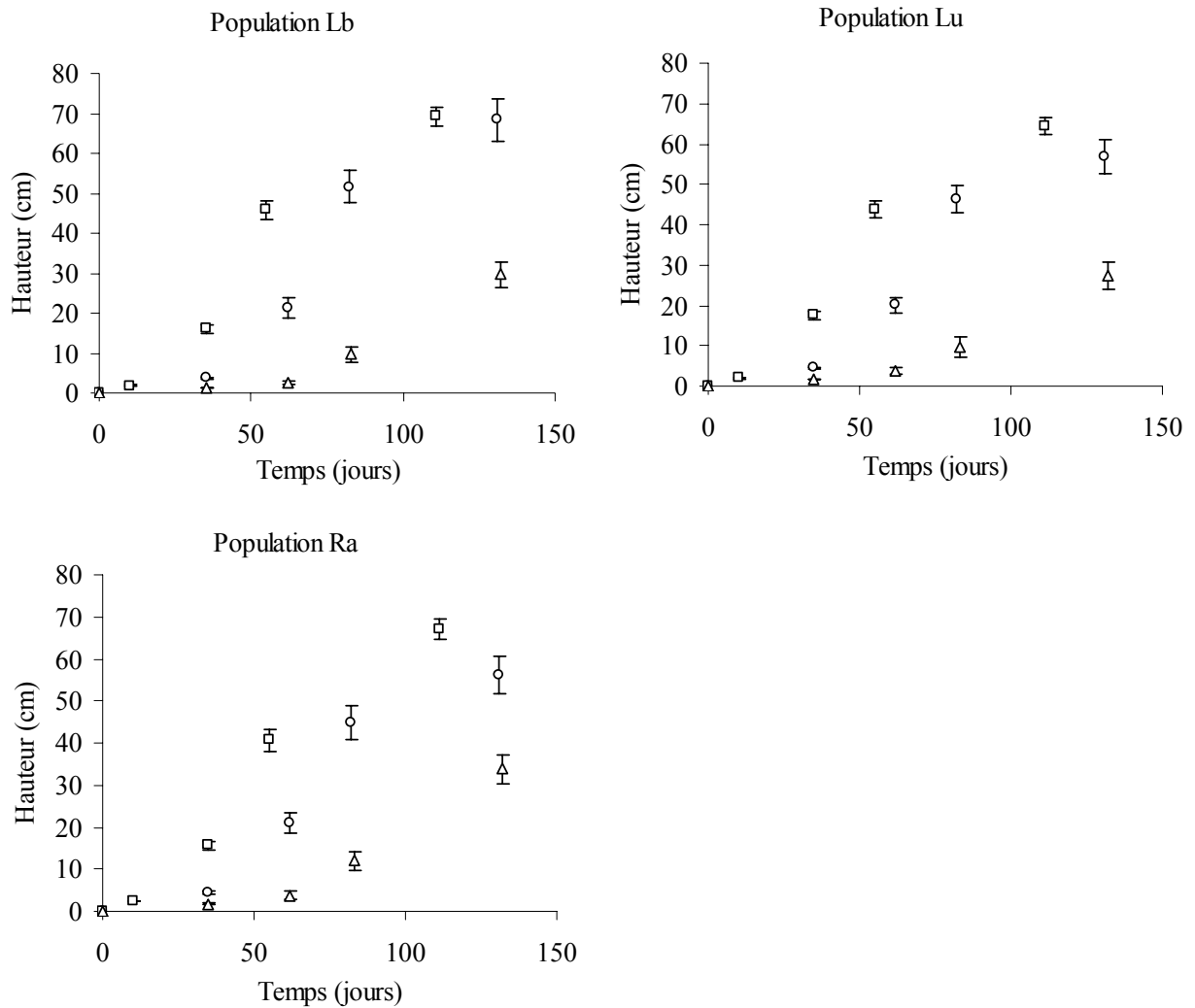


Figure 2.4. Evolution moyenne (\pm erreur standard) dans le temps (à partir de la date de transplantation), de la hauteur des populations d'*Ambrosia artemisiifolia* transplantées réciproquement dans les trois habitats. Les trois habitats sont représentés par les symboles suivants : (○) habitat Lb, (□) habitat Lu, (△) habitat Ra.

2.4.4 Discussion

Les résultats obtenus mettent en évidence l'absence d'adaptation locale des populations d'ambrosie. Seule une population (*Lu*) montre des valeurs de THV plus élevées dans son habitat d'origine. Par ailleurs, les autres populations ont également des valeurs de THV plus élevées dans l'habitat *Lu* que dans leur habitat d'origine. On peut donc conclure que la population *Lu* est plus performante dans son habitat car ce dernier est le plus favorable des trois. Par ailleurs, une importante plasticité phénotypique des populations a été mise en évidence. L'habitat de transplantation a un effet significatif sur la croissance des ambrosies (évolution de la hauteur dans le temps et RGR) et sur leur THV à l'état adulte. De même, la survie générale des plantes transplantées est différente entre les habitats et suit le même schéma que celui observé au niveau des paramètres démographiques des plantes. En revanche, aucune différence significative liée à l'origine des populations n'a été détectée dans un même habitat. Un des problèmes récurrents dans ce type d'expérimentation est le risque d'une mauvaise interprétation des résultats relatifs aux effets maternels qui peuvent influencer la croissance des plantes dans le nouveau site de transplantation (Roach et Wulff, 1987 ; Donohue et Schmitt, 1998 ; Kawecki et Ebert, 2004). Cependant, l'effet maternel notamment lié à la taille des semences s'exprime en général dans les premiers stades de développement des plantes et disparaît par la suite (Roach et Wulff, 1987 ; Weiner *et al.*, 1997). Dans notre étude, seul le poids moyen des semences de la population *Lu* était significativement plus faible que ceux des populations *Lb* et *Ra*, alors que la surface des cotylédons était différente entre les populations dans les habitats *Lb* et *Lu* mais pas dans l'habitat *Ra*. De plus, l'évolution de la hauteur et les THV des plantes matures n'étaient pas différents entre les populations à l'intérieur des habitats. Tous ces résultats suggèrent donc que l'effet maternel est négligeable.

En moyenne, les THV et la survie des plantes dans l'habitat *Ra* sont plus faibles que dans les deux autres habitats. Cet habitat possède un sol essentiellement sableux (81,8 % de sable) retenant peu l'humidité. Le niveau de précipitation relevé durant l'expérimentation était également plus faible dans l'habitat *Ra* (164 mm) que dans les deux autres habitats (188,6 mm et 234,1 mm). Par ailleurs, le rapport C/N y est le plus élevé et le moins optimal pour la croissance des plantes et la valeur de pH se trouve être également la plus élevée et la moins optimale (8,6). D'après Bassett et Crompton (1975), le pH optimal pour la croissance des ambrosies se situe entre 6 et 7 sur un sol à texture limoneuse ou argilo limoneuse. Cependant, si l'on considère les conditions climatiques et les caractéristiques des sols des deux autres

habitats, on observe également des différences qui ne se traduisent pas par un schéma particulier de variation de la moyenne des THV des ambrosies.

La différence d'amplitude phénotypique par population observée entre les habitats donne une idée du potentiel de plasticité que possède l'ambrosie. Par exemple, la hauteur finale peut varier de 2 à 5 fois pour une même population transplantée dans différents habitats. Cette large amplitude de variation s'observe également au niveau des autres paramètres étudiés et notamment le poids sec des plantes qui est directement corrélé à la production d'akènes et donc à la valeur sélective des individus (Fumanal *et al.*, 2005). Les résultats obtenus montrent que les génotypes d'une même population peuvent avoir des réponses plastiques différentes (augmentation ou diminution des traits). L'amplitude de cette plasticité varie également entre génotypes. Enfin très peu de génotypes montrent la même réponse dans les trois habitats. L'existence de ce type d'interaction entre génotypes et environnements (GxE) a déjà été mise en évidence chez de nombreux organismes (Schlichting, 1986 ; Sultan, 1987 ; Schneiner, 1993; Pigliucci, 2005). Ces différents groupes de réponse face aux changements des conditions environnementales, présents au sein d'une même population peuvent être interprétés comme une stratégie optimale de survie des populations dans un environnement changeant. L'adaptation à un environnement homogène est une stratégie évolutivement stable, cependant dans le cas d'une espèce envahissant les milieux perturbés, l'adaptation locale des populations peut avoir au contraire des effets négatifs sur la survie des populations lors de la phase d'introduction (Williamson, 1996).

Le fait d'avoir des génotypes capables de répondre de manière différente et complémentaire aux conditions du milieu peut favoriser le succès de colonisation de nouveaux habitats hétérogènes et perturbés. Le degré de plasticité des paramètres démographiques est un facteur clé affectant la colonisation et le succès d'une espèce envahissante (Baker, 1965 ; Parker *et al.*, 2003). Des études récentes ont montré l'importance de la plasticité phénotypique dans le succès de nombreuses espèces envahissantes (Hassel *et al.*, 2005 ; Geng *et al.*, 2006). La plasticité phénotypique est d'autant plus importante dans le cas d'espèces colonisant des habitats perturbés par l'homme (adventice, rudérale) et qui sont soumises à des variations importantes de l'environnement (Baker, 1974; Bazzaz, 1986 ; Lozon et MacIsaac, 1997). Le cas de *Bromus tectorum* L. envahissant aux USA est une très bonne illustration de l'importance de la plasticité dans la colonisation d'habitats variables (Rice et Mack, 1991a).

Les résultats obtenus dans cette étude sont cohérents avec l'importante variabilité génétique intra-populationnelle et l'absence de structuration génétique observée entre les populations françaises (Genton *et al.*, 2005b). Par ailleurs, bien que l'étude de Genton *et al.* (2005a) ne permette pas d'analyser directement l'adaptation locale des populations d'ambrosie, on constate d'après leurs résultats que les populations introduites en France, comme les populations natives possèdent une importante plasticité phénotypique. En revanche, Dickerson et Sweet (1971) ont observé des différences de croissance et de développement liées aux latitudes d'origine de 12 populations d'*A. artemisiifolia* d'origine nord américaine étudiées dans un même environnement. Ces mêmes auteurs ont conclu que les différents écotypes analysés étaient génétiquement adaptés à la photopériode (durée du jour) et aux températures dans l'environnement où ils se développaient. Ce contraste avec nos résultats peut s'expliquer par le fait que nos populations n'étaient pas dans des conditions aussi variées que celles utilisées dans l'étude précédente (notamment en terme de différence latitudinale). D'autre part, on peut aussi penser que les populations natives d'Amérique du Nord soit plus différenciées que celles introduites en France et ont eu plus de temps pour évoluer et s'adapter aux conditions particulières de leur environnement. Enfin, dans deux études basées sur des approches différentes, Genton *et al.* (2005b) et Chauvel *et al.* (2006a) ont démontré que les populations françaises étaient issues de multiples introductions d'Amérique du Nord. Ceci a donc permis un transfert de la variabilité inter-populationnelle en variabilité intra-populationnelle expliquant ainsi la très grande plasticité des populations introduites et leur succès d'envahissement.

Cette importante capacité de réponse des géotypes face aux changements environnementaux explique donc certainement en grande partie la capacité de colonisation et d'envahissement de l'ambrosie en particulier dans des habitats perturbés.

2.5 Synthèse

Les principaux résultats obtenus à travers les différents paramètres étudiés dans ce chapitre ont été synthétisés dans l'encadré 2.4



Encadré 2.4. Synthèse sur la variabilité des traits d'histoire de vie, la démographie et la plasticité phénotypique de l'ambrosie

- Importante variabilité des TVH (semences, germination, dormance, taille des plantes, production de semences et pollen, RGR, etc.) et de la dynamique des populations (taux d'accroissement des populations différents en fonction des habitats). Effet de la variabilité du poids des semences sur les autres THV.
- Différents types de dispersion des akènes d'ambrosie, par hydrochorie (akènes flottants ou non flottants - hétéromorphisme cryptique) et anthropochorie (commerce des semences pour oiseaux).
- Le stock semencier de l'ambrosie est important et agrégé. La distribution des akènes dans le sol est différente en fonction des milieux et des perturbations du sol. La densité de levée des plantules est dans certains cas (dans les cultures) positivement corrélée à la densité d'akènes dans le sol.
- La perturbation du sol et/ou de la végétation a un rôle positif sur le recrutement du stock semencier de l'ambrosie dans les milieux où la couverture du sol est devenue importante (successions secondaires, jachères anciennes).
- Importante plasticité phénotypique et démographique des ambrosies, expliquant leur capacité de colonisation dans une large gamme d'environnements différents et d'habitats hétérogènes (perturbés).
- Aucune adaptation locale des populations détectée à travers les THV mesurés.

Au delà de cette étude générale des traits d'histoire de vie, l'historique d'introduction et la progression actuelle de l'ambrosie dans le nord de la France ont également été étudiés et ont fait l'objet de deux articles présentés en annexe et publiés dans des revues agronomiques ou naturalistes nationales :

- Chauvel B, Fumanal B, Bretagnolle F (2005) Développement de l'ambrosie dans le sud de la Bourgogne. *Phytoma* 584, 16-18. (**Annexe 8**)

- Chauvel B, Fumanal B, Dessaint F, Bretagnolle F (2006) Extension d'*Ambrosia artemisiifolia* L. dans le département de la Côte d'Or. *Le Monde des Plantes* 490, 1-5. (**Annexe 9**)

Enfin, un article de vulgarisation sur la biologie de la plante présenté en annexe a également été publié dans une revue agronomique nationale:

- Fumanal B, Chauvel B (2007) Biologie et écologie de l'ambrosie : pourquoi un tel succès ? *Perspectives Agricoles* 332, 6-7. (**Annexe 10**)

**CHAPITRE 3. DIVERSITE GENETIQUE ET STRUCTURATION DES
POPULATIONS D'A. ARTEMISIIFOLIA**

CHAPITRE 3. DIVERSITE ET STRUCTURATION GENETIQUE DES POPULATIONS D'*A. ARTEMISIIFOLIA*

Ce chapitre comporte deux parties dont la deuxième est rédigée sous forme d'un article en préparation :

- Analyse de la diversité et de la structuration génétique des populations d'*A. artemisiifolia* à l'aide de marqueurs chloroplastiques ;
- Analyse de la diversité et de la structuration génétique des populations d'*A. artemisiifolia* à l'aide de marqueurs AFLP : Fumanal B, Chauvel B, Sabatier A, Bretagnolle F. Genetic diversity of the European invasive *Ambrosia artemisiifolia* L. revealed by amplified fragment length polymorphism fingerprints.

La diversité génétique des populations est en général un facteur déterminant pour la naturalisation et par la suite pour la colonisation des espèces introduites. Dans le cas de l'ambrosie, la diversité génétique des populations natives comme des populations introduites est élevée (voir Chapitre 1).

Afin de confirmer et de préciser les résultats précédemment obtenus à l'aide de marqueurs nucléaires microsatellites, la diversité génétique des populations d'ambrosie a été analysée à l'aide de marqueurs chloroplastiques (ADNcp) et génomiques (AFLP, Amplified Fragment Length Polymorphism). Plus précisément, l'évolution de la diversité génétique a été étudiée durant le processus d'introduction et d'envahissement.

Des marqueurs basés sur le séquençage de régions de l'ADNcp ont été utilisés dans un premier temps pour obtenir une représentation générale de la structuration des populations natives et introduites. Par ailleurs, ce type de marqueurs à hérédité maternelle est intéressant dans le cas d'études précises des phénomènes de colonisation.

Complémentairement à cette approche préliminaire, la diversité génétique neutre au niveau de l'ADN total a ensuite été analysée à l'aide de marqueurs plus polymorphes (AFLP) afin d'étudier plus spécifiquement la diversité et la structuration génétique des populations introduites en France.

La stratégie d'échantillonnage a été axée sur l'étude de populations situées dans l'aire native de l'ambrosie (Amérique du Nord) et dans son aire d'introduction, en grande partie en France (Tableau 3.1). Par ailleurs, différents types de populations françaises ont été distingués : les populations envahissantes et les populations historiques non envahissantes. Les populations considérées comme envahissantes ont été échantillonnées dans la zone principale d'infestation de l'ambrosie en France, à savoir dans la vallée du Rhône et en périphérie. Outre leur localisation géographique, ce sont des populations de taille importante (> 5000 plantes). Parmi ces populations envahissantes une distinction a été faite entre celles situées au centre (Ain, Loire, Rhône) et en périphérie de la zone géographique envahie au niveau de la vallée du Rhône. Les populations historiques ont été préalablement localisées à partir d'indications précises collectées dans les collections d'herbiers français (Chauvel *et al.*, 2006a). Ces populations de taille réduite (<30 plantes) ont été introduites en France entre 1875 et 1939. Elles sont toujours présentes dans leur localité et sont géographiquement ou physiquement isolées des autres populations.

La distribution géographique des populations analysées avec les marqueurs chloroplastiques (ADNcp) a été représentée en Annexe 3 et celle des populations analysées avec les marqueurs génomiques (AFLP) a été représentée en Annexe 4.

Tableau 3.1. Description des différents types de populations échantillonnées pour l'étude de la diversité génétique

Types	Localisation	Description	Caractéristiques
populations natives	Amérique du Nord	populations situées dans leur aire d'origine de l'espèce	populations de taille importante (> 5000 individus)
populations envahissantes	Europe	populations introduites et devenues envahissantes	populations de taille importante (> 5000 individus)
	France	populations introduites et devenues envahissantes	populations de taille importante (> 5000 individus), localisées autour de la vallée du Rhône, distinction entre populations centrales (Ain, Loire, Rhône) et populations périphériques
populations historiques	France	populations introduites (entre 1875-1939) mais non envahissantes	localisées à partir d'indications collectées dans des herbiers, populations de taille réduite (< 30 individus), géographiquement ou physiquement isolées et dispersées sur le territoire

3.1 Analyse de la diversité et de la structuration génétique des populations d'*A. artemisiifolia* à l'aide de marqueurs chloroplastiques

3.1.1 Introduction

Le séquençage de gènes chloroplastiques permet d'analyser les relations phylogénétiques au niveau des familles ou des genres de plantes (Peterson *et al.*, 2004). Cependant, ces marqueurs chloroplastiques permettent dans certains cas de révéler un polymorphisme suffisamment important pour pouvoir étudier des processus à l'échelle intra-spécifique (Hamilton, 1999). L'intérêt de l'utilisation de marqueurs analysant des régions de l'ADNcp a récemment été mis en évidence dans le cadre d'études phylogéographiques portant sur des espèces envahissantes (Saltonstall, 2002 ; McCauley *et al.*, 2003 ; Trewick *et al.*, 2004 ; Gaskin *et al.*, 2005). A cause de son héritage maternel chez les Angiospermes (Morgensen, 1996), l'ADNcp est particulièrement intéressant pour l'étude des phénomènes de colonisation qui dépendent la plupart du temps, de la dispersion d'un faible nombre de semences (Ouborg *et al.*, 1999). La structuration génétique créée lors des processus d'introduction et de colonisation de thérophytes, sera d'avantage conservée au niveau de l'ADNcp qu'au niveau de l'ADN nucléaire soumis aux flux génétiques via à la fois les pollens et les semences (Gaskin *et al.*, 2005).

Ce type d'approche peut être très utile dans le cas d'analyses préliminaires du degré de polymorphisme et de structuration génétique d'une espèce. De plus, ces marqueurs sont également universels et peuvent donc être utilisés rapidement sur les organismes étudiés, sans contrainte de mise au point particulière (Taberlet *et al.*, 1991).

Le but de cette étude a été de quantifier le degré de polymorphisme de séquences de l'ADNcp des populations d'ambrosie. En fonction du degré de polymorphisme détecté, l'objectif a également porté sur l'analyse de la structuration génétique des populations à l'échelle intercontinentale et régionale afin de pouvoir formuler des scénarios relatifs à l'introduction et à l'expansion de la plante en Europe et plus particulièrement en France. Pour répondre à ces questions, des populations natives et envahissantes (introduites en Europe) ont été étudiées. Par ailleurs, deux types de populations introduites en France ont également été distinguées dans cette étude : des populations qualifiées d'envahissantes et d'autres qualifiées d'historiques. A notre connaissance, ce type d'étude moléculaire dans le contexte des

processus d'envahissements, utilisant des populations historiques est rare. Seul Saltonstall (2002), a récemment analysé la diversité génétique des populations de *Phragmites australis* (Cav.) Steudel introduites en Amérique du Nord en comparant des populations actuelles avec des individus de référence prélevés dans des herbiers et datant des premières introductions. Enfin, dans la mesure où les niveaux élevés de structuration locale des populations (causée par des phénomènes d'extinction locale et de recolonisation) peuvent être confondus avec une structuration plus générale des populations (générée durant l'expansion de l'espèce), il apparaît fondamental d'étudier les populations à différentes échelles locales, régionales voire continentales (McCauley *et al.*, 2003).

3.1.2 Matériel et Méthodes

Matériel biologique

Des feuilles ont été prélevées sur deux plantes dans 50 populations différentes d'*A. artemisiifolia* (Tableau 3.2) puis déshydratées avec du silica-gel. Les populations ont été échantillonnées à la fois dans l'aire native de la plante (USA, $N = 5$; Canada, $N = 7$) et dans l'aire d'introduction (France, $N = 32$ et autres pays européens, $N = 6$). Dans les populations françaises deux groupes ont été distingués : les populations historiques ($N = 11$) situées sur tout le territoire et les populations envahissantes ($N = 21$) localisées en région Bourgogne et Rhône-Alpes.

Deux populations de l'espèce congénérique également introduite en France, *A. trifida*, ont été collectées (en Amérique du Nord et en France) afin d'avoir un groupe externe à *A. artemisiifolia* dans le cadre des reconstructions phylogénétiques.

Extraction de l'ADN

L'ADN total a été extrait selon le protocole modifié de Doyle et Doyle (1990) à partir de 10 mg de tissu foliaire déshydraté. Le matériel végétal a été broyé dans un tampon d'extraction (100 mM Tris-HCl pH = 8 ; 1,4 M NaCl ; 20 mM EDTA pH = 8 ; alkyltriméthylammonium bromide 2 % ; b-mercaptoéthanol 0,2 %) préchauffé à 55°C. Les échantillons ont été placés 45 min au bain marie (55°C) avec de la protéinase K (20 mg/ml), puis traités avec du dichlorométhane, centrifugés (12600 rpm, 10 min, 4°C) et traités à l'isopropanol (1 heure, -20°C). Après centrifugation (18000 rpm, 10 min, 4°C), l'ADN a été rincé à l'éthanol (75 %), séché et re-suspendu dans de l'eau stérile ultrapure.

Tableau 3.2. Localisation des 50 populations d'*Ambrosia artemisiifolia* et des deux populations d'*Ambrosia trifida* échantillonnées dans leur aire native et dans leur aire d'introduction. Trois catégories de populations ont été distinguées, les natives, les envahissantes et les historiques. **populations d'*A. trifida*.

Population	Localité	Pays	Statut	Longitude	Latitude
2	Romans-sur-Isère	France	Envahissante	05° 00' 04" E	45° 03' 10" N
4	Alex	France	Envahissante	04° 56' 39" E	44° 44' 26" N
16	Meyzieu	France	Envahissante	05° 04' 52" E	45° 44' 07" N
21	La Boisse	France	Envahissante	05° 01' 49" E	45° 49' 40" N
22	Labergement	France	Envahissante	05° 14' 27" E	47° 14' 34" N
27	Lux	France	Envahissante	05° 12' 56" E	47° 27' 02" N
29	Bey	France	Envahissante	04° 56' 25" E	46° 47' 38" N
31	Nievroz	France	Envahissante	05° 03' 59" E	45° 48' 39" N
41	Col du Cucheron	France	Envahissante	05° 50' 11" E	45° 22' 07" N
43	Pont d'Ain	France	Envahissante	05° 20' 10" E	46° 02' 49" N
52	Collias	France	Envahissante	04° 28' 59" E	43° 57' 18" N
81	Saint-Galmier	France	Envahissante	04° 18' 08" E	45° 35' 11" N
97	Villeurbanne	France	Envahissante	04° 52' 55" E	45° 47' 08" N
110	Coeffant	France	Envahissante	04° 33' 21" E	47° 01' 53" N
111	Concoeur-et-Corboin	France	Envahissante	04° 58' 42" E	47° 10' 32" N
139	Trouhans	France	Envahissante	05° 16' 12" E	47° 08' 29" N
140	Beaune	France	Envahissante	04° 50' 49" E	47° 00' 24" N
144	Rochefort-sur-Nenon	France	Envahissante	05° 33' 14" E	47° 07' 31" N
163	Chaponnay	France	Envahissante	04° 56' 20" E	45° 37' 40" N
164	Saint-Pierre-de-Chandieu	France	Envahissante	05° 00' 52" E	45° 38' 42" N
169	Béon	France	Envahissante	03° 19' 44" E	47° 57' 25" N
45	Pont d'Ain	France	Historique	05° 20' 04" E	46° 03' 8" N
47	Val le fier	France	Historique	05° 54' 10" E	45° 55' 37" N
50	Saint-Jean-de-Muzols	France	Historique	04° 48' 55" E	45° 04' 29" N
54	Saint-Génard	France	Historique	00° 08' 43" W	46° 10' 14" N
55	Luant	France	Historique	01° 32' 24" E	46° 43' 36" N
59	Lezoux	France	Historique	03° 23' 09" E	45° 49' 23" N
62	Granges-sur-Volognes	France	Historique	06° 47' 48" E	48° 08' 37" N
65	Sury-près-Léré	France	Historique	02° 53' 08" E	47° 29' 41" N
71	Gannay-sur-Loire	France	Historique	03° 35' 53" E	46° 43' 24" N
87	Mas Thibert	France	Historique	04° 43' 11" E	43° 33' 18" N
101	Bordeaux	France	Historique	00° 31' 58" W	44° 54' 04" N
63	Tapolca	Hongrie	Envahissante	17° 26' 10" E	46° 53' 11" N
64	Lesence	Hongrie	Envahissante	17° 21' 42" E	46° 51' 09" N
96	Rome	Italie	Envahissante	12° 28' 49" E	41° 52' 46" N
168	Milan	Italie	Envahissante	09° 10' 44" E	45° 28' 41" N
161	Krasnodar	Russie	Envahissante	38° 58' 15" E	45° 02' 35" N
78	Cartigny	Suisse	Envahissante	06° 01' 03" E	46° 10' 32" N
85	Bobcayeon	Ontario	Native	78° 31' 41" W	44° 33' 08" N
118	Queenston	Ontario	Native	80° 06' 05" W	43° 08' 35" N
125	Shebeshkong	Ontario	Native	80° 13' 51" W	45° 25' 05" N
128	Sault-Ste-Marie	Ontario	Native	84° 20' 36" W	46° 41' 02" N
129	Belle Vallée	Ontario	Native	79° 40' 27" W	47° 37' 55" N
137	Morrisburg	Ontario	Native	74° 57' 06" W	45° 00' 24" N
162	Québec	Québec	Native	71° 12' 54" W	46° 48' 59" N
152	Columbia	Caroline du Sud	Native	80° 23' 20" W	33° 52' 09" N
160	Fort Collins	Colorado	Native	105° 37' 49" W	39° 41' 12" N
107	Nairn	Louisiane	Native	89° 37' 20" W	29° 23' 28" N
154	Pagedale	Missouri	Native	92° 16' 31" W	38° 54' 04" N
158	Calumet	Wisconsin	Native	90° 01' 00" W	45° 22' 02" N
93**	Montaut	France	Envahissante	01° 39' 01" E	43° 11' 54" N
117**	Queenston	Ontario	Native	80° 06' 05" W	43° 08' 35" N

Les quantités et la qualité des ADN ont été évaluées par spectrophotométrie à deux longueurs d'ondes, 260 nm et 280 nm, les extraits ont été déposés sur gel d'agarose 0,8 % (TBE 0,5 X, 100 V, 20 min) et visualisés en présence de bromure d'éthidium (BET 0,07 %).

Amplification de régions spécifiques de l'ADNcp et séquençage

Dans une étude préliminaire, le polymorphisme de séquence a été testé entre six populations d'*A. artemisiifolia* géographiquement éloignées (d'Amérique du Nord et d'Europe) en utilisant six couples d'amorces différentes de l'ADNcp : *rpl20-rps12*, *psbB-psbF* (Hamilton, 1999) ; *trnA-trnB*, *trnC-trnD*, *trnE-trnF* (Taberlet *et al.*, 1991) ; *atpB-rbcL* (Terachi, 1993). Seules les séquences amplifiées par les deux couples d'amorces, *trnA-trnB* et *rpl20-rps12* ont montré un polymorphisme suffisamment important pour pouvoir analyser la diversité et la structuration génétique des populations. Ces deux couples d'amorces, permettant l'amplification approximative de 1584 paires de bases (pb) de l'ADNcp, ont donc été choisis pour réaliser l'étude de toutes les populations (Tableau 3.3).

Tableau 3.3. Description des amorces utilisées pour l'amplification de deux régions ciblées de l'ADNcp d'*Ambrosia artemisiifolia*

Nom des amorces	Séquence (5' - 3')	Taille attendue du produit (pb)	Référence
<i>trn A</i>	CATTACAAATGCGATGCTCT	700	Taberlet <i>et al.</i> , 1991
<i>trn B</i>	TCTACCGATTTTCGCCATATC		
<i>rpl 20</i>	TTTGTTCTACGTCTCCGAGC	884	Hamilton, 1999
<i>rps 12</i>	GTCGAGGAACATGTACTAGG		

Pour l'amplification, une quantité de 1 µL d'ADN (diluée au 1/20^{ème}) a été ajoutée au mélange réactionnel (volume final 20 µL), composé de 10 µM de chaque amorce, 2,5 mM dNTPs, d'une unité de polymérase Taq (5 U/µL), de 10 µL de tampon de réaction 2 X et complété avec de l'eau ultrapure pour un volume final de 20 µL. Le programme d'amplification débute par une dénaturation initiale à 95°C (30 s) suivi de 40 cycles comportant une phase de dénaturation à 95°C (10 s), une phase d'hybridation des amorces à 55°C pour le couple d'amorces *trnA-trnB* et 55°C *rpl20-rps12* (15 s), et une élongation des brins néoformés à 72°C (30 s). Le programme PCR se termine par une extension finale à 72°C durant 2 minutes. Les produits PCR (2 µL) sont enfin visualisés sur gel d'agarose 0,8 % (TBE 0,5 X, 100 V, 20 min) en présence d'un marqueur de poids moléculaire de 1000 pb. Les

brins sens (5'-3') et anti-sens (3'-5') de l'ADN amplifié de chaque individu ont été séquencés sur un séquenceur Applied Biosystems 3730XL (GenoScreen SA).

Analyse des données

Les deux brins d'ADN (sens et anti-sens) séquencés par individu ont permis une double correction des séquences. Pour chaque couple d'amorces, les séquences ont été alignées et corrigées à l'aide du logiciel MEGA 3.1 (Kumar *et al.*, 2004). Les insertions et délétions de nucléotides ont été traitées comme des événements mutationnels (un pas évolutif). Dans le cas de substitution nucléotidique et d'augmentation ou de diminution de motifs répétés, il a été considéré que chaque état pouvait équitablement évoluer vers un autre état (Gaskin *et al.*, 2005). La validité des séquences obtenues sur les deux espèces (*A. artemisiifolia* et *A. trifida*) a été vérifiée sur la base de données GeneBank par la méthode du BLAST (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). Les deux alignements de séquences correspondant aux deux couples d'amorces ont été fusionnés. Les séquences totales ont été traitées par la méthode phénétique (méthode des distances évolutives) du «Neighbor-Joining (NJ)» (Saitou et Nei, 1987), basée sur une matrice de distances représentant le pourcentage de divergence entre séquences. Cette technique, largement utilisée pour l'étude des relations haplotypiques basée sur des séquences d'ADN (Créer *et al.*, 2001) a la propriété de minimiser la longueur totale de l'arbre tout en donnant une estimation précise des longueurs de branches (Lecointre et LeGuyader, 2001). Les reconstructions phylogénétiques (arbres) ont été réalisées avec le programme PAUP*4.0b10 (Swofford, 2000) et l'interface graphique PaupUp (Calendini et Martin, 2005) et enracinées avec les séquences d'*A. trifida* utilisées comme groupe externe. Les données ont également été analysées en utilisant les méthodes de reconstruction phylogénétique cladistique (MP, maximum de parcimonie) et probabiliste (MV, maximum de vraisemblance) afin de les comparer à la première topologie obtenue en NJ. L'obtention de plusieurs arbres équi-parcimonieux dans la reconstruction en MP a nécessité l'utilisation d'un consensus strict et la reconstruction en MV a été faite en sélectionnant le modèle évolutif HKY85. La congruence entre les différentes hypothèses phylogénétiques testées (NJ, MP et MV) a été analysée avec les tests de Kishino-Hasegawa et de Shimodaira-Hasegawa (PAUP*4.0b10). Enfin, la robustesse des nœuds a été évaluée par la méthode de ré-échantillonnage de « Bootstrap » (tirage aléatoire avec remise des caractères) (Felsenstein, 1985) avec 100 (MP et MV) ou 1000 (NJ) pseudo-répliques.

Les méthodes classiques de phylogénie, adaptées à l'étude des relations interspécifiques, font appel à des hypothèses non valides au niveau populationnel comme notamment l'estimation des relations généalogiques entre gènes (Templeton *et al.*, 1992). Un réseau haplotypique basé sur une méthode de reconstruction en parcimonie de type « Median-Joining (MJ) » a donc également été réalisé (Bandelt *et al.* 1999) à l'aide du logiciel NETWORK 4.2.0.1 (<http://www.fluxus-technology.com/sharenet.htm>) afin de visualiser les relations inter-haplotypiques (Milot *et al.*, 2000 ; Semerikov et Lascoux 2003). Le réseau haplotypique diffère de la construction phylogénétique en NJ par le fait qu'il établit la liaison la plus parcimonieuse entre deux haplotypes et qu'il n'est pas enraciné (Bandelt, *et al.* 1999). La présence d'isolement par la distance dans l'aire native et d'introduction par comparaison des matrices de distances géographiques et génétiques (basée sur les valeurs d'indice de fixation, F_{ST}) a été analysée par un test de Mantel (1967) avec le logiciel ARLEQUIN 2001 (Schneider *et al.*, 2000).

La neutralité des séquences étudiées a été testée par les méthodes de Tajima (D , Tajima, 1989) et de Fu et Li (D^* , Fu et Li, 1993) à l'aide du logiciel DNASP 4.0 (Rozas *et al.*, 2003) afin de déterminer si elles ont évolué de manière neutre et par conséquent si leur utilisation est appropriée dans le cadre de cette étude phylogéographique. Le nombre d'haplotypes (H), la diversité haplotypique (H_D) et la diversité nucléotidique (π) (Nei, 1987 ; équations 8.4 et 10.5) ont été calculées pour chaque groupe de populations (nord américaines, françaises historiques ou envahissantes, européennes). Les diversités haplotypiques ont été comparées entre groupes de populations en utilisant le test t d'approximation de Welch qui corrige l'effet des échantillons de taille et de variance inégales (Zar, 1984).

3.1.3 Résultats

Au total, 98 séquences de 52 populations ont été analysées (*A. artemisiifolia* = 94, *A. trifida* = 4), sur les 104 individus échantillonnés au départ. Les régions séquencées entre les deux amorces *trnA-trnB* et *rpl20-rps12* ont fourni respectivement 528 pb et 732 pb exploitables pour un total de 1260 pb alignées. Parmi les 1260 pb utilisées, 1211 sites sont constants, 9 sites sont variables mais non informatifs (variables dans une unique séquence) et 40 sont variables et informatifs (sites montrant au moins deux états possibles et partagés par au moins deux séquences).

Les tests de neutralité basés sur les indices de Tajima et de Fu et Li n'ont pas rejeté l'hypothèse nulle d'une évolution neutre ($D = -0,3161$; $D^* = -1,4033$; $P > 0,1$). Parmi les 98

individus analysés, 24 haplotypes ont été distingués, dont 22 appartenant à l'espèce *A. artemisiifolia* et deux à *A. trifida* (Figure 3.1).

Le nombre d'haplotypes observés dans l'aire native de l'ambrosie ($H = 13$) est inférieur à celui observé dans l'aire d'introduction ($H = 19$, Tableau 3.4). De même, le nombre d'haplotypes dans les populations françaises envahissantes ($H = 11$) est inférieur à celui des populations historiques ($H = 13$, Tableau 3.4). La diversité haplotypique moyenne (H_D) est de 0,9037 (Tableau 3.4). La diversité haplotypique observée au niveau des populations natives n'est pas significativement différente de celle des populations historiques ($P > 0,05$; $t = 0,09$) mais est supérieure à celle des populations envahissantes ($P < 0,001$; $t = 3,91$). En France, la diversité haplotypique des populations historiques est significativement supérieure à celle des populations envahissantes ($P < 0,001$; $t = 3,34$).

La diversité nucléotidique (π) ou divergence génétique moyenne entre toutes les populations est de 0,0045. Les mêmes valeurs de divergence sont également observées entre les différents groupes de populations analysés.

Enfin, la divergence entre les deux espèces *A. artemisiifolia* et *A. trifida* est plus importante (0.02) qu'entre les populations à l'intérieur des espèces.

Dans le cas d'*A. artemisiifolia*, les regroupements d'individus au niveau des 22 haplotypes distingués dans la reconstruction en NJ ne s'effectuent pas en fonction de l'origine des populations et les groupes de populations échantillonnés ne sont pas distincts (Figure 3.1). Les individus des populations échantillonnés dans l'aire native et d'introduction mais aussi dans les populations françaises historiques et envahissantes, possèdent les mêmes haplotypes. Pour 54,5 % des populations, les deux individus séquencés ne se regroupent pas au niveau d'un unique haplotype, ce qui confirme le manque de structuration et de différenciation entre les populations. Par ailleurs, les noeuds entre les haplotypes et les haplogroupes (groupes d'haplotypes) ne sont pas soutenus par de fortes valeurs de Bootstrap, quelle que soit la méthode de reconstruction utilisée (Figure 3.1).

Seule l'espèce *A. trifida* se distingue du groupe des populations appartenant à *A. artemisiifolia*, les noeuds supportant les populations d'*A. trifida* se révélant très robustes.

Les différentes méthodes de reconstruction testées, en NJ (1 arbre), en MP (neuf arbres équi-parcimonieux) et en MV (1 arbre), ne sont pas significativement différentes entre elles au seuil de $\alpha = 0,05$ d'après les tests de Kishino-Hasegawa ($P = 0,3175$) et de Shimodaira-Hasegawa ($P = 0,3820$). Ceci indique donc la robustesse des reconstructions obtenues sur la base de ces séquences (malgré des valeurs de bootstrap peu élevées) et permet de ne présenter que l'arbre obtenu par la méthode de NJ.

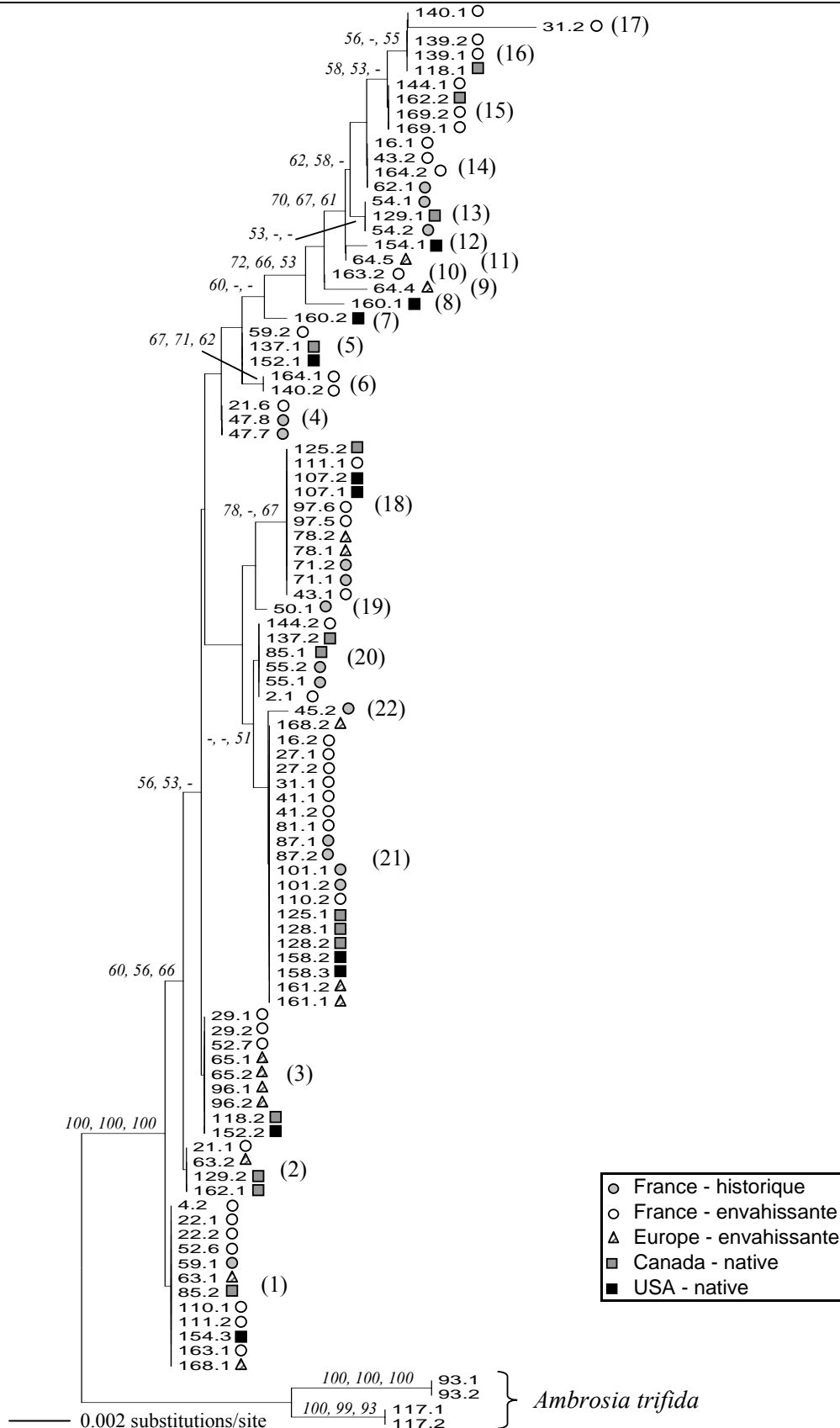


Figure 3.1. Phylogramme construit selon la technique du « Neighbor-Joining » (PAUP 4.0b10) à partir de 98 séquences et de 1260 caractères. L'engracinement du phylogramme a été défini *a priori* en utilisant comme groupe externe les populations 93 et 117 de l'espèce *A. trifida*. La longueur des branches est proportionnelle au pourcentage de divergence (nombre de mutations). A leur extrémité figure la référence des séquences (population et individu) ainsi que le numéro d'haplotype correspondant pour les populations appartenant à *Ambrosia artemisiifolia* (entre parenthèses). Les symboles suivant les références des séquences correspondent aux différents types de populations analysées (natives, historiques et envahissantes). Les chiffres en italique sur les branches correspondent respectivement aux valeurs du test de robustesse (« Bootstrap ») supérieures à 50 %, obtenues par la méthode de Neighbor-Joining (1000 réplifications), de parcimonie (100 réplifications) et de maximum de vraisemblance (100 réplifications).

Le regroupement des séquences obtenues dans la reconstruction du réseau haplotypique en MP (Figure 3.2) est le même que celui obtenu par la reconstruction en NJ (Figure 3.1). Les 22 haplotypes d'*A. artemisiifolia* obtenus se distinguent une fois de plus des deux haplotypes appartenant à l'espèce *A. trifida* (13 pas évolutifs). Tout comme précédemment, l'important mélange des individus et des populations d'*A. artemisiifolia* et le manque de structuration générale sont nettement visibles. Les haplotypes contenant au moins deux séquences sont systématiquement composés de différents groupes de populations. Ainsi, on retrouve des haplotypes communs aux populations natives, historiques ou envahissantes et aux populations françaises ou européennes.

Les tests de Mantel réalisés ne révèlent également pas non plus de corrélation significative entre distances géographiques et génétiques (pas d'isolement par la distance géographique) au niveau des populations natives ($r = -0,112$; $P = 0,748$) ou introduites ($r = -0,119$; $P = 0,745$).

Tableau 3.4. Nombre d'haplotypes (H) et diversité haplotypiques (H_D) observés dans les différents groupes de populations d'*Ambrosia artemisiifolia* échantillonnées dans l'aire native (Amérique du Nord) et dans l'aire d'introduction (Europe) et plus particulièrement en France (populations historiques et envahissantes).

Origine des populations	H	H_D
Native (Amérique du Nord)	13	0,9348
Introduite (Europe)	19	0,9077
France	17	0,9141
historique	11	0,9357
envahissante	13	0,9069
Total	22	0,9037

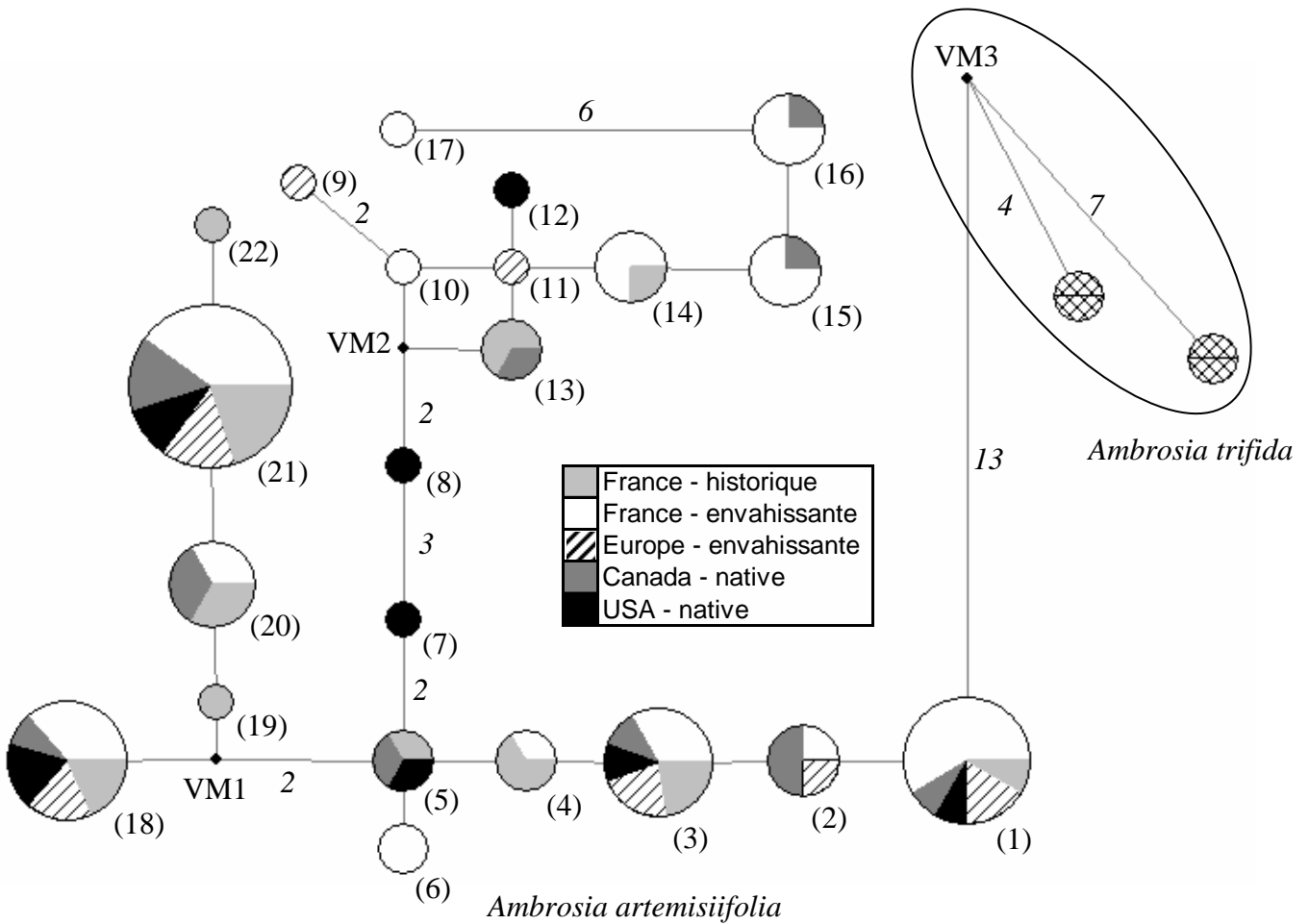


Figure 3.2. Réseau haplotypique basé sur une reconstruction en parcimonie de type « Median-Joining » (NETWORK 4.2.0.1; Bandelt, *et al.* 1999) à partir de 98 séquences et 1260 caractères. Les 22 haplotypes de *Ambrosia artemisiifolia* et les deux haplotypes de *A. trifida* sont représentés par des cercles de taille proportionnelle à la fréquence des séquences (individus) inclus par haplotype. Pour chaque haplotype, la proportion d'individus appartenant aux différents groupes de populations provenant du Canada, des USA, de France (envahissantes ou historiques) et d'Europe (hors France) a été représentée. Les numéros d'haplotypes correspondant à la terminologie de la Figure 3.1 ont été signalés entre parenthèses. Les liens reliant chaque haplotype entre eux représentent un pas évolutif (une mutation). Lorsque plus d'une mutation sépare deux haplotypes, le nombre exact de ces mutations a été signalé en italique. Les cercles noirs sur les lignes correspondent aux vecteurs médians (VM) représentant le nœud auquel la probabilité pour deux haplogroupes d'être ancestraux est la plus grande (probabilité basée sur le nombre de séquences et le degré d'intériorité).

3.1.4 Discussion

L'étude des marqueurs chloroplastiques révèle l'importante diversité génétique de *A. artemisiifolia* confirmant ainsi les résultats précédemment obtenus à l'aide de séquences du gène codant l'*ALS* (Tranel *et al.*, 2004) et de marqueurs microsatellites nucléaires (Genton *et al.*, 2005b). La diversité haplotypique (H_D) observée est très élevée, à la fois dans son aire native et dans son aire d'introduction, suggérant des introductions multiples composées de nombreux fondateurs. Dans la mesure où l'ambrosie est une adventice des cultures et que les premières introductions en France (et sûrement dans le reste de l'Europe) ont été faites via des semences cultivées (Schultze, 1865 ; Chauvel *et al.*, 2006a), on peut penser que de nombreux akènes d'ambrosie ont été introduites en même temps.

Des niveaux de diversité haplotypique aussi importants avec des marqueurs chloroplastiques sont observables chez de nombreuses autres espèces envahissantes (McCauley *et al.*, 2003 ; Trewick *et al.*, 2004 ; Gaskin *et al.*, 2005). La diversité haplotypique observée dans l'aire d'origine est plus importante que celle des populations envahissantes comme dans le cas de *Lepidium draba* L. introduit d'Eurasie en Amérique du Nord (Gaskin *et al.*, 2005). A cause des effectifs peu importants introduits, on s'attend théoriquement à observer chez les populations une réduction de la diversité génétique intra-populationnelle et une augmentation de la diversité inter-populationnelle (Barrett et Richardson, 1986 ; Husband et Barrett, 1991 ; Amsellem *et al.*, 2000). Cependant, pour l'ambrosie, la diversité haplotypique des populations françaises historiques est comparable à celle des populations natives et est supérieure à celle des populations envahissantes. Ceci peut s'expliquer par le fait que les populations introduites ont été échantillonnées sur tout le territoire français alors que les populations envahissantes sont localisées dans le couloir rhodanien et sont vraisemblablement issues d'un plus petit nombre de populations historiquement introduites dans cette zone. De la même manière, Saltonstall (2002) a démontré que la diversité haplotypique des premières populations de *P. australis* introduites en Amérique du Nord (échantillonnées sur des individus d'herbiers), était plus importante que dans les populations actuelles. Cependant, dans le cas de l'ambrosie, le nombre d'haplotypes différents retrouvés dans les populations historiques est inférieur à celui des populations envahissantes. En revanche le nombre d'haplotypes dans les populations introduites est supérieur à celui des populations natives. Ces différences s'expliquent vraisemblablement par le nombre moins important de populations échantillonnées et donc d'haplotypes détectés. Le fait de retrouver plus d'haplotypes dans les populations introduites que dans les populations natives vient aussi

renforcer l'hypothèse que de nombreuses introductions ont eu lieu à partir de populations natives distantes et diversifiées. D'après Kolbe *et al.* (2004), les introductions multiples transforment la variabilité inter-populationnelle de l'aire d'origine en variabilité intra-populationnelle dans l'aire d'introduction. Enfin, le nombre d'haplotypes et les diversités haplotypiques importantes à la fois observées dans les populations natives, historiques et envahissantes témoignent de la faiblesse ou même de l'absence d'évènements de goulots d'étranglement ou d'effets de fondation (Sakai *et al.*, 2001).

L'analyse des relations phylogéographiques entre les populations met en évidence une absence totale de structuration génétique à la fois à l'échelle locale, régionale ou continentale. Les populations natives, introduites, historiques ou envahissantes ne se distinguent pas les unes des autres. Aucun isolement par la distance géographique n'a par ailleurs été détecté, aussi bien dans l'aire d'origine que dans l'aire d'introduction de l'espèce. Ce faible niveau de structuration génétique confirme une fois de plus le phénomène d'introductions multiples des populations mais s'explique aussi par le caractère allogame et anémophile de l'ambrosie. La faible structuration génétique observée dans l'aire native a très certainement permis un envahissement de l'espèce dans l'aire d'introduction à partir d'évènements d'introduction moins nombreux dans le cas d'une structuration spatiale importante des génotypes natifs.

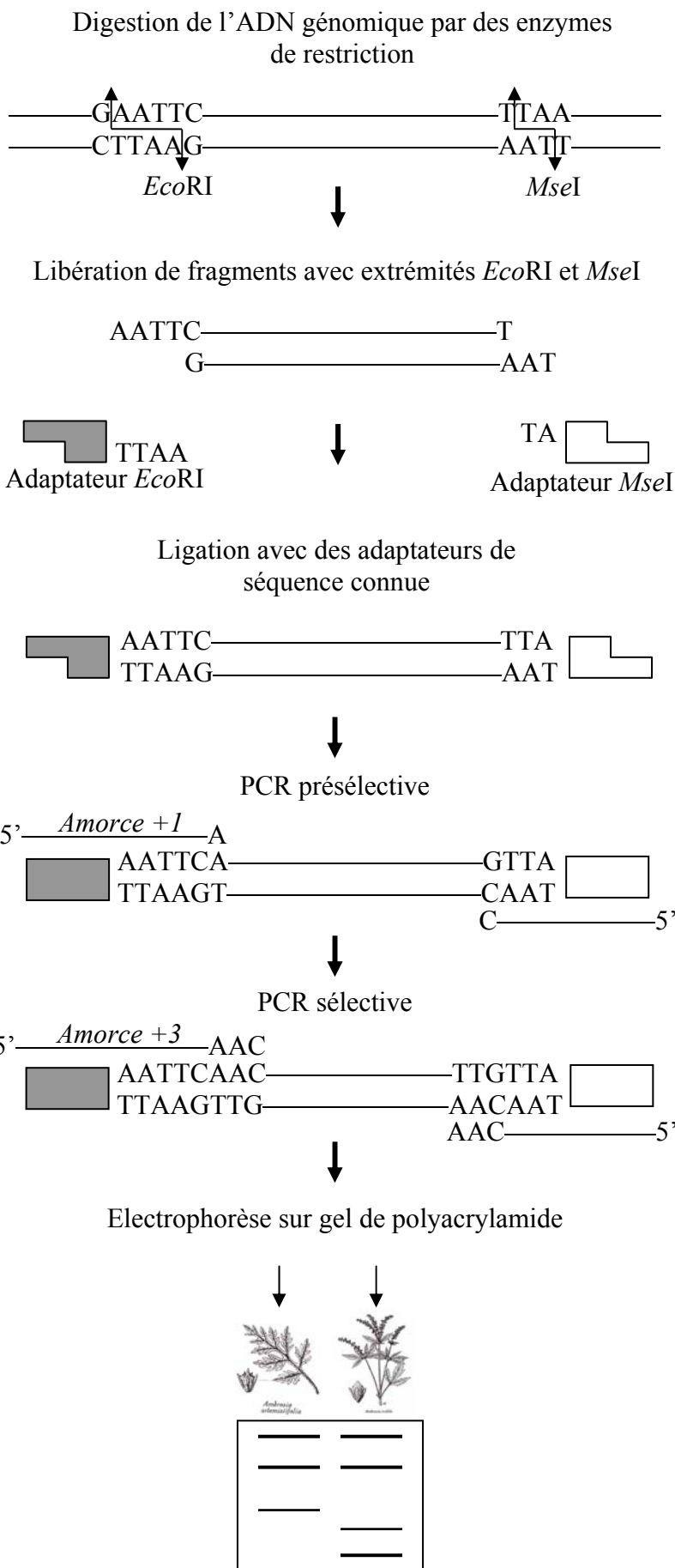
3.2 Analyse de la diversité et de la structuration génétique d'*A. artemisiifolia* à l'aide de marqueurs AFLP

L'étude des marqueurs moléculaires chloroplastiques (ADNcp) a révélé une importante diversité génétique chez l'ambrosie. Afin de confirmer et de compléter ces premiers résultats, la diversité génétique neutre et la structuration des populations d'ambrosie ont été étudiées à l'aide de marqueurs AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism). Cette technique, développée par Vos *et al.* (1995), est basée sur l'amplification sélective de fragments de restriction générés à partir d'un échantillon d'ADN génomique. Elle permet la recherche de polymorphisme de longueur de fragment de restriction au niveau de l'ADN. L'analyse des marqueurs AFLP se décompose en plusieurs étapes : la digestion par des enzymes de restriction de l'ADN génomique préalablement extrait, la ligation des produits digérés avec des adaptateurs de séquence connue, une première amplification par PCR présélective, une seconde amplification par PCR sélective, puis une séparation des fragments sur gel polyacrylamide (Encadré 3.1).

Les AFLP sont fiables en terme de reproductibilité et permettent une importante détection de polymorphisme en comparaison à d'autres marqueurs comme les RAPD (Random Amplified Polymorphism DNA ; Sharma *et al.*, 1996 ; Jones *et al.*, 1997). De plus, les AFLP requièrent comparativement aux marqueurs microsatellites un temps de développement moins long et un coût plus modéré pour un nombre de loci étudiés bien plus important (Kumar, 1999 ; Bensch et Akesson, 2005). Enfin, les marqueurs AFLP permettent de révéler l'intégralité du polymorphisme du génome. En revanche, les AFLP sont des marqueurs dominants et ne permettent théoriquement pas de distinguer les génotypes homozygotes et hétérozygotes comme le font les marqueurs dominants révélant ainsi une quantité d'informations plus importante (microsatellites, Restricted Fragment Length Polymorphism (RFLP)). Cependant, Piepho et Koch (2000) ont tout de même montré qu'il était possible, sous certaines conditions, d'extraire l'information co-dominante à partir d'analyses AFLP, en déterminant au préalable les concentrations des produits PCR et en utilisant des modèles de distribution normale mixte pour déterminer les génotypes les plus probables.



Encadré 3.1. Principe de la technique AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) (d'après DeVienne, 1998)



L'utilisation des AFLP dans l'analyse du polymorphisme moléculaire au niveau intra-spécifique est très fréquente (Sharma *et al.*, 1996 ; Coart *et al.* 2003 ; Nielsen, 2004 ; Nybom, 2004) notamment dans le cas d'études portant sur des organismes envahissants (Amsellem *et al.*, 2000 ; Maron *et al.*, 2004 ; Gaskin, 2006).

L'objectif de cette étude vise à approfondir les résultats précédemment obtenus par les marqueurs chloroplastiques, en analysant plus particulièrement la structuration des populations introduites en France.

Plus spécifiquement plusieurs questions ont été posées :

- (i) De quelle manière se répartissent la diversité génétique inter et intra-populationnelle d'*A. artemisiifolia* dans son aire native et d'introduction ?
- (ii) Les populations natives et introduites sont-elles génétiquement structurées ?
- (iii) Observe-t-on une réduction de la diversité génétique moyenne dans les populations introduites par rapport aux populations natives ?
- (iv) Peut-on détecter des différences entre les populations historiques et envahissantes ainsi qu'entre les populations envahissantes centrales et périphériques ?
- (v) Enfin, est-il possible d'identifier les populations introduites qui sont à l'origine des populations envahissantes à l'heure actuelle ?

Genetic diversity of the European invasive *Ambrosia artemisiifolia* L. revealed by amplified fragment length polymorphism fingerprints

Fumanal B.¹, Chauvel B.¹, Sabatier A.², Bretagnolle F.²

¹INRA, UMR1210 Biologie et Gestion des Adventices, F-21065 Dijon CEDEX, France.

²Université de Bourgogne, UMR1210 Biologie et Gestion des Adventices, F-21065 Dijon CEDEX, France.

ABSTRACT

Ambrosia artemisiifolia is an annual weed introduced from North America to Europe more than one century ago that invades both field-crops and ruderal places. Beyond the economic cost of agricultural losses, this plant species is a threat to human health due to its allergenic pollen. To understand the success of *A. artemisiifolia* spread in its introduction area, the genetic diversity of 36 populations from France, European countries and North America was analyzed using AFLP fingerprints. With the aim to analyze the pattern of the spread of the species in France, populations sampled in isolated historic sites which were located using herbarium records were compared to invasive populations. The overall genetic diversity within populations was higher ($H_W = 0.2526$) than among populations ($H_B = 0.0410$). Therefore, the differentiation among samples was low ($F_{ST} = 0.1397$). Surprisingly, genetic diversity within populations was higher in introduced populations than in native ones. Genetic diversity was similar among French historic and invasive populations whereas it was higher in French central populations than in peripheral ones. Gene flow among French central invasive populations was higher than in historical, invasive peripheral and central ones. In addition, a significant isolation by distance was detected in the native area whereas none was found in introduced groups. Population structure, inferred using a Bayesian algorithm, indicated an important degree of individual admixture among populations ($\alpha = 0.456$), which confirmed the absence of structuration observed with principal co-ordinate analysis. Such results highlighted that many introductions of high propagule densities occurred from large native range to local introduction areas as in France. However, no evidence of bottlenecks during the invasion process was detected. Though, the high genetic diversity within *A. artemisiifolia* certainly favoured the success of this invader, it can be suggest that the environmental

parameters such as vacant niches and/or human disturbance are much important, as in several cases, isolated historic populations did not invade their surrounding area.

Key words: *Ambrosia artemisiifolia*, AFLP, genetic diversity, invasive plant, population structure, historic populations

Running title: Genetic diversity of *Ambrosia artemisiifolia*

INTRODUCTION

Exotic plant invasions represent a threat to natural and managed ecosystems. Consequences of biological invasions are multiple, including displacement of native species, modifications of ecosystems, and strong direct or indirect effects on human economy or health (Vitousek *et al.* 1997, Kolar and Lodge, 2001; Pimentel *et al.*, 2002). Therefore, biological invasions have received substantial attention for the past decades and have become a global concern for researchers and land managers (Williamson, 1996). The success and the rate of invasions may depend both on the community colonized and on the intrinsic attributes of the invasive species (Mack *et al.*, 2000). In this context, evolutionary processes may be key features in determining whether the invasive species will establish and spread in a new environment (Sakai *et al.*, 2001). Furthermore, beside applied research, biological invasions offered an interesting conceptual framework for studying rapid evolution process (Quinn *et al.*, 2000).

In the new environment colonized, introduced species are exposed to different selective pressures, and a selection of particular characters may explain why few species became invasive (Williamson, 1996; Mack *et al.*, 2002) or why some of them became invasive after a lag phase (Sakai, *et al.*, 2001). More specifically, amounts of genetic diversity can directly influence the capacity of species to adapt and overcome environmental changes (Barrett, 1992; Sakai, *et al.*, 2001). As species are often introduced with small populations, alterations or reductions of genetic diversity through genetic drift, founder effects, and genetic bottlenecks, are often observed (Barrett and Richardson, 1986, Sakai *et al.*, 2001). Such events can reduce a population's evolutionary potential and increase the risk of extinction. As a result of founder effects and non-equilibrium conditions, introduced populations are expected to have less within-population genetic variation and more among-population genetic differentiation than native ones (Barrett and Richardson, 1986; Husband and Barrett, 1991).

However, according to Goodnight (1988), the non-additive variance from source populations can be converted into additive variance after a bottleneck event. The capacity to create or maintain genetic diversity after introduction is also linked to numerous factors such as the size of the source population (Milne and Abbot, 2004), the genetic diversity of the source populations (Provan *et al.*, 2005), the number of introductions (Durka *et al.*, 2005) and the reproductive regime of the invasive species (Barrett and Richardson, 1986). However, some phenomenon such as continuous gene flow with source populations (Williamson, 1996), hybridization with exotic or native species (Hanfling and Kollmann, 2002) and multiple introduction from a broad source range (Kolbe *et al.*, 2004) may prevent genetic diversity losses.

Therefore, the characterization of genetic diversity and structuration among populations in invasive plant species can provide different useful informations, such as the history of a particular invasion, the current reproductive and colonizing behaviour of the invader, the identification of source populations for biological control purposes, and the estimate of potential response to environmental changes, including control attempts (Ward, 2006).

The present study focuses on the neutral genetic diversity of one of the most aggressive invasive plant species in Europe, common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.). *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) was introduced from North America to Europe, and more particularly in France, more than one century ago (Heckel, 1906). Since 1863, this species has been introduced many times in France and a continuous increase in the number of populations was observed throughout the 20th century (Chauvel *et al.*, 2006a). If the initial populations were located in the Rhone Alps region (Chauvel *et al.*, 2006a), many small populations of *A. artemisiifolia* have been introduced in other French regions and persisted until now (Muller, 2004; Chauvel *et al.*, 2006a). However, when looking at the spread of the species over time, the Rhone valley appears to be the central core of the invasion with peripheral extensions to Northern and Southern regions (Chauvel *et al.*, 2006a). Currently, the species is considered as a serious invasive plant in France as in many other European countries (Déchamp, 1997; Muller, 2004). *Ambrosia artemisiifolia* is both a weed colonizing spring crops (sunflower, soybean, etc.) or intercrops and a ruderal plant species growing in human disturbed habitats (wastelands, roadsides) or semi natural disturbed habitats such as riverbanks (Bonnot, 1967; Bassett and Crompton, 1975). Besides its agricultural economic impact, *A. artemisiifolia* is a threat to human health due to allergenic pollen release in late summer (Laaidi *et al.*, 2003). This species is an allogamous monoecious plant that is also self-

compatible (Bassett and Crompton, 1975). *Ambrosia artemisiifolia* is wind pollinated and is propagated by seeds (achenes) without any particular dispersal mechanisms (Bassett and Crompton, 1975). A previous study found high polymorphism and gene flow among North American *A. artemisiifolia* populations based on polymorphism at the acetolactate synthase (ALS) gene (Tranel *et al.*, 2004). However, a more complete and recent study provided accurate insights on the high genetic diversity of both North American native and French introduced populations using nuclear microsatellite markers (Genton *et al.*, 2005).

Here we address these issues with a different marker-based approach using amplified fragment length polymorphism markers (AFLP) and using much more populations sampled in France as well as other populations from invaded European countries. Our study focuses on French populations by distinguishing the invasive ones, in central and peripheral distribution area to the historic populations recovered from herbarium records. Such approach was never applied to our knowledge except by Saltonstall (2002) who compared herbarium specimens to recent invasive plants of *Phragmites australis* (Cav.) Steudel.

Specifically, we address the following questions: (i) How is genetic diversity in *A. artemisiifolia* partitioned among and within populations from native (North America) and introduction (Europe) area, and among/within European populations? (ii) Is there any population structure in native and introduction area? (iii) Is there an overall reduced genetic diversity in introduced populations? (iv) and, can we identify the introduced source populations from which *A. artemisiifolia* invaded the French territory ?

MATERIALS AND METHODS

Plant materials

Young leaf tissues were collected and silica dried from 36 populations including 388 *A. artemisiifolia* individuals sampled across its native range in North America and its introduction range in Europe (Table 1). In the introduction area, populations were mostly sampled in France ($N = 28$) and some were sampled in other European countries ($N = 3$). The populations from the native area where sampled in the USA and Canada ($N = 5$). The sampling of French populations provided a good coverage of the actual distribution of the plant in France. Two groups of invasive ($N = 18$) and historic ($N = 10$) populations were distinguished among the French samples.

Table 1. Distribution and location of *Ambrosia artemisiifolia* populations sampled in North America and in Europe for genetic diversity analysis using AFLP markers. The status of populations was qualified as: historic (i.e. old populations introduced in France and localized from herbarium records), invasive and native. In the country column, the invasive populations in France were distinguished as central (^c) or peripheral (^p) according to their position in the French invasive core. *N* = number of individuals studied.

Population	<i>N</i>	Status	Country	Location	Longitude	Latitude
1	15	historic	France	Pont d'Ain	05° 20' 04" E	46° 03' 08" N
2	17	historic	France	Val-le-Fier	05° 54' 10" E	45° 55' 37" N
3	13	historic	France	Saint Génard	00° 08' 43" W	46° 10' 14" N
4	5	historic	France	Luant	01° 32' 24" E	46° 43' 36" N
5	4	historic	France	Lezoux	03° 23' 09" E	45° 49' 23" N
6	5	historic	France	Sury-près-Léré	02° 53' 08" E	47° 29' 41" N
7	5	historic	France	Seganges	03° 20' 47" E	46° 35' 32" N
8	18	historic	France	Gannay-sur-Loire	03° 35' 53" E	46° 43' 24" N
9	7	historic	France	Mas thibert	04° 42' 43" E	43° 33' 19" N
10	12	historic	France	Bassens	00° 31' 58" W	44° 54' 04" N
11	6	invasive	France ^c	Pont d'Ain	05° 20' 10" E	46° 02' 49" N
12	5	invasive	France ^c	Les Pinèdes	03° 28' 59" E	45° 51' 02" N
13	19	invasive	France ^c	La Boisse	05° 01' 49" E	45° 49' 40" N
14	20	invasive	France ^c	Meyzieu	05° 04' 52" E	45° 44' 07" N
15	6	invasive	France ^c	Villeurbanne	04° 52' 55" E	45° 47' 08" N
16	5	invasive	France ^c	Saint-Galmier	04° 18' 08" E	45° 35' 11" N
17	6	invasive	France ^p	Asnan	03° 32' 56" E	47° 18' 27" N
18	19	invasive	France ^p	Lux	05° 12' 56" E	47° 27' 02" N
19	19	invasive	France ^p	Labergement	05° 14' 27" E	47° 14' 34" N
20	6	invasive	France ^p	Bey	04° 56' 25" E	46° 47' 38" N
21	3	invasive	France ^p	Régné-durette	04° 40' 03" E	46° 07' 29" N
22	19	invasive	France ^p	Romans-sur-Isère	05° 00' 04" E	45° 03' 10" N
23	19	invasive	France ^p	Allex	04° 56' 39" E	44° 44' 26" N
24	3	invasive	France ^p	Beauvoir-de-Marc	05° 04' 20" E	45° 31' 05" N
25	19	invasive	France ^p	Col du Cucheron	05° 50' 11" E	45° 22' 07" N
26	5	invasive	France ^p	Sarras	04° 47' 49" E	45° 11' 16" N
27	17	invasive	France ^p	Saint-Jean-de-Muzols	04° 48' 55" E	45° 04' 29" N
28	20	invasive	France ^p	Collias	04° 28' 59" E	43° 57' 18" N
29	5	invasive	Switzerland	Cartigny	06° 01' 03" E	46° 10' 32" N
30	19	invasive	Italy	Rome	12° 28' 49" E	41° 52' 46" N
31	5	invasive	Hungary	Lesence	17° 21' 42" E	46° 51' 09" N
32	17	native	Canada	Whitchuren-stouffville	79° 12' 41" W	43° 56' 59" N
33	15	native	Canada	Bobcayeon	78° 31' 41" W	44° 33' 08" N
34	2	native	Canada	Quebec	71° 12' 54" W	46° 48' 59" N
35	6	native	USA	Columbia	80° 59' 25" W	33° 59' 50" N
36	2	native	USA	Calumet	85° 42' 59" W	45° 04' 38" N

The French invasive populations were located within the invasive core of *A. artemisiifolia* around the Rhone valley. These populations were widespread and composed by large number of individuals (> 5000 plants). Then, two categories were distinguished within these invasive populations, those from the central distribution area ($N = 6$) around the city of Lyons and those located, in the periphery ($N = 12$) of this central area. The French historic populations correspond to the first populations introduced in France, more than one century ago. These populations were localized using herbarium record descriptions provided in the study of Chauvel *et al.* (2006a) on the historical spread of the species in France. These populations were currently not invasive in their area, were small (< 30 plants) and were isolated from the invasive core previously described.

All the populations were sampled in the different habitats where *A. artemisiifolia* develops: field-crops, roadsides, wastelands and riverbanks.

DNA isolation

Genomic DNA was extracted according to a modified protocol of Doyle and Doyle (1990) from approximately 10 mg of dry foliar tissue. Leaf tissues were grounded in a preheated extraction buffer (100 mM Tris-HCl pH = 8.0, 1.4 M NaCl, 20 mM EDTA pH = 8.0, 2 % alkyltrimethylammonium bromide, 0.2 % b-mercaptoethanol). Samples were treated with proteinase K (20 mg/ml) for 45 min at 55 °C, and then with dichloromethane (centrifugation 12600 rpm, 10 min, 4 °C) followed by isopropanol (1 hour, -20 °C). After centrifugation (18000 rpm, 10 min, 4 °C), the DNA was washed in 75 % ethanol, dried and resuspended in ultra pure sterile water. The integrity of the DNA was estimated on agarose gels and the quantity was determined on spectrophotometer. Then, samples were diluted to the final concentration of 50 ng/ μ L when needed.

AFLP fingerprinting

Amplified fragment length polymorphism (AFLP) was performed from the modified method from Vos *et al.* (1995) adapted by Tagu and Moussard (2003). Total DNA was digested with the restriction enzymes *EcoRI* (4 U) and *MseI* (4 U) in their buffer (1 X) for 1 hour at 37 °C. Ligation was performed with *EcoRI* adapters (0.15 μ M), *MseI* adapters (1.50 μ M), T4 DNA ligase (1 U) and dATP (0.5 mM) incubate overnight at 15 °C. Pre-selective amplification was performed in a 20- μ L reaction mix containing 0.4 μ M of *EcoRI*-A

and *MseI*-C primers, 2.5 mM dNTP, 0.5 unit of Eppendorf Taq polymerase (5 U/ μ L), 1 X Eppendorf buffer and 5 μ L of ligation template. PCR reactions were carried out on Eppendorf Mastercycler 5331 thermocycler. Thermal cycle parameters were as follows: 95 °C for 30 s followed by 23 cycles of 95 °C for 5 s, 56 °C for 30 s, 72 °C for 1 min with a last elongation step extended to 5 min. The pre-selective PCR products were checked on a 1 % agarose gel and diluted 10-fold with ultra-pure water. An initial screening of selective primers using 24 primer combinations was performed on four individuals from four selected populations. Then, four selective primer combinations were selected because they showed a high level of polymorphism and clear markers (fragments) evenly distributed over the AFLP profiles. The four primer pairs retained for this study were: *EcoRI*-ACA/*MseI*-CAG, *EcoRI*-ACA/*MseI*-CTC, *EcoRI*-ACG/*MseI*-CAG and *EcoRI*-ACG/*MseI*-CTC. Forward primers (*EcoRI*) of each primer combinations were labelled with a fluorescent dye (IRD 700 or IRD 800). The selective amplification was performed in a 20- μ L reaction mix containing 0.05 μ M of *EcoRI* selective primer IRD 700-labelled or 0.1 μ M of *EcoRI* selective primer IRD 800-labelled, 0.3 μ M of *MseI* selective primer, 2.5 mM dNTP, 0.5 unit of Eppendorf Taq polymerase (5 U/ μ L), 1X Eppendorf buffer and 1 μ L of diluted pre-selective amplified products. The selective PCR reaction had two cycle sets: 95 °C for 30 s followed by 13 cycles of 95 °C for 5 s, 65 °C for 30 s (annealing temperature was lowered by 0.7 °C at each cycle), 72 °C for 1 min, followed by 24 cycles of 95 °C for 5 s, 56 °C for 30 s, 72 °C for 1 min with a last elongation step extended to 5 min. The dye-labelled selective amplified products were then separated on a 41-cm polyacrylamide gel (5.5 %) using an automated sequencer (Li-Cor 4200 IR², Lincoln, NE, USA). Two primer combinations labelled with different dye types were run together on the same gel. Before running, 2 μ L of IRD 700-labelled selective PCR products and 4 μ L of IRD 800-labelled selective PCR products were mixed with 3 μ L of formamide-loading buffer, and denatured for 3 min at 94 °C. The samples were then loaded on the polyacrylamide gel with 5 Li-Cor size standards and the gel was run for 6 hours at 2000 V. A reproducibility test was performed for one individual per 23 populations amplified with the four primer combinations.

Data analysis

Each gel was analyzed using 1DSCAN 3.1 program (Scanalytics, Inc.) which analyzed the AFLP marker size of each individual. Only AFLP markers within the size range of 75-250 base pairs were conserved. Using marker size, discrete categories were then calculated using

the LIS-AFLP program based on an iterative method developed for AFLP data analysis (Mougel *et al.*, 2002). AFLP markers were then scored as present (1) or absent (0) using the LEC-PCR program which transformed marker sizes into tabular binary matrix (Thioulouse *et al.*, 1997).

For each primer combination, the number of polymorphic and monomorphic markers was determined. However, markers that were monomorphic across the 388 individuals were excluded from the analysis. To test the correspondence of data gathered by each of the four primer combinations, Jaccard similarity matrices based on all of the 388 individuals analyzed were constructed separately for each primer combination, and the pairwise correlation among them was tested by a Mantel test with 1000 permutations using PAST 1.53 program (Ryan *et al.*, 1995).

Because of the high variability among all the individuals and the high number of samples ($N = 388$), a classical phenogram presentation was not suitable. Therefore, a principal co-ordinate analysis (PCO; Jackson, 1991) was used to obtain a synthetic representation of the organization of molecular variation among all the *A. artemisiifolia* sampled. The PCO analysis allows a visualisation of genetic distance data without assuming a hierarchical topology, and provides a description of the main structures of distance matrices in the form of factor maps. The PCO, based on a matrix of between-individual Jaccard similarities computed from the binary AFLP data, was performed using PAST1.53 program.

The genetic diversity within populations, within geographic regions and within French historic and invasive populations of *A. artemisiifolia* was analyzed. The proportion of polymorphic loci (PLP), the expected heterozygosity (Nei's gene diversity, H_E), and the proportion of H_E variance due to the sampling of individuals ($VarI$) and loci ($VarL$) were estimated using Lynch and Milligan (1994) method of recovering unbiased population genetic statistics from dominant markers as implemented in AFLP-SURV 1.0 (Vekemans, 2002). The population genetic structure within the native and introduction areas, within the French historic and invasive populations and within the whole population data set of *A. artemisiifolia*, was described with different statistics: total diversity (H_T), mean diversity within populations (H_W), mean diversity among populations (H_B), Wright's coefficient of genetic differentiation among populations (F_{ST}). The observed F_{ST} was tested using 1000 permutations against the null hypothesis of no genetic differentiation among populations and 95 % confidence intervals (CI) were computed for comparison purpose among population groups. H_W was compared among French historic and invasive populations, among French invasive populations from central distribution, Northern and Southern periphery, and among French and North American

population with *t*-test using SYSTAT 11 program. Data were checked for normality and homogeneity of variances before running statistical tests.

The patterns of isolation by distance were then tested in North American and European populations separately, by computing Mantel tests (Mantel, 1967) between the half-matrices of pairwise genetic distances, estimated as $F_{ST}/(1-F_{ST})$ values and pairwise geographical distances. Tests were performed with 10 000 permutations using ARLEQUIN 2.0 program. In order to assign individual plants to genetic groups, independently from their sampling in the different populations, a Bayesian model-based clustering method was performed on the AFLP data using STRUCTURE 2.1 program (Pritchard *et al.*, 2000). The method uses MCMC to estimate allele frequencies and assign individuals probabilistically to distinct gene pools, or jointly to two or more gene pools if their genotypes indicate that they are admixed. Because a dominant marker was used, each locus was coded as known for one copy and unknown (coded -9 as recommended) for the other (Pritchard and Wen, 2004). Analyses were conducted under the admixture model (individuals may have mixed ancestry) assuming that the allele frequencies are correlated across populations (Falush *et al.*, 2003). Five independent runs were carried out for each value of *K* (number of clusters assumed) between 1 and 10, with parameters and model likelihood estimated at over 500 000 MCMC iterations following a burn-in period of 30 000 steps. The consistency of the results among different runs for a given *K* value was evaluated by calculating a similar coefficient (*SC*) between run pairs (Rosenberg *et al.*, 2002), where a value greater than 0.85 indicated stable clustering solutions. The *K* value associated with the maximum value of log likelihood of data [$L(K)$] was analysed to identify the number of clusters that best described the data (Pritchard and Wen, 2004). However, as this method does not always provide a correct estimate of *K* (Evanno *et al.*, 2005), the ΔK statistics based on the rate of change of $L(K)$ between successive *K* values was computed to infer the appropriate number of clusters for our data. The value of *K* corresponding to the highest value of ΔK was then retained (Evanno *et al.*, 2005). The output statistical results provided by STRUCTURE 2.1 program were then summarized using the R-package STRUCTURE-SUM (<http://www.nhm.uio.no/ncb>). Finally, the individuals were assigned to each of the *K* clusters defined when their membership coefficient was $q \geq 0.80$. The proportion of individuals assigned from each cluster or not assigned were provided for each group of populations studied. The mean value of the admixture parameter α corresponding to the selected *K* value was provided in order to indicate the degree of population admixture.

RESULTS

Allelic variation at AFLP loci

A total of 223 unambiguously scoreable AFLP markers was obtained from the analysis of the four primer combinations on 388 individuals of *A. artemisiifolia*, 96.9 % of which were polymorphic (216 fragments). As the monomorphic markers were removed from the analysis, the primer combinations *EcoRI*-ACA/*MseI*-CAG yielded a total of 60 markers, *EcoRI*-ACA/*MseI*-CTC 48 markers, *EcoRI*-ACG/*MseI*-CAG 52 markers and *EcoRI*-ACG/*MseI*-CTC 56 markers. The test of reproducibility was conclusive as the individuals from the 23 populations were assigned to the same AFLP profile patterns. The low average (\pm SD) pairwise correlation value between the markers 0.181 ± 0.097 indicates that only a limited amount of information in the data set was redundant.

Relationships among individuals

The proportion of variance explained by the first two PCO axes was small (14.75 %), due to the large number of individuals ($N = 388$) and AFLP markers (216) analyzed. The principal coordinate analysis (PCO) revealed the absence of any particular structure among individuals (Figure 1). More particularly, no pattern can be detected among individuals from different geographic areas (Figure 1.a). Individuals from Canada, USA and Italy were grouped in a PCO plot, which indicated their relatedness (Figure 1.a). Nevertheless, the individuals from Canada exhibited a wider range of genetic distribution than those from USA or Italy, mainly because of the size of the sampling. However, the individuals sampled in Switzerland and Hungary did not overlap with the genetic distribution of the previous North American and Italian individuals. The individuals from France were not much different from individuals from other countries. Furthermore, individuals from France sampled in historic isolated populations were not different from those from invasive populations (Figure 1.b). Finally, the range of variation of French peripheral invasive populations overlapped the one of central populations and was the widest (Figure 1.b).

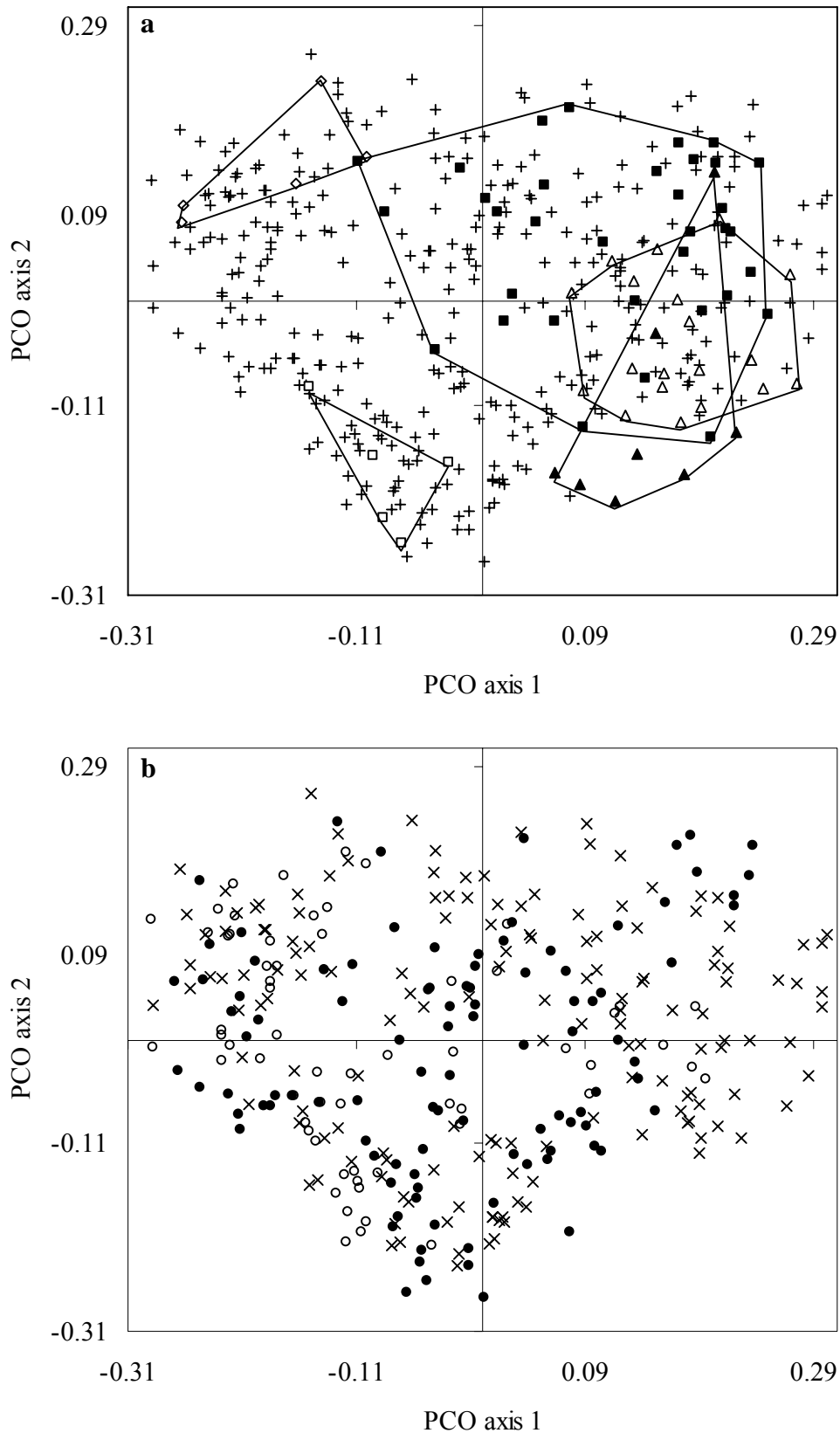


Figure 1. Principal coordinate analysis (PCO) plot of the 388 individuals of *A. artemisiifolia* analyzed with AFLPs markers. The analysis was performed using Jaccard distances with binary data. The first two axes accounted for 14.75 % of the total variance (axis 1: 8.84 %, axis 2: 5.91 %). (a) total PCO plot with individuals from USA (▲), Canada (■), Hungary (□), Switzerland (◇) and Italy (△) regrouped in convex hull, and individuals from France (+). (b) plot based on the same PCO analysis as above but showing only individuals from French historic isolated populations (●) and invasive central populations in the Rhone Valley (○) or peripheral populations (x).

Genetic structure within and among populations

The proportion of polymorphic loci (PLP) within populations ranged from 41.2 % to 81.9 % (Table 2). The mean genetic diversity within populations ($H_W = 0.2526$) was high (Table 3) and ranged from $H_E = 0.2156$ to $H_E = 0.2940$ according to the populations (Table 2). The proportion of H_E variance due to the sampling of individuals ($VarI$) was smaller than the proportion of H_E variance due to the sampling of loci ($VarL$) in 94.5 % of the populations analyzed. The mean diversity within population groups (H_W) was significantly higher in introduced populations than in native ones (t -test, $P = 0.028$). H_W was not significantly different between historic and central (t -test, $P = 0.150$) or peripheral (t -test, $P = 0.332$) French invasive populations. However, H_W was significantly higher for central invasive populations than for peripheral invasive ones (t -test, $P = 0.018$). The H_E values of populations within group types were not different among populations represented by a high or a low number of individuals, suggesting that the maximum of genetic diversity can be reached with few individuals per population.

The genetic differentiation among all populations was low, with a F_{ST} value of 0.1397 ($P < 0.001$; Table 3). The F_{ST} values among groups of European, North American, French historic and invasive populations were not different at 95% of confidence interval (Table 3). However, F_{ST} values among French central invasive populations were lower than among peripheral ones or other population groups (Table 3). Therefore, French invasive central populations experienced the highest gene flow among populations.

Finally, the test of Mantel revealed a significant pattern of isolation by distance among the North American populations ($r = 0.44$, $P = 0.039$), whereas no pattern was found among the European populations ($r = 0.12$, $P = 0.176$).

Table 2. Genetic diversity within populations, within geographic regions, and within French historic and invasive populations of *Ambrosia artemisiifolia*. Polymorphism, expected heterozygosity (H_E) and variance components were calculated using the method of Lynch and Milligan (1994), which provides unbiased estimates for dominant markers as AFLPs. Abbreviations: N , number of individuals; SE, standard error; PLP (%), proportion of polymorphic loci at the 5 % level; $VarI$ (%), proportion of H_E variance due to the sampling of individuals; $VarL$ (%), proportion of H_E variance due to the sampling of loci. In the population column, the country, the historic/invasive groups of French populations, the label of populations, and the location of French invasive populations in the central Rhone valley (^c) or peripheral (^p) areas in the French core distribution were signalled.

Population		N	PLP (%)	H_E (\pm SE)	$VarI$ (%)	$VarL$ (%)
Europe						
France	<i>historic</i>					
	1	15	63.4	0.2277 (0.0114)	17.8	82.2
	2	17	69.4	0.2465 (0.0112)	17.5	82.5
	3	13	75.5	0.2310 (0.0118)	18.7	81.3
	4	5	65.3	0.2688 (0.0120)	43.7	56.3
	5	4	65.7	0.2940 (0.0126)	54.2	45.8
	6	5	57.4	0.2391 (0.0131)	36.9	63.1
	7	5	68.1	0.2924 (0.0122)	43.6	56.4
	8	18	76.4	0.2651 (0.0109)	16.9	83.1
	9	7	63.0	0.2370 (0.0127)	30.8	69.2
	10	12	81.0	0.2620 (0.0114)	22.4	77.6
	<i>invasive</i>					
	11 ⁿ	6	63.0	0.2529 (0.0127)	31.9	68.1
	12 ⁿ	19	76.9	0.2586 (0.0108)	17.8	82.2
	13 ⁿ	19	73.1	0.2404 (0.0113)	14.6	85.4
	14 ⁿ	6	62.0	0.2493 (0.0132)	29.8	70.2
	15 ⁿ	3	54.2	0.2516 (0.0129)	71.3	28.7
	16 ^c	6	73.1	0.2899 (0.0120)	37.5	62.5
	17 ^c	5	69.9	0.2930 (0.0124)	44.7	55.3
	18 ^c	19	81.9	0.2641 (0.0100)	19.9	80.1
	19 ^c	20	76.4	0.2388 (0.0111)	15.7	84.3
	20 ^c	6	75.5	0.2898 (0.0110)	45.5	54.5
	21 ^c	5	66.2	0.2745 (0.0125)	42.4	57.6
	22 ^s	19	69.9	0.2333 (0.0113)	15.5	84.5
	23 ^s	19	74.1	0.2454 (0.0110)	17.1	82.9
	24 ^s	3	50.5	0.2551 (0.0136)	48.0	52.0
	25 ^s	19	78.7	0.2516 (0.0109)	16.9	83.1
	26 ^s	5	57.9	0.2475 (0.0132)	32.5	67.5
	27 ^s	17	68.5	0.2325 (0.0112)	16.1	83.9
	28 ^s	20	70.8	0.2260 (0.0112)	14.3	85.7
Switzerland	<i>invasive</i>					
	29	5	64.8	0.2618 (0.0127)	40.2	59.8
Italy	<i>invasive</i>					
	30	19	72.7	0.2300 (0.0113)	14.8	85.2
Hungary	<i>invasive</i>					
	31	5	65.3	0.2658 (0.0122)	39.3	60.7
North America						
Canada	<i>native</i>					
	32	17	65.3	0.2156 (0.0116)	14.9	85.1
	33	15	60.6	0.2266 (0.0115)	16.2	83.8
	34	2	41.2	0.2300 (0.0143)	65.1	34.9
USA	<i>native</i>					
	35	6	62.0	0.2367 (0.0126)	31.2	68.8
	36	2	44.9	0.2677 (0.0146)	59.0	41.0

Table 3. Population genetic structure within continents (North America and France), within French historic and invasive populations, within French central and peripheral invasive populations, and within the whole population data set of *Ambrosia artemisiifolia*. Total diversity (H_T), mean diversity within populations (H_W), mean diversity among populations (H_B), Wright's coefficient of genetic differentiation among populations (F_{ST}) and their 95 % confidence intervals (CI) were calculated using the method of Lynch and Milligan (1994), which provides unbiased estimates for dominant markers such as AFLPs. Abbreviations: N , number of populations.

Comparison	N	H_T	H_W	H_B	$F_{ST} (\pm 95 \% CI)$
Among French historic populations	10	0.2971	0.2564	0.0407	0.1371* (0.1217 - 0.1461)
Among French invasive populations	18	0.2928	0.2552	0.0375	0.1286*(0.1158 - 0.1376)
Among French central invasive populations	6	0.3084	0.2750	0.0334	0.1081* (0.1270 - 0.1455)
Among French peripheral invasive populations	12	0.2849	0.2453	0.0395	0.1397* (0.0908 - 0.1123)
Among European populations	31	0.2935	0.2553	0.0382	0.1301* (0.1181 - 0.1335)
Among North American native populations	5	0.2706	0.2353	0.0353	0.1294* (0.1190 - 0.1971)
Among all populations	36	0.2935	0.2526	0.0410	0.1397* (0.1297 - 0.1424)

*, P -value < 0.001

Population assignment

Using the model-based clustering method of Pritchard *et al.* (2000), the log-likelihood of data gradually increased from $K = 1$ to $K = 10$ (Figure 2). However, the modal value of ΔK was $K = 2$ for all the replicates (Figure 2). Such a discrepancy between the $[L(K)]$ and ΔK statistics was described in the case of a contact zone model of populations where two sets of populations were organized in a one dimension stepping-stone scheme (Evanno *et al.*, 2005). The value of $K = 2$ corresponds to the uppermost level of structuring in the model as the populations were partitioned into two population sets linked by restricted gene flow. In this particular case, Evanno *et al.* (2005) showed that the real number of groups is best detected by the modal value of ΔK . Consequently, the value of $K = 2$ was retained and analyzed for individual assignments. The mean value of SC calculated between pairs of runs for $K = 2$ was 0.99, indicating a very stable assignments of individuals among the different runs. The estimated mean value of the admixture parameter α (0.456) was high, indicating that half individuals originated from mainly one clusters whereas the last half proportion was fairly admixed individuals. This important level of admixture indicated that ancestry of most individuals originated from a pool of populations.

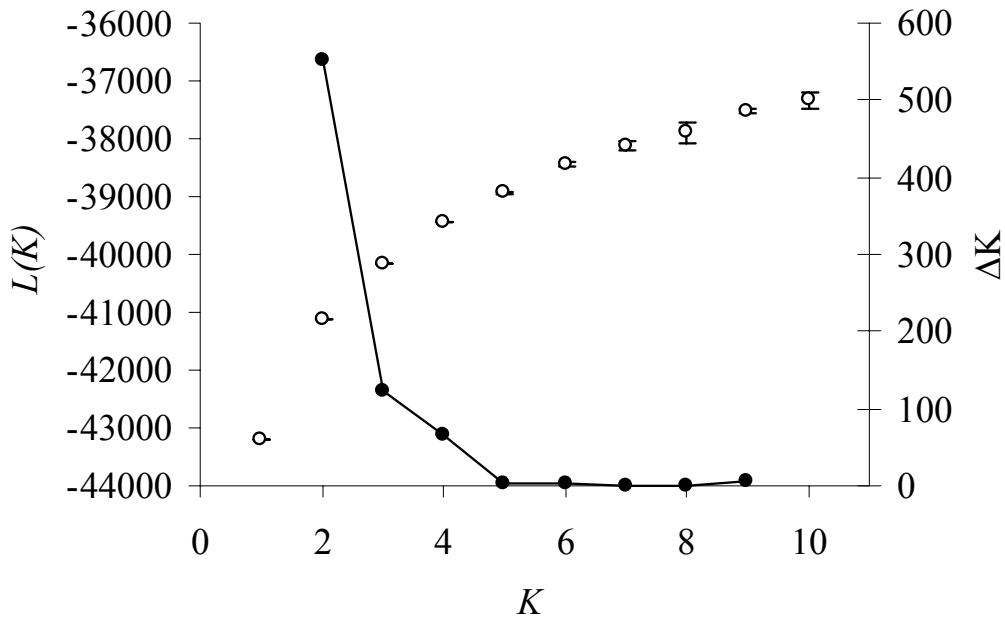


Figure 2. Inference of genetic clusters (K) of *Ambrosia artemisiifolia* using the model-based clustering method of Pritchard *et al.* (2000). Mean (\pm Standard deviation) of log-likelihood value of the data [$L(K)$] based on 5 independent runs (\circ), as a function of the value of K and the rate of change in the log-probability of data (ΔK) between successive values of K (\bullet) for the whole dataset ($N = 388$).

Among the 388 individuals analyzed, 106 (27.32 %) were assigned to the first cluster, 116 (29.90 %) were assigned to the second cluster and 166 (42.78 %) were not assigned to any cluster when using a threshold of 0.80. As far as the North American individuals are concerned, 54.76 % were assigned to the first cluster and 45.24 % were not assigned. European individuals were assigned at 23.99 % to the first cluster, 33.53 % to the second and 42.48 % were not assigned.

Most of the population sampled contained a mixture of individuals assigned to cluster 1 or cluster 2 (Figure 3). Even if cluster 1 was the only cluster represented in North American populations, the high number of individuals not assigned prevents from concluding to the presence of structure between continents. In European populations, the proportion of non-assigned individuals varied from 0 to 100 % of individuals within a population. Furthermore, some French populations ($N = 8$) showed 100 % of their individuals assigned to cluster 2 (Figure 3).

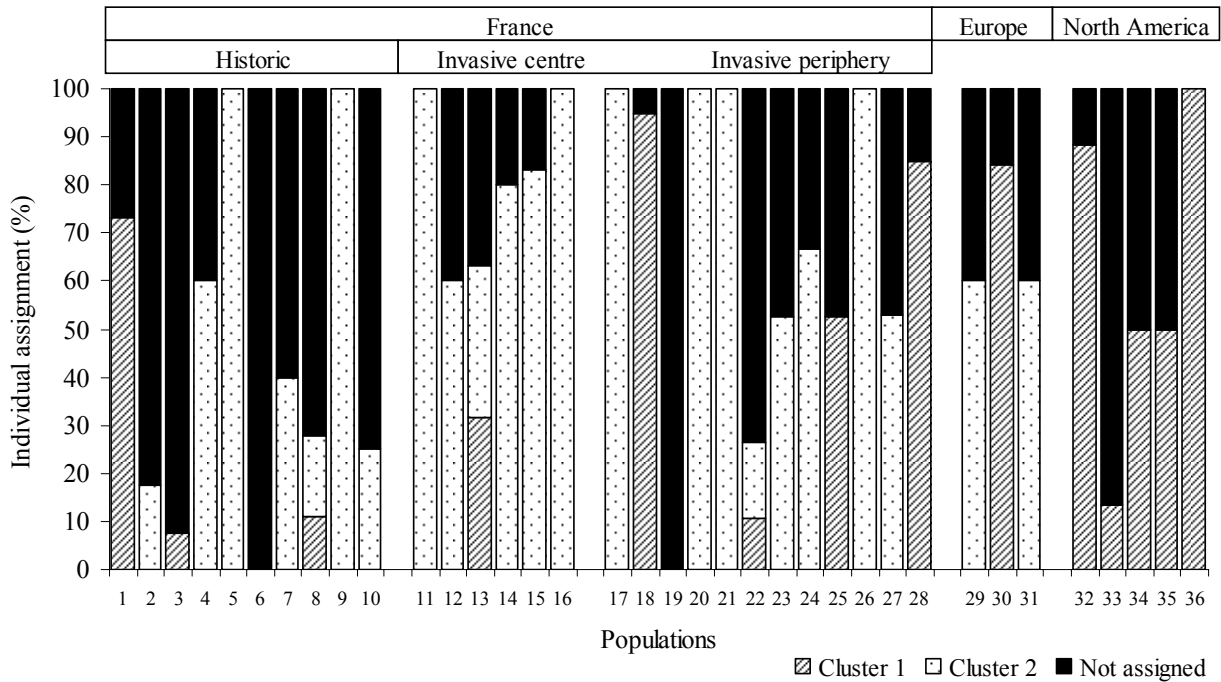


Figure 3. Results of assignment test of *Ambrosia artemisiifolia* individuals into the two genetic clusters (K) detected using the model-based clustering method of Pritchard *et al.* (2000). The respective frequencies within each population of individuals assigned to cluster 1, cluster 2 and not assigned at the threshold probability of 0.80 were determined. On the top of the diagram, the origin area of populations, the historic/invasive population groups and the location of French invasive populations (central or peripheral) were provided.

DISCUSSION

The knowledge of the amount and distribution of neutral genetic diversity in natural populations is essential to interpret the results of ecological genetic studies. The amount of genetic variability within and among populations will be influenced both by environmental pressures and evolutionary processes, such as gene flow or genetic drift (Futuyma, 1998). The studies of genetic diversity and evolutionary changes can provide good insights to understand the potential for colonization and establishment of invasive organisms and their capacity of evolutionary responses to novel environments, including management practices (Sakai *et al.*, 2001; Ward, 2006).

Comparison of genetic diversity between native and introduced populations of A. artemisiifolia

The results of the present study obtained from AFLP markers revealed a high overall genetic diversity within populations (0.2526) and a low overall genetic diversity among populations (0.0410). More particularly, the genetic variation was poorly structured among populations within both the native and introduction areas. Furthermore, the overall genetic diversity within native populations was surprisingly lower than in introduced populations. All these results were consistent with those found by Genton *et al.* (2005) on the same species using microsatellite markers. However, these results contrasted with many studies on invasive plants showing the opposite pattern of reduced genetic diversity in introduction range (Husband and Barrett, 1991; Durka *et al.*, 2005). For example, Amsellem *et al.* (2000) showed that populations of *Rubus alceifolius* Poir. introduced in Indian Ocean Islands were genetically less diverse than native populations. When alien species are introduced in a new area, the populations are often formed by only few individuals and their genetic variation is often lower than in the source populations due to founder events (Barrett, 1992; Sakai *et al.*, 2001). However, according to Bossdorf *et al.* (2005), plant invasions are not as frequently associated with overall genetic bottlenecks. These authors reviewed eleven different invasive species studied and showed that four of them have a decrease in neutral genetic diversity in their introduction range, five did not show any differences at all and two had an increase in introduction range. Genetic diversity within populations can be higher in naturalized population than in native ones if the naturalized populations are a by-product of genetic admixtures from multiple sources. As a result, multiple introductions of different genotypes from various donor sources can trigger novel outcrossing events, lead to adaptive radiation, and even initiate an invasion (Novak and Mack, 2005).

Reduction in genetic diversity is generally considered detrimental as it limits the capacity to respond, in an evolutionary sense, to changes in the environment (Barrett and Richardson, 1986; Sakai *et al.*, 2001). Therefore, our results on *A. artemisiifolia* could explain a part of the success of naturalisation and colonisation of this plant species in the area where it has been introduced.

In addition, the general differentiation among populations was low ($F_{ST} = 0.1397$) indicating high gene flow. Gene flow amounts were not different among French historic and peripheral invasive or native populations whereas there were lower than in French central invasive populations. This pattern can be explained by the low distances among the central

invasive core in France compared to the other groups studied. Another explanation would be that central populations came from gene pools not much different among them and therefore no genetic drift occurred for the moment.

The high genetic diversity within-population variations observed in introduced populations of *A. artemisiifolia* could be attributed to the effect of multiple introductions which bring a broad range of populations from North America to Europe and more precisely in France. When a species is introduced in a new area, multiple genotypes are often introduced, from different regions that are isolated, and thus genetic recombinations and reassortments may be a factor affecting genetic diversity amounts and more generally invasiveness (Schall *et al.*, 2003). According to Kolbe *et al.* (2004), one key factor of invasive success may be the occurrence of multiple introductions that turn among-population variations in native range into within-population variations in introduction range. In the case of *A. artemisiifolia*, such events can compensate for the negative effects of bottleneck or genetic drift and result in similar amounts of diversity as in native range. An alternative or complementary hypothesis would be the introduction of large numbers of propagules that would bring the whole genetic diversity of native populations since no founder effect occurs. These hypotheses can be confirmed by the recent description of the historical spread of *A. artemisiifolia* since its introduction using herbarium records (Chauvel *et al.*, 2006a). The authors demonstrated that multiple introductions of *A. artemisiifolia* occurred at the end of the 19th century and during the first part of 20th century. Between the two first world wars, *A. artemisiifolia* seeds were even used to determine the origin of cereals imported to France (François, 1929). They also found that most of *A. artemisiifolia* were introduced through fodder for horses from North America during the first world war (Chauvel *et al.*, 2006b). This led us to think that a high number of propagules (achenes) were introduced at the same time and perhaps from different locations of the native area.

A large genetic variation within populations is expected in allogamous plant species and more particularly in the case of anemogamous such as *A. artemisiifolia* (Loveless and Hamrick, 1984). In general, outbreeding species display higher levels of genetic polymorphism and allelic variations than predominantly selfing species (Barrett, 1992; Chauvel *et al.*, 1994). However, even if *A. artemisiifolia* are able to produce viable seeds after auto fecundation (Bassett and Crompton, 1975), our results suggested that this species is more prone to outcrossing than to selfing. In turn, its ability to be self-compatible can be mostly advantageous for its colonization success in new disturbed habitats, when few propagules are involved.

The test of Mantel revealed that a positive significant isolation by distance occurs in native area whereas none was found in introduced one. These findings were also consistent with those previously obtained on the species from a different population samplings and different molecular markers (Genton *et al.*, 2005). Thus, it is obvious that in the case of the populations introduced for one century and a half, no pattern of isolation by distance can be detected, particularly in the case of allogamous wind-pollinated plant species. The absence of isolation by distance in France was also obvious regarding the multiple introductions occurring in the whole country (Chauvel *et al.*, 2006a). However, results of Mantel test in native area was not strongly statistically supported and correlation coefficients were not as much high in our study ($r = 0.44$, $P = 0.039$) as in the previous one ($r = 0.51$, $P = 0.012$; Genton *et al.*, 2005). Therefore, such results need to be considered cautiously regarding the high within-population variations, the high gene flow and the lack of population structure observed among native populations.

The absence of population structure was also confirmed by the principal co-ordinate analysis (PCO). Populations from the native and introduction areas were overlapping, which indicates the lack of genetic differentiation. The assignation analysis also revealed the high degree of admixture among individuals from all the populations. The assignation of individuals per population showed that European populations resulted from a pool of North American populations, whereas some differences were found in the degree of partitioning into defined clusters between North American and European individuals. The number of non-assigned individuals in historic populations was higher than in invasive ones. This could reflect that the invasive populations come from a small subset of French introduced populations. However, as half of individuals were not assigned in clusters, the high degree of admixture among populations, and then the lack of structure, were predominant. In this case, we can not determine the precise native source populations linked to the populations introduced in France that were at the origin of the invasive ones.

As for *Lepidium draba* L. (Gaskin *et al.*, 2005), the low level of structuring among the native populations of *A. artemisiifolia* may have had an effect on the invasive success of introduced ones. The low native genetic structuration allows the invasion to arise from potentially few introduction events, whereas it would take more events of introduction if the genotypes were spatially structured in their native range.

Genetic diversity within the introduction range

The mean genetic diversity in France was significantly higher in invasive populations located in the central area of distribution (around the city of Lyons in the Rhone Valley) than in the periphery. These results, obtained with AFLP markers, were consistent with those previously obtained using a microsatellite-based approach (Genton *et al.*, 2005). These findings enabled us to think that the range of expansion of *A. artemisiifolia* probably occurred through sequential bottlenecks from the original populations located around Lyons in the Rhone valley, and not from subsequent new introductions. However, the study of Chauvel *et al.* (2006a) showed that the introduction of *A. artemisiifolia* occurred everywhere in France, even in the peripheral zone of actual invasive distribution of the plant around the Rhone Valley. These authors demonstrated that the spread of the species in area and in time over France showed no clear front, as new localities separated by large distances were colonized simultaneously. Furthermore, the cumulative numbers of localities colonized show a continuous increase during the 20th century. As a result, it appeared that no lag phase occurred in *A. artemisiifolia* invasive process in France as has been currently observed in many invasive processes (Williamson, 1996).

Some of these populations were included in our sampling and did not show any differences in genetic diversity compared to the invasive ones. Furthermore, the differences found among central and peripheral populations were small and the possibility that some peripheral populations came from historic populations introduced around the Rhone Valley cannot be excluded. Based on PCO analysis, there was no difference in the range of variation of peripheral populations compared to central populations or even historic ones, which did not support the occurrence of bottlenecks as showed by Barrett (1992) using similar PCA approach on *Echinochloa microstachya* isozyme distribution.

Even if gene flow was higher among invasive populations than in historic ones, the mean genetic diversity of French historic populations was not different from the one of invasive populations. Thus, the high genetic diversity observed in both historic and invasive populations may favour and explain one part of the success of *A. artemisiifolia* invasion in France but the fact that only the Rhone Valley was invaded underlines certainly the predominant role of suitable environmental conditions. Indeed, the success of invaders depends on both intrinsic attributes of the species (physiological, demographical or genetic) and the attributes of the invaded communities, as vacant or unsaturated ecological niches, loss of biotic constraints or habitat disturbance (Mack *et al.*, 2000). As *A. artemisiifolia* developed

in agricultural fields or in ruderal places, the human activity development in the Rhone Valley during the second part of the 20th century, such as sunflower cultivation, road construction, or urbanisation, may be a major explanation of its invasive success, just like the presence of rivers and a large tributary network in the Rhone Valley. In this context, the high genetic diversity of all the *A. artemisiifolia* populations favoured the possibility for the species to invade habitats when such disturbance events occurs in there area.

The genetic diversity of the other European populations from Switzerland, Italy and Hungary were not different from those found in France or in native area, which can indicate that the same process occurred as in France.

Implications for management strategies

The results of population genetic research can provide useful information to land managers and governmental agencies involved in better understanding, control or eradication of invasive plants. The genetic analysis of invasive plants can provide information about the introduction dynamics of invasive species, the parameters associated with the range expansion, the mechanisms of dispersal in the new range, and the identification of population sources (Novak, 2004). Even if most molecular genetic information does not contribute directly and immediately to management issues, population genetic approaches can be linked to management issues (Hufbauer, 2004). Amounts of genetic diversity and structure among populations could be of interest for the biological, cultural and chemical control of weeds (Barrett, 1992). Burdon and Marshall (1981) suggested that successful biological control is favoured by limited amounts of genetic variations in weed populations. Then, the high within-population diversity of *A. artemisiifolia* will may help to understand the failure of its biological control until now (Sheppard *et al.*, 2006). This also may suggest the importance to test various plant populations to quantify the effects of selected biological control agent on *A. artemisiifolia*. As the most effective and widespread method of weed control is through the use of herbicides, the knowledge of the amount of genetic variability is important since information exists on the potential likelihood for the evolutionary of herbicide tolerance or herbicide efficacy (Sterling *et al.*, 2004). *Ambrosia artemisiifolia* is known to be resistant to several herbicide families in its native range (Tranel *et al.*, 2004). Tranel *et al.* (2004), currently showed the link between evolutionary changes in *ALS* genes and herbicide resistance in *A. artemisiifolia* populations. However, the low differentiation among native and

introduced populations, as their high genetic diversity, suggests the potential of herbicide resistance of the species in its invasive range.

CONCLUSION

High levels of genetic diversity in both native and introduction areas of *A. artemisiifolia* were found using neutral AFLP markers. Native populations as well as introduced ones were not structured (except for small isolation by distance in native area), exhibited a high gene flow among populations and higher genetic variation amounts within populations than among populations. The study of historic isolated populations provided new insights in the process of invasions in introduction area as similar amounts of genetic diversity were found between French historic and invasive populations. The present study also confirmed the multiple introduction of *A. artemisiifolia* in France and in Europe from a broad native population pool that may have contributed to the invasion success of this species. The lack of structure of native population may explain the invasive potential of populations even with few introduction events. However, we conclude that there is no pronounced bottleneck in the introduction range. This work highlights the interest in sampling historic populations when herbarium records are available in order to precisely and fully understand the pattern of colonization of invasive plant species. A future approach would be to analyze directly the herbarium records collected over time in order to understand the processes of lag phase during invasions or population dynamics.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was partly supported by the Regional Council of Rhône-Alpes and the Regional Council of Burgundy. We would like to thank C. Aulbach, C. Bohren, L. Cosson, C. Déchamp, N. Emery, E. Gaujour, C. Gauvrit, H. Méon, M. Maspoli for providing sample collections and S. Michel for technical assistance. We also thank V. LeCorre and J-L. Demizieux for their helpful comments on the manuscript.

REFERENCES

- Amsellem L, Noyer JL, LeBourgeois T, Hossaert-McKey M** (2000) Comparison of genetic diversity of the invasive weed *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction, using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Molecular Ecology*, **9**,443-455.
- Bonnot EJ** (1967) *Ambrosia artemisiifolia* L. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **36**, 348-359.
- Barrett SCH, Richardson BJ** (1986) Genetic attributes of invading species. In: *Ecology of Biological Invasions, An Australian Perspective* (eds. Groves R, Burdon JJ), pp. 21-33. Australian Academy of Sciences, Canberra.
- Barrett SCH** (1992) Genetics of weed invasions. In: *Applied population biology* (eds. Jain SK, Botsford LW), pp. 91-119. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Bassett IJ, Crompton CW** (1975) The biology of Canadian weeds: 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Canadian Journal of Plant Science*, **55**, 463-476.
- Bossdorf O, Auge H, Lafuma L, Rogers WE, Siemann E, Prati D** (2005) Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia*, **144**,1-11.
- Burdon JJ, Marshall DR** (1981) Biological control and the reproductive mode of weeds. *Journal of Applied Ecology*, **18**, 649-658.
- Carvin C, Chauvel B, Bretagnolle F, Cuenot E** (2003) Mise au point sur la présence de l'espèce dans les départements de Côte d'Or et de Saône et Loire. *Bulletin Scientifique de Bourgogne*, **51**, 18-23.
- Chauvel B, Dessaint F, Cardinal-Legrand C, Bretagnolle F** (2006a) The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records. *Journal of Biogeography*, **33**, 665-673.
- Chauvel B, Fumal B, Dessaint F, Bretagnolle F** (2006b) Extension d'*Ambrosia artemisiifolia* L. dans le département de la Côte d'Or. *Le monde des plantes*, **490**, 1-5.
- Chauvel B, Gasquez J** (1994) Relationships between genetic polymorphism and herbicide resistance within *Alopecurus myosuroides* Huds. *Heredity*, **72**, 336-344.
- Déchamp C** (1997) Ragweed according to climates and continents. *Climat et santé*, **17**, 43-56.
- Doyle JJ, Doyle JL** (1990) Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus*, **12**, 13-15.
- Durka W, Bossdorf O, Prati D, Auge H** (2005) Molecular evidence for multiple introductions of garlic mustard (*Alliaria petiolata*, Brassicaceae) to North America. *Molecular Ecology*, **14**, 1697-1706.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J** (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, **14**,2611-2620.
- Falush D, Stephens M, Pritchard J** (2003) Inference of population structure using multilocus genotype data: Linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*, **164**, 1567-1587.
- François L** (1929) Les semences des plantes adventices dans les céréales. *Annales Agronomiques*, **55**, 176-193.
- Futuyma DJ** (1998) *Evolutionary Biology*. Sinauer, Sunderland.
- Gaskin JF, Schaal BA** (2002) Hybrid *Tamarix* widespread in U.S. invasion and undetected in native Asian range. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, **99**, (17), 11256-11259.
- Genton BJ, Shykoff JA, 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.

- Goodnight CJ** (1988) Epistasis and the effect of founder events on the additive genetic variance. *Evolution*, **42**, 441–454.
- Hanfling B, Kollmann J** (2002) An evolutionary perspective of biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 545–546.
- Harper JL** (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, New York.
- Heckel E** (1906) Sur l'*Ambrosia artemisiifolia* L. et sa naturalisation en France. *Bulletin de la Société Botanique de France*, **53**, 600–620.
- Hufbauer RA** (2004) Population genetics of invasions: can we link neutral markers to management? *Weed Technology*, **18**, 1522–1527.
- Husband BC, Barrett SCH** (1991) Colonization history and population genetic structure of *Eichhornia paniculata* in Jamaica. *Heredity*, **66**, 287–296.
- Jackson JE** (1991) *A User's Guide to Principal Components*. Wiley, New York.
- Jorgensen S, Mauricio R** (2004) Neutral genetic variation among wild North American populations of the weedy plant *Arabidopsis thaliana* is not geographically structured. *Molecular Ecology*, **13**, 3403–3413.
- Kolar CS, Lodge DM** (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 199–204.
- Kolbe JJ, Glor RE, Rodriguez-Schettino L, Chamizo-Lara A, Larson A, Losos JB** (2004) Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature*, **431**, 177–181.
- Laaidi M, Laaidi K, Besancenot JP, Thibaudon M** (2003) Ragweed in France: an invasive plant and its allergenic pollen. *Annals of Allergy, Asthma, & Immunology*, **91**, 195–201.
- Loveless MD, Hamrick JL** (1984) Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 65–95.
- Lynch M, Milligan BG** (1994) Analysis of population genetic structure with RAPD markers. *Molecular Ecology*, **3**, 91–99.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM et al.** (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, **10**, 689–710.
- Mantel N** (1967) The detection of disease clustering and a generalized Regression approach. *Cancer Research*, **27**, 209–220.
- Mariette S, Chagné D, Lézier C et al.** (2001) Genetic diversity within and among *Pinus pinaster* populations: comparisons between AFLP and microsatellite markers. *Heredity*, **86**, 469–479.
- Milne RI, Abbott RJ** (2004) Geographic origin and taxonomic status of the invasive Privet, *Ligustrum robustum* (Oleaceae), in the Mascarene Islands, determined by chloroplast DNA and RAPDs. *Heredity*, **92**, 78–87.
- Mougel C, Thioulouse J, Perrière G, Nesme X** (2002) A mathematical method for determining genome divergence and species delineation using AFLP. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, **52**, 573–586.
- Muller S** (2004) *Plantes invasives en France*. Publication du Muséum d'histoire naturelle, Paris.
- Novak SJ** (2004) Genetic analysis of downy brome (*Bromus tectorum*) and medusahead (*Taeniatherum caput-medusae*): management implications. *Weed Technology*, **18**, 1417–1421.
- Novak SJ, Mack RN** (2005) Genetic bottlenecks in alien plant species: Influence of mating systems and introduction dynamics. In: *Species invasions: insights into ecology, evolution, and biogeography* (eds Sax DF, Stachowicz JJ, Gaines SD), pp. 201–228. Sinauer Associates, Sunderland.
- Nybom H** (2004) Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. *Molecular Ecology*, **13**, 1143–1155.

- Pimentel D** (2002) *Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species*. CRC, Boca Raton.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P** (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, **155**, 945-959.
- Pritchard JK, Wen W** (2003) *Documentation for the STRUCTURE software, Version 2*. Chicago. Available online <http://Pritch.bds.uchicago.edu>.
- Provan J, Murphy S, Maggs CA** (2005) Tracking the invasive history of the green alga *Codium fragile* ssp. *tomentosoides*. *Molecular Ecology*, **14**, 189-194.
- Quinn TP, Unwin MJ, Kinnison MT** (2000) Evolution of temporal isolation in the wild: genetic divergence in timing of migration and breeding by introduced chinook salmon populations. *Evolution*, **54**, 1372-1385.
- Rosenberg NA, Pritchard JK, Weber JL, Cann HM, Kidd KK, Zhivotovsky LA, Feldman MW** (2002) Genetic structure of human populations. *Science*, **298** (20), 2381-2385.
- Ryan PD, Harper DAT, Whalley JS** (1995) *PALSTAT, Statistics for palaeontologists*. Chapman and Hall Publishers (now Kluwer Academic Publishers).
- Saltonstall K** (2002) Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 2445-2449.
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA, Baughman S, Cabin RJ, Cohen JE, Ellstrand NC, McCauley DE, O'Neil P, Parker IM, Thompson JN, Weller SG** (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **32**, 305-332.
- Schaal BA, Gaskin JF, Caicedo AL** (2003) Phylogeography, haplotype trees, and invasive plant species. *Journal of Heredity*, **94**, 197-204.
- Schneider S, Roessli D, Excoffier L** (2000) *ARLEQUIN, Version 2.0: a software for population genetic data analysis*. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Geneva, Switzerland.
- Sheppard AW, Shaw RH, Sforza R** (2006) Top 20 environmental weeds for classical biological control in Europe: a review of opportunities, regulations and other barriers to adoption. *Weed Research*, **46**, 93-117.
- Sterling TM, Thompson DC, Abbott LB** (2004) Implications of invasive plant variation for weed management. *Weed Technology*, **18**, 1319-1324.
- Thioulouse J, Chessel D, Dolédec S, Olivier JM** (1997) ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, **7**, 75-83.
- Tranel PJ, Jiang WL, Patzoldt WL, Wright TR** (2004) Intraspecific variability of the acetolactate synthase gene. *Weed Science*, **52**, 236-241.
- Turpeinen T, Vanhala T, Nevo E, Nissilä E** (2003) AFLP genetic polymorphism in wild barley (*Hordeum spontaneum*) populations in Israel. *Theoretical and Applied Genetics*, **106**, 1333-1339.
- Vekemans X** (2002) *Aflp-surv, version 1.0*. Laboratoire de Génétique et Ecologie Végétale, Université Libre de Bruxelles, Bruxelles.
- Vitousek PM, Dantonio CM, Loope LL, Rejmanek M, Westbrooks R** (1997) Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, **21**, 1-16.
- Vos P, Hogers R, Bleeker M, Reijans M, Van de Lee T, Hornes M, Frijters A, Pot J, Peleman J, Kulpers M, Zabeau M** (1995) AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research* **23**(21), 4407-4414.
- Ward S** (2006) Genetic analysis of invasive plant populations at different spatial scales. *Biological Invasions* **8**, 541-552.
- Williamson M** (1996) *Biological invasions*. Chapman and Hall, London.

3.3 Synthèse

Les deux types de marqueurs analysés, explorant à la fois la variabilité du génome total et plus spécifiquement du génome chloroplastique, ont apporté une information complémentaire et globalement concordante. Les principaux résultats obtenus dans ce chapitre ont été synthétisés dans l'encadré 3.2.

Encadré 3.2. Synthèse des résultats obtenus sur la diversité génétique et la structuration populations d'ambrosie à l'aide des marqueurs ADNcp et AFLP



Dans l'aire d'origine

- Importante diversité haplotypique / génétique
- Faible différenciation entre populations (variabilité intra-populationnelle très importante)
- Pas de structuration des populations
- Isolation par les distances géographiques faible (AFLP) ou absente (ADNcp)

Dans l'aire d'introduction

- Une importante diversité haplotypique / génétique
- Faible différenciation entre populations (variabilité intra-populationnelle très importante)
- Les populations françaises historiques et isolées ne sont pas différentes des populations envahissantes (centrales ou périphériques)
- Les niveaux de diversité génétique moyens des populations françaises historiques ne sont pas différents de ceux des populations envahissantes (AFLP) ou sont légèrement supérieurs (ADNcp).
- Les populations françaises envahissantes périphériques ont une diversité génétique plus faible que les populations périphériques
- Pas de structuration génétique des populations
- Aucune isolation par les distances géographiques

Entre les aires d'origine et d'introduction :

- les populations ne sont pas différenciées et possèdent des haplotypes communs
- les diversités haplotypiques ne sont pas différentes entre populations natives et historiques mais sont plus importantes pour les natives que les envahissantes (ADNcp). En revanche, d'après les AFLP, la diversité génétique des populations historiques et envahissantes est légèrement supérieure à celle des populations natives.

Il ne semble pas y avoir eu de perte de diversité haplotypique (ADNcp) lors de l'introduction des populations en Europe et plus particulièrement en France. Une faible augmentation de la diversité génétique a même pu être détectée dans les populations introduites, par les marqueurs AFLP. Cela peut s'expliquer par des introductions multiples, par la transformation de la variabilité inter-populationnelle en variabilité intra-populationnelle durant l'introduction, par la forte diversité des populations sources et leur faible différenciation. Par conséquent, il ne semble pas s'être produit de goulot d'étranglement ni d'effet de fondation lors des introductions de l'espèce, ce qui est concordant avec le fait que l'espèce ait été introduite avec des semences cultivées et donc très certainement en grande quantité. En revanche, les deux marqueurs ont détecté des différences de diversité dans les populations introduites (historiques, envahissantes centrales ou périphériques) laissant penser que de faibles goulots d'étranglement ou effets de fondation se seraient produits lors de la colonisation à l'échelle régionale.

Néanmoins, les deux marqueurs ne révèlent pas les mêmes différences entre populations natives, historiques et envahissantes. Avec les AFLP, les diversités génétiques moyennes des populations historiques et envahissantes sont équivalentes et supérieures à celles des populations natives. En revanche, avec l'ADNcp, ce sont les diversités haplotypiques moyennes des populations natives et historiques qui sont équivalentes entre elles et supérieures à celles des envahissantes. Ces différences observées peuvent s'expliquer par les types de marqueurs utilisés ainsi que par la variabilité du nombre de populations par groupe (natif, historique et envahissant) et/ou d'individus par population analysés dans les deux cas. Par ailleurs, les différences observées entre groupes de populations pour chaque marqueur sont relativement faibles (notamment dans le cas des AFLP).

**CHAPITRE 4. FACTEURS ABIOTIQUES ET BIOTIQUES IMPLIQUES
DANS LE PROCESSUS D'ENVAHISSEMENT D'A. ARTEMISIIFOLIA**

CHAPITRE 4. FACTEURS ABIOTIQUES ET BIOTIQUES IMPLIQUES DANS LE PROCESSUS D'ENVAHISSEMENT D'*A. ARTEMISIIFOLIA*

Ce chapitre comporte deux parties rédigées sous forme d'articles :

- Fumanal B, Girod C, Fried G, Bretagnolle F, Chauvel B. Can the large ecological amplitude of *Ambrosia artemisiifolia* L. explain its invasive success in France? (soumis à *Weed Research*, ref : WRE-2007-0034) ;
- Fumanal B, Plenchette C, Chauvel B, Bretagnolle F (2006) Which role can arbuscular mycorrhizal fungi play in the facilitation of *Ambrosia artemisiifolia* L. invasion in France? *Mycorrhiza* 17, 25-35.

Les habitats colonisés par l'ambrosie en France ont été caractérisés à travers l'analyse de la flore et des sols (**partie 4.1**). Ce travail permet en partie de tester l'hypothèse de résistance biotique des communautés dans le sens où une richesse spécifique élevée offrirait une meilleure résistance face aux espèces envahissantes. Réciproquement, la caractérisation abiotique des communautés envahies par l'ambrosie permet de quantifier l'amplitude écologique (degré de tolérance) de cette espèce et ainsi de mieux pouvoir expliquer son importante capacité d'invasion dans des milieux écologiquement différents.

De manière alternative à l'hypothèse de résistance biotique des communautés, la capacité de colonisation de l'ambrosie a été abordée sous l'angle de la facilitation par des organismes locaux (**partie 4.2**). A travers cette étude, la facilitation de la colonisation et l'installation des populations d'ambrosie par des symbioses racinaires avec des mycorhizes à arbuscules ont été analysées dans des habitats hétérogènes.

4.1 L'importante amplitude écologique d'*A. artemisiifolia* permet-elle d'expliquer son succès d'invasion ?

Can the large ecological amplitude of *Ambrosia artemisiifolia* explain its invasive success in France?

B FUMANAL^a, C GIROD^b, G FRIED^a, F BRETAGNOLLE^c & B CHAUVEL^a

^a INRA, UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA, 17 rue Sully, BP 86510, F-21065 Dijon CEDEX, France.

^b 16 chemin des châtaigniers, F-69530 Brignais, France.

^c Université de Bourgogne, UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA, 17 rue Sully, BP 86510, F-21065 Dijon CEDEX, France.

SUMMARY

In order to understand the success of *Ambrosia artemisiifolia* L. spread in France, the variability of each colonized habitat was studied in 48 locations, from its central to peripheral area of distribution. Each site was characterized by a vegetation survey, a description of the *A. artemisiifolia* population, and a soil analysis. Differences in the number of species, Shannon diversity index, evenness index and plant life forms spectra were compared among the sites. A total of 276 species occurring with *A. artemisiifolia* was observed. Therophytes and hemicryptophytes represented more than 80% of the whole species. The first two frequent species occurring with *A. artemisiifolia* were *Chenopodium album* L. and *Polygonum aviculare* L., and were described as ruderal weeds and field-crop commensal species. Multivariate analysis on vegetation surveys showed that *A. artemisiifolia* has a large ecological tolerance, colonizing a considerable range of ecological environments in terms of vegetation cover, species composition and soil type. The present study highlights the potential of *A. artemisiifolia* for invasion in spring crops and all semi-natural or disturbed open areas. The success of its ongoing invasion can be explained by both its generalist character and the existence of vacant ecological niches in the French flora.

Keywords: common ragweed; weed; invasion; generalist species; vegetation survey; disturbed habitat.

INTRODUCTION

Researches on plant invasions have been widely focussed on the determination of traits that make alien species a successful invader (Roy, 1990; Rejmánek & Richardson, 1996). However, numerous other studies have been focussed on the community point of view and examined which characteristics of plant communities contribute to their susceptibility to invasions (Mack *et al.*, 2000). Although the mechanisms that make a community more sensitive to invasions still need to be fully clarified, different hypotheses have been formulated. One of the most popular hypotheses establishes a link between species diversity and community resistance to invasions (Elton, 1958). If many studies have shown a negative relationship between community diversity and invasibility (Tilman, 1997; Levine, 2000), conflicting patterns have also been documented suggesting the existence of environmental factors co-varying with diversity (Levine & D'Antonio, 1999). Among these factors, the vulnerability due to vacant or unsaturated niches, the biotic resistance of resident species, or the level of habitat disturbance influence the invasibility of the communities (Mack *et al.*, 2000).

Human activities are also highly suspected to increase invasibility of the communities. The fragmentation of the landscape, due to the increase of urbanisation, and the coexistence in a complex patchwork of natural, semi-natural and artificial habitats with various degree of disturbance, may represent favourable conditions for invasive species. Moreover, semi-natural areas and the interfaces between natural and artificial habitats often constitute new habitats that are more susceptible to favour introduced species (Alston & Richardson, 2006), as few native species are able to occupy them efficiently. Nevertheless, few studies have investigated the variability of colonized communities by an invasive species in terms of species number (species richness), relative abundance (equitability), diversity or habitat characteristics (Mack *et al.*, 2000; Smith *et al.*, 2004). In the present study, the community and the characteristics of the habitats invaded by *Ambrosia artemisiifolia* L. were analysed.

Ambrosia artemisiifolia L. (ragweed) is an annual monocious weed (Asteraceae), characterized by spring germinations and by a late autumnal seed (achene) production (Basset & Crompton, 1975). *Ambrosia artemisiifolia* which has no particular seed dispersal mechanism, was certainly introduced into Europe and France in the nineteenth century, with seeds of cultivated forage species (Bonnot, 1967). As a consequence, first *A. artemisiifolia* populations were observed in cultivated areas before spreading widely into ruderal habitats. Few data existed on *A. artemisiifolia* spread in France before hay fever related problems

increased at the end of 1960s in the suburb of Lyons city, which revealed a strong extension of the plant in this area (Bonnot, 1967). In France, *A. artemisiifolia* is now described as one of the major invasive plant species (Jauzein, 2001; Muller, 2004).

Ambrosia artemisiifolia, as the majority of invasive plants in France, is mostly favoured by human activities and is growing along roads, riverbanks, waste places and cultivated fields (Bonnot, 1967; Muller, 2004). High densities of *A. artemisiifolia* can often be observed in sunflower fields because of the low efficiency of chemical controls (Chollet *et al.*, 1999) due to the botanical similarity between the weed and the crop. It seems influenced to a large degree by human disturbances, but even if *A. artemisiifolia* dominates abandoned fields during the first years, perennial herbs eliminate it in the following years (Bazzaz, 1974). Although the spread of *A. artemisiifolia* in France from the Rhone valley is an obvious fact (Chauvel *et al.*, 2006), the vectors of propagation of the species are not clear yet and seem different according to the habitat types.

To develop efficient site-monitoring programs against *A. artemisiifolia*, it is crucial to study invasive species behaviour related to habitat characteristics, including, among others, the ecological limitations of the species (Luken & Mattimiro, 1991). Thus, it appears necessary to describe the ecology of this species in order to identify the characteristics of invaded habitats. The present paper seeks to determine the characteristics of vegetation and soil composition of all the habitat types where *A. artemisiifolia* develops, in order to assess the variability of environmental factors or management practises. This study aims at determining the common characteristics of the habitats occupied by *A. artemisiifolia* and the present situation of this species in the French flora.

MATERIALS AND METHODS

Study scope and populations

In order to characterize the whole range of habitats in France where *A. artemisiifolia* develops, 48 sites containing the plant were studied. Studied sites were sampled into four different habitat types: field-crops ($N_h = 18$), roadsides ($N_h = 10$), wastelands ($N_h = 12$) and riverbanks ($N_h = 8$). The whole sampling area came from the *A. artemisiifolia* spread area in France, from its central zone in the Rhone Alps region ($N_l = 21$) to its northern periphery in Burgundy ($N_l = 17$), and to its southern periphery in the Languedoc Roussillon region ($N_l = 10$) (Figure 1, and appendix A for details). The cumulative annual rainfall, the mean winter

and summer daily temperatures from 1971 to 2000 (METEO France, <http://www.meteofrance.com/FR/climat/france.jsp>) were respectively, 745 mm, 2.5 °C, 18.3 °C for northern sites, 839 mm, 5 °C, 2.5 °C for central sites, and 773 mm, 8.5 °C, 23 °C for southern sites.

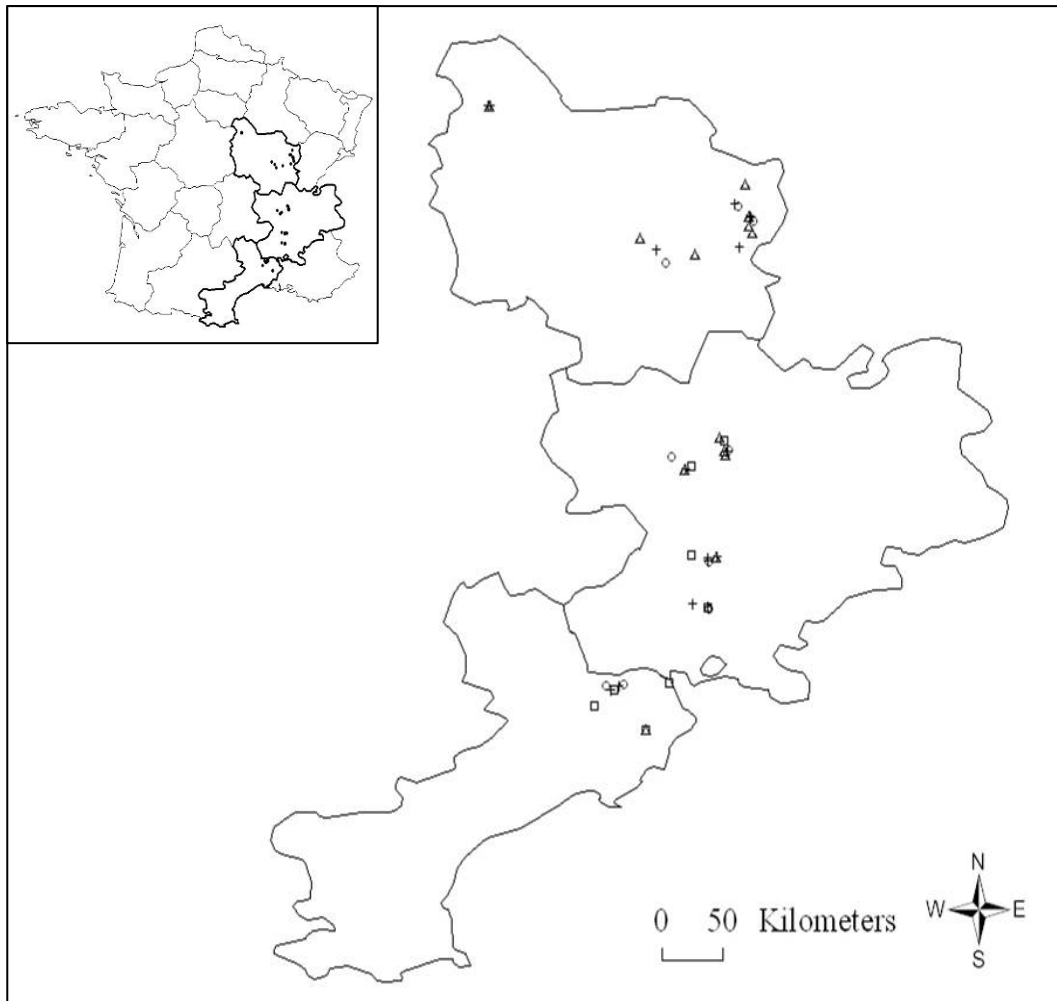


Figure 1. Location of the 48 French sites with *Ambrosia artemisiifolia* populations, studied in 2006. *Ambrosia artemisiifolia* populations were selected in four habitat types across its present central and peripheral invasive distribution area: (□) riverbanks, (○) roadsides, (+) field-crops, (△) wastelands.

Vegetation surveys

Vegetation surveys were carried out on 300 m² areas in summer 2006, at the peak of vegetative cover and species richness. For each plant species, including *A. artemisiifolia*, both presence and coverage were recorded. The total vegetation coverage was evaluated by two different people and coded using the Braun-Blanquet scale which was transformed into percentage covers (Westhoff & van der Maarel, 1978) that served as input data for further analysis, including 6 classes from 0.5 % for rare plants to 90 % for commonest plants. Finally, the number of *A. artemisiifolia* individuals per m² and the range population sizes were also assessed.

Soil sampling and analysis

About one litre of soil from the first 10 cm depth was collected in each site after removing the surface litter. Samples were air-dried and sieved with a 2-mm pore-size sieve. Soil analyses were realized using the French standardization methods edited by the AFNOR group. Samples were carried out for pH KCl (1 mol/l) using NF ISO 10390 normalized method, for total and active calcium carbonate (CaCO₃) using the NF ISO 10693 and AFNOR NF X 31-106 Drouineau - Galet normalized method, and for total carbon (C) and nitrogen (N) using the NF ISO 10694 and NF ISO 13878 normalized method. The ratio of total C to total N (C/N) was also calculated as an estimate of soil quality for plant growth. Furthermore, the structural property of soil (texture) was analyzed by studying the proportion of particle sizes: clay (< 2 µm), silt (2 µm - 50 µm) and sand (50 µm - 2000 µm).

Statistical analysis

The species richness (S , species number per site), the Shannon diversity index (H') and the evenness index (J) were used to characterize the plant community, and were calculated taking into account all data concerning *A. artemisiifolia*. The frequency Fr (presence among all the sampled sites) was also calculated to characterize the plant fidelity to *A. artemisiifolia*. The Shannon diversity index (H') was calculated using species covers as basic values (Hejda & Pysek, 2006) and the evenness index was calculated as $J = H' / \ln(S)$.

The total percentage of therophytes, hemicryptophytes, geophytes, chamaephytes and phanerophytes was based on the number of counts and evaluated as such. In order to

characterize the significant flora associated with *A. artemisiifolia*, Raunkiaer's life form, the preferential germination period, the plant Grime's strategy, the invasive plant status in France, the seed-dispersal system and the photosynthetic pathway (C3/C4) were determined for the most frequent plant species associated to *A. artemisiifolia* ($Fr > 20\%$), using bibliographical database. The invasive plant status in France was determined according to the latest published invasive plant list (Muller 2004).

Mean (S), (H'), (J), total vegetation coverage, specific *A. artemisiifolia* coverage and population size were compared among habitat types using one-way ANOVA or Kruskal-Wallis analysis of variance when normality and homogeneity of data were not satisfied. Additional pairwise multiple comparison tests of Bonferroni were used after analysis of variance.

In order to evaluate the pattern of site structure relating to vegetation composition, a matrix of the species sampled among all sites was analyzed using the multivariate approach of correspondence analysis (CA) on presence-absence data (Legendre & Legendre, 1998). Statistics of CA, such as eigenvalues and the percentage of explained proportion of variance for the first three axes, were also calculated.

The soil characteristics were analyzed by looking for minimum, lower quartile, median, upper quartile and maximum range of data in order to evaluate the amount of variation within each soil variable.

The relationship between vegetation communities and environmental variables were evaluated using a canonical correspondence analysis (CCA; Ter Braak, 1986). The CCA created an ordination which maximized the correlation between vegetation and explanatory (biotic or abiotic) variables. Data of species coverage (%) - and the data of the species present at least in two sites ($Fr > 2\%$, $N = 155$) - were used for the CCA analysis. A Monte Carlo permutation test (1000 permutations) was used to test the null hypothesis that the variations in vegetation community composition were not related to variations measured by the biotic and abiotic factors. Following Tamado & Milberg, (2000), a CCA using percentage cover of *A. artemisiifolia* was performed as the only explanatory variable to ordinate the distribution of other species along the *A. artemisiifolia* cover gradient. Statistical analyses were performed using SYSTAT 11 and were assessed at $\alpha = 0.05$ level.

RESULTS

Vegetation

A total of 276 plant species belonging to 177 different genus and to 51 botanical families were found over the 48 studied sites. The most four represented botanical families were Asteraceae, Poaceae, Fabaceae and Plantaginaceae, including respectively 48, 41, 18 and 14 species (Figure 2). Among all the species sampled, the main two life forms were the hemicryptophytes (45.8 %) and the therophytes plants (40.1 % - Figure 3). As expected, the geophytes (8.3 %), phanerophytes (4.0 %) and chamaephytes (1.8 %) were less represented due to the open habitats where surveys were carried out. The wasteland habitats showed more geophytes than roadsides and riverbanks, whereas riverbanks showed more phanerophytes and chamaephytes than wastelands and roadsides. The field-crop habitats have a different life form distribution, with a majority of therophytes (58.6 %) and a minority of hemicryptophytes (35.4 %) and geophytes (6.1 %). The non-native plant species introduced in France occurring with *A. artemisiifolia* represented 22 % (60 species) of this whole vegetation, but only five actual major invasive species were detected: *Buddleja davidii* Franch., *Conyza canadensis* (L.) Cronq., *Conyza sumatrensis* (Retz.) Walker, *Reynoutria japonica* Houtt. and *Senecio inaequidens* DC.

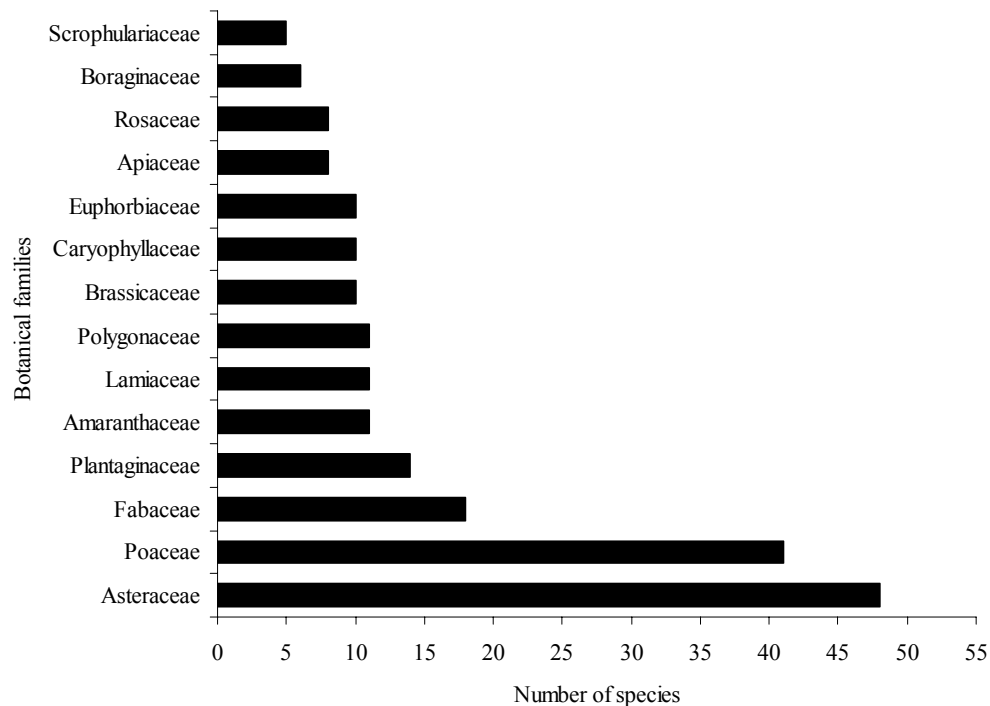


Figure 2. The most 14 represented botanical families (including at least five species) among the 51 observed, belonging to *Ambrosia artemisiifolia* populations under natural conditions.

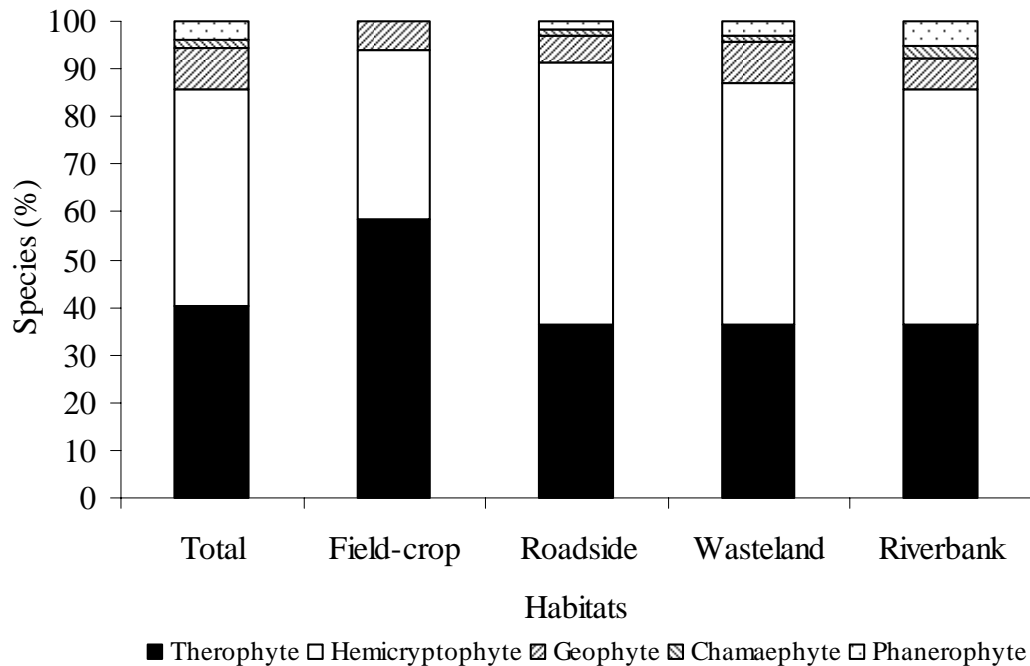


Figure 3. Percentage of therophytes, geophytes, hemicryptophytes, chamaephytes and phanerophytes species life forms (Raunkiaer) among the whole species occurring in *Ambrosia artemisiifolia* populations. Total percentages of life forms were represented as those from the four habitat types distinguished for *A. artemisiifolia* sampling sites: wastelands, field-crops, roadsides and riverbanks.

In more than 20 % of the sites, a total of 29 plant species was associated to *A. artemisiifolia* (Table 1) while 126 species had a frequency of 4 % - 20 % and 121 species were found only once ($Fr = 2\%$). Among the 29 species, the most frequent were *Chenopodium album* L. ($Fr = 52\%$), *Polygonum aviculare* L. ($Fr = 46\%$), *Lolium perenne* L. ($Fr = 44\%$), *Plantago lanceolata* L. ($Fr = 40\%$) and *Convolvulus arvensis* L. ($Fr = 40\%$). The most two frequent species (*C. album*, *P. aviculare*) were therophytes and ruderal weeds like *A. artemisiifolia*, but also cosmopolite and field-crop commensal plants. The three others (*L. perenne*, *P. lanceolata*, *C. arvensis*) were hemicryptophytes and competitive ruderal plants. Among the most frequent plants (Table 1) only one non-native plant, *C. sumatrensis*, is presently considered as an invasive plant in France. Among the most frequent plants ($Fr > 20\%$), all shared a ruderal strategy associated or not with competitive and/or stress tolerance abilities. The most seven frequent plants associated to *A. artemisiifolia* did not possess a particular seed-dispersal system (barochory). The other plants were anemochores, zoochores or barochores. Among all the species found with *A. artemisiifolia* across the 48 sites, 36.8 % were zoochores, 36.4 % barochores, 23.4 % anemochores and only 3.3 % were hydrochores. A majority of the most frequent plants associated to *A. artemisiifolia* (90 %) have a C3 photosynthetic pathway (Table 1) as is the case for the whole plant database (data not shown).

Table 1. The first 29 plant species associated with *Ambrosia artemisiifolia* (frequency across site, $Fr \geq 20\%$) with their family, frequency across sites (Fr), Raunkiaer's life form, start of development seasons, Grime's strategy, seed dispersal system and photosynthetic pathway. Raunkiaer's life form: (T) therophyte, (H) hemicryptophyte, (G) geophyte; Grime strategy: (R) ruderal, (CR) competitive ruderal, (SR) stress tolerant ruderal, (CSR) competitive stress tolerant ruderal, (nd) not determined.

Species	Family	Frequency (Fr)	Life form	Start of development	Grime strategy	Seed dispersal	Photosynthetic pathway
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Asteraceae	100	T	Spring summer	R	barochore	C3
<i>Chenopodium album</i>	Amaranthaceae	52	T	Spring summer	R-CR	barochore	C3
<i>Polygonum aviculare</i>	Polygonaceae	46	T	Spring summer	R	barochore	C3
<i>Lolium perenne</i>	Poaceae	44	H	Autumn	CR	barochore	C3
<i>Plantago lanceolata</i>	Plantaginaceae	40	H	Ind	CR	barochore	C3
<i>Convolvulus arvensis</i>	Convolvulaceae	40	H	Spring summer	CR	barochore	C3
<i>Artemisia vulgaris</i>	Asteraceae	38	H	Spring	CR	barochore	C3
<i>Polygonum persicaria</i>	Polygonaceae	38	T	Spring summer	R	barochore	C3
<i>Papaver rhoeas</i>	Papaveraceae	35	T	Autumn spring	SR	anemochore	C3
<i>Cirsium arvense</i>	Asteraceae	33	G	Winter spring	SR	anemochore	C3
<i>Setaria viridis</i>	Poaceae	33	T	Summer	nd	zoochore	C4
<i>Fallopia convolvulus</i>	Polygonaceae	29	T	Winter spring	R	anemochore	C3
<i>Rumex crispus</i>	Polygonaceae	27	H	Ind	CR	anemochore	C3
<i>Mercurialis annua</i>	Euphorbiaceae	27	T	Spring	nd	zoochore	C3
<i>Lactuca serriola</i>	Asteraceae	25	T	Autumn spring	(S)R	anemochore	C3
<i>Echinochloa crus-galli</i>	Poaceae	25	T	Summer	nd	zoochore	C4
<i>Elytrigia repens</i>	Poaceae	23	G	Winter spring	CR	zoochore	C3
<i>Kickxia spuria</i>	Scrophulariaceae	23	T	Spring summer	nd	zoochore	C3
<i>Silene latifolia</i>	Caryophyllaceae	23	H	Spring	nd	anemochore	C3
<i>Anagallis arvensis</i>	Primulaceae	23	T	Spring	R-SR	barochore	C3
<i>Daucus carota</i>	Apiaceae	23	H	Autumn spring	nd	zoochore	C3
<i>Conyza sumatrensis</i>	Asteraceae	23	H	Autumn spring	R	anemochore	C3
<i>Crepis foetida</i>	Asteraceae	23	T	Autumn	(S)R	anemochore	C3
<i>Medicago lupulina</i>	Fabaceae	21	H	Autumn	SR	barochore	C3
<i>Trifolium pratense</i>	Fabaceae	21	H	Autumn	nd	zoochore	C3
<i>Picris hieracioides</i>	Asteraceae	21	H	Spring	nd	anemochore	C3
<i>Taraxacum officinale</i>	Asteraceae	21	H	Ind	R-CSR	anemochore	C3
<i>Plantago major</i>	Plantaginaceae	21	H	Spring summer	CR	barochore	C3
<i>Solanum nigrum</i>	Solanaceae	21	T	Summer	R	zoochore	C3
<i>Cynodon dactylon</i>	Poaceae	21	G	Spring summer	CR-CS	barochore	C4

The specific richness (S) among sites ranged from 6 to 47 species (Table 2) and was significantly different from habitats (one-way ANOVA, $F = 9.891$, $P < 0.001$). The species number found in field-crops was lower than in wasteland and riverbank habitats (Figure 4a). The Shannon diversity index (H') showed the same significant pattern of distribution as specific richness (one-way ANOVA, $F = 7.938$, $P < 0.001$), whereas the evenness index (J) was not significantly different (Kruskal-Wallis test, $H = 1.678$, $P = 0.795$) between habitats (Figure 4b).

The estimated size of *A. artemisiifolia* population was smaller and patchy in roadside habitats (1375 ± 595 plants) than in other ones (field-crops, 4657 ± 843 ; wastelands, 5639 ± 1200 ; riverbanks 4214 ± 1417), but no significant difference was detected (Kruskal-Wallis test, $H = 7.194$, $P = 0.126$). The total coverage of vegetation was lower in riverbank habitats (40 ± 8 %) than in other habitats (field-crops, 71 ± 5 %; wastelands, 71 ± 6 %; roadsides, 57 ± 11 %), but no general significant difference was detected (Kruskal-Wallis test, $H = 9.110$, $P = 0.058$). Nevertheless, the *A. artemisiifolia* coverage was significantly different between habitats (Kruskal-Wallis test $H = 9.603$, $P = 0.048$), with higher levels in field-crops (28 ± 7 %) than in the other habitat types (roadsides 13 ± 1 %, wastelands 12 ± 5 %, riverbanks 12 ± 3 %).

The correspondence analysis (CA) on presence-absence data summarized the distribution of the 277 species sampled among the 48 studied sites (Figure 5). The first two CA axes accounted for 9.66 % of the variation on the data axes. The first factorial plan encompasses 4.92 % and the second, 4.74 % of the total variance. The eigenvalues of the first two axes were relatively high (axis 1: 0.53, axis 2: 0.51) and showed the correlation between species and sites. The species were structured according to the habitat types that were previously distinguished during the sampling. According to the species composition, the axis 2 discriminates the habitats based on environmental characteristics, such as soil texture or chemicals. Riverbank and field-crop habitats were well discriminated, whereas wastelands and roadsides were poorly distinguished. The CA indicated the presence of three different ecological habitats based on plant communities compared to the four distinguished *a priori* before sampling. The axis 1 of the CA discriminated mostly the southern, central and northern sites according to their latitude.

Table 2. Vegetation characteristics at the studied sites described by specific richness (S), Shannon index of diversity (H'), evenness index (J) and the total coverage of vegetation. Characteristics of *A. artemisiifolia* occurring in each site were represented by their individual coverage and plant density per m².

Site	Specific richness (S)	Shannon index (H')	Evenness index (J)	Total vegetation cover (%)	<i>A. artemisiifolia</i> cover (%) / density m ⁻²
1	19	2.827	0.889	90	14 / 20
2	19	1.982	0.382	90	57 / 500
3	21	2.750	0.745	32	14 / 10
4	34	3.318	0.812	90	3 / 5
5	24	2.466	0.491	57	14 / 15
6	33	2.052	0.236	32	14 / 20
7	15	1.732	0.377	57	14 / 7
8	10	1.685	0.539	90	32 / 100
9	18	2.833	0.945	90	3 / 150
10	13	1.626	0.391	32	14 / 5
11	40	2.410	0.278	57	0.5 / 10
12	32	2.608	0.424	32	14 / 50
13	47	3.420	0.651	32	3 / 3
14	32	1.899	0.209	90	90 / 1
15	17	1.920	0.401	90	3 / 30
16	20	5.674	14.560	14	3 / 200
17	43	2.925	0.433	57	14 / 2
18	24	2.275	0.405	90	14 / 1
19	20	2.296	0.497	32	14 / 5
20	29	2.607	0.468	32	3 / 1
21	36	2.730	0.426	90	32 / 150
22	14	1.547	0.336	90	14 / 1
23	31	2.524	0.402	90	14 / 1
24	23	1.036	0.123	90	57 / 2
25	15	1.222	0.226	90	0.5 / 20
26	6	1.257	0.586	57	14 / 10
27	21	2.380	0.515	14	14 / 2
28	19	2.104	0.431	32	14 / 500
29	12	3.285	2.226	57	0.5 / 3
30	27	2.355	0.390	32	14 / 20
31	29	2.069	0.273	90	3 / 30
32	9	1.679	0.595	90	14 / 50
33	42	3.013	0.485	90	14 / 1
34	22	1.915	0.309	32	14 / 5
35	28	2.563	0.463	57	14 / 10
36	23	3.902	2.153	14	3 / 1
37	9	1.081	0.327	90	90 / 10
38	15	1.850	0.424	32	14 / 20
39	47	3.420	0.650	57	14 / 10
40	13	1.155	0.244	57	32 / 30
41	13	1.388	0.308	90	14 / 50
42	16	1.784	0.372	90	14 / 140
43	15	0.950	0.172	90	57 / 1
44	19	2.020	0.397	32	3 / 50
45	18	3.507	1.853	57	0.5 / 1
46	21	2.059	0.373	57	14 / 50
47	25	2.026	0.303	90	57 / 50
48	24	2.404	0.461	90	14 / 30

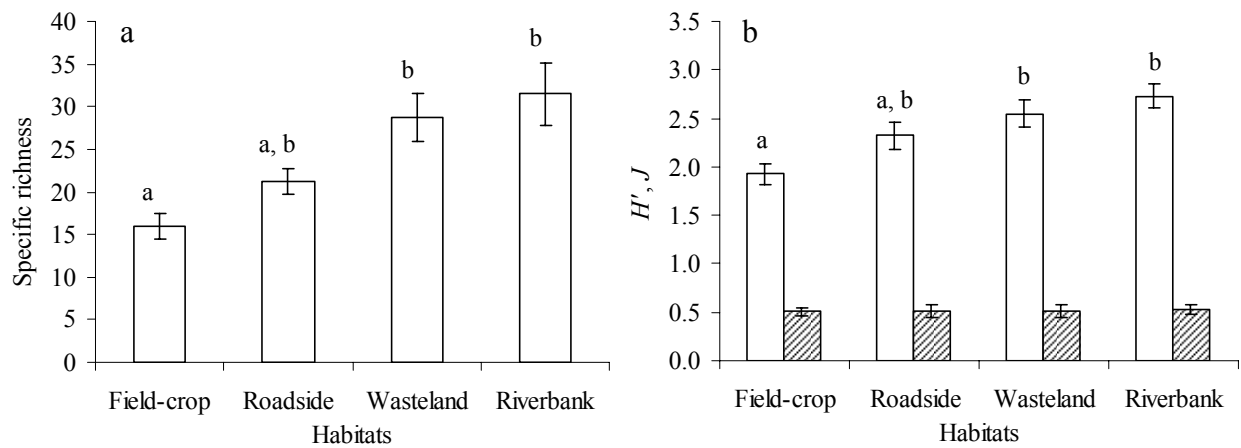


Figure 4. Mean (\pm SE) of the specific richness (a) and of Shannon H' (open bars) / Evenness J (hatched bars) index (b) across the four habitat types. Same letters indicate no significant differences ($P > 0.05$) using the Bonferroni pairwise test.

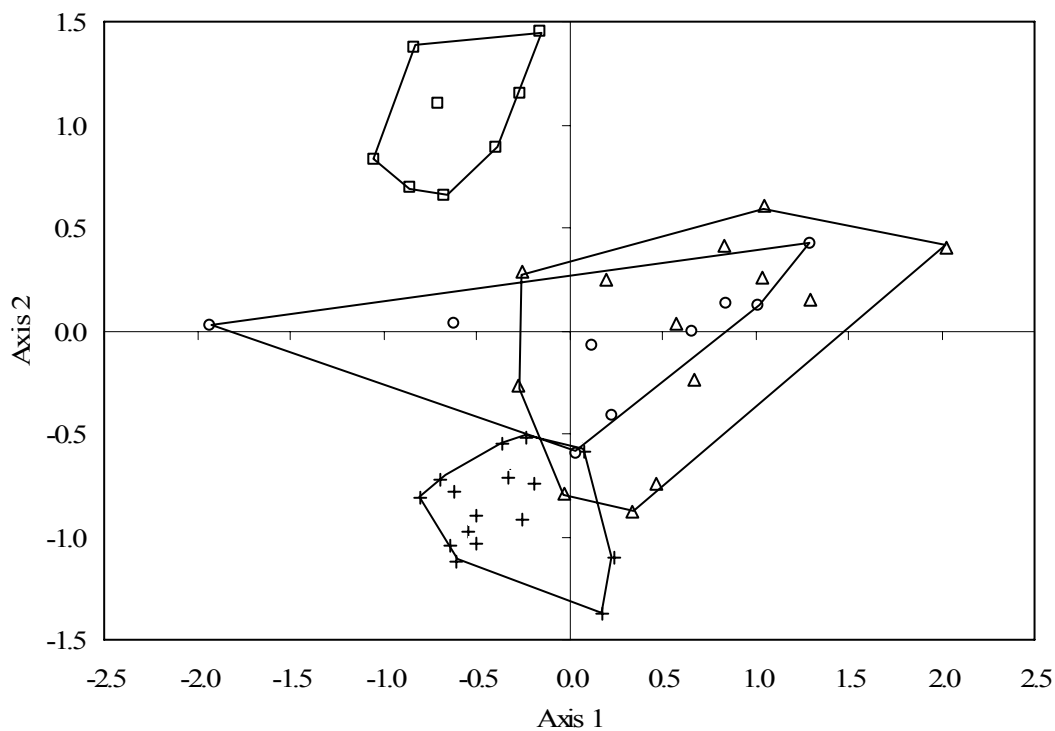


Figure 5. The factorial correspondence analysis illustrates the population structure based on vegetation composition. The first axes represent 9.66 % of the total variance (axis 1: 4.92 %, axis 2: 4.74 %). The four different habitats of the populations defined *a priori* were represented by different symbols: (\square) riverbank, (\circ) roadside, ($+$) field-crop, (\triangle) wasteland.

Soil analysis

The soil texture of the 48 studied sites ranged from sand to clay or silt loam (Appendix B). The majority of *A. artemisiifolia* populations was observed on sandy soils. The median values among the 48 sites for soil texture were: 62.4 % of sand, 23.8 % of silt and 14.7 % of clay (Table 3). However, as minimum and maximum values of soil fractional composition revealed, *A. artemisiifolia* was found growing in very different soil textures. The same pattern of variability was found for chemical properties of soils. *Ambrosia artemisiifolia* was able to grow on acid or alkaline soils (extreme values of pH KCl: 4.1 - 8.6) but the majority of sites ranged from 7 to 8 of pH KCl. All the other soil parameters (N, C/N, organic matter, CaCO₃) analyzed showed also considerable variations between colonized sites (Table 3). Nevertheless, the majority of sites had a median C/N ratio of 10.7, which is very efficient for plant growth.

Table 3. Summarized statistics of structural and chemical properties of soil in sites occupied by *Ambrosia artemisiifolia*. (see detailed data in appendix B). CV: coefficient of variation.

Environmental factor	Minimum	1st Quartile	Median	3rd Quartile	Maximum	CV (%)
Clay % (<2 µm)	1.8	7.2	14.7	25.4	42.8	65.7
Silt % (2-50 µm)	0.8	12.6	23.8	37.4	64.0	62.7
Sand % (50-2000 µm)	11.5	32.6	62.4	80.0	97.4	45.5
N (g/kg)	0.1	0.7	1.4	1.9	5.4	75.9
C/N	0.7	9.2	10.7	14.3	38.7	54.4
pH KCl	4.1	7.2	7.7	7.9	8.6	14.8
Organic matter (g/kg)	0.6	15.1	26.8	46.6	209.0	100.1
CaCO ₃ (g/kg)	0.2	9.5	94.1	309.0	761.0	119.0

Relationship between environmental variations and the distribution of species

The proportion of variance explained by the first three CCA axes was small (12.9 %), due to the large number of species (155), sites (48) and environmental variables (12) analyzed. However, the ordination was significant ($P < 0.001$ – Monte Carlo randomization test) indicating that the CCA provided a satisfactory summary of the relationship between the species distributions and the environmental variables (Table 4, Figure 6). The distributions of species varied widely in response to the two opposite soil textures (clay and sand) and, to a lesser extent, to N and pH KCl (Figure 6). The first CCA axis was most strongly and positively associated to the sand soil texture (Table 4). It was also positively correlated with

clay, C/N, pH KCL, organic matter (Om), CaCO₃ and *A. artemisiifolia* coverage (AMBEL-cov), and negatively correlated with (*S*), N, *A. artemisiifolia* density per m² (AMBEL-dens), *A. artemisiifolia* population size (AMBEL-pop) and vegetation coverage (VEG-cov) (Table 4). This resulted in sites with higher sand percentage, pH, C/N and (*S*), and lower clay percentage, vegetation coverage, N and organic matter, well separated in ordination space from the sites with opposite characteristics. The second CCA axis was also very strongly and negatively associated with the second clay soil texture, whereas the third axis was negatively associated to soil characteristic variable N (Table 4).

However, the three *A. artemisiifolia* variables (coverage, population size and density) did not have a strong correlation on any axis and were almost opposite to the general trend observed between the other environmental variables and species. Such a pattern shows that *A. artemisiifolia* can develop indifferently in all the sites sampled without any relationship with the major environmental variables that discriminate the main vegetation.

Table 4. Results of the canonical correspondence analysis (CCA), relating the relative coverage of the 150 plant species occurring at least in two sites to the 12 environmental variables observed in 48 French sites. The species-environment correlations for axes 1-3 were significant ($P < 0.001$) based on a Monte Carlo randomization test using 1 000 permutations. * high value per columns for the inter-set correlations of environmental variables.

Variable	Axis 1	Axis 2	Axis 3
Eigenvalues	0.624	0.594	0.544
Percentage of variance	4.564	4.342	3.977
Cumulative percentage	4.564	8.907	12.883
Cumulative constraint percentage	13.116	25.596	37.024
Inter-set correlations of environmental variables			
specific richness (<i>S</i>)	-0.167	-0.205	-0.581
Clay (%)	1.034	-1.246*	0.198
Sand (%)	1.416*	-0.554	-0.418
N	-0.801	0.124	-0.719*
C/N	0.033	-0.071	0.014
pH KCl	0.359	0.341	0.054
Organic matter (Om)	0.417	-0.106	0.314
CaCO ₃	0.054	-0.025	0.347
<i>A. artemisiifolia</i> density per m ² (AMBEL-dens)	-0.152	0.033	-0.321
<i>A. artemisiifolia</i> coverage (AMBEL-cov)	0.525	-0.034	0.473
<i>A. artemisiifolia</i> population size (AMBEL-pop)	-0.222	0.224	-0.209
Total vegetation coverage (VEG-cov)	-0.031	0.160	-0.438

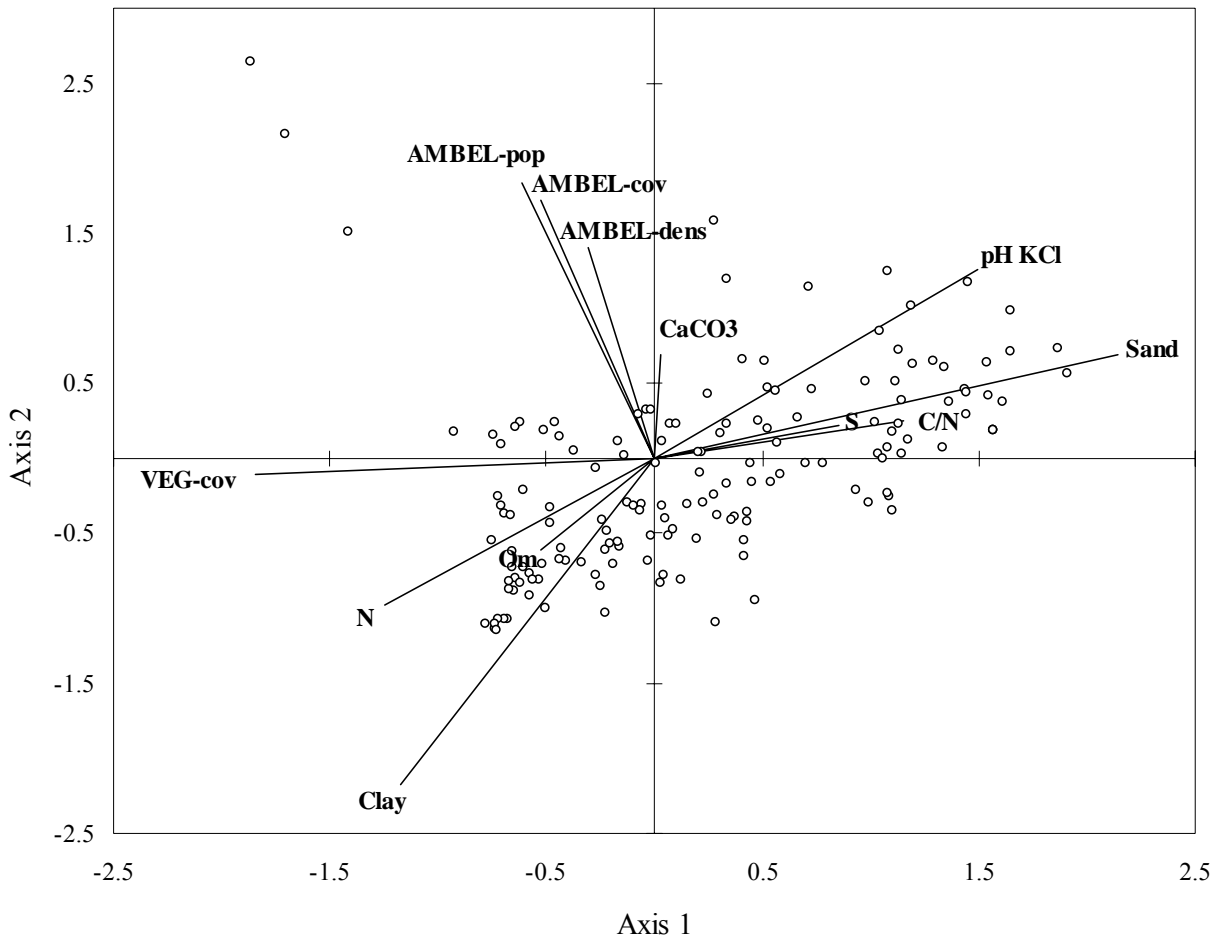


Figure 6. The canonical correspondence analysis illustrates the relationship between species distribution and environmental variables. The analysis was performed on species coverage data. The environmental variables represented as biplot vectors in the ordination were: *Ambrosia artemisiifolia* population size (AMBEL-pop), *A. artemisiifolia* plant density per m² (AMBEL-dens), percent coverage of *A. artemisiifolia* (AMBEL-cov, coverage of total vegetation (VEG-cov), specific richness (S), carbonate calcium (CaCO₃), pH KCl, organic matter (Om); nitrogen (N), ratio between carbon and nitrogen (C/N), percentage of soil particle < 2 μm (Clay) and percentage of soil particle from 50 to 2000 μm (Sand). The proportion of variance explained by the two axes was 25.60 % (axis 1: 13.12 %, axis 2: 12.48 %).

DISCUSSION

The large ecological breadth of *A. artemisiifolia* established on the basis of vegetation and soil characteristics of habitats colonized was clearly demonstrated in the present study. Successful and widespread colonizing plant species often occur in different habitats, and thus are thought to be characterized by a wide environmental tolerance (Bazzaz, 1986). In a changing environment, being able to exploit a wider range of nutrients or habitats may give the invading plants a selective advantage over the native species. In spite of the fact that species-poor communities are assumed to be more prone to invasions than those that are species-rich (Elton, 1958), *A. artemisiifolia* was found occurring both in low and high species-diversity communities (6 - 47 species). In the same way, *A. artemisiifolia* did not appear to have any impact on the species diversity of the community as can sometimes be observed with invasive species (Mack *et al.*, 2000; Hedja & Pysek, 2006).

The vegetation sampled over the 48 sites analyzed with *A. artemisiifolia* represented distinct ecological groups, which confirmed the generalist (ubiquitous) character of the species. This species could be found in a very large class of soil textures and nutrient contents and in very acid or basic soils, poor or rich in nutrient contents. In its native area, *A. artemisiifolia* was found to develop optimal populations in different ranges of pH (6-7) and soil texture (silt loam, silty clay loam; Basset & Crompton, 1975) as was found in France. However, plants observed on strongly acid soils, in its native area, were described as less vigorous. In the present study no relationship was found between *A. artemisiifolia* characteristics, such as vigour or plant height, and environmental factors. These results indicated that *A. artemisiifolia* cannot only be considered as a plant of uncultivated and depleted soils (Ducarf & Thiry, 2003). Furthermore, its tolerance to drought stress and its adaptation to salinity (DiTomaso, 2004) increase its spread potential and may explain its presence on very poor substratum. The capacity of *A. artemisiifolia* to develop in drought or poor nutrient soil can be facilitated by its capacity to create symbiotic interactions with arbuscular mycorrhizal fungi (Fumanal *et al.*, 2006). Thus, *A. artemisiifolia* appeared to be very tolerant to suboptimal conditions, and was able to accommodate to various environments.

If its substratum requirements cannot be considered as a constraint to its spread, the cold temperature and more precisely the appearance of the first frost temperature can limit the development of the species by seed destruction before maturation (Allard 1943) as is the case for the invasive species *Impatiens glandulifera* Royle (Willis & Hulme, 2002). Even if viable

seeds can be produced occasionally, this climate limitation can explain the low or the non-persistence of *A. artemisiifolia* in Belgium (Lambinon *et al.*, 2004), in Britain (Rich, 1994) or in Lithuania (Gudzinskas, 1993).

In this study, it was observed that *A. artemisiifolia* occurred in different habitats with some other non-native species and with species from early successional stages. Similar results were observed for other invasive species: Tamado & Milberg (2000) showed that *Parthenium hysterophorus* L. was recorded with a weedy annual flora and with many other non-native species, and Bornkamm (2002) showed that *Senecio inaequidens* DC occurred in a large number of vegetation types and in many plant communities. But, *A. artemisiifolia* does not modify the communities and does not represent a threat to the plant biodiversity of the different invaded areas as can be clearly observed for other invasive species such as *Impatiens glandulifera* Royle among others (Hejda & Pyšek, 2006). The two species which are the most frequently associated with *A. artemisiifolia* were *C. album* and *P. aviculare*. In France, these species are considered as very common and generalist weeds (Jauzein, 2001) which are found in fields as well as in wastelands and disturbed areas. The French Flora database SOPHY (<http://sophy.u-3mrs.fr/sophy.htm>) indicated that *C. album* and *P. aviculare* were two species strongly associated to each other in flora surveys. As *A. artemisiifolia* appeared to be strongly associated to these two species in terms of life history traits and ecology, its potential of future spread in France and in Europe seems to be limitless.

From a biological point of view, recent studies showed that *A. artemisiifolia* demographic expansion will not be limited by herbivory predation in its new area of introduction (Genton *et al.*, 2005). Even if *A. artemisiifolia* is present in natural riparian habitats, such as riverbanks of South and West of France, no long-lived populations of *A. artemisiifolia* were presently described in forests or in undisturbed natural meadows. In its native area, *A. artemisiifolia* dominates abandoned fields during the first years, but is then eliminated by the competition due to perennial herbs and shrubs (Quatermain, 1957; Bazzaz, 1974). If *A. artemisiifolia* appears to be a successful pioneer in early successional habitats with a high degree of disturbance, the species does not seem to be able to compete or exploit efficiently the resources in later successional ecosystems and thus develop permanent populations. According to Bonnot (1967), *A. artemisiifolia* grows everywhere insofar as the competition is low and the ecosystem regularly human disturbed, and such situation explained why it is not associated to particular phytosociological groups.

Like other introduced species favoured by habitat fragmentation, *A. artemisiifolia* seemed to be promoted by anthropogenic disturbances and habitat degradation. Human

activities disrupted the landscape and enabled *A. artemisiifolia* to prosper on fragmented non-natural areas where a complete control is achieved with difficulty. The pollen is naturally transported by the wind at both short and long distance (Clot *et al.*, 2002) and the seeds are dispersed mostly through human activities at short and long distance. In this context, the occurrence of disturbed sites may be advantageous for the invasive process of *A. artemisiifolia*. The plant demography is characterized by a long-term persistent seed bank (Toole, 1946), but the impact of the seed bank on the demography is certainly very different according to the habitats, the nature of the substratum and the disturbance regime. The role of the seed bank is certainly more important in fields and on riverbanks than on roadsides or in urban areas where the soil is not removed. In turn, a persistent seed bank in successional and abandoned fields will be very important to restart a new population when disturbance will occur.

Ambrosia artemisiifolia has been present in French cultivated areas since 1863. If some data indicate that its introduction has not always been successful (Chauvel *et al.*, 2006), the South of the Rhone valley was the main point of naturalization and expansion of the species, as predicted many years earlier by Allard (1943). Its recent spread in different areas is explained by the co-occurrence of different factors, such as the modifications of cropping systems (Chollet *et al.*, 1999) or the increasing urbanization around cities (Bonnot, 1967). While *A. artemisiifolia* was first introduced in fields (Chauvel *et al.*, 2006), the species is now present in other areas, such as roadsides, which is very common for non-native species (Christen & Matlack, 2006). For *A. artemisiifolia*, the function of corridor or perennial habitat of the roadsides (Christen & Matlack, 2006) is not clearly established, as the two habitats can be completely separated in space. No reliable data indicate whether roadside populations are stable, but the species certainly propagates along road corridors at short distance, but other vectors such as combine harvester or birdseed food (Hanson & Mason, 1985) are also involved in long-distance transport.

This study confirmed that *A. artemisiifolia* can invade all open disturbed areas (Basset & Crompton, 1975; Gudzinikas, 1993; Chauvel *et al.*, 2006). As most American weeds introduced in France, its late emergence favoured its development in annual spring crops such as soya or maize. Another explanation of the success of *A. artemisiifolia* could be that, in France, few native weeds exhibit a summer cycle (Jauzein, 2001). The success of species such as *Xanthium* spp. or *Amaranthus* spp. could be explained by the existence of empty ecological niches in French flora, where few native species can compete with alien species.

Disturbance is generally regarded as a prerequisite to invasions, in particular those of anthropogenic origin (Lozon & MacIsaac, 1997). In the case of *A. artemisiifolia*, the effect of anthropogenic development seems to be the major causal factor of its invasion (Bazzaz, 1974; Basset & Crompton, 1975; Chauvel *et al.*, 2006). While specialist species seem to avoid developed areas, generalists are more tolerant and may even benefit from human development (Richmond *et al.*, 2005). *Ambrosia artemisiifolia* could be better described as an alien generalist species occupying a free ecological niche or as a winner species (McKinney & Lockwood, 1999) than as a “transformer” species (Richardson *et al.*, 2000). Its presence in fields as a weed, and the strong problem of allergy due to its pollen, will however require a strict control of the *A. artemisiifolia* spread.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was partly supported by the Regional Council of Rhône-Alpes and by the Regional Council of Burgundy. We thank Jean-Luc Demizieux for his helpful comments on the manuscript.

REFERENCES

- ALLARD HA** (1943) The North American ragweeds and their occurrence in other parts of the world. *Science* **98**, 292-293.
- ALSTON KP & RICHARDSON DM** (2006) The roles of habitat features, disturbance, and distance from putative source populations in structuring alien plant invasions at the urban/wildland interface on the Cape Peninsula, South Africa. *Biological Conservation* **132**, 183-198.
- BASSETT IJ & CROMPTON CW** (1975) The biology of Canadian weeds: 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Canadian Journal of Plant Science* **55**, 463-476.
- BAZZAZ FA** (1974) Ecophysiology of *Ambrosia artemisiifolia*: a successional dominant. *Ecology* **55**, 112-119.
- BAZZAZ FA** (1986) Life history of colonizing plants: some demographic, genetic, and physiological features. In: *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. (eds. HA Mooney & JA Drake), 96-110. Springer-Verlag, New York, USA.
- BONNOT EJ** (1967) *Ambrosia artemisiifolia* L. *Bulletin Mensuelle de la Société Linnéenne de Lyon* **36**, 348-359.

- BORNKAMM R** (2002) On the phytosociological affiliations of an invasive species *Senecio inaequidens* in Berlin. *Preslia* **7**, 395–407.
- 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.
- CHOLLET D, DRIEU Y, MOLINES J & PAUGET J** (1999) Comment lutter contre l'ambrosie à feuilles d'armoise. *Perspectives Agricoles* **250**, 78-82.
- CHRISTEN D & MATLACK G** (2006) The role of roadsides in plant invasions: a demographic approach. *Conservation Biology* **20**, 385-391.
- CLOT B, SCHNEITER D, TERCIER P, GEHRIG R, ANNIE G & THIBAUDON M** (2002) Ambrosia pollen in Switzerland: produced locally or transported? *European Annals of Allergy and Clinical Immunology* **34**, 126-128.
- DITOMASO A** (2004) Germination behaviour of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations across a range of salinities. *Weed Science* **52**, 1002-1009.
- DUCERF G & THIRY C** 2003. *Les plantes bio-indicatrices : guide de diagnostic des sols*. 1st edn, Promonature, Briant, France.
- ELTON CS** (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- FUMANAL B, PLENCHETTE C, CHAUVEL B & BRETAGNOLLE F** (2006) Which role can arbuscular mycorrhizal fungi play in the facilitation of *Ambrosia artemisiifolia* L. invasion in France? *Mycorrhiza* **17**, 25–35.
- GENTON BJ, KOTANEN PM, CHEPTOU PO, ADOLPHE C & SHYKOFF JA** (2005) Enemy release but no evolutionary loss of defence in a plant invasion: an inter-continental reciprocal transplant experiment. *Oecologia* **146**, 404–414.
- GUDZINSKAS Z** (1993) Genus *Ambrosia* L. (Asteraceae) in Lithuania. *Thaiszia* **3**, 89-96.
- HANSON CG & MASON JL** (1985) Bird seed aliens in Britain. *Watsonia* **15**, 237-252.
- HEJDA M & PYŠEK P** (2006) What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? *Biological Conservation* **132**, 143-152.
- JAUZEIN Ph** (2001) Biodiversité des champs cultivés : l'enrichissement floristique. In: *Agriculture et biodiversité des plantes - Dossiers de l'Environnement de l'INRA*, Vol.21. (eds. S Le Perchec, P Guy & A Fraval), 43-64. INRA, Paris, France.
- LAMBINON J, DELVOSALLE L & DUVIGNEAUD J** (2004) Nouvelle flore de Belgique, du grand-duché de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines

(Ptéridophytes et Spermatophytes). 5th edn. Editions du Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise, Belgium.

LEGENDRE P & LEGENDRE L (1998) *Numerical Ecology*. 2nd English edn. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.

LEVINE JM (2000) Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science* **288**, 852-854.

LEVINE J & D'ANTONIO CM (1999) Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* **87**, 15-26.

LOZON JD & MACISAAC HJ (1997) Biological invasions: are they dependant on disturbance? *Environmental Review* **5**, 131-144.

LUKEN JO & MATTIMIRO DT (1991) Habitat-specific resilience of the invasive shrub Amur honeysuckle (*Lonicera maackii*) during repeated clipping. *Ecological Applications* **1**, 104-109.

MACK RN, SIMBERLOFF D, LONSDALE WM, EVANS H, CLOUT M & BAZZAZ FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications* **10**, 689-710.

MCKINNEY ML & LOCKWOOD JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* **14**, 450-453.

MULLER S (2004) *Plantes invasives en France*. (Patrimoines naturels, vol. 62). Eds. Museum national d'Histoire naturelle, Paris, France.

QUATERMAIN E (1957) Early plant succession on abandoned cropland in the central basin of Tennessee. *Ecology* **38**, 300-309.

REJMANEK M & RICHARDSON DM (1996) What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* **77**, 1655-1661.

RICH TCG (1994) Ragweeds (*Ambrosia* L.) in Britain. *Grana* **33**, 38-43.

RICHMOND CE, BREITBURG DL & ROSE KA (2005) The role of environmental generalist species in ecosystem function. *Ecological Modelling* **188**, 279-295.

RICHARDSON DM, PYŠEK P, REJMÁNEK M, BARBOUR MG, PANETTA FD & WEST CJ (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distribution* **6**, 65-112.

ROY J (1990) In search of the characteristics of plant invaders. In: *Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin* (eds AJ Di Castri & M Debussche), 335-352. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

SMITH MD, WILCOX, JC, KELLY T & KNAPP AK (2004) Dominance not richness determines invasibility of tallgrass prairie. *Oikos* **106**, 253-262.

TAMADO T & MILBERG P (2000) Weed flora in arable fields of eastern Ethiopia with emphasis on the occurrence of *Parthenium hysterophorus*. *Weed Research* **40**, 507-521.

TER BRAAK CJF (1986) Canonical Correspondence Analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**, 1167-1179.

TILMAN D (1997) Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* **78**, 81-92.

TOOLE EH (1946) Final results of the Duvel buried seed experiment. *Journal of Agricultural Research* **72**, 201-210.

WESTHOFF W & VAN DER MAAREL E (1978) *The Braun-Blanquet approach*. In: *Classification of plant communities*. (ed. RH Whittaker), 287-399. Dr. W. Junk Publisher, The Hague, The Netherlands.

WILLIS SG & HULME PE (2002) Does temperature limit the invasion of *Impatiens glandulifera* and *Heracleum mantegazzianum* in the UK? *Functional Ecology* **16**, 530-539.

Appendix A. Locations and habitats in France of *Ambrosia artemisiifolia* populations analysed for vegetation survey and soil analysis. The invasive position of populations and the estimation population size was also signalled

Site	Location	Longitude (E)	Latitude (N)	Invasive position	Habitat	Population size
1	Beaune	04° 50' 49"	47° 00' 24"	North	Wasteland	500
2	Nolay	04° 36' 52"	46° 57' 10"	North	Roadside	10000
3	Coeffand	04° 33' 21"	47° 01' 53"	North	Field-crop	500
4	Magnien	04° 26' 19"	47° 06' 37"	North	Wasteland	100
5	Trouhans	05° 16' 12"	47° 08' 29"	North	Wasteland	5000
6	Tart-l'abbaye	05° 14' 34"	47° 11' 02"	North	Wasteland	3000
7	Pagny-la-ville	05° 09' 44"	47° 03' 04"	North	Field-crop	2000
8	Labergement	05° 14' 27"	47° 14' 34"	North	Field-crop	5000
9	Labergement	05° 14' 27"	47° 14' 34"	North	Wasteland	2000
10	Beire-le-fort	05° 15' 24"	47° 14' 17"	North	Field-crop	2500
11	Collias	04° 29' 00"	43° 57' 11"	South	Wasteland	750
12	Collias	04° 29' 00"	43° 57' 11"	South	Riverbank	2500
13	Alès	04° 05' 52"	44° 06' 17"	South	Riverbank	1000
14	Salindres	04° 12' 39"	44° 11' 48"	South	Field-crop	10000
15	Salindres	04° 12' 39"	44° 11' 48"	South	Field-crop	2500
16	Les Mages	04° 10' 07"	44° 14' 13"	South	Roadside	750
17	Allègre-les-fumades	04° 14' 59"	44° 12' 22"	South	Riverbank	1000
18	Rivers	04° 16' 38"	44° 13' 46"	South	Field-crop	500
19	Rochegude	04° 18' 06"	44° 14' 34"	South	Roadside	1000
20	Pont-saint-esprit	04° 39' 10"	44° 15' 18"	South	Riverbank	2500
21	Alex	04° 56' 39"	44° 44' 26"	Centre	Riverbank	10000
22	Alex	04° 56' 11"	44° 44' 20"	Centre	Field-crop	1000
23	Grane	04° 56' 01"	44° 43' 47"	Centre	Roadside	1000
24	Loriol-sur-drôme	04° 49' 15"	44° 45' 23"	Centre	Field-crop	10000
25	Romans-sur-Isère	05° 00' 04"	45° 03' 13"	Centre	Wasteland	2500
26	Romans-sur-Isère	05° 00' 05"	45° 03' 11"	Centre	Field-crop	1000
27	Granges-les-beaumont	04° 55' 57"	45° 02' 20"	Centre	Roadside	1000
28	Granges-les-beaumont	04° 55' 58"	45° 02' 40"	Centre	Field-crop	7500
29	Granges-les-beaumont	04° 55' 56"	45° 02' 47"	Centre	Field-crop	1000
30	Saint-Jean-de-muzols	04° 48' 57"	45° 04' 27"	Centre	Riverbank	10000
31	Mézieu	05° 04' 26"	45° 43' 04"	Centre	Wasteland	10000
32	Mézieu	05° 04' 28"	45° 44' 05"	Centre	Field-crop	7500
33	Pussignan	05° 03' 56"	45° 44' 39"	Centre	Wasteland	5000
34	Mézieu	05° 04' 51"	45° 44' 44"	Centre	Roadside	5000
35	Laboisie	05° 01' 48"	45° 49' 42"	Centre	Wasteland	10000
36	Nievroz	05° 03' 59"	45° 48' 38"	Centre	Riverbank	1000
37	Mézieu	05° 04' 28"	45° 44' 04"	Centre	Field-crop	7500
38	Vernaison	04° 49' 12"	45° 38' 51"	Centre	Riverbank	2500
39	Montagny	04° 45' 58"	45° 37' 06"	Centre	Wasteland	10000
40	Montagny	04° 46' 80"	45° 37' 01"	Centre	Field-crop	5000
41	Messimy	04° 39' 14"	45° 42' 35"	Centre	Roadside	500
42	Beon	03° 19' 36"	47° 57' 25"	North	Field-crop	1000
43	Beon	03° 18' 20"	47° 57' 20"	North	Field-crop	500
44	Quetigny	03° 19' 09"	47° 57' 14"	North	Wasteland	500
45	Couternon	05° 07' 39"	47° 19' 26"	North	Field-crop	50
46	Beon	05° 08' 52"	47° 19' 09"	North	Roadside	500
47	Lux	05° 12' 56"	47° 27' 02"	North	Wasteland	10000
48	Longeault	05° 15' 32"	47° 13' 02"	North	Roadside	500

Appendix B. Detailed data on soil texture with its fractional composition, and chemical properties of soils in sites occupied by *Ambrosia artemisiifolia*. Soil textures were defined according to the USDA soil taxonomy. (nd) not determined.

Population	Clay % (<2µm)	Silt % (2-50µm)	Sand % (50-2000µm)	Soil texture	N (g/kg)	C/N	pH KCl	Organic matter (g/kg)	CaCO3 (g/kg)
1	32.7	55.8	11.5	Silty clay loam	1.3	10.2	7.59	23.0	222.0
2	8.5	13.4	78.1	Sandy loam	3.3	14.4	7.61	82.9	168.0
3	7.2	12.5	80.3	Loamy sand	0.9	10.3	4.95	15.8	1.2
4	17.5	24.6	57.9	Sandy loam	1.3	9.8	4.61	21.2	0.5
5	18.2	40.7	41.1	Loam	3.0	16.6	7.62	85.2	162.0
6	12.6	22.2	65.2	Sandy loam	0.3	10.6	8.24	5.4	678.0
7	8.9	17.9	73.2	Sandy loam	0.9	10.1	7.76	15.9	36.4
8	31.3	36.1	32.6	Clay loam	4.3	9.1	7.49	66.7	286.0
9	27.8	31.3	40.9	Clay loam	3.5	9.7	7.44	62.2	385.0
10	19.8	64.0	16.2	Silt loam	1.1	9.4	7.53	17.5	6.3
11	4.8	15.9	79.3	Loamy sand	0.8	38.7	8.17	51.4	45.3
12	2.3	2.6	95.1	Sand	0.3	20.8	8.61	10.4	25.5
13	2.2	1.8	96.0	Sand	0.7	25.8	8.21	32.7	13.0
14	31.9	47.7	20.4	Clay loam	1.7	9.3	7.70	27.0	315.0
15	31.9	47.7	20.4	Clay loam	1.7	9.3	7.70	27.0	315.0
16	7.3	12.5	80.2	Loamy sand	1.5	31.0	7.96	79.5	482.0
17	5.8	10.8	83.4	Loamy sand	0.4	23.1	8.26	14.9	153.0
18	19.5	47.9	32.6	Loam	1.6	14.0	7.77	38.7	87.2
19	14.8	22.2	63.0	Sandy loam	5.4	22.2	7.52	209.0	106.0
20	3.0	3.7	93.3	Sand	0.2	8.9	8.64	3.3	94.1
21	4.6	13.6	81.8	Loamy sand	0.2	12.8	8.60	3.7	761.0
22	29.0	52.1	18.9	Silty clay loam	1.7	9.0	7.69	26.5	377.0
23	17.5	27.9	54.6	Sandy loam	1.3	12.0	7.81	27.8	241.0
24	25.3	53.3	21.4	Silt loam	1.5	10.8	7.78	27.1	309.0
25	13.4	23.0	63.4	Sandy loam	1.1	10.3	7.24	19.3	0.2
26	10.7	18.1	71.2	Sandy loam	0.7	8.9	6.15	10.3	0.5
27	6.9	10.0	83.1	Loamy sand	3.8	15.3	7.03	102.0	101.0
28	14.6	21.5	63.9	Sandy loam	2.5	10.8	7.15	47.0	9.5
29	34.0	37.4	28.6	Clay loam	1.8	8.1	7.64	25.1	22.8
30	1.8	0.8	97.4	Sand	0.1	9.0	8.60	1.7	3.1
31	17.0	29.1	53.9	Sandy loam	1.5	11.9	6.76	30.3	1.9
32	19.3	29.3	51.4	Loam	1.2	9.8	5.55	19.7	0.5
33	17.4	28.9	53.7	Sandy loam	1.7	12.6	7.12	37.0	16.3
34	11.6	26.7	61.7	Sandy loam	1.9	14.0	7.67	45.2	82.0
35	15.9	30.2	53.9	Sandy loam	1.6	12.2	6.85	33.2	1.7
36	5.3	12.3	82.4	Loamy sand	0.5	0.7	8.12	0.6	474.0
37	15.9	32.1	49.6	Loam	1.1	9.2	5.60	16.0	nd
38	2.7	1.5	95.8	Sand	0.1	19.5	8.55	5.0	191.0
39	11.2	9.9	78.9	Sandy loam	0.4	9.1	7.83	6.8	71.5
40	11.9	22.0	66.1	Sandy loam	0.7	10.9	4.09	14.1	0.5
41	10.9	13.0	76.1	Sandy loam	3.0	12.0	4.42	62.8	0.5
42	42.8	37.4	19.8	Clay	1.9	8.9	7.56	28.7	134.0
43	25.7	51.9	22.4	Silt loam	1.6	7.9	8.08	22.0	743.0
44	25.4	30.2	44.4	Loam	3.2	11.9	7.59	66.0	530.0
45	35.5	51.5	13.0	Silty clay loam	4.8	8.4	7.71	70.0	423.0
46	5.4	8.9	85.7	Loamy sand	2.0	36.1	7.86	12.5	113.0
47	30.2	40.8	29.0	Clay loam	1.2	10.1	7.57	20.6	40.9
48	7.8	16.4	75.8	Sandy loam	1.2	15.1	7.77	31.8	54.7

4.2 L'invasion d'*A. artemisiifolia* en France est-elle facilitée par des symbioses mycorrhiziennes ?

Mycorrhiza (2006) 17:25–35
DOI 10.1007/s00572-006-0078-1

ORIGINAL PAPER

Which role can arbuscular mycorrhizal fungi play in the facilitation of *Ambrosia artemisiifolia* L. invasion in France?

B. Fumanal & C. Plenchette & B. Chauvel & F. Bretagnolle

Received: 6 April 2006 / Accepted: 11 August 2006 / Published online: 17 October 2006
© Springer-Verlag 2006

Abstract *Ambrosia artemisiifolia* L. (common ragweed), an annual invasive plant, was introduced more than 100 years ago from North America to Europe. Like the majority of other invasive plants in Europe, it develops in open, disturbed areas such as fields, wastelands, roadsides, and riverbanks. Recently, arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) have been suspected to play a role in some plant invasion processes. As the common ragweed is known to be colonized by AMF in its native range, the intensity of mycorrhizal root colonization was studied in 35 natural populations in eastern France. About 94% of the *A. artemisiifolia* populations sampled were mycorrhizal. Root colonization levels varied from 1 to 40% depending on the ecological sites, with lower levels for agricultural habitats and higher levels in disturbed sites, such as wastelands or roadsides. A subsequent greenhouse experiment showed positive impacts of AMF on the growth and development of *A. artemisiifolia*. It is proposed that the spread of this invasive plant species could be facilitated by AMF, underlining the need to integrate symbiotic interactions in future work on invasive plant processes.

Keywords *Ambrosia artemisiifolia* · Arbuscular mycorrhizal fungi · Invasive plant · Growth · Development

Introduction

The invasion of alien plants can cause a serious threat to native ecosystems and economics (Pimentel 2002), and is

the second cause of biodiversity losses after habitat destruction (Vitousek et al. 1997). Species invasions are favored by the vulnerability of the invaded ecosystems (Sakai et al. 2001), the multiplication of introductions by human exchanges (Williamson 1996), or due to their own genetic, biological, physiological, and ecological attributes (Roy 1990; Prinzing et al. 2002). Works focussing on ecological attributes base invasion success by alien plants on an enemy release hypothesis, where introduced species escape their natural enemies, thus giving them an advantage (Maron and Vila 2001; Keane and Crawley 2002). Other studies (Richardson et al. 2000; Klironomos 2002; Rudgers et al. 2005) have dealt with the potential role of the arbuscular mycorrhizal (AM) symbiosis to facilitate plant invasion in new areas. Most invasive plants are mycotrophic and thus preadapted to successfully establish in habitats containing AM fungi (AMF). Given the widespread distribution of AMF and their low host-plant specificity, mutualistic associations could favor invasion of many ecosystems by alien plants (Richardson et al. 2000).

In Europe, one of the most problematic invasive species is *Ambrosia artemisiifolia* L. (common ragweed), an annual plant belonging to the *Asteraceae* family. Introduced from North America to Europe in the middle of the 19th century (Heckel 1906), this species is now widespread in numerous countries (Clot et al. 2002; Török et al. 2003), and particularly in France (Guillerm et al. 1990; Muller 2000). *Ambrosia artemisiifolia* has been introduced in France at various times since 1865 and is now largely widespread along the Rhone valley on a North–South axis (Chauvel et al. 2006). It not only invades a broad range of open disturbed areas, such as wastelands, roadsides, and riverbanks, but also field crops such as sunflower, soybean, maize, cereal crop stubble, or

B. Fumanal (✉) · C. Plenchette · B. Chauvel · F. Bretagnolle
UMR INRA/ENESAD/UB Biologie et Gestion des Adventices,
21065 Dijon, France
e-mail: fumanal@dijon.inra.fr

set-asides (Chollet et al. 1999). This plant species is also a serious threat to human health because of its abundant allergenic pollen release (Bassett and Crompton 1975; Déchamp and Méon 2002; Laaidi et al. 2003). *Ambrosia artemisiifolia* was extensively studied in its native area, but very few studies focused on the invasive process of the species in Europe, and particularly in France (Genton et al. 2005a,b; Chauvel et al. 2006).

Crowell and Boerner (1988) describe *A. artemisiifolia* as an obligately mycorrhizal plant in the USA. Koide and Li (1991) demonstrated that AMF facilitates phosphorus uptake in *A. artemisiifolia*, and Schreiner and Koide (1993) showed that this plant species was able to stimulate germination of *Glomus intraradices* spores. The ability to form mycorrhiza could explain why *A. artemisiifolia* is one of the dominant species in disturbed ecosystems in the USA (Medve 1984). Caussanel et al. (2000) and Déchamp and Caussanel (2002) demonstrated that *A. artemisiifolia* introduced in France is colonized by AMF and discussed their potential role in the context of plant control. Moreover, Fumanal et al. (2004) pointed to the role of AMF in facilitating *A. artemisiifolia* invasion. The aim of this work was to evaluate the mycorrhizal status of natural populations of *A. artemisiifolia* in France and the effect of AMF on their growth and development.

Materials and methods

Field study

Roots of 671 individuals over 35 natural *A. artemisiifolia* populations were collected in 2004 from adult plants before the reproductive stage. These populations were sampled from six habitat types in French areas where *A. artemisiifolia* was at first introduced and from more recent spread areas (Table 1). Populations were located in plains, except population #41, which was situated at 1,100 m of altitude. Samples of about 2 g of fresh fine roots were collected on uprooted *A. artemisiifolia* plants, washed with water, cleared in 10% KOH for 1 h at 90°C, and then stained for 15 min in a lactoglycerol solution containing 0.05% of acid fuchsin (Berch 1979) or trypan blue (Phillips and Hayman 1970). For each sample, about 50 stained root fragments were randomly selected and checked through binoculars (50×). The intensity of AMF colonization (%M) was scored for each root sample, as the percentage of root fragment showing mycorrhizal structures (vesicles, intercellular hyphae, and arbuscules) using $\% M = (N_m/N_r) \times 100$, where N_m is the number of root segments with mycorrhizal fungi and N_r is the total number of root segments scored. This technique, quite similar to the gridline-intersect method (Giovannetti and Mosse 1980), was

chosen due to the high number of root samples to be analyzed. For comparison purposes, both methods were used on several root samples, and showed similar results (data not shown). When the identification of arbuscules structures was difficult with binoculars, they were checked with a microscope (200×). The frequencies of AMF colonized plants (%P) were also calculated for each *A. artemisiifolia* population according to $\% P = (N_p/N) \times 100$, where N_p is the number of *A. artemisiifolia* showing AMF root colonization and N is the total of analyzed plants per population.

Subsequently, ten core samples of soil (0.2 L) were randomly collected around ten *A. artemisiifolia* plants in the site showing the most mycorrhizal plant population (#25), with the aim of identifying the AMF. Spores of AMF were extracted by wet sieving on a 50- μ m-mesh sieve and by the flotation-bubbling method (Furlan and Fortin 1975) for identification.

The effect of habitat type on %M and %P was checked using a one-way ANOVA, after arcsin transformation of values before statistical analyses to homogenize the residual variance. The correlation between %M and %P among all populations was analyzed using the Pearson product-moment correlation coefficient. All statistical analyses were performed with SYSTAT 11[®] software for Windows ($p < 0.05$).

Greenhouse experiment

Plant and fungal materials

Four natural populations of *A. artemisiifolia* (#40, #14, #4, and #27), among the 35 analyzed previously (Table 1), were chosen to analyze AMF–*A. artemisiifolia* relations. Populations were selected according to their geographical distribution (from center to periphery of the *A. artemisiifolia* distribution in France) and to their contrasted habitat of origin (crop field, ruderal, and natural habitats). Mature seeds of the four populations used in the experiment were collected plant-by-plant from 20 mother plants in October 2003. Fifteen seeds from each mother plant were put on germination paper in Petri dishes and stratified for 2 weeks (wet dark stratification at 4°C) to break primary dormancy. After this treatment, seeds were placed in a germination room (24°C/11 h day, 15°C/13 h night). Two young seedlings from each mother plant were transplanted in noninoculated (NM) and AMF-inoculated (M) substrate. Only the seedlings at the same early stage of development (cotyledon), and germinating at the same time, were transplanted.

The AMF *G. intraradices* Schenck & Smith (DAOM 181602, Ottawa Agricultural Herbarium) was chosen as the inoculant fungus for its ability to form abundant internal vesicles and its growth-promoting effect on various plants

Table 1 Locations and habitats in France of natural populations of *Ambrosia artemisiifolia* analyzed for AM colonization (N number of plants sampled)

Population ID	Location	Habitat	Longitude (N)	Latitude (E)	N
8	Saint-Donat	Orchard	4° 54' 10"	45° 08' 24"	24
10	Salindres	Orchard	4° 12' 11"	44° 11' 29"	21
12	Cabiac	Field-crop	4° 19' 55"	44° 17' 22"	20
40	Concoeur-et-corboin	Field-crop	4° 57' 44"	47° 11' 07"	20
39	Urcy	Field-crop	4° 51' 02"	47° 15' 33"	20
33	Nievroz	Field-crop	5° 03' 59"	45° 48' 39"	20
3	Romans-sur-Isère	Field-crop	5° 00' 04"	45° 03' 10"	18
7	Allex	Field-crop	4° 56' 28"	44° 44' 27"	19
11	Barjac	Field-crop	4° 19' 11"	44° 18' 40"	20
14	Meyzieu	Field-crop	5° 04' 43"	45° 43' 57"	19
17	Meyzieu	Field-crop	5° 04' 28"	45° 44' 05"	20
36	Asnan	Field-crop	3° 32' 25"	47° 18' 29"	20
28	Bey	Field-crop	4° 56' 03"	46° 47' 34"	20
6	Allex	Fallow	4° 55' 16"	44° 44' 10"	16
35	Asnan	Fallow	3° 32' 56"	47° 18' 27"	20
30	Bey	Fallow	4° 56' 28"	46° 47' 43"	20
29	Bey	Fallow	4° 56' 25"	46° 47' 39"	20
2	Romans-sur-Isère	Fallow	5° 00' 04"	45° 03' 10"	20
4	Allex	Riverbank	4° 56' 40"	44° 44' 27"	32
5	Allex	Riverbank	4° 56' 40"	44° 44' 27"	14
9	Alès	Riverbank	5° 05' 52"	44° 06' 17"	17
31	Nievroz	Riverbank	5° 03' 59"	45° 48' 39"	20
24	Labergement	Wasteland	5° 14' 27"	47° 14' 34"	9
23	Labergement	Wasteland	5° 14' 27"	47° 14' 34"	20
26	Spoy	Wasteland	5° 11' 46"	47° 26' 41"	20
22	Labergement	Wasteland	5° 14' 27"	47° 14' 34"	10
27	Lux	Wasteland	5° 12' 56"	47° 27' 03"	22
38	Magnien	Wasteland	4° 26' 19"	47° 06' 37"	20
25	Labergement	Wasteland	5° 14' 27"	47° 14' 34"	20
37	Brinon-sur-Beuvron	Wasteland	3° 28' 21"	47° 17' 49"	20
20	Meyzieu	Wasteland	5° 04' 45"	45° 43' 41"	20
21	La Boisse	Wasteland	5° 01' 49"	45° 49' 41"	19
32	Miribel	Roadside	4° 56' 41"	45° 49' 03"	20
41	Col du Cucheron	Roadside	5° 50' 11"	45° 22' 07"	11
13	Rivières	Roadside	4° 16' 30"	44° 14' 8"	20

(Furlan et al. 1983). The fungus was propagated on *Allium porrum* L. grown for 12 weeks under greenhouse conditions on calcined clay, Oil-Dri US-special Typ/IIIR (Oil-Dri Company, Chicago, USA), which is an attapulgite commonly used for the propagation of AMF (Plenchette et al. 1996). *Allium porrum* plants were uprooted and washed, and root systems were cut into pieces 0.5 cm long. A subsample of the total root inoculum was cleared and stained as previously described. The root colonization level obtained with the gridline-intersect method and the number of vesicles per root centimeter were checked to ensure inoculum quality.

Experimental design

Pots (1.2 L) were filled with the Oil-Dri substrate. A slow release fertilizer (Nutricote, N–P–K/14–8–8) was added and mixed to each pot at a rate of 3.6 g/L (Waterer and Coltman

1989). Mycorrhizal *A. porrum* root pieces (250 mg dry weight), air-dried 24 h, were placed 3–4 cm below the substrate surface for inoculated (M) pots. The same quantity of autoclaved (25 min at 110°C) AMF inoculum was placed in NM pots to introduce the same quantity of organic matter in control and treated pots. After transplantation, plants were grown in a greenhouse from 28th March to 8th June 2004 (mean temperature = $19.67 \pm 3.94^\circ\text{C}$, mean humidity = $45 \pm 16\%$) with a natural photoperiod. Pots were watered twice a week with tap water without adding any fertilizer, and randomized twice per month.

Plant growth analyses

During the experiment, plant height, width (maximal plant diameter), number of leaves, and nodes were recorded at 16, 31, 58, and 72 days after transplanting. After 72 days of growth, plants were uprooted when the release of pollen

began and before the production of mature seed. The root systems, cut from the shoots, were gently washed. The final plant height, width, diameter of the main stem, shoot and root dry mass, and number of leaves were recorded. Dry weight was determined after drying at 80°C for 48 h. Mycorrhizal colonization (%M, %P) was recorded from a sample of each root system (about 1.2 g of fresh root collected randomly) after acid fuchsin staining, as described above. Plants treated with AMF that did not develop symbiosis were removed from the analysis of results.

The colonization levels of *A. artemisiifolia* by *G. intraradices* (%M, %P) in the populations were compared using one-way ANOVA and generalized linear model procedures (GLM). Growth parameters were analyzed as a dependant variable by two-way ANOVA (GLM), with AMF and populations considered as fixed effects and individuals (nested within the population) as a random effect. The evolution of plant height, width, and number of leaves over time was analyzed using a two-way ANOVA with repeated measures (GLM). The models were the same as those used previously, but included repeated measures of height integrating unequally spaced measurements (16, 31, 58, and 72 days). In addition, a general contrast analysis was performed on these models to determine the stage at which curves of M/NM plant development began to differ. Relative growth rate (RGR) was calculated to compare the relative performance of plants as $RGR = (\ln LHW_t2 - \ln LHW_t1) / (t2 - t1)$, where LHW is a function of number of leaves \times plant height \times plant width, expressed in centimeters squared at final (t_2) and initial (t_1) time (in days after the planting out of seedlings). The LHW was used to calculate RGR instead of plant dry mass because it was a nondestructive measure that was highly positively correlated to shoot dry mass at harvest time ($F=311.71$, $r^2=0.82$, $p < 0.001$). The RGR was analyzed with two-way ANOVA (GLM procedure) with AMF treatment and populations as fixed effects and individuals (nested within the population) as a random effect. Linear regression was applied to determine whether significant differences in root and shoot dry mass were due to functional shifts in allocation patterns or due to differences in growth among AMF treatments. Slope differences were tested using the analysis of covariance with AMF treatments as fixed effect and shoot dry mass as a covariate.

Developmental analysis

The rate of leaf appearance on the main axis (phyllochron), defined as the time interval between the appearance of two successive levels of leaves, was used to characterize the vegetative development of *A. artemisiifolia*. Phyllochron (P) was calculated as the mean number of appeared leaves, and time was expressed in degree-days, $P = (Ldd_2 - Ldd_1) /$

$(dd_2 - dd_1)$, where L is the average of leaf nodes (one leaf node = two opposite leaves or one leaf when they become alternate), at thermal time dd_2 and dd_1 (cumulative degree-days). The base temperature used for phyllochron calculation was $T_b = 0^\circ\text{C}$ (Deen et al. 2001). The number of leaf nodes until the appearance of the first male raceme was used to calculate the phyllochron.

The number of plants with male racemes used as an indicator of the beginning of reproductive phase was recorded 58 days after transplanting. Data were analyzed as previously using two-way ANOVA (GLM) with populations and treatments as fixed effects and individuals (nested within the populations) as a random effect.

Results

Field observations

Three AMF species: *Glomus mosseae*, *Glomus constrictum*, and *Scutellospora* sp. (Fig. 1a–c), were identified by Y. Dalpé (Agriculture and Agri-Food Canada, Ontario, Canada) from spores collected around mycorrhizal *A. artemisiifolia* plants in site #25. The AMF colonizing *A. artemisiifolia* roots developed vesicles, intercellular hyphae (Fig. 1d), and arbuscules (Arum-type) in cortical cells (Fig. 1e,f).

Almost 94% of *A. artemisiifolia* populations sampled were mycorrhizal, and only two from a crop field and fallow showed no evidence of an AM association. *Ambrosia artemisiifolia* had, on average, $13.2 \pm 1.9\%$ of %M (from 0 to 40%) and $66 \pm 4.4\%$ of %P (from 0 to 100%) (Table 2). The averages of %M and %P by habitat types are presented in Fig. 2. Levels of %M were significantly different ($F=16.299$, $p < 0.001$) between habitat types. The lowest values for %M were found for *A. artemisiifolia* populations in orchard and crop field habitats (1.9 ± 0.9 , $6.8 \pm 1.7\%$), whereas those from roadsides showed highest values ($27 \pm 5.8\%$), and those from fallow, riverbank, and wasteland habitats were intermediate (11.1 ± 5.8 , 18.5 ± 3.7 , and $17.6 \pm 3.9\%$). Even if values for %P seemed to follow a similar pattern of variation, no significant differences were found between habitat types ($F=1.983$, $p=0.111$), due to high intra- and interpopulation variations. However, when all populations were considered together, a positive correlation between %M and %P was found ($r=0.67$, $p < 0.001$).

The most colonized *A. artemisiifolia* populations were found in the only altitudinal habitat (#41, %M = $38.4 \pm 7.5\%$) and in a wasteland (#25, %M = $40.2 \pm 7.3\%$). When different habitat types were considered in a similar geographical locality, populations showed high differences in their %M or %P (Tables 1 and 2). For example, in the locality of Labergement (populations #22, #23, #24, and #25), four different wasteland habitats were distinguished and

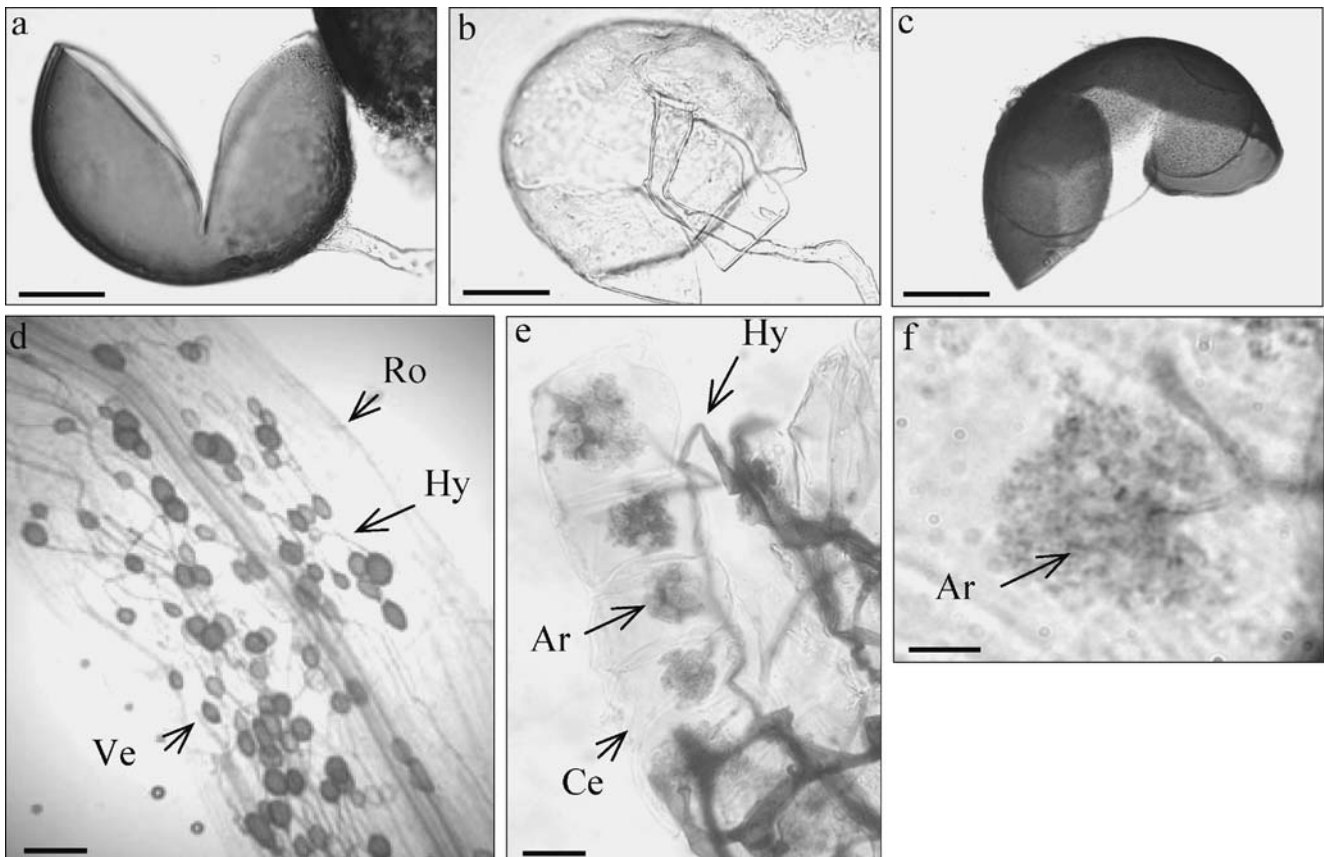


Fig. 1 Microscope observations of AMF associated with *Ambrosia artemisiifolia* in a wasteland habitat (#25) from northern France. Spores isolated from soil surrounding *A. artemisiifolia* roots: a *Glomus constrictum*, b *Glomus mosseae*, c *Scutellospora* sp.; bars=50 μ m. AMF colonization observed on *A. artemisiifolia* roots:

d vesicles and intercellular hyphae (stained with acid fuchsin), bar=100 μ m; e, f arbuscules in cortical cells (stained with trypan blue), bar=20 μ m (e), 9 μ m (f). Ar arbuscule, Ce cortical cell, Hy intercellular hyphae, Ro root, Ve vesicle

A. artemisiifolia sampled from these habitats showed high differences in AMF colonization (%M, from $3 \pm 1.2\%$ to $40.2 \pm 7.3\%$; %P from 44 to 95%). Also, for populations from a same area with equivalent %P but habitat differences, large differences in %M were found (Asnan, #35, #36; Nievroz, #33, #31; Alex, #6, #7, #4, #5). The same trend was observed for Bey populations (#28, #29, #30) with the same %P but with higher %M levels for an old fallow (#30) compared to a young fallow (#29) and a sunflower field crop (#28).

Greenhouse experiment

The inoculum used for AMF treatments contained about 163 vesicles of *G. intraradices* per root centimeter of *A. porrum*, with a colonization level of 75%. Positive colonization by the AMF in *A. artemisiifolia* roots (%M) was checked at the end of the experiment, when the plants were harvested (Table 3). Levels of %M and %P ranked, respectively, from 3 to 8% and from 77 to 90%, and were not statistically

different between populations (%M: $F=1.66$, $p=0.189$; %P: $F=0.407$, $p=0.751$).

Growth response of *A. artemisiifolia* to *G. intraradices*

Colonization by *G. intraradices* of *A. artemisiifolia* showed a positive effect on final growth parameters, but no effects of populations or treatment \times population interaction were observed (Table 4). In each population tested, AMF treatment had a positive impact on the *A. artemisiifolia* growth parameters measured (Fig. 3). Positive impact of *G. intraradices* on plants was higher for root and total plant dry mass than for shoot dry mass or number of leaves, stem diameter, plant height, and width.

The repeated-measures analysis showed significant differences between M/NM plants for three growth parameters over time (height: $F=518.352$, $p<0.001$; width: $F=1,043.066$, $p<0.001$; number of leaves: $F=1,178.179$, $p<0.001$). Significant positive effects of *G. intraradices* inoculation on height ($F=4.328$, $p=0.007$), width ($F=7.010$, $p<0.001$),

Table 2 Average levels of root colonization of *Ambrosia artemisiifolia* by AMF (%M±standard errors) and frequencies of colonized *A. artemisiifolia* individuals (%P) in natural populations in France

Population ID	%M	%P
8	3.9±2.4	42
10	2±0.6	19
12	1.4±0.3	55
40	0	0
39	1±0	10
33	3.9±0.8	80
3	9.3±3.6	56
7	3.8±0.8	63
11	4.7±1.7	60
14	4.4±1	79
17	1±0	20
36	11.8±4.9	50
28	13.1±3.4	95
6	0	0
35	2.7±0.6	50
30	26.8±6.3	100
29	12.7±4.4	95
2	2.2±0.7	25
4	7.8±1.9	50
5	20.2±4.3	64
9	25.6±9.3	59
31	21.5±5.3	95
24	3±1.2	44
23	10.3±5.2	80
26	32.3±5.8	100
22	3.4±1.2	70
27	13.9±3.6	100
38	12.2±6.6	65
25	40.2±7.3	95
37	31.2±7.1	85
20	15.4±4.4	40
21	15.7±6.7	68
32	25±5.6	100
41	38.4±7.5	100
3	17.5±4.2	65

and number of leaves ($F=8.907$, $p<0.001$) were observed over time, whereas no effect of populations (height: $F=1.973$, $p=0.051$; width: $F=1.780$, $p=0.082$; number of leaves: $F=1.845$, $p=0.070$) or AMF treatment-by-population interaction (height: $F=1.536$, $p=0.146$; width: $F=1.025$, $p=0.426$; number of leaves: $F=0.898$, $p=0.530$) were detected, suggesting similar growth responses among populations in N/NM treatments. Differences concerning plant height were observed in the last two measures (58–72 days, $p=0.016$), whereas differences in width (31–58 days, $p=0.002$) and number of leaves (16–31 days, $p<0.001$) appeared earlier.

The RGR was significantly higher for M plants, but no effect of population or interaction between population and treatment was found (Table 4, Fig. 4a). The root/shoot relationship between all M and NM plants was allometrically analyzed by linear regression (Fig. 4b). Root/shoot weights were highly correlated, and the slope for M plants (slope=0.4560, $r^2=0.82$, $p<0.0001$) was higher than the slope for NM plants (slope=0.3193, $r^2=0.90$, $p<0.0001$). Slopes of M/NM linear regressions were significantly different ($F=12.11$, $p=0.001$), suggesting that the differences observed are due to the allometric shifts in response to the AMF treatment. Moreover, no significant differences were found between regression line slopes among populations of M ($F=0.56$, $p=0.6454$) or NM plants ($F=0.42$, $p=0.7391$). Phyllochron values differed between M and NM plants. The M plants produced leaves significantly faster than the NM plants ($F=4.455$, $p=0.043$), but no differences among populations ($F=0.866$, $p=0.469$) or population/treatment interaction ($F=1.535$, $p=0.225$) were found. The number of M plants with male racemes at 55 days after germination (representing flowering phenology) was significantly lower than in NM plants ($F=4.780$, $p=0.032$) and was significantly different between populations ($F=7.056$, $p<0.001$), but no population/treatment interaction ($F=0.719$, $p=0.544$) was observed.

Fig. 2 Natural root colonization of *Ambrosia artemisiifolia* by AMF (%M) (black bars) and frequencies of colonized *A. artemisiifolia* individuals (%P) (white bars) in different habitat types (average percentage±standard error)

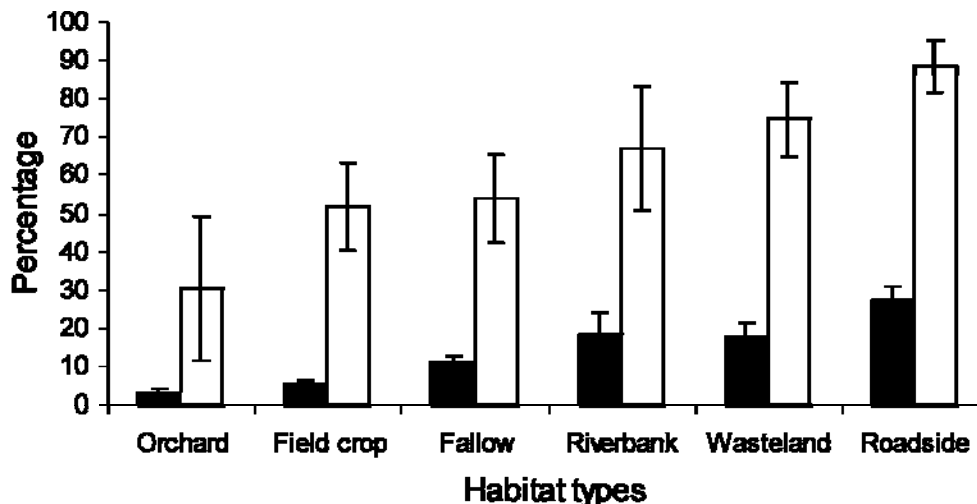


Table 3 Average levels of root colonization (%M±standard errors) by *Glomus intraradices* in individual inoculated *Ambrosia artemisiifolia* plants and frequency of plants colonized (%P) in each population 72 days after inoculation and growth in a greenhouse

Population ID	%M	%P
40	5.4±1.1	78.6±11.4
4	7.1±1.6	90.0±6.9
27	7.9±2.7	77.8±14.7
14	3.4±0.6	87.5±8.5

Discussion

Introduced *A. artemisiifolia* populations in France were found to have AMF root colonization, confirming previous reports from Europe (Caussanel et al. 2000; Kovacs and Bagi 2001; Kovacs and Szigetvari 2002). The data obtained from the present field survey showed that the majority of *A. artemisiifolia* populations were mycorrhizal (94%), with the frequency of individuals colonized within populations (%P) being important (66±4.4%). Individual plant root colonization (%M) was significantly different between habitat types, whereas the frequencies of AMF colonized plants within populations (%P) were not so different. Populations of *A. artemisiifolia* growing in orchard habitats were least colonized, whereas fallow land populations were more colonized than field crops. Moreover, %M was higher in older fallows than in younger ones, which could be linked to the increase in floristic richness and equitability in the community (Barni and Siniscalco 2000). *Ambrosia artemisiifolia* populations developing in wasteland and riverbank habitats were higher than those growing in cultivated lands. Finally, *A. artemisiifolia* developing along roadsides represented the most highly mycorrhizal populations. There was therefore a general tendency for AMF colonization (%M and %P) of *A. artemisiifolia* to increase from cultivated to noncultivated lands, which may be related to differences in the physico-chemical properties of soils (soil texture, moisture, pH, nutrients) or to cessation of agricultural practices, such as fungicide applications or soil tillage (Read and Birch 1988; Plenchette 1989).

Gradient in AMF colonization among habitat types of *A. artemisiifolia* is consistent with what has been observed in other plant species (Read et al. 1976) and may contribute to the capacity of common ragweed to invade heterogeneous habitats. However, Medve (1984) found contrasting results for American *A. artemisiifolia* developing in early-disturbed habitats. The AMF *G. mosseae* and *G. constrictum* found in one field site (#25) are considered as frequent and generalist species. Interestingly, Jin et al. (2004) reported these two AMF species to be associated with the invasive history of *Solidago canadensis* on Chongming Island in China.

Table 4 Two-way ANOVA (GLM) of *Ambrosia artemisiifolia* growth parameters with population effect, treatment effect (NM or M), and individual effect (nested within populations)

Source of variation	df	Height		Width		Leaf number		Stem diameter		Shoot dry mass		Root dry mass		Total dry mass		RGR	
		Mean square	p	Mean square	p	Mean square	p	Mean square	p	Mean square	p	Mean square	p	Mean square	p	Mean square	p
Population (Po)	3	288.976	0.167	84.487	0.094	27.377	0.152	0.045	0.100	5.307	0.453	2.116	0.113	12.270	0.360	<0.001	0.120
Treatment (T)	1	728.765	0.041*	351.271	0.004*	84.863	0.022*	0.089	0.041	27.707	0.038*	24.304	<0.001*	94.232	0.006*	<0.001	0.008*
Po×T	3	269.757	0.190	13.010	0.784	14.507	0.406	0.011	0.631	2.851	0.696	0.672	0.568	6.353	0.636	<0.001	0.152
Individual (Po)	32	168.227	0.446	54.497	0.129	17.166	0.320	0.025	0.272	7.303	0.277	1.200	0.287	14.098	0.251	<0.001	0.020*
Error	32	160.313		36.349		14.524		0.020		5.902		0.981		11.061		<0.001	

*Significant difference for p<0.05

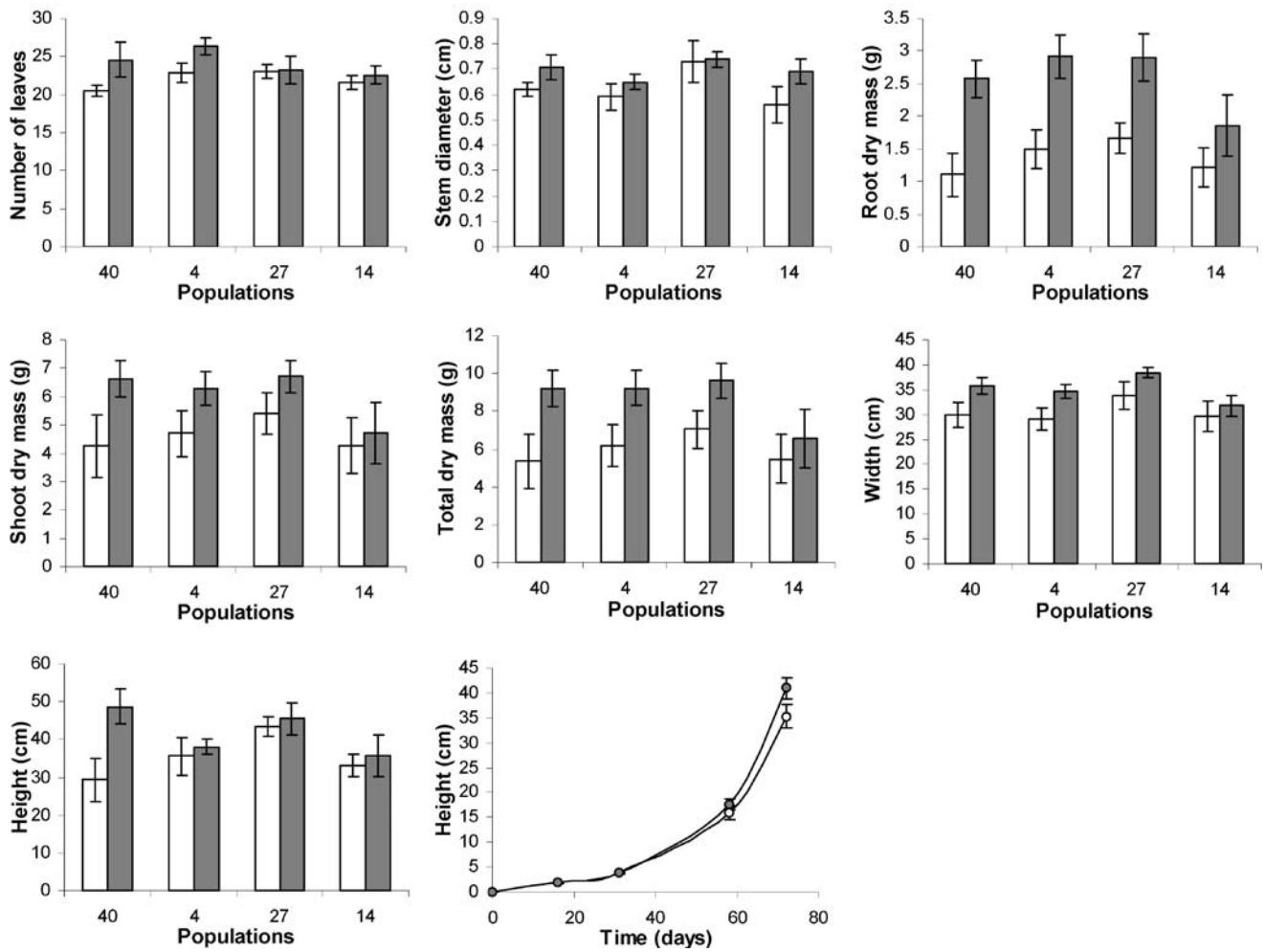


Fig. 3 Growth parameters of *Ambrosia artemisiifolia* after 72 days at the end of the greenhouse experiment (number of leaves, stem diameter, root, shoot, total dry mass, width, and height) and change

in plant height through time according to the four populations studied across two treatments: NM (white bars) and M (black bars). Error bars indicate standard error of the mean

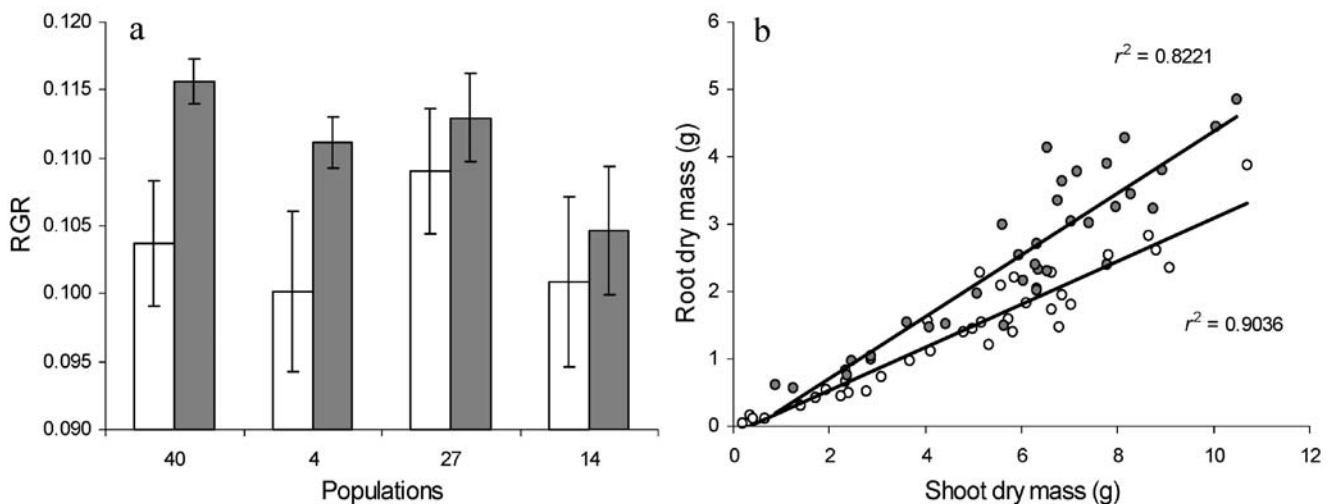


Fig. 4 Effect of *Glomus intraradices* on a mean RGR per *Ambrosia artemisiifolia* population and b allometric relationship of root and shoot plant dry mass. Treatments are represented by NM (white

circles) and M (black circles) and corresponding (line) linear regression line. Error bars indicate standard error of the mean

Because of the frequent association of *A. artemisiifolia* with AMF in natural habitats, controlled experiments were conducted to study the effect of such an association on host plant development. Average root colonization of individuals (%M) by *G. intraradices* in greenhouse experiments was similar that frequently found in natural habitats. A significant positive impact of *G. intraradices* on *A. artemisiifolia* growth was observed. Mycorrhizal plants were taller, produced more leaves, and had higher shoot and root dry mass than nonmycorrhizal plants. Increase in root dry mass following AMF inoculation was higher than for shoot dry mass. Crowell and Boerner (1988) found similar effects of AM on *A. artemisiifolia* plant mass, but they observed an opposite pattern for root-to-shoot ratios under conditions of plant competition. Nevertheless, increases in root dry mass in AM plants have previously been recorded for other AMF–host plant combinations (Nuortila et al. 2004). The linear regression analysis of the root and shoot dry mass confirmed that inoculation with *G. intraradices* promoted a shift in the resource allocation from shoots to roots in *A. artemisiifolia*, which was probably not due to resource limitations (Coleman et al. 1994; Marler et al. 1999). Differences in the number of leaves between M/NM *A. artemisiifolia* plants were observed soon after germination, whereas differences in plant height and width appeared later. These increases in growth parameters with time would provide a competitive advantage to the mycorrhizal plants. According to Crowell and Boerner (1988), the competitive ability of *A. artemisiifolia* would be severely reduced when AMF are absent or sparse in soil. Beyond a general positive impact on *A. artemisiifolia* growth, changes in resource allocation could strongly affect plant population biology through reproductive allocation. Caussanel et al. (2000) previously pointed out the need to investigate the potential impact of AMF on pollen and seed production of *A. artemisiifolia*. A positive correlation has previously been demonstrated between shoot dry mass and pollen ($r^2=0.83$) and seed ($r^2=0.90$) production of French *A. artemisiifolia* plants (Fumanal et al. 2005). The increased shoot dry mass observed in *G. intraradices*-colonized plants suggests that pollen and seed numbers could also be increased by AM formation, as has been observed for other plant species (Stanley et al. 1993; Koide et al. 1994; Philip et al. 2001). Such reproductive parameters are key factors for invasive plants (Williamson and Fitter 1996) because an increase in seed production would favor the persistence of plants in perturbed environments (via the soil seed bank), increase the individuals population and their local colonization capacities, and also their capacity to colonize new areas by high propagule pressure (Williamson 1996). Furthermore, a higher pollen production allows the gene flow to increase among individuals and populations, thus increasing their genetic

diversity, and may play a role in local habitat adaptations (Sakai et al. 2001). In the case of allergenic plants, such as *A. artemisiifolia*, an increase in pollen production could also be a threat to human health.

The vegetative development of *A. artemisiifolia* (expressed by phyllochron values) was significantly enhanced in mycorrhizal plants, and the phenology of reproduction (male inflorescence formation) was delayed. Such a pattern could influence the intrapopulation gene flow by affecting plant reproduction. Moreover, the RGR of *A. artemisiifolia* was also increased by inoculation with *G. intraradices*. Recent studies using *G. intraradices* and *Atriplex nummularia* showed similar positive impacts on plant growth (Plenchette and Duponnois 2005). From the ecological aspect, high RGR may promote rapid occupation of a large space, which could be an advantage for invasive annual plants under competitive conditions. High RGR may also facilitate the rapid completion of the plant life cycle and could be an advantage for ruderal plants, such as *A. artemisiifolia*, developing in disturbed habitats (Grime and Hunt 1975).

With regards to the invasive status of *A. artemisiifolia*, increases in growth and development caused by AMF colonization could facilitate the spread of this species. Mycorrhizal interactions could be a key point in invasive plant processes, not only by facilitating local adaptation and/or reducing environmental stress, but also through their direct or indirect effects on interplant competition. Moreover, AM are now recognized as a major factor in structuring plant communities, as plant competition processes (Richardson et al. 2000). Even if increasing abundance of some invasive plants species has been attributed to their ability to associate with AMF (Klironomos 2002; Stampe and Daehler 2003), the facilitation of invasive organisms by mutualist organisms had received less attention by researchers compared to competition or predation processes (Bruno et al. 2005). The observations from the present study highlight the need to better evaluate the potential role played by AMF in invasive species dynamics.

Acknowledgements This work was partly supported by the Regional Council of Rhône-Alpes and the Regional Council of Burgundy. Roulin A., Petit C., Sabatier N., and Gaujour E. are acknowledged for their assistance. We also thank Dalpé Y. for AMF spore identification, and Demizieux J.-L. for his helpful comments on the manuscript.

References

- Barni E, Siniscalco C (2000) Vegetation dynamics and arbuscular mycorrhiza in old-field successions of the western Italian Alps.

- Bassett IJ, Crompton CW (1975) The biology of Canadian weeds: 11-*Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. Can J Plant Sci 55:463–476
- Berch SM (1979) Endomycorrhizae of southern Ontario ferns. MSc thesis, University of Waterloo, Waterloo
- Bruno JF, Fridley JD, Bromberg KD, Bertness MD (2005) Insights into biotic interactions from studies of species invasions. In: Sax DF, Stachowicz JJ, Gaines SD (eds) Species invasions: insights into ecology, evolution and biogeography. Sinauer, Sunderland, MA, pp 13–40
- Caussanel J-P, Chollet C, Gianinazzi S (2000) Arbuscular mycorrhizas of *Ambrosia artemisiifolia* L. and perspectives for biological control. 13th AFEDA symposium, Lyon, pp 34–35
- Chauvel B, Dessaint F, Cardinal-Legrand C, Bretagnolle F (2006) The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records. J Biogeogr 33:665–673
- Chollet D, Drieu Y, Molines J, Pauget J (1999) Comment lutter contre l'ambrosie à feuilles d'armoise. Perspect Agric 250:78–82
- Clot B, Schneiter D, Tercier P, Gehrig R, Annie G, Thibaudon M (2002) *Ambrosia* pollen in Switzerland: local production or transport? Allergie Immunol 34:126–128
- Coleman JS, McConaughay KDM, Ackerly DD (1994) Interpreting phenotypic variation in plants. Trends Ecol Evol 9:187–191
- Crowell HF, Boerner REJ (1988) Influences of mycorrhizae and phosphorus on belowground competition between two old-field annuals. Environ Exp Bot 28:381–392
- Déchamp C, Caussanel J-P (2002) Exigences écologiques et milieux colonisés. In: Déchamp C, Méon H (eds) Ambrosies, polluants biologiques. Arppam, Lyon, pp 47–58
- Déchamp C, Méon H (eds) (2002) Ambrosies, polluants biologiques. Arppam, Lyon
- Deen W, Swanton CJ, Hunt LA (2001) A mechanistic growth and development model of common ragweed. Weed Sci 49:723–731
- Fumanal B, Plenchette C, Boissel A, Roulin A, Chauvel B, Bretagnolle F (2004) Premiers résultats sur la biologie d'*Ambrosia artemisiifolia* L.: symbioses mycorrhiziennes. 16^{ème} Colloque Pluridisciplinaire AFEDA, Lyon, pp 9–10
- Fumanal B, Chauvel B, Bretagnolle F (2005) Life-history traits of an allergenic European invasive plant: *Ambrosia artemisiifolia* L. International symposium on introduction and spread of invasive species, Berlin, pp 225–226
- Furlan V, Fortin JA (1975) A flotation-bubbling system for collecting endogonaceae spores from sieved soil. Nat Can 102:663–667
- Furlan V, Fortin JA, Plenchette C (1983) Effects of different vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi on growth of *Fraxinus americana*. Can J For Res 13:589–593
- Genton B, Kotanen P, Cheptou P-O, Adolphe C, Shykoff J (2005a) Enemy release but no evolutionary loss of defence in a plant invasion: an inter-continental reciprocal transplant experiment. Oecologia 146:404–414
- Genton BJ, Shykoff JA, Giraud T (2005b) High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction. Mol Ecol 14:4275–4285
- Giovannetti M, Mosse B (1980) An evaluation of techniques for measuring vesicular–arbuscular mycorrhizal infection in roots. New Phytol 84:489–500
- Guillerm JL, Le Floch E, Maillet J, Boulet C (1990) The invading weeds within the western Mediterranean basin. In: Di Castri AJ, Debussche M (eds) Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin. Kluwer, Dordrecht, pp 61–84
- Grime JP, Hunt R (1975) Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a local flora. J Ecol 63:393–422
- Heckel E (1906) Sur l'*Ambrosia artemisiifolia* L. et sa naturalisation en France. Bull Soc Bot Fr 53:600–620
- Jin L, Gu YJ, Xiao M, Chen JK, Li B (2004) The history of *Solidago Canadensis* invasion and the development of its mycorrhizal associations in newly-reclaimed land. Funct Plant Biol 31:979–986
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. Trends Ecol Evol 17:164–170
- Klironomos JN (2002) Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. Nature 417:67–70
- Koide RT, Li MG (1991) Mycorrhizal fungi and the nutrient ecology of three oldfield annual plant species. Oecologia 85:403–412
- Koide RT, Shumway DL, Mabon SA (1994) Mycorrhizal fungi and reproduction of field populations of *Abutilon theophrasti* Medic. (Malvaceae). New Phytol 126:123–130
- Kovacs GM, Bagi I (2001) Mycorrhizal status of plants in a mixed deciduous forest from the great Hungarian plain with special emphasis on the potential mycorrhizal partners of *Terfezia terfezioides* (MATT.) TRAPPE (Pezizales). Phytol-Ann Rei Bot A 41:161–168
- Kovacs GM, Szigetvari C (2002) Mycorrhizae and other root-associated fungal structures of the plants of a sandy grassland on the great Hungarian plain. Phytol-Ann Rei Bot A 42:211–223
- Laaidi M, Laaidi K, Besancenot JP, Thibaudon M (2003) Ragweed in France: an invasive plant and its allergenic pollen. Ann Allergy Asthma & Immun 91:195–201
- Marler MJ, Zabinski CA, Callaway RM (1999) Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on a native bunchgrass. Ecology 80:1180–1186
- Maron JL, Vila M (2001) When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. Oikos 95:361–373
- Medve (1984) The mycorrhizae of pioneer species in disturbed ecosystems in western Pennsylvania. Am J Bot 71(6):787–794
- Muller S (2000) Les espèces végétales invasives en France: bilan des connaissances et propositions d'actions. Rev Ecol 7:53–69
- Nuortila C, Kytoviita M-M, Tuomi J (2004) Mycorrhizal symbiosis has contrasting effects on fitness components in *Campanula rotundifolia*. New Phytol 164:543–553
- Phillips JM, Hayman DS (1970) Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. Trans Br Mycol Soc 55:158–161
- Philip LJ, Posluszny U, Klironomos JN (2001) The influence of mycorrhizal colonization on the vegetative growth and sexual reproductive potential of *Lythrum salicaria* L. Can J Bot 79:381–388
- Pimentel D (ed) (2002) Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species. CRC, New York
- Plenchette C (1989) Mycorrhizal soil infectivity of Deherain's plots. C R Acad Agric Fr 75:23–29
- Plenchette C, Duponnois R (2005) Growth response of the saltbush *Atriplex nummularia* L. to inoculation with the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. J Arid Environ 61:535–540
- Plenchette C, Declerck S, Diop T, Strullu DG (1996) Infectivity of monoaxenic subcultures of the AM fungus *Glomus versiforme* associated with Ri-TDNA transformed root. Appl Microbiol Biotechnol 46:545–548
- Prinzling A, Durka W, Klotz S, Brandl R (2002) Which species become aliens? Evol Ecol Res 4:385–405
- Read DJ, Birch CPD (1988) The effects and implications of disturbance of mycorrhizal mycelial system. Proc R Soc Edinb 94B:13–24
- Read DJ, Koucheki HK, Hodgson J (1976) Vesicular–arbuscular mycorrhiza in natural vegetation systems. I. The occurrence of infection. New Phytol 77:641–653

- Richardson DM, Allsopp N, D'Antonio CM, Milton SJ, Rejmanek M (2000) Plant invasions—the role of mutualisms. *Biol Rev* 75: 65–93
- Roy J (1990) In search of the characteristics of plant invaders. In: Di Castri AJ, Debussche M (eds) *Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin*. Kluwer, Dordrecht, pp 335–352
- Rudgers J, Mattingly W, Koslow J (2005) Mutualistic fungus promotes plant invasion into diverse communities. *Oecologia* 144:463–471
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA, Baughman S (2001) The population biology of invasive species. *Ann Rev Ecol Syst* 32:305–332
- Schreiner RP, Koide RT (1993) Mustards, mustard oils and mycorrhizas. *New Phytol* 123:107–113
- Stanley MR, Koide RT, Shumway DL (1993) Mycorrhizal symbiosis increases growth, reproduction and recruitment of *Abutilon theophrasti* medic in the field. *Oecologia* 94:30–35
- Stampe ED, Daehler CC (2003) Mycorrhizal species identity affects plant community structure and invasion: a microcosm study. *Oikos* 100:362–372
- Török K, Botta-Dukat Z, Dancza I, Németh I, Kiss J, Mihály B, Magyar D (2003) Invasion gateways and corridors in the Carpathian basin: biological invasions in Hungary. *Biological Invasions* 5:349–356
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Rejmanek M, Westbrooks R (1997) Introduced species: a significant component of human-caused global change. *N Z J Ecol* 21:1–16
- Waterer D, Coltman R (1989) Response of lettuce to pre- and post-transplant phosphorus and pre-transplant inoculation with a VA-mycorrhizal fungus. *Plant Soil* 117:151–156
- Williamson MH (ed) (1996) *Biological invasion*. Chapman & Hall, London
- Williamson MH, Fitter A (1996) The characters of successful invaders. *Biol Conserv* 78:163–170

4.3 Synthèse

Les principaux résultats obtenus dans les articles présentés dans ce chapitre sont synthétisés dans l'encadré 4.1

Encadré 4.1. Synthèse sur les caractéristiques des communautés envahies par l'ambrosie en France.

Communautés envahies et caractéristiques écologiques de l'ambrosie :

- La richesse spécifique des communautés envahies n'est pas un facteur limitant la colonisation de l'ambrosie.
- L'ambrosie se développe dans des milieux perturbés possédant des niches écologiques vacantes. En revanche, la fermeture des milieux (succession secondaire) et notamment la compétition avec les Poaceae apparaissent comme des facteurs limitant l'ambrosie.
- L'ambrosie possède une très large amplitude écologique : elle envahit des environnements écologiquement différents, elle n'est pas associée à une flore spécifique et elle est capable de se développer sur des sol très variables.

Facteurs biotiques pouvant faciliter l'invasion de l'ambrosie :

- La majorité des populations d'ambrosie développent en conditions naturelles des symbioses racinaires avec des mycorhizes à arbuscules.
- Les niveaux de colonisation des racines d'ambrosie par les mycorhizes sont variables en fonction des habitats. Ils sont faibles dans les cultures et élevés dans les habitats perturbés.
- En conditions expérimentales les mycorhizes à arbuscules ont un impact positif sur la croissance et le développement des ambrosies. Ceci suggère qu'en conditions naturelles les ambrosies seraient avantagées par ces symbioses (meilleur accès aux ressources, meilleure résistance aux stress hydriques ou voire même une capacité compétitive plus importante).



SYNTHESE GENERALE ET PERSPECTIVES

SYNTHESE GENERALE ET PERSPECTIVES

L'intérêt porté à l'étude des plantes envahissantes en France est encore relativement récent. Bien que l'ambrosie ait été largement étudiée dans son aire d'origine, la connaissance générale de cette espèce dans le contexte de son aire d'introduction en Europe et en particulier en France est encore peu documentée. Ce travail de thèse a permis d'apporter des éléments de réponses fondamentaux sur les principaux traits biologiques, démographiques, génétiques et écologiques de la plante, associés aux caractéristiques des communautés envahies. Par ailleurs, cette approche multidisciplinaire a permis de tester un certain nombre d'hypothèses formulées dans le contexte des processus envahissants.

Apports de l'étude sur la connaissance de l'espèce et sur les modalités de son invasion

La dynamique démographique des populations d'ambrosie est largement favorisée par la perturbation des habitats. Son importante capacité de réponse à travers la plasticité phénotypique des génotypes lui permet de coloniser des habitats très variés et explique en grande partie le succès de son extension actuelle. Par ailleurs, les différents génotypes d'une même population répondent de manière complémentaire à un même changement environnemental. Cette stratégie peut permettre à l'espèce de minimiser les risques d'extinction locale de ses populations en cas de changements environnementaux.

La pression de propagules souvent évoquée dans le succès des espèces envahissantes est assurée chez l'ambrosie par un stock semencier important et persistant. La production en grand nombre d'akènes capables de développer des dormances secondaires constitue une stratégie de dispersion spatio-temporelle optimale pour l'espèce. En effet, comme l'ambrosie ne résiste pas à la fermeture du milieu, son stock semencier persistant lui permet de recréer des populations après un nouvel événement de perturbation du milieu. Une autre caractéristique majeure de ces akènes est leur considérable variabilité de poids exprimée tant au niveau de la population qu'à celui de l'individu. Cette variabilité, par ces effets sur la germination et la dormance, permet d'optimiser les opportunités de colonisation et le succès d'établissement de l'espèce notamment dans des environnements hétérogènes. L'étude de cette variabilité a par ailleurs permis de détecter une forme d'hétéromorphisme cryptique des akènes, liée à leur capacité différentielle de dispersion par hydrochorie qui augmente ainsi le

potentiel d'envahissement de l'espèce en France via les cours d'eau. Par ailleurs, comme l'avait déjà noté Weed (1910), le fait que les akènes d'ambrosie soient capables de flotter pourrait également expliquer leur progression le long des routes grâce aux eaux de ruissellement.

Cependant, la dispersion de ces akènes est réalisée en majorité par les activités humaines. En dehors des transports de sols contaminés par des akènes ou de la dispersion réalisée par les machines agricoles, le commerce des semences pour l'oïsellerie pourrait également expliquer une part de la dispersion de l'espèce au niveau régional voire même continental.

L'importante plasticité des traits reproductifs s'observe également au niveau des autres paramètres démographiques de l'ambrosie (croissance, traits des plantes adultes, valeur sélective, etc.) et plus généralement au niveau de la dynamique et de l'accroissement des populations se développant dans des situations contrastées.

A l'ampleur de la variabilité des traits biologiques et démographiques de l'espèce viennent s'ajouter des niveaux de diversité génétique très élevés. Dans le cas de l'ambrosie, les populations natives et envahissantes sont très faiblement différenciées et possèdent des niveaux de diversité génétique très élevés. En France, la faible différenciation des populations et l'absence de structuration suggèrent que toutes les populations introduites ont eu la même variabilité de base. Cependant, cette importante diversité permet d'expliquer la capacité d'envahissement de l'ambrosie dans la mesure où les conditions environnementales rencontrées lui sont favorables (perturbation des milieux, niches écologiques vacantes). L'étude de cette diversité génétique a permis de confirmer le fait que de multiples introductions ont eu lieu depuis l'introduction de l'espèce et se sont produites en de nombreux points géographiques. Les résultats obtenus suggèrent notamment que le nombre de fondateurs introduits à chaque événement devait être important, expliquant ainsi en partie l'absence de perte de diversité génétique. L'introduction d'akènes d'ambrosie dans des lots de semences et les observations faites par les botanistes de l'époque viennent appuyer cette hypothèse de fortes populations initiales.

L'étude des différents attributs de l'ambrosie confirme l'une des hypothèses généralement admises pour expliquer certains succès d'envahissement, à savoir l'hypothèse du génotype généraliste (Baker, 1965 ; Parker *et al.*, 2003). Cette hypothèse permet d'expliquer le succès d'une espèce envahissante à travers sa plasticité phénotypique et sa tolérance environnementale. Ce deuxième point a d'ailleurs également été confirmé chez l'ambrosie à travers l'étude des habitats colonisés par l'espèce en France. L'ambrosie ne se

développe pas avec un cortège spécifique d'espèces végétales compagnes mais colonise des habitats écologiquement différents. Dans la mesure où l'habitat possède des niches écologiques disponibles, l'ambrosie ne semble pas non plus limitée par la richesse spécifique des communautés. Cependant, le facteur biotique majeur limitant la colonisation ou même favorisant la disparition des populations d'ambrosie, est la recolonisation du milieu par les espèces locales lors des processus de successions végétales secondaires. En effet, dans ce cas, la recolonisation du milieu par des espèces vivaces et notamment l'établissement d'un couvert de Poacées génèrent une compétition trop forte en particulier dans les premiers stades du développement de l'ambrosie.

Plus généralement, l'ambrosie est capable de se développer sur une large gamme de types de sols possédant des caractéristiques physico-chimiques très différentes (texture, pH, éléments nutritifs). Les deux espèces les plus fréquemment associées à l'ambrosie sont des espèces généralistes, rudérales et commensales des cultures, largement répandues sur tout le territoire français. Par analogie, l'ambrosie pourrait donc considérablement étendre son aire de distribution en France et de manière plus générale en Europe. L'étude des populations d'ambrosie a par ailleurs montré l'existence de symbioses racinaires avec des mycorhizes à arbuscules suggérant ainsi une facilitation potentielle pour l'envahissement des communautés, en particulier dans les milieux pauvres en éléments nutritifs.

Sur la base à la fois des connaissances acquises durant ce travail de thèse et des données bibliographiques actuellement disponibles, il est possible de lister les différents facteurs pouvant permettre d'expliquer, à différents degrés, le potentiel d'envahissement de l'ambrosie (Table 5.1). Par ailleurs, cette synthèse permet de constater que l'ambrosie possède la plupart des caractéristiques générales des espèces envahissantes déjà décrites par de nombreux auteurs (Roy, 1990 ; Kolar et Lodge 2001 ; Cadotte *et al.*, 2006).

Toutefois, il est intéressant de noter que les caractéristiques de l'espèce et des communautés envahies dans son aire d'origine et d'introduction ne semblent pas différer. L'ambrosie possède le même caractère et le même potentiel envahissant (même si la plupart des définitions sur les espèces envahissantes intègrent le caractère allochtone de l'espèce) dans son aire d'introduction que dans son aire d'origine. De ce fait l'espèce n'a pas acquis son potentiel d'envahissement lors du processus d'introduction à travers des phénomènes évolutifs particuliers. L'envahissement de l'ambrosie s'expliquerait donc par une concordance entre le potentiel de réponse de l'espèce et les conditions du nouveau milieu rencontré. Plus généralement, dans un contexte de réchauffement climatique, l'extension de

l'aire de distribution de l'ambrosie dans le nord de l'Europe est envisageable tout comme certains auteurs le prévoient (Rich, 1994 ; Dahl *et al.*, 1999).

Table 5.1. Facteurs permettant d'expliquer le succès d'invasion d'*A. artemisiifolia* en France et de manière générale en Europe d'après les données bibliographiques disponibles et les résultats obtenus dans le cadre de cette thèse.

Facteurs liés à l'invasion

Caractéristiques des populations dans leur aire d'origine

distribution étendue: large gamme d'environnements et de climats rencontrés (pré-adaptation importante)
pression de propagule importante
faible différenciation génétique et absence de structuration des populations

Contexte historique de l'introduction

introductions anciennes (1865) et temps de résidence important (augmente les probabilités d'invasion)
naturalisation très rapide (temps de latence "lag-phase" faible)
contexte géopolitique (guerre mondiale - espèce obsidionale)
fondateurs introduits en grand nombre (via des semences cultivées)
introduction dans des milieux cultivés (peu de compétition, à l'époque peu de moyens de lutte)
introductions multiples: dans le temps et l'espace

Phénomènes liés à l'introduction

pas de perte de diversité génétique (populations introduites avec le même potentiel que les natives)
relâche de la pression d'ennemis spécifiques dans l'aire d'introduction
correspondances climatiques entre aire native et aire d'introduction

Caractéristiques de l'aire d'introduction

milieux perturbés (perturbation anthropique ou naturelle) et disponibilité de niches écologiques
activités humaines - dispersion locale et à longue distance (agriculture, commerce de semences, urbanisation)
phénomène de facilitation (symbiose avec des mycorhizes à arbuscules)

Caractéristiques de l'espèce (biologique, génétique, écologique)

germination précoce dans l'année
nombre important d'akènes produits
variabilité importante des akènes au niveau individuel et populationnel
longévité importante des akènes
mécanismes de dormance secondaire (germination discontinue)
flottabilité des akènes - dispersion par hydrochorie
germination possible dans diverses conditions physiques
plasticité phénotypique importante - pas d'adaptation locale des populations
réponse plastique différente des génotypes d'une même population (maximise les chances de cycle biologique court)
croissance rapide des individus
taux d'accroissement des populations très important dans les milieux perturbés
réponse importante à la fertilisation
reproduction mixte (allogame et autogame)
espèce anémophile
diversité génétique élevée
allélopathie
amplitude écologique importante (réponse physiologique large - plante généraliste)

Le succès de l'envahissement de l'ambrosie semble donc résulter d'une adéquation entre les caractéristiques des habitats (milieux perturbés, niches écologiques disponibles, organismes symbiotiques), les caractéristiques de l'espèce (production importante d'akènes, dispersion anthropochore et hydrochore, stock semencier persistant, large amplitude écologique, large plasticité phénotypique, diversité génétique importante, etc.) et un contexte environnemental favorable (facteur anthropique, même conditions climatiques dans l'aire d'origine). Le fait que chaque population d'ambrosie possède toute la gamme de variation de l'espèce, tant biologique, écologique que génétique, est très certainement un point clé permettant de comprendre l'envahissement de l'espèce. Par ailleurs, dans la mesure où les phénomènes de perturbation sont les moteurs du processus de colonisation de l'espèce, l'ambrosie ne constitue pas pour l'instant un problème pour les écosystèmes naturels stables.

Apport de l'étude dans le cadre de la gestion de l'espèce

L'étude des paramètres démographiques, de la dynamique des populations et de l'écologie de l'ambrosie montre que la fermeture du milieu et la compétition par les herbacées pérennes est le principal facteur naturel limitant l'espèce. Par ailleurs, même s'il a pu être observé au cours de cette thèse l'existence d'une prédation naturelle des ambrosies par des organismes généralistes, les faibles niveaux de prédation observés ne constituent pas pour autant un facteur limitant l'espèce en France. Une approche prophylactique visant à prévenir les nouvelles infestations d'ambrosie et de manière plus générale la dispersion doit être envisagée. Le point crucial étant avant tout d'intervenir suffisamment tôt afin de limiter au maximum la constitution d'un stock semencier trop important. Une proposition de gestion et de prévention concrète et durable serait donc de végétaliser tous les sols laissés à nu en maîtrisant dans les premiers temps les possibles productions d'akènes (fauche). D'autres approches comme la lutte biologique ou des pratiques plus conventionnelles, en partie déjà employées contre l'espèce, peuvent être utilisées pour gérer le problème ponctuellement et localement (lutte chimique ou mécanique). Cependant, dans le contexte actuel de réduction des intrants et de développement de multiples résistances aux herbicides signalées en Amérique du Nord (et de sa diversité génétique élevée - cas des ALS), l'utilisation de la lutte chimique n'est pas une solution envisageable à long terme. Le développement de résistance à un herbicide non sélectif comme le glyphosate pourrait rendre la situation rapidement ingérable.

Perspectives

D'un point de vue théorique, il serait intéressant de réaliser une étude comparative de l'historique et des différents traits (biologiques, écologiques et génétiques) d'*A. artemisiifolia* et des trois autres espèces du même genre introduites en France mais qui ne sont pas encore envahissantes à l'heure actuelle. Cette étude permettrait de confirmer l'implication de certains facteurs signalés dans le phénomène d'envahissement d'*A. artemisiifolia* (Table 5.1). D'autres paramètres comme l'amplitude écologique, la plasticité phénotypique, la diversité génétique, le système de reproduction, les modes de dispersion des akènes, le nombre d'akènes produits, la croissance et les possibilités de symbioses racinaires pourraient être également étudiés dans le cadre de ce type d'approche comparative. D'autre part, *A. trifida* représente un modèle plus particulièrement intéressant pour l'étude de la phase initiale d'un processus d'envahissement dans la mesure où cette espèce, qui est écologiquement différente d'*A. artemisiifolia*, semble en pleine expansion depuis peu de temps (locale et régionale). A l'inverse des deux autres espèces, *A. psilostachya* et *A. tenuifolia* qui forment des populations de petites tailles et stables, *A. trifida* pourrait devenir la prochaine ambrosie envahissante en France comme le montre son développement actuel aux USA.

Par ailleurs, le développement de marqueurs microsatellites nucléaires est actuellement en cours et permettra d'étudier la structuration génétique des populations d'ambrosie de manière plus fine (marqueurs codominants). D'autres points qui n'ont pas été abordés lors de cette thèse comme la part relative de la reproduction par allogamie et autogamie et son éventuelle évolution au cours des processus d'introduction et d'envahissement pourraient par la même occasion être analysés.

Enfin, il serait nécessaire de développer des modèles appliqués à la gestion d'*A. artemisiifolia* dans les cultures sur la base des paramètres démographiques obtenus dans ce travail de thèse, en intégrant dans un même temps leur importante plasticité. Cependant, il paraît crucial, avant tout, de pouvoir quantifier la prédation des akènes ou leur viabilité après dispersion selon les régimes de perturbation de la banque de semences.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aboucaya A (1999) Premier bilan d'une enquête nationale destinée à identifier les xénophytes invasifs sur le territoire métropolitain français (corse comprise). *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest* 19, 463-482.
- Abul-Fatih HA, Bazzaz FA (1979) The biology of *Ambrosia trifida* L.- I. influence of species removal on the organization of the plant community. *The New Phytologist* 83, 814-838.
- Ackerly DD, Jasienski M (1990) Size-dependent variation of gender in high density stands of the monoecious annual, *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). *Oecologia* 82, 474-477.
- Allard HA (1943) The north american ragweeds and their occurrence in other parts of the world. *Science* 98, 292-294.
- Alpert P (2006) The advantages and disadvantages of being introduced. *Biological Invasions* 8, 1523-1534.
- Amsellem L, Noyer JL, Bourgeois Tl, Hossaert-McKey M (2000) Comparison of genetic diversity of the invasive weed *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction, using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Molecular Ecology* 9, 443-455.
- Antonovics J, Primack RB (1982) Experimental ecological genetics in *Plantago* VI. The demography of seedling transplants of *P. lanceolata*. *Journal of Ecology* 70, 55-75.
- Bagarozzi DA, Travis J (1998) Ragweed pollen proteolytic enzymes: possible roles in allergies and asthma. *Phytochemistry* 47, 593-598.
- Bais HP, Vepachedu R, Gilroy S, Callaway RM, Vivanco JM (2003) Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science* 301, 1377-1380.
- Baker HG (1965) Characteristics and modes of origin of weeds. In: *The genetics of colonizing species* (eds. Baker HG, Stebbins GL). Academic Press, New York. pp. 147-168
- Baker HG (1974) The evolution of weeds. *Annual review of Ecology and Systematics* 5, 1-24.
- Bandelt H-J, Forster P, Röhl A (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16, 37-48.
- Barrett SCH, Richardson BJ (1986) Genetic attributes of invading species. In: *Ecology of biological invasions, an australian perspective* (eds. Groves R, Burdon JJ). Australian Academy of Sciences, Canberra. pp. 21-33.
- Barrett SCH (1992) Genetics of weed invasions. In: *Applied population biology* (eds. Jain SK, Botsford LW). Kluwer Academic Publishers, Netherlands. pp. 91-119.
- Baskin JM, Baskin CC (1977) Dormancy and germination in seeds of common ragweed with reference to Beal's buried seed experiment. *American Journal of Botany* 64, 1174-1176.
- Baskin JM, Baskin CC (1980) Ecophysiology of secondary dormancy in seeds of *Ambrosia artemisiifolia*. *Ecology* 61, 475-480.
- Bassett IJ, Crompton CW (1975) The biology of Canadian weeds: 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Canadian Journal of Plant Science* 55, 463-476.
- Bassett IJ, Terasmae J (1962) Ragweeds, *Ambrosia* species, in Canada and their history in postglacial time. *Canadian Journal of Botany* 40, 141-150.
- Bazzaz FA (1968) Succession on abandoned fields in the shawnee hills, Southern Illinois. *Ecology* 49, 924-936.
- Bazzaz FA (1970) Secondary dormancy in the seeds of the common ragweed *Ambrosia artemisiifolia*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 97, 302-305.
- Bazzaz FA (1974) Ecophysiology of *Ambrosia artemisiifolia*: a successional dominant. *Ecology* 55, 112-119.

- Bazzaz FA (1979) The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10, 351-371.
- Bazzaz FA (1986) Life history of colonizing plants: some demographic, genetic, and physiological features. In : *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii* (eds. Mooney HA, Drake JA). Springer-Verlag, New York. pp. 96-110.
- Bensch S, Akesson M (2005) Ten years of AFLP in ecology and evolution: why so few animals? *Molecular Ecology* 14, 2899-2914.
- Béres I (2003) Distribution, importance and biology of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.). *Novenyvedelem* 39, 293-302.
- Béres I, Hunyadi K (1984) Dormancy and germination of common Ragweed (*Ambrosia elatior* L.) seeds in the field in Hungary. *Acta Agronomica Academiae Scientiarum Hungaricae* 33, 383-387.
- Béres I, Kazinczi G, Narwal SS (2002) Allelopathic plants. 4. Common ragweed (*Ambrosia elatior* L. Syn *A. artemisiifolia*). *Allelopathy Journal* 9, 27-34.
- Béres I, Sardi K, Kaman S (1998) Allelopathic effects of *Ambrosia artemisiifolia* L. on germination and seedling growth of field crops. In : *Comptes-rendus 6ème symposium Méditerranéen EWRS*. Ensa, Montpellier. pp. 89-90
- Blossey B, Notzold R (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* 83, 887-889.
- Bonnot EJ (1967) *Ambrosia artemisiifolia* L. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* 36, 348-359.
- Booth BD, Murphy SD, Swanton CJ (2003) *Weed ecology in natural and agricultural systems*. CABI Publishing, Wallingford.
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 119-125.
- Cadotte MW, Murray BR, Lovett-Doust J (2006) Ecological patterns and biological invasions: using regional species inventories in macroecology. *Biological Invasions* 8, 809-821.
- Cahill JF, Casper BB (1999) Growth consequences of soil nutrient heterogeneity for two old-field herbs, *Ambrosia artemisiifolia* and *Phytolacca americana*, grown individually and in combination. *Annals of Botany* 83, 471-478.
- Calendini F, Martin J-F (2005) *PaupUP v1.0.2032.22590 Beta. A free graphical frontend for Paup* Dos software*.
- Callaway RM, Aschehoug ET (2000) Invasive plants versus their new and old neighbours: a mechanism for exotic invasion. *Science* 290, 521-523.
- CAREPS (1998) *La lutte contre l'ambrosie dans la région Rhône-Alpes*. Rapport n°228, Grenoble.
- Chauvel B, Vieren E, Fumanal B, Bretagnolle F (2004) Possibilité de dissémination d'*Ambrosia artemisiifolia* L. via les semences de tournesol. In : *XIIth International symposium on weeds Biology*. INRA, Dijon. pp. 445-452.
- Chauvel B, Dessaint F, Cardinal-Legrand C, Bretagnolle F (2006a) The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records. *Journal of Biogeography* 33, 665-673.
- Chauvel B, Dessaint F, Lonchamp JP, Gasquez J (2005a). Cinq élues et des candidates : enquête sur les mauvaises herbes envahissantes en grandes cultures en France. *Phytoma* 578, 16-20.
- Chauvel B, Fumanal B, Bretagnolle F (2005b). Développement de l'ambrosie dans le sud de la Bourgogne. *Phytoma* 584, 16-18.
- Chauvel B, Fumanal B, Dessaint F, Bretagnolle F (2006b). Extension d'*Ambrosia artemisiifolia* L. dans le département de la Côte d'Or. *Le Monde des Plantes* 490, 1-5.

- Chikoye D, Weise SF, Swanton CJ (1995) Influence of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) time of emergence and density on white bean (*Phaseolus vulgaris*). *Weed Science* 43, 375-380.
- Chollet D, Drieu Y, Molines J, Pauget J (1999) Comment lutter contre l'ambroisie à feuilles d'armoise. *Perspectives Agricoles* 250, 78-82.
- Clausen J, Keck DD, Hiesey WM (1948) Experimental studies on the nature of species - III. Environmental responses of climatic races of *Achillea*. Publication 581. Carnegie Institute of Washington, Washington, D.C.
- Clewis SB, Askew SD, Wilcut JW (2001) Common ragweed interference in peanut. *Weed Science* 49, 768-772.
- Coart E, Vekemans X, Smulders MJM, Wagner I, Van Huylenbroeck J, Van Bockstaele E, Roldan-Ruiz I (2003) Genetic variation in the endangered wild apple (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) in Belgium as revealed by amplified fragment length polymorphism and microsatellite markers. *Molecular Ecology* 12, 845-857.
- Coble HD, Williams FM, Ritter RL (1981) Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) interference in soybeans (*Glycine max*). *Weed Science* 29, 339-342.
- Colautti RI, MacIsaac HJ (2004) A neutral terminology to define invasive species. *Diversity and Distributions* 10, 135-141.
- Colautti RI (2005) In search of an operational lexicon for biological invasions. In: *Invasive plants: ecological and agricultural aspects* (eds. Inderjit S). Birkhauser Verlag AG, Basel. pp. 1-15.
- Coleman JS, McConnaughay KDM, Ackerly DD (1994) Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 187-191.
- Crawley MJ (1987) What makes a community invasible? In: *Colonization, succession and stability* (eds. Gray AJC, Crawley MJ, Edwards PJ). Blackwell, Oxford. pp. 429-453.
- Crawley MJ, Harvey PH, Purvis A (1996) Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Biological Sciences* 351, 1251-1259.
- Creer S, Malhotra A, Thorpe RS, Chou WH (2001) Multiple causation of phylogeographical pattern as revealed by nested clade analysis of bamboo viper (*Trimeresurus stejnegeri*) within Taiwan. *Molecular Ecology* 10, 1967-1981.
- Crowell HF, Boerner REJ (1988) Influences of mycorrhizae and phosphorus on belowground competition between two old-field annuals. *Environmental and Experimental Botany* 28, 381-392.
- Daehler CC (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34, 183-211.
- Dahl A, Strandhede S-O, Wihl J-A (1999) Ragweed - An allergy risk in Sweden. *Aerobiologia* 15, 293-297.
- Darlington HT (1922) Dr. W. J. Beal's seed-viability experiment. *American Journal of Botany* 9, 266-269.
- Darwin CR (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray. 1st edition, 1st issue. Version en ligne de "On the Origin of Species" <http://darwin-online.org.uk/>.
- Déchamp C (1997) Ragweed according to climates and continents. *Climat et Santé* 17, 43-56.
- Déchamp C, Calleja M, Deviller P, Harf R, Méon H (2001) L'ambroisie 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'ambroisie. *Phytoma* 538, 13-16.
- Déchamp C, Méon H (2002) *Ambrosies, polluants biologiques*. Arppam Press, Lyon.

- Déchamp C, Méon H (2006) Allergenic, biologic pollutant, invasive ... do you know short ragweed? In: *18ème colloque pluridisciplinaire AFEDA: Ambrosie 2006*. AFEDA, Vienne. pp. 33.
- Deen W, Hunt T, Swanton CJ (1998a) Influence of temperature, photoperiod, and irradiance on the phenological development of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Weed Science* 46, 555-560.
- Deen W, Hunt LA, Swanton CJ (1998b) Photothermal time describes common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) phenological development and growth. *Weed Science* 46, 561-568.
- Deen W, Swanton CJ, Hunt LA (2001) A mechanistic growth and development model of common ragweed. *Weed Science* 49, 723-731.
- Delabays N, Bohren C, Mermillod G, Keimer C, Kundig C (2005) Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in Switzerland: distribution and control. *Revue Suisse d'Agriculture* 37, 17-24.
- Delval P (2007) Ambrosie : une lutte semée de multiples embûches. *Perspectives Agricoles* 332, 9-10.
- Dessaint F, Chauvel B, Bretagnolle F (2005) L'ambrosie : Chronique de l'extension d'un « polluant biologique » en France. *Médecine Sciences* 21, 207-209.
- DeVienne D (1998) *Les marqueurs moléculaires en génétique et biotechnologies végétales*. INRA editions, Paris.
- DeWalt SJ (2003) *The invasive tropical shrub Clidemia hirta (Melastomaceae) in its native and introduced ranges: tests of hypotheses of invasion*. PhD Thesis, Brown University, USA.
- Dickerson C (1968) *Studies on the germination, growth, development and control of common ragweed (Ambrosia artemisiifolia L.)*. PhD Thesis, The University of Michigan, USA.
- Dickerson CT, Sweet RD (1971) Common ragweed ecotypes. *Weed Science* 19, 64-66.
- DiTommaso A (2004) Germination behavior of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations across a range of salinities. *Weed Science* 52, 1002-1009.
- Donohue K, Schmitt J (1998) Maternal environmental effects in plants: adaptive plasticity? In: *Maternal effects as adaptations* (eds. Mousseau TA, Fox CW). Oxford University Press, Oxford. pp. 137-158
- Doyle JJ, Doyle JL (1990) Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus* 12, 13-15.
- Drake JA, DiCatri F, Groves RH, Kruger FJ, Mooney HA, Rejmánek M, Williamson MH (1989) *Biological invasions: a global perspective*. John Wiley and Sons, New York.
- Dybdahl MF, Kane SL (2005) Adaptation vs. phenotypic plasticity in the success of a clonal invader. *Ecology* 86, 1592-1601.
- Elton CS (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Facon B, Genton BJ, Shykoff J, Jarne P, Estoup A, David P (2006) A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology and Evolution* 21, 130-135.
- Falk-Petersen J, Bohn T, Sandlund O (2006) On the numerous concepts in invasion biology. *Biological Invasions* 8(6), 1409-1424.
- Felsenstein J (1985) Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39, 783-791.
- Felzines JC (2004) Introduction et naturalisation d'espèces dans les groupements végétaux aquatiques et alluviaux de la Dordogne quercynoise: situation actuelle et modifications au cours du XXème siècle. *Le Monde des Plantes* 484, 21-24.
- Fisher M (1936) The use of multiple measurements in taxonomic problems. *Annals of Eugenics*, 7, 179-188.

- Forcella F, Wood JT (1984) Colonization potentials of alien weeds are related to their 'native' distributions: Implications for plant quarantine. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* 50, 36-40.
- Forcella F, Wilson RG, Renner KA, Dekker J, Harvey RG, Alm DA, Buhler DD, Cardina J (1992) Weed seedbanks of the U.S. corn belt: magnitude, variation, emergence, and application. *Weed Science* 40, 636-644.
- Fournier P (1961) *Les quatre Flores de France, Corse comprise : Générale, Alpine, Méditerranéenne, Littorale*. Lechevalier, Paris.
- Fu YX, Li WH (1993) Statistical tests of neutrality of mutations. *Genetics* 133, 693-709.
- Fumanal B, Chauvel B (2007) Biologie et écologie de l'ambrosie : pourquoi un tel succès ? *Perspectives Agricoles* 332, 6-7.
- Fumanal B, Roulin A, Gaujour E, Chauvel B, Bretagnolle F (2005) Estimation de la production de pollens et de semences d'une plante envahissante en France : *Ambrosia artemisiifolia* L. In : *17ème colloque pluridisciplinaire AFEDA : Ambrosie 2005*. AFEDA, Lyon. pp. 12.
- Gallandt ER, Molloy T, Lynch RP, Drummond FA (2005) Effect of cover-cropping systems on invertebrate seed predation. *Weed Science* 53, 69-76.
- Gaskin JF (2006) Clonal structure of invasive hoary cress (*Lepidium draba*) infestations. *Weed Science* 54, 428-434.
- Gaskin JF, Zhang DY, Bon MC (2005) Invasion of *Lepidium draba* (Brassicaceae) in the western United States: distributions and origins of chloroplast DNA haplotypes. *Molecular Ecology* 14, 2331-2341.
- Gebben AI (1965) *The ecology of common ragweed Ambrosia artemisiifolia L., in southeastern Michigan*. PhD Thesis, University of Michigan, USA
- Geng Y-P, Pan X-Y, Xu C-Y, Zhang W-J, Li B, Chen J-K (2006) Phenotypic plasticity of invasive *Alternanthera philoxeroides* in relation to different water availability, compared to its native congener. *Acta Oecologica* 30, 380-385.
- Gentle CB, Duggin JA (1997) Allelopathy as a competitive strategy in persistent thickets of *Lantana camara* L. in three Australian forest communities. *Plant Ecology* 132, 85-95.
- Genton B, Kotanen P, Cheptou P-O, Adolphe C, Shykoff J (2005a) Enemy release but no evolutionary loss of defence in a plant invasion: an inter-continental reciprocal transplant experiment. *Oecologia* 146, 404-414.
- Genton BJ, Shykoff JA, Giraud T (2005b) 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.
- Girsh MD (1982) Ragweed distribution in the USA: utilisation of graphic maps. *Annals of Allergy* 49, 23-28.
- Goodwin BJ, McAllister AJ, Fahrig L (1999) Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology* 13, 422-426.
- Grangeot M, Chauvel B, Gauvrit C (2006) Spray retention, foliar uptake and translocation of glufosinate and glyphosate in *Ambrosia artemisiifolia*. *Weed Research* 46, 152-162.
- Gross KL (1990) A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *Journal of Ecology* 78, 1079-1093.
- Grotkopp E, Rejmanek M, Rost TL (2002) Toward a causal explanation of plant invasiveness: Seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *American Naturalist* 159, 396-419.
- Guillerm JL, Le Floc'h E, Maillet J, Boulet C (1990) The invading weeds within the western Mediterranean basin. In: *Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin* (eds. Di Castri AJ, Debussche M). Kluwer, Dordrecht. pp. 61-84.

- Guinochet M, de Vilmorin R (1982) *Flore de France, tome 4 : Pariétales-Synanthérales*. CNRS, Douin éditeur, Paris.
- Hamilton MB (1999) Four primer pairs for the amplification of chloroplast intergenic regions with intraspecific variation. *Molecular Ecology* 8, 521-523.
- Hanfling B, Kollmann J (2002) An evolutionary perspective of biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17, 545-546.
- Harrington JB, Metzger K (1963) Ragweed pollen density. *American Journal of Botany*, 50(6), 532-539.
- Hassel K, Pedersen B, Soderstrom L (2005) Changes in life-history traits in an expanding moss species: phenotypic plasticity or genetic differentiation? A reciprocal transplantation experiment with *Pogonatum dentatum*. *Ecography* 28, 71-80.
- Heap I (2007) *The international survey of herbicide resistant weeds*. Page web : <http://www.weedscience.org/in.asp>. Visité le 02/03/07.
- Heckel E (1906) Sur l'*Ambrosia artemisiifolia* L. et sa naturalisation en France. *Bulletin de la Société Botanique de France* 53, 600-620.
- Husband BC, Barrett SCH (1991) Colonization history and population genetic structure of *Eichhornia paniculata* in Jamaica. *Heredity* 66, 287-296.
- Inderjit S, Cadotte MW, Colautti RI (2005) The ecology of biological invasions: past, present and future. In: *Invasive plants: ecological and agricultural aspects* (eds. Inderjit S). Birkhauser Verlag AG, Basel. pp. 19-43.
- Insausti P, Grimoldi AA (2006) Gap disturbance triggers the recolonization of the clonal plant *Ambrosia tenuifolia* in a flooding grassland of Argentina. *Austral Ecology* 31, 828-836.
- Jeanjean AF (1961) Catalogue des plantes vasculaires de la Gironde. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux* 99, 1-332.
- Jones CJ, Edwards KJ, Castaglione S, Winfield MO, Sala F, van deWiel C, Bredemeijer G, Vosman B, Matthes M, Daly A, Brettschneider R, Bettini P, Buiatti M, Maestri E, Malcevski A, Marmioli N, Aert R, Volckaert G, Rueda J, Linacero R, Vazquez A, Karp A (1997) Reproducibility testing of RAPD, AFLP and SSR markers in plants by a network of European laboratories. *Molecular Breeding* 3, 381-390.
- Kawecki TJ, Ebert D (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7, 1225-1241.
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17, 164-170.
- Kiss L, Beres 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.
- Kivilaan A, Bandurski RS (1981) The one hundred-year period for Dr. Beal's seed viability experiment. *American Journal of Botany* 68, 1290-1292.
- Knops JMH, Tilman D, Haddad NM, Naeem S, Mitchell CE, Haarstad J, Ritchie ME, Howe KM, Reich PB, Siemann E, Groth J (1999) Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters* 2, 286-293.
- Kolar CS, Lodge DM (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 199-204.
- Kolbe JJ, Glor RE, Rodriguez-Schettino L, Chamizo-Lara A, Larson A, Losos JB (2004) Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature* 431, 177-181.
- Kosola KR, Gross KL (1999) Resource competition and suppression of plants colonizing early successional old fields. *Oecologia* 118, 69-75.
- Kumar LS (1999) DNA markers in plant improvement: an overview. *Biotechnology Advances* 17, 143-182.

- Kumar S, Tamura K, Nei M (2004) MEGA3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment. *Briefings in Bioinformatics* 5, 150-163.
- Lawalree (1947) Les *Ambrosia* adventices en Europe occidentale. *Bulletin du Jardin Botanique Etat Bruxelles* 18, 305-315.
- Lecointre G, LeGuyader H (2001) *Classification phylogénétique du vivant*. Belin, Paris.
- Levine JM (2000) Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science* 288, 852-854.
- Levine JM, Adler PB, Yelenik SG (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7, 975-989.
- Levine JM, D'Antonio, CM (1999) Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87, 15-26.
- Lozon JD, Maclsaac HJ (1997) Biological invasions: are they dependant on disturbance? *Environmental Review* 5, 131-144.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10, 689-710.
- Mack RN, Barrett SCH, Defur PL, MacDonald WL, Madden LV, Marshall DS, McCullough DG, McEvoy PB, Nyrop JP, Hayden R, Rice SE, Tolin SA (2002) *Predicting invasions of nonindigenous plants and plant pests*. National Academy Press, Washington, D.C.
- 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.
- Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27, 209-220.
- Marks PL (1983) On the origin of the field plants of the northeastern United States. *American Naturalist* 122, 210-228.
- Marler MJ, Zabinski CA, Callaway RM (1999) Mycorrhizae indirectly enhance competitive effects of an invasive forb on a native bunchgrass. *Ecology* 80, 1180-1186.
- Maron JL, Vila M, Bommarco R, Elmendorf S, Beardsley P (2004) Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs* 74, 261-280.
- Martin M (1929) Communication du 28 Février. *Bulletin de la Société Historique du Cher* 212, non paginé.
- Masson L, Chollet D (2007) Ambrosie : un exemple d'action concertée. *Perspectives Agricoles* 332, 8.
- McCauley DE, Smith RA, Lisenby JD, Hsieh C (2003) The hierarchical spatial distribution of chloroplast DNA polymorphism across the introduced range of *Silene vulgaris*. *Molecular Ecology* 12, 3227-3235.
- McKone MJ, Tonkyn DW (1986) Intrapopulation gender variation in common ragweed (Asteraceae: *Ambrosia artemisiifolia* L.), a monoecious annual herb. *Oecologia* 70, 63-67.
- Miao B, Turner B, Mabry TJ (1995a) Systematic implications of chloroplast DNA variation in the subtribe Ambrosiinae (Asteraceae: Heliantheae). *American Journal of Botany* 82, 924-932.
- Miao B, Turner B, Simpson B, Mabry T (1995b) Chloroplast DNA study of the genera *Ambrosia* s.l. and *Hymenoclea* (Asteraceae): systematic implications. *Plant Systematics and Evolution* 194, 241-255.
- Milot E, Gibbs HL, Hobson KA (2000) Phylogeography and genetic structure of northern populations of the yellow warbler (*Dendroica petechia*). *Molecular Ecology* 9, 667-681.
- Milne RI, Abbott RJ (2004) Geographic origin and taxonomic status of the invasive Privet, *Ligustrum robustum* (Oleaceae), in the Mascarene Islands, determined by chloroplast DNA and RAPDs. *Heredity* 92, 78-87.

- Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK, Relyea RA (2005) Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 685-692.
- Mitchell CE, Power AG (2003) Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* 421, 625-627.
- Mogensen HL (1996) The hows and whys of cytoplasmic inheritance in seed plants. *American Journal of Botany* 83, 383-404.
- Mooney HA, Hamburg SP, Drake JA (1986) The invasion of plants and animals into California. *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii* (eds. Mooney HA, Drake JA). Springer-Verlag, New York.
- Muller S (2004) *Plantes invasives en France*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Müller-Schärer H, Steinger T (2003) Predicting evolutionary change in invasive, exotic plants and its consequences for plant-herbivore interactions. *Genetics, Evolution and Biological Control* 137-162.
- Mulligan GA (1957) Chromosome numbers of Canadian weeds. *Canadian Journal of Botany* 35, 779-789.
- Nei M (1987) *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.
- Nielsen LR (2004) Molecular differentiation within and among island populations of the endemic plant *Scalesia affinis* (Asteraceae) from the Galapagos Islands. *Heredity* 93, 434-442.
- Nybom H (2004) Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. *Molecular Ecology* 13, 1143-1155.
- Olivier E (1904) *Ambrosia artemisiaefolia* L. *Revue Scientifique du Bourbonnais et du centre de la France* 17, 151-153.
- Ouborg NJ, Piquot Y, Van Groenendael JM (1999) Population genetics, molecular markers, and the study of dispersal in plants. *Journal of Ecology* 87, 551-568.
- Paquin V, Aarssen LW (2004) Allometric gender allocation in *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) has adaptive plasticity. *American Journal of Botany* 91, 430-438.
- Parker IM, Rodriguez J, Loik ME (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.
- Payne WW (1962) Biosystematic studies of four widespread weeding species of ragweeds (*Ambrosia*: Compositae). Ph.D. thesis, University of Michigan.
- Payne WW (1964) A re-evaluation of the genus *Ambrosia* (Compositae). *Journal of the Arnold Arboretum* 4, 401-439.
- Penel V, Sanjuan B (2004) Comptes polliniques d'ambrosies de l'été 2004. In: *16ème colloque pluridisciplinaire AFEDA : Ambrosie 2004*. AFEDA, Lyon. pp. 22.
- Peterson A, John H, Koch E, Peterson J (2004) A molecular phylogeny of the genus *Gagea* (Liliaceae) in Germany inferred from non-coding chloroplast and nuclear DNA sequences. *Plant Systematics and Evolution* 245, 145-162.
- Pickett ST, Baskin JM (1973) The role of temperature and light in the germination behaviour of *Ambrosia artemisiifolia*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 100, 165-170.
- Piepho H-P, Koch G (2000) Codominant analysis of banding data from a dominant marker system by normal mixtures. *Genetics* 155, 1459-1468.
- Pigliucci M (2005) Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology and Evolution* 20, 481-486.
- Pimentel D, Lach L, Zuniga R, Morrison D (2000) Environmental and economic costs associated with non-indigenous species in the United States. *BioScience* 50(1), 53-65.
- Pimentel D, McNair S, Janecka J, Wightman J, Simmonds C, O'Connell C, Wong E, Russel L, Zern J, Aquino T, Tsomondo T (2001) Economic and environmental threats of alien

- plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* (84), 1-20.
- Pimentel D, Zuniga R, Morrison D (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* 52, 273-288.
- Prieur-Richard A-H, Lavorel S (2000) Invasions: the perspective of diverse plant communities. *Austral Ecology* 25, 1-7.
- Pysek P, Prach K, Rejmanek M, Wade M (1995) *Plant invasions, general aspects and special problems*. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Ramakrishnan PS, Vitousek PM (1989) Ecosystem-level process and the consequences of biological invasions. In: *Biological invasions: a global perspective* (eds. Drake JA et al.). John Wiley and Sons, New York. pp. 281-300.
- Raynal DJ, Bazzaz FA (1973) Establishment of early successional plant populations on forest and prairie soil. *Ecology* 54, 1335-1341.
- Raynal DJ, Bazzaz FA (1975) Interference of winter annuals with *Ambrosia artemisiifolia* in early successional fields. *Ecology* 56, 35-49.
- Rejmanek M (1996) A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation* 78, 171-181.
- Rejmanek M (2000) Invasive plants: approaches and predictions. *Australian Ecology* 25, 497-506.
- Rejmanek M, Richardson DM (1996) What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77, 1655-1661.
- Rejmánek M, Richardson DM, Barbour MG, Crawley MJ, Hrusa GF, Moyle PB, Randall JM, Simberloff D, Williamson M (2002) Biological invasions: politics and the discontinuity of ecological terminology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 83, 131-133.
- Reichard SH, Hamilton CW (1997) Predicting invasions of woody plants introduced into North America. *Conservation Biology* 11, 193-203.
- Reznik SY, Belokobylskiy SA, Lobanov AL (1994) Weed and herbivorous insect population densities at the broad spatial scale: *Ambrosia artemisiifolia* L. and *Zygogramma suturalis* F. (Col., Chrysomelidae). *Journal of Applied Entomology* 118, 1-9.
- Rice KJ, Mack RN (1991a) Ecological genetics of *Bromus tectorum* - I. A hierarchical analysis of phenotypic variation. *Oecologia* 88, 77-83.
- Rice KJ, Mack RN (1991b) Ecological genetics of *Bromus tectorum* - III. The demography of reciprocally sown populations. *Oecologia* 88, 91-101.
- Rich TCG (1994) Ragweeds (*Ambrosia* L) in Britain. *Grana* 33, 38-43.
- Richards CL, Bossdorf O, Muth NZ, 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.
- Richards CL, Pennings SC, Donovan LA (2005) Habitat range and phenotypic variation in salt marsh plants. *Plant Ecology* 176, 263-273.
- Richardson DM (2001) Plant invasions. In: *Encyclopedia of biodiversity* (eds. Levin S). Academic press, San diego. pp. 677-688.
- Richardson DM, Allsopp N, D'Antonio CM, Milton SJ, Rejmanek M (2000a) Plant invasions - the role of mutualisms. *Biological Reviews* 75, 65-93.
- Richardson DM, Pysek P (2006) Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* 30, 409-431.
- Richardson DM, Pysek P, Rejmanek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ (2000b) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6, 93-107.

- Roach DA, Wulff RD (1987) Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 209-235.
- Rogers CA, Wayne P, Muilenberg ML, Wagner C, Bazzaz F, Epstein P (2004) Spring germination date and CO₂ concentration influences pollen production in ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.). *Polen* 14, 91-92.
- Rothrock PE, Squiers ER, Sheeley S (1993) Heterogeneity and Size of a Persistent Seedbank of *Ambrosia artemisiifolia* L and *Setaria faberi* Herrm. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 120, 417-422.
- Roy J (1990) In search of the characteristics of plant invaders. In : *Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin* (eds. Di Castri AJ, Debussche M). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 335-352.
- Rozas J, Sánchez-DelBarrio JC, Messeguer X, Rozas R (2003) DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics* 19, 2496-2497.
- Saitou N, Nei M (1987) The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution* 4, 406-425.
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA, Baughman S, Cabin RJ, Cohen JE, Ellstrand NC, McCauley DE, O'Neil P, Parker IM, Thompson JN, Weller SG (2001) The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32, 305-332.
- Saltonstall K (2002) Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 99, 2445-2449.
- Seaman RE, Marino PC (2003) Influence of mound building and selective seed predation by the red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) on an old-field plant assemblage. *Journal of the Torrey Botanical Society* 130, 193-201.
- Semerikov VL, Lascoux M (2003) Nuclear and cytoplasmic variation within and between *Eurasian Larix* (Pinaceae) species. *American Journal of Botany* 90, 1113-1123.
- Scheiner SM (1993) Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24, 35-68.
- Schlichting CD (1986) The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology Systematics* 17, 667-693.
- Schmid B (1992) Phenotypic variation in plants. *Evolutionary Trends in Plants* 6, 45-60.
- Schneider S, Roessli D, Excoffier L (2000) *ARLEQUIN, Version 2.0 A software for population genetic data analysis*. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Geneva.
- Schultze C (1865) *Ambrosia maritima* L. im Gebiet gefunden. *Verhandlungen des Botanischen Vereins für Brandenburg und die angrenzenden Länder* 216-217.
- Sharma K, Konox MR, Ellis THN (1996) AFLP analysis of the diversity and phylogeny of Lens and comparison with RAPD analysis. *Theoretical and Applied Genetic* 93, 751-758.
- Sharma GP, Raghubanshi AS, Singh JS (2005a) *Lantana* invasion: An overview. *Weed Biology and Management* 5, 157-165.
- Sharma GP, Singh JS, Raghubanshi AS (2005b) Plant invasions: emerging trends and future implications. *Current Science* 88, 726-734.
- Sheppard AW, Shaw RH, Sforza R (2006) Top 20 environmental weeds for classical biological control in Europe: a review of opportunities, regulations and other barriers to adoption. *Weed Research* 46, 93-117.
- Shrestha A, Roman ES, Thomas AG, Swanton CJ (1999) Modeling germination and shoot-radicle elongation of *Ambrosia artemisiifolia*. *Weed Science*. 47, 557-562.

- Singer BD, Ziska LH, Frenz DA, Gebhard DE, Straka JG (2005) Increasing Amb a 1 content in common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) pollen as a function of rising atmospheric CO₂ concentration. *Functional Plant Biology* 32, 667-670.
- Smith M, Knapp A (2001) Physiological and morphological traits of exotic, invasive exotic and native plant species in tallgrass prairie. *International Journal of Plant Sciences* 162, 785-792.
- Song J-S, Prots B (1998) Invasion of *Ambrosia artemisiifolia* L. (Compositae) in the Ukrainian Carpathian Mts. and the Transcarpathian plain (Central Europe). *Korean Journal of Biological Science* 2, 209-216.
- Stearns SC (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York.
- Stinson K, Bazzaz F (2006) CO₂ enrichment reduces reproductive dominance in competing stands of *Ambrosia artemisiifolia* (common ragweed). *Oecologia* 147, 155-163.
- Stoller EW, Wax LM (1974) Dormancy changes and the fate of some annual weed seeds in the soil. *Weed Science* 22, 151-155.
- Strother JL (1972) Chromosome studies in Western North American Compositae. *American Journal of Botany* 59, 242-247.
- Sultan SE (1987) Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evolutionary Biology* 21, 127-178.
- Sultan SE (2001) Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology* 82, 328-343.
- Swofford DL (2000) *PAUP* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Taberlet P, Gielly L, Pautou G, Bouvet J (1991) Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17, 1105-1109.
- Tajima F (1989) Statistical methods for testing the neutral mutation hypothesis by DNA. *Genetics* 123, 585-595.
- Templeton AR, Crandall KA, Sing CF (1992) A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data - III. Cladogram estimation. *Genetics* 132, 619-633.
- Terachi T (1993) Structural alterations of chloroplast genome and their significance to the higher plant evolution. *Bulletin of the Institute for National Land Utilization Development* 14, 138-148.
- Thébaud C, Finzi AC, Affre L, Debussche M, Escarre J (1996) Assessing why two introduced *Conyza* differ in their ability to invade Mediterranean old fields. *Ecology* 77 (3), 791-804.
- Thibaudon M, Ellias K, Besancenot J-P (2004) Ragweed and allergy in France. *Environnement, Risques et Santé* 3, 353-367.
- Tilman D (1997) Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78, 81-92.
- Toole AH, Brown E (1946) Final results of the duvel buried seed experiment. *Journal of Agricultural Research* 72, 201-210.
- Török K, Botta-Dukat Z, Dancza I, Németh I, Kiss J, Mihaly B, Magyar D (2003) Invasion gateways and corridors in the Carpathian Basin: biological invasions in Hungary. *Biological Invasions* 5, 349-356.
- Torma M, Hodi L, Benecsne Bardi G, Kazinczi G (2006) Distribution of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) in Hungary. In: *International symposium intractable weeds and plant invaders*. Universidade dos Açores, Ponta Delgada. pp. 19.
- Touraine R, Cornillon J, DePoumeyrol B (1966) Pollinose et *Ambrosia*: La diffusion actuelle d'*Ambrosia* dans la région Lyonnaise et son rôle dans les maladies par allergie pollinique. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* 35, 279-285.

- Tranel PJ, Jiang WL, Patzoldt WL, Wright TR (2004) Intraspecific variability of the acetolactate synthase gene. *Weed Science* 52, 236-241.
- Traveset A (1992) Sex expression in a natural population of the monoecious annual, *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). *American Midland Naturalist* 127, 309-315.
- Trewick SA, Morgan-Richards M, Chapman HM (2004) Chloroplast DNA diversity of *Hieracium pilosella* (Asteraceae) introduced to New Zealand: reticulation, hybridization, and invasion. *American Journal of Botany* 91, 73-85.
- Triest L, Vijver Mvd, Symoens JJ (1989) Polymorphism and electrophoretic patterns in *Ambrosia maritima* L., *A. artemisiifolia* L. and *A. trifida* L. (Asteraceae). *Plant Science, Irish Republic* 59, 211-218.
- Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Moore DM, Valentine DH, Walters SM, Webb DA (eds) (1964-1980). *Flora Europaea*. Cambridge University Press, Cambridge, 5 vols.
- Vajna L, Bohar G, Kiss L (2000) First report of *Phyllachora ambrosiae* in Europe causing epidemics on common ragweed. *Plant Disease* 84, 489.
- Vincent G, Cappadocia M (1987) Interspecific hybridization between common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) and giant ragweed (*A. trifida*). *Weed Science* 35, 633-636.
- Vincent G, Lauzer D, Cappadocia D (1988) Characterization of reciprocal hybrids of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, and giant ragweed, *A. trifida*. *Weed Science* 36, 574-576.
- Vitousek PM, Dantonio CM, Loope LL (1996) Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84, 468-478.
- Vitousek PM, Dantonio CM, Loope LL, Rejmanek M, Westbrooks R (1997) Introduced species: A significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21, 1-16.
- Vos P, Hogers R, Bleeker M, Reijans M, Van de Lee T, Hornes M, Frijters A, Pot J, Peleman J, Kulper M, Zabeau, M (1995) AFLP : a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research* 23(21), 4407-4414.
- Wayne P, Foster S, Connolly J, Bazzaz F, Epstein P (2002) Production of allergenic pollen by ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) is increased in CO₂-enriched atmospheres. *Annals of Allergy Asthma and Immunology* 88, 279-282.
- Weber EF (1997) The alien flora of Europe: a taxonomic and biogeographic review. *Journal of Vegetation Science* 8, 565-572.
- Webster TM, Cardina J, White AD (2003) Weed seed rain, soil seedbanks, and seedling recruitment in no-tillage crop rotations. *Weed Science* 51, 569-575.
- Weed CM (1910) *Farm friends and farm foes: a textbook of agricultural science*. Heat DC and Co, Boston.
- Weiner J, Martinez S, Mueller-Schaerer H, Stoll P, Schmid B (1997) How important are environmental maternal effects in plants? a study with *Centaurea maculosa*. *Journal of Ecology* 85, 133-142.
- Wilken JA, Berkowitz R, Kane R (2002) Decrements in vigilance and cognitive functioning associated with ragweed-induced allergic rhinitis. *Annual Review of Asthma and Immunology*, 89, 372-380.
- Willemsen RW, Rice EL (1972) Mechanism of seed dormancy in *Ambrosia artemisiifolia*. *American Journal of Botany* 59, 248-257.
- Willemsen RW (1975) Dormancy and germination of common ragweed seeds in the field. *American Journal of Botany* 62, 639-643.
- Williamson M (1996) *Biological invasions*. Chapman and Hall, London.
- Williamson M (1999) Invasions. *Ecography* 22, 5-12.
- Williamson M, Fitter A (1996) The varying success of invaders. *Ecology* 77, 1661-1666.
- Wodehouse RP (1971) *Hayfever plants*. Hafner publishing compagny, New-York.

- Yuan-gang Z, Wei S (1998) A karyotypical study of *Ambrosia trifida* and *A. artemisiifolia* from china. *Bulletin of Botanical Research* 19, 48-52.
- Zar JH (1984) *Biostatistical analysis*. 2nd Edition. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Ziska LH (2002) Sensitivity of ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) growth to urban ozone concentrations. *Functional Plant Biology* 29, 1365-1369.
- Ziska LH, Caulfield F (2000) The potential influence of rising atmospheric carbon dioxide (CO₂) on public health: pollen production of common ragweed as a test case. *World Resource Review* 12, 449-457.

ANNEXES

Annexe 1: Liste des communications en congrès

La majorité des communications réalisées au cours de la thèse ont fait l'objet de résumés publiés dans des actes de colloques.

Communications orales

1- Chauvel B, Boissel A, Fumanal B, Bretagnolle F (2004) Problématique de la dispersion des semences d'ambroisie en France. In : *16ème colloque pluridisciplinaire - AFEDA : Ambroisie 2004*. Lyon. pp.8.

2- Fumanal B, Plenchette C, Boissel A, Roulin A, Chauvel B, Bretagnolle F (2004) Premiers résultats sur la biologie d'*Ambrosia artemisiifolia* L. : symbioses mycorhiziennes. In : *16ème colloque pluridisciplinaire - AFEDA : Ambroisie 2004*. Lyon. pp. 9.

3- Chauvel B, Fumanal B, Bretagnolle F (2005) Ambroisie à feuilles d'armoise : situation et états des lieux en France et en Europe. In : *17ème colloque pluridisciplinaire - AFEDA : Ambroisie 2005*. Lyon. pp. 11.

4- Fumanal B (2005) Compte rendu de colloque: « International workshop, invasive plants in the Mediterranean type regions of the world ». In : *17ème colloque pluridisciplinaire - AFEDA : Ambroisie 2005*. Lyon. pp. 29-30.

5- Fumanal B, Roulin A, Gaujour E, Chauvel B, Bretagnolle F (2005) Estimation de la production de pollens et de semences d'une plante envahissante en France : *Ambrosia artemisiifolia* L. In : *17ème colloque pluridisciplinaire - AFEDA : Ambroisie 2005*. Lyon. pp. 12.

6- Chauvel B, Blard S, Fumanal B, Guillemain JP (2006) Effects of seed size of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) on seedling emergence. In: *International symposium intractable weeds and plant invaders*. Ponta Delgada. pp. 19.

7- Fumanal B (2006) Research on *Ambrosia artemisiifolia* in France. In: *Ambrosia artemisiifolia in European countries: impacts and management options*. Vienna.

8- Fumanal B, Chauvel B, Bretagnolle F (2006) Potentialité de dissémination des semences d'*Ambrosia artemisiifolia* L. par l'eau. In : *Deuxième congrès d'écologie des communautés végétales - ECOVEG 2*. Avignon. pp. 35.

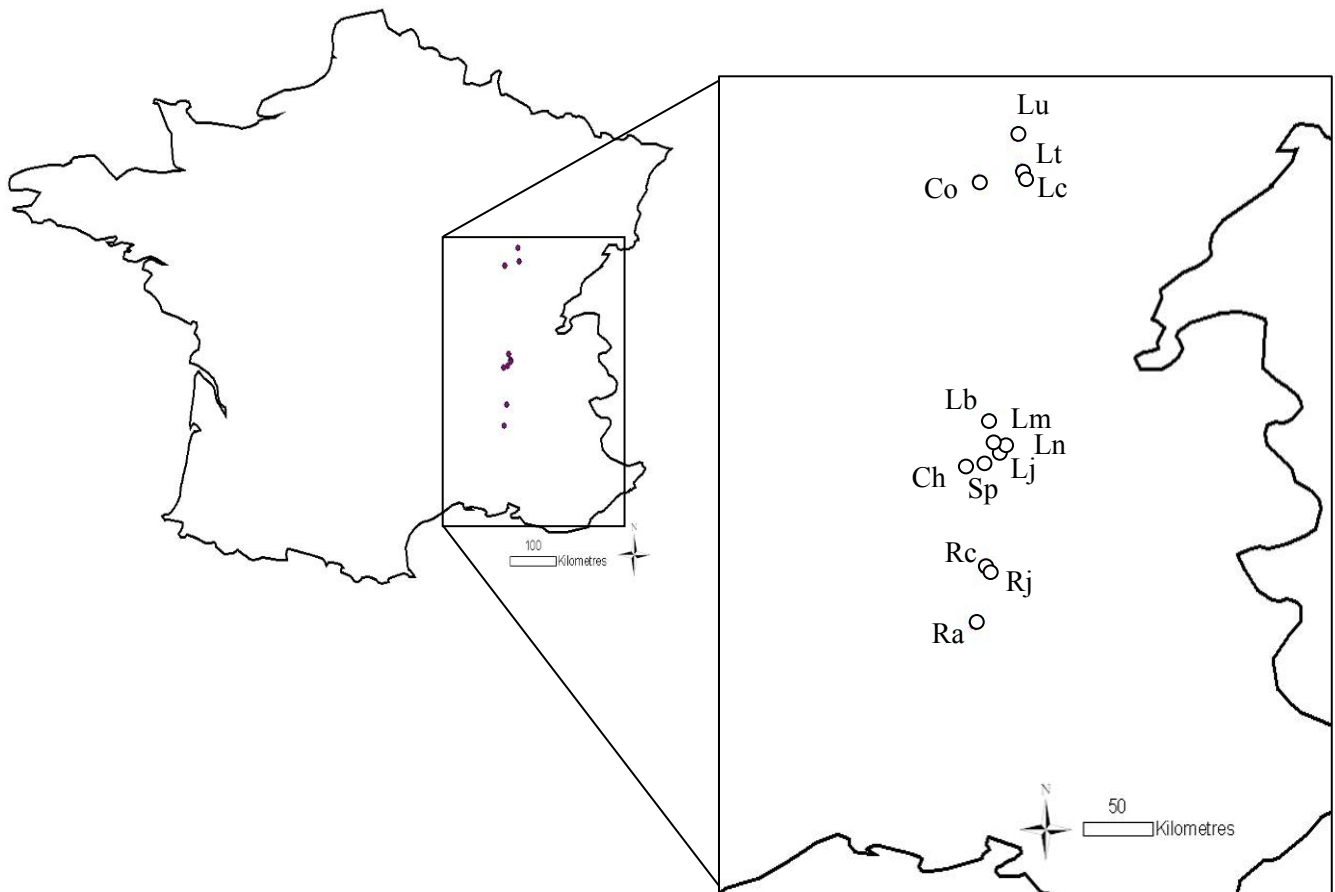
9- Fumanal B, Girod C, Chauvel B, Bretagnolle F (2006) Caractérisation écologique des milieux colonisés par *Ambrosia artemisiifolia* L. en France. In : *18ème colloque pluridisciplinaire - AFEDA : Ambroisie 2006*. Vienne. pp. 12.

Posters

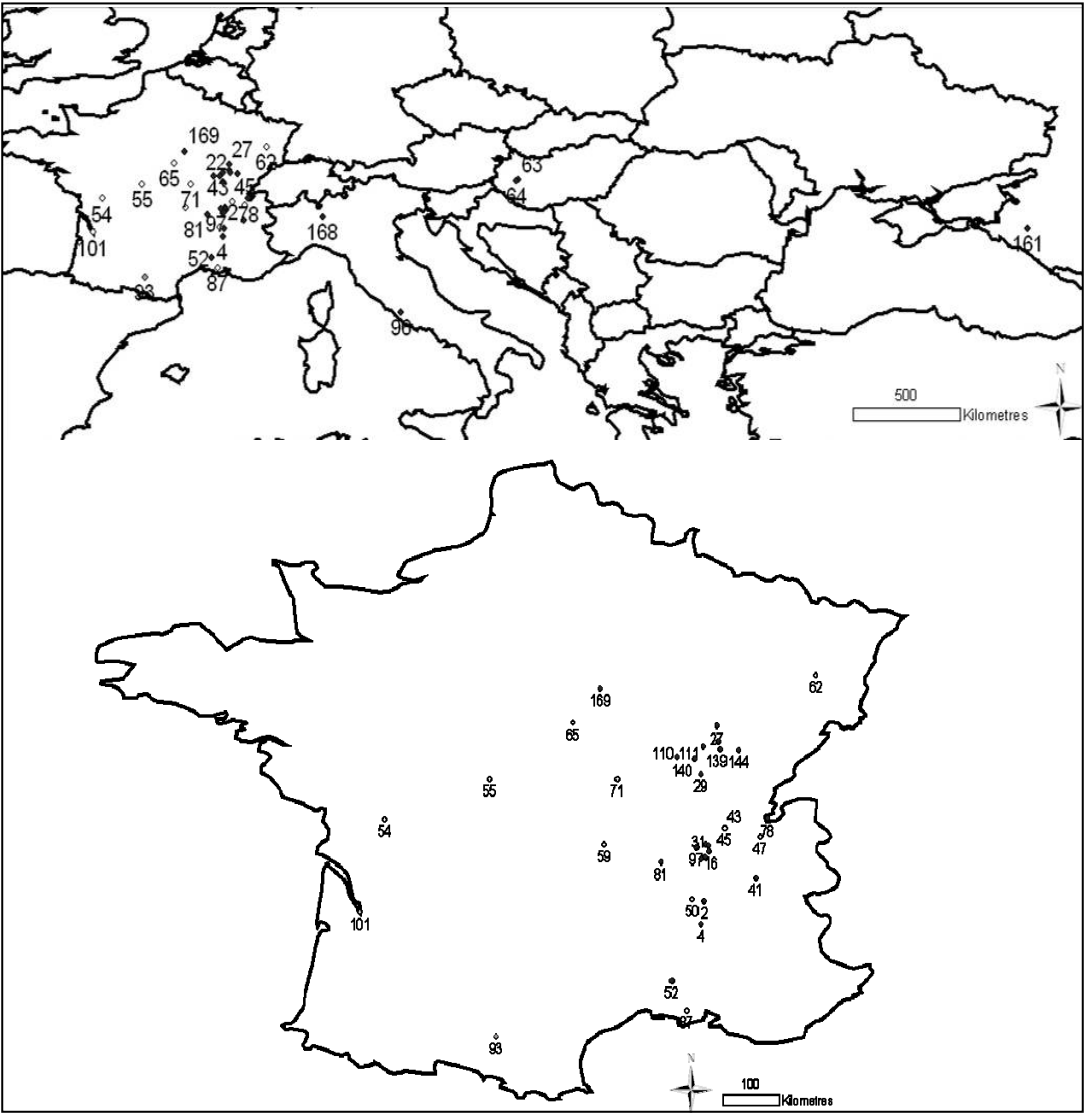
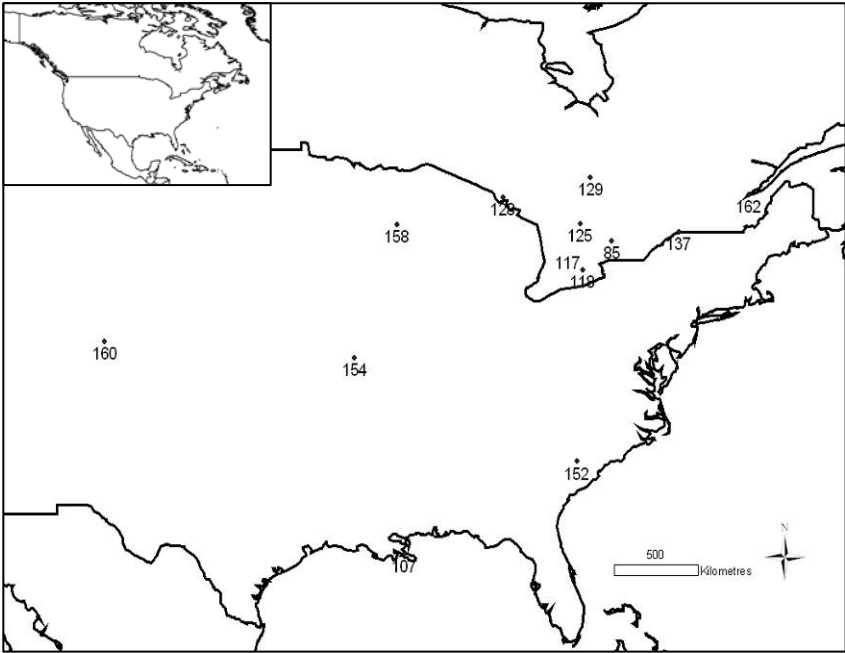
1- Chauvel B, Cosson L, Fumanal B, Jung L (2005) L'ambroisie en France: historique, biologie et écologie. In : *Journées d'information « ensemble contre l'Ambroisie »*. Lyon. pp. 18-22.

- 2- Chauvel B, Fumanal B, Sabatier A, Dessaint F (2005) Variabilité morphologique des semences d'*Ambrosia artemisiifolia* L. In : *Invasions biologiques et traits d'histoire de vie : de l'approche descriptive à l'approche prédictive*. Rennes.
- 3- Drevon A, Fumanal B, Chauvel B (2005) Study of vegetative growth of different populations of *Ambrosia artemisiifolia* L.. In: *Invasive plants in Mediterranean type regions of the world, Concil of Europe Publ., France*, Environmental encounters (59), 381.
- 4- Fumanal B, Chauvel B, Bretagnolle F (2005) Biological and ecological study of an allergenic European invasive plant: *Ambrosia artemisiifolia* L. In: *Invasive plants in Mediterranean type regions of the world, Concil of Europe Publ., France*, Environmental encounters (59), 367.
- 5- Fumanal B, Roulin A, Gaujour E, Bretagnolle F (2005) Pollen and seed production of an allergenic invasive plant species : *Ambrosia artemisiifolia* L. In : *Invasions biologiques et traits d'histoire de vie : de l'approche descriptive à l'approche prédictive*. Rennes.
- 6- Meiss H, Fumanal B, Bretagnolle F (2005) Seed bank: a key demographic factor in invasive plant process: *Ambrosia artemisiifolia* L. as a case study. In : *Invasions biologiques et traits d'histoire de vie : de l'approche descriptive à l'approche prédictive*. Rennes.
- 7- Roulin A, Fumanal B, Bretagnolle F (2005) Karyological study of *Ambrosia artemisiifolia* L. In : *Invasions biologiques et traits d'histoire de vie : de l'approche descriptive à l'approche prédictive*. Rennes.
- 8- Fumanal B, Gaudot I, Meiss H, Bretagnolle F (2006) Seed demography of the invasive weed: *Ambrosia artemisiifolia* L. In: *4th European conference on biological invasions - NEOBIOTA – From ecology to control*. Vienna. pp. 127.
- 9- Guillemain J-F, Fumanal B, Denis A-C, Jannier M, Moreto M, Chauvel B (2006) Variabilité des semences chez *Ambrosia artemisiifolia* L.: Conséquences sur l'aptitude à la germination. In : *Deuxième congrès d'écologie des communautés végétales - ECOVEG 2*. Avignon. pp. 39.
- 10- Fumanal B, Girod C, Chauvel B (2007) Peut on expliquer le succès d'envahissement d'*Ambrosia artemisiifolia* L. par son amplitude écologique ? In : *Troisième congrès d'écologie des communautés végétales - ECOVEG III*. Bordeaux. pp. 65.
- 11- Fumanal B, Sabatier A, Chauvel B, Bretagnolle F (2007) Genetic diversity of the invasive common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) as revealed by amplified fragment length polymorphism. In : *Deuxièmes rencontres francophones : invasions biologiques et traits d'histoire de vie*. Rennes. (résumé accepté)
- 12- Fumanal B, Chauvel B (2007) L'ambrosie à feuilles d'armoise : quelles sont les raisons d'une telle réussite ? In : *20^{ème} conférence du COLUMA, journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes - AFPP*. Dijon. (résumé soumis)

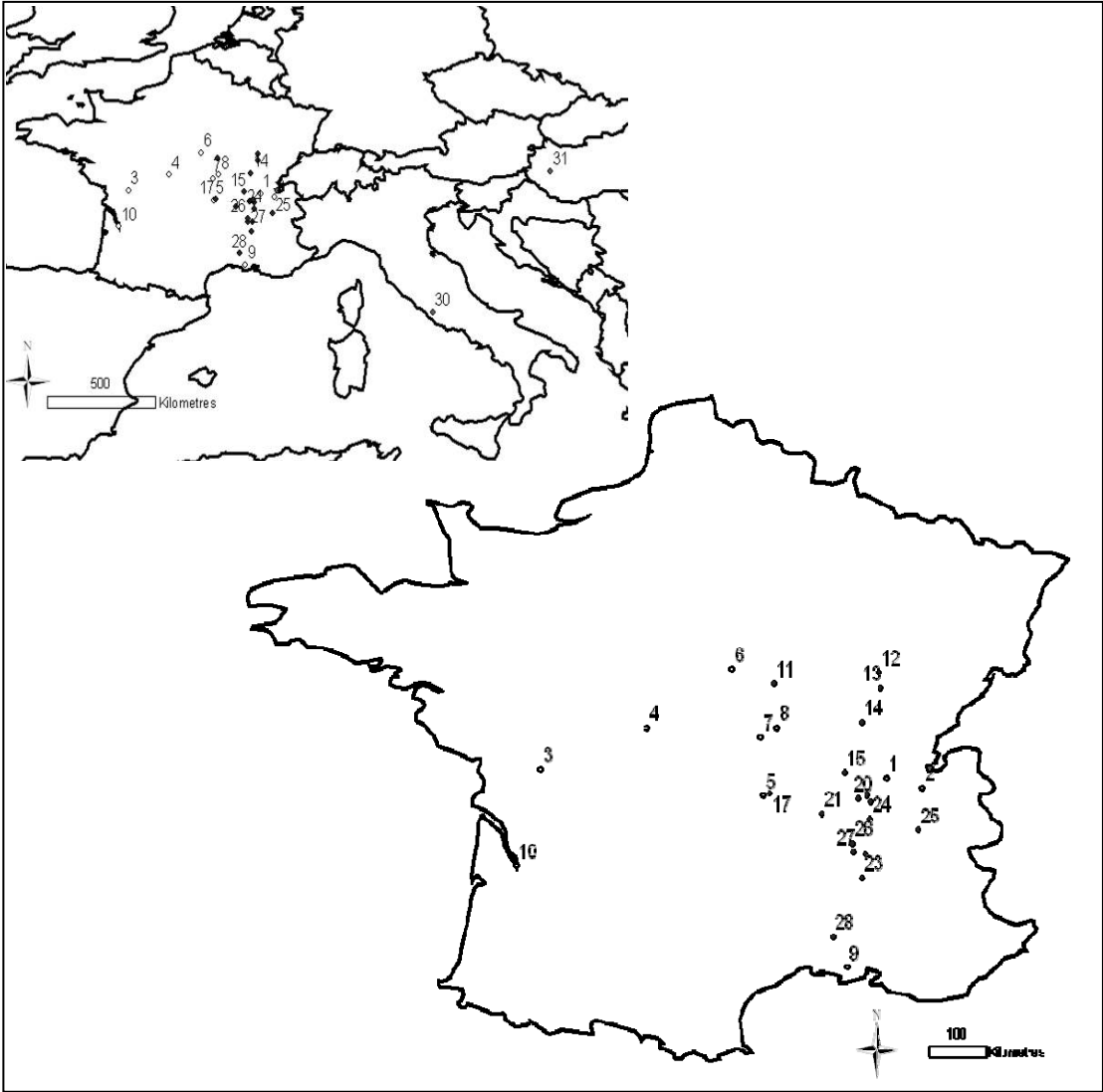
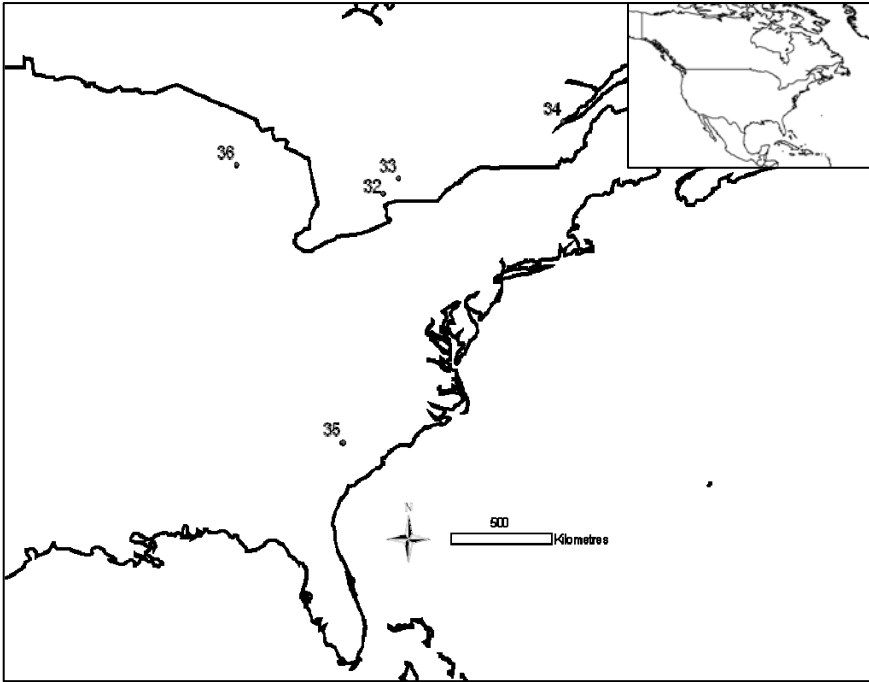
Annexe 2 : Distribution des populations utilisées dans l'analyse des traits d'histoire de vie et du cycle démographique d'*Ambrosia artemisiifolia* (chapitre 2)



Annexe 3 : Distribution des populations utilisées dans l'analyse de la diversité génétique d'*Ambrosia artemisiifolia* à l'aide de marqueurs chloroplastiques (chapitre 3, partie 3.1)



Annexe 4 : Distribution des populations utilisées dans l'analyse de la diversité génétique d'*Ambrosia artemisiifolia* à l'aide de marqueurs AFLP (chapitre 3, partie 3.2)



Annexe 5 : Article publié dans des actes de colloque

Chauvel B, Vieren E, Fumanal B, Bretagnolle F (2004) Possibilité de dissémination d'*Ambrosia artemisiifolia* L. via les semences de tournesol. *XIIth International symposium on weeds Biology, Dijon*. pp. 445-452.

Possibilité de dissémination d'*Ambrosia artemisiifolia* L. via les semences de tournesol

B. CHAUVEL¹, E. VIEREN¹, B. FUMANAL¹ et F. BRETAGNOLLE²

¹INRA - UMR BGA, 17 rue Sully BP 86510 21065 Dijon cedex

²Université de Bourgogne - UMR BGA, 17 rue Sully BP 86510 21065 Dijon cedex

Courriel : chauvel@dijon.inra.fr

Résumé : L'ambrosie à feuilles d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia* L.) fait partie des espèces dites " envahissantes " en France. Cette plante, originaire d'Amérique du Nord, est arrivée au cours du XIX^e siècle. L'ambrosie pose actuellement en France à la fois des problèmes de santé publique (pollen allergisant) et des problèmes agronomiques liés en partie à un nombre réduit de programmes herbicides efficaces. Une étude a été réalisée dans le but de quantifier le degré de contamination des semences de tournesol (*Helianthus annuus* L.) destinées à l'agriculture et à la nourriture pour oiseaux. La possibilité de dispersion de l'ambrosie à partir des semences de tournesol a été estimée en fonction de l'origine des semences (semences certifiées pour l'agriculture, semences destinées à la consommation des oiseaux). Si la quantité de semences d'ambrosie varie beaucoup en fonction des producteurs, les résultats de notre étude indiquent que seules les semences de tournesol pour oiseaux peuvent potentiellement diffuser de façon importante l'ambrosie. Il apparaît nécessaire de limiter cette source de contamination pour éviter une diffusion trop importante de cette espèce.

Spread possibility of *Ambrosia artemisiifolia* L. by way of seed of sunflower

Summary : The common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) is an invasive species in France. This plant coming from North America, was introduced in France during the 19th century. Ragweed is now a problem in France due to pollen allergy and low control in field. A study was realised to estimate ragweed seed number in sunflower seeds (*Helianthus annuus* L.) for crop and for birdseed. If the results depends of the origins of the seed, sunflower for birdseed can potentially spread more ragweed seeds. It seems necessary to control this source of contamination to avoid the spread of this species in France.

INTRODUCTION

L'ambrosie à feuilles d'armoise, *Ambrosia artemisiifolia* L., est une astéracée originaire du continent américain, introduite en France au cours du XIX^{ème} siècle (Heckel 1906 ; Bonnot 1967). Citée parmi les espèces envahissantes (Agence Méditerranéenne de l'Environnement 2003), son extension récente semble importante actuellement en France et les problèmes posés par le développement de cette espèce sont de plus en plus mis en avant. Cette espèce est actuellement au centre des préoccupations des organismes de santé publique du fait de très fortes allergies provoquées par son pollen. L'ambrosie, favorisée par l'activité humaine, est considérée comme un véritable polluant biologique, fait l'objet d'arrêtés d'éradication dans plusieurs départements (Rhône, Drôme, Vaucluse, Ardèche,...) et sa présence est maintenant prise en compte dans les cahiers des charges des marchés publics de certains départements autour du Rhône. Des campagnes d'arrachage sont organisées depuis plusieurs années par le Conseil Régional Rhône-Alpes pour limiter les émissions de pollen. Toutefois au niveau national, cette espèce n'est pas inscrite sur la liste des organismes nuisibles (loi du 2 septembre 1993).

D'un point de vue agronomique, sa gestion dans les parcelles cultivées pose particulièrement des problèmes en culture de tournesol où il est très difficile d'obtenir une bonne efficacité de désherbage chimique (Pilorge & Mircovich 1998). Le désherbage est plus aisé dans les cultures de pois, de maïs ou de sorgho, mais la disparition d'un certain nombre de molécules pour des raisons environnementales (Application du décret européen 91/414/CEE), va rendre le désherbage plus complexe et, surtout, beaucoup plus coûteux avec un risque de voir *A. artemisiifolia* L. encore plus se développer.

A. artemisiifolia est décrite comme une espèce pionnière, opportuniste et peu compétitive (Basset & Crompton 1975) plus présente sur les sols peu couverts. Favorisée dans les milieux ouverts, sa progression actuelle à partir de la vallée du Rhône pourrait être due aux modifications des pratiques culturales (jachère PAC – Déchamp et al.. 2001, extension de la culture du tournesol, ...) et aux transports de matériaux pour les travaux publics et à l'aménagement de sites urbain et péri-urbain (aire de repos, lotissement, voies de chemin de fer, autoroute ...). D'autres facteurs tels que l'irrigation et le compostage seraient évoqués pour expliquer le développement de cette espèce, sans pour autant que des données scientifiques viennent étayer ces suppositions.

L'objectif de ce travail a été de vérifier les possibilités de dissémination involontaire de cette espèce à travers le commerce de semences de tournesol. Des informations collectés dans jardins botaniques (Blois, Nancy) et par des botanistes locaux (Anonyme, 2004) signalent que la plante est actuellement retrouvée par des particuliers qui possèdent des oiseaux de compagnie nourris avec des semences de tournesol. Nous avons donc voulu vérifier l'exactitude de ces informations et dans un même temps, comparer les responsabilités respectives des deux filières de distribution des semences de tournesol, pour particuliers et professionnels agricoles.

MATERIELS ET METHODES

Des semences d'*A. artemisiifolia* ont été isolées à partir d'échantillons de semences de tournesol. Deux origines de semences ont été retenues, d'une part les semences certifiées de tournesol destinées à la culture en champs, d'autre part les semences de tournesol destinées à l'oisellerie (tournesol pur, noir ou strié).

L'échantillonnage des semences destinées à la culture a été réalisé sur des sacs prêtés par la Coopérative Dijon Céréales (six variétés – semences récoltées en 2003) et deux variétés utilisées par le domaine INRA de Dijon (deux variétés – semences récoltées en 2001 et 2003). Au total, huit variétés de tournesol appartenant à quatre sociétés productrices de semences différentes ont été étudiées (deux sacs par variété). L'échantillonnage des semences destinées à la nourriture aviaire a été réalisé dans quatre points de vente de l'agglomération Dijonnaise et ceci pour 1 ou deux marques différentes par point de vente. Trois lots différents (répétitions) par marques ont été utilisés.

Dans chacune des origines, les sacs de semences ont été entièrement vidés de manière à trier l'intégralité du sac avec un tamis de 3.5 mm de maille. Dans le cas des semences pour oiseaux, un second tamisage (3 mm) a été nécessaire pour éliminer un plus grand de semences de tournesol qui sont apparues plus petites que les semences destinées à la culture. Du fait du temps important de travail, seul 10 % du poids total récupéré après tamisage, a été analysé à la loupe binoculaire (Hanf 1982).

Tableau 1 : Origine des lots de semences de tournesol étudié.

Origine	Nombre de variétés/ marques	Nombre de répétitions	Conditionnement	Pourcentage étudié après tamisage
Semences destinées à la culture	8	2	Sac de 150 000 semences	Totalité
Semences destinées à la nourriture des oiseaux	7	3	Sac de 1 à 3 kg	10 % après tamisage

Des mesures de poids de semences d'ambrosie prises individuellement (30 semences par répétition quand cela était possible) ont été réalisées pour étudier la variabilité de ce facteur suivant les lots étudiés. Pour vérifier leur pouvoir germinatif, les semences d'*A. artemisiifolia* ont ensuite été mises en germination en chambre climatisée (12 heures de jour, 18°C/12°C) après 2 semaines de stratification au froid et à l'obscurité pour lever les dormances primaires. Les semences non germées ont été ouvertes pour vérifier la présence d'un embryon. Les analyses statistiques ont été réalisées l'aide du logiciel SAS (1985).

RESULTATS

1 - Semences de tournesol destinées à la culture

De manière générale, les semences destinées à la culture n'étaient que très peu contaminées par des semences étrangères (maximum 2 espèces supplémentaires différentes par variété). Seulement trois espèces pouvant être considérées comme mauvaise herbe ont été identifiées (*Amaranthus retroflexus* L., *A. artemisiifolia* et *Sinapis arvensis* L.) pour chacune une variété. Les deux principales autres espèces retrouvées sont *Panicum miliaceum* L. (3 variétés) et *Brassica napus* L. (deux variétés). Une seule semence d'ambrosie a été retrouvée sur l'ensemble des échantillons tamisés (tableau 2).

Tableau 2 : Nombre de semences par espèce retrouvées dans chaque variété avec deux répétitions (Rép.) par variété.

Variété	Rép.	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	<i>Amaranthus retroflexus</i>	<i>Panicum miliaceum</i>	<i>Sinapis arvensis</i>	Autres	Nombre total de semences
1	1	-	3	-	-	-	3
	2	-	-	-	-	-	0
2	1	-	-	4	-	-	4
	2	1	-	7	-	-	8
3	1	-	-	-	-	-	2
	2	-	-	1	-	-	1
4	1	-	-	-	-	1	0
	2	-	-	-	-	-	0
5	1	-	-	-	-	-	0
	2	-	-	-	-	2	2
6	1	-	-	-	-	2	2
	2	-	-	-	-	-	0
7	1	-	-	-	-	1	1
	2	-	-	-	-	-	0
8	1	-	-	-	7	-	7

La seule semence d'ambrosie retrouvée était une semence de grosse taille (0,0110 g), inhabituelle pour l'ambrosie ce qui pourrait expliquer sans doute qu'elle n'ait pas été éliminée par le tri. Cette semence n'a pas germé, mais contenait un embryon.

2 - Semences de tournesol destinées à la nutrition des oiseaux

Les résultats observés sont très variables en fonction des marques (tableau 3). De manière générale, les lots étudiés contiennent un nombre important d'espèces autre que le tournesol (de 8 à 20 espèces). On peut distinguer parmi celles-ci soit des espèces cultivées (blé, maïs, alpiste, millet) pour la nutrition humaine ou animale soit des espèces adventices dont l'ambrosie.

Deux marques (1 et 3) ne semblent posséder aucune semence d'ambrosie. Le nombre moyen de semences d'ambrosie (tableau 4) est relativement faible pour la marque 2, mais il augmente fortement pour les marques 5, 6 et 7 pour devenir extrêmement fort pour la marque 4 (plus de 2700 semences par kg de tournesol).

On peut aussi noter que les semences de la marque 2 proviennent de Russie, ce qui pourrait introduire potentiellement des ambrosies avec des caractéristiques différentes.

Tableau 3 : Nombre d'espèces et de semences étrangères des principales espèces retrouvées dans chaque marque de tournesol pour oiseaux avec 3 répétitions (Rép.) par marque

Marque	Rép.	Nombre total de semences étrangères	Nombre d'espèces	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	<i>Amarantus retroflexus</i>	<i>Brassica napus</i>	<i>Chenopodium album</i>	<i>Echinochloa crus-galli</i>	<i>Panicum miliaceum</i>	<i>Petroselinum segetum</i>	<i>Triticum aestivum</i>
1	1	153	10	0	0	0	6	1	6	127	4
	2	143	11	0	0	0	5	1	2	121	3
	3	51	8	0	0	0	3	0	0	42	1
2	1	183	25	5	21	75	29	1	15	0	3
	2	120	16	2	14	48	11	0	18	1	10
	3	80	13	4	10	36	8	0	10	0	1
3	1	44	12	0	1	0	6	0	1	0	2
	2	57	13	0	0	1	9	0	1	2	3
	3	68	9	0	0	1	14	0	0	0	1
4	1	594	13	149	22	8	35	27	2	6	12
	2	514	19	331	41	8	46	39	0	0	9
	3	384	17	273	13	8	20	28	2	0	7
5	1	50	10	21	1	8	1	5	4	0	5
	2	37	11	17	0	7	1	2	0	0	2
	3	40	9	20	0	5	4	3	1	0	3
6	1	75	11	15	0	4	2	5	5	0	27
	2	84	17	21	1	3	2	2	6	0	25
	3	99	11	23	1	1	4	10	10	0	35
7	1	211	23	51	6	59	12	5	11	1	5
	2	99	21	27	1	20	1	3	5	0	15
	3	156	22	47	2	33	1	7	1	0	17

Tableau 4 : Nombre et caractéristiques des semences d’ambrosie retrouvées dans les lots de semences de tournesol. Les valeurs suivies d’une lettre différentes sont statistiquement différentes au seuil de 5%.

Marque	Origine	REP.	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	Poids moyen individuel des semences (g)	Pourcentage de fruits avec un embryon	Nombre moyen estimé de semences viables ramené au kg de semences de tournesol
Marque 2	Russie	1	5	0.002864 (ab)	0.62	23
		2	2			
		3	4			
Marque 4	France	1	449	0.003621 (b)	0.79	2781
		2	331			
		3	273			
Marque 5	France	1	21	0.002542 (a)	0.55	35
		2	17			
		3	20			
Marque 6	France	1	15	0.005710 (c)	0.82	66
		2	21			
		3	23			
Marque 7	France	1	51	0.004943 (c)	0.87	181
		2	27			
		3	47			

Si l’on n’observe pas de différences de poids individuel des semences d’ambrosie entre les répétitions d’une même marque, des différences significatives sont observées entre les marques.

Un taux de germination très faible (inférieur à 10 %) a été observé sur les différents lots. Néanmoins, de 55 à 87 des fruits possédaient un embryon ce qui laisse présager un capacité importante de l’ambrosie par les semences d’oisellerie.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les semences de tournesol semblent donc être bien un vecteur de dispersion de l’ambrosie, mais cette dispersion est très variable et dépend beaucoup de l’origine des semences (nutrition aviaire, semences de culture) et du producteur. A partir de notre échantillonnage qui est réduit, si les semences pour l’oisellerie semblent un vecteur potentiel très important, les semences pour la culture seraient beaucoup moins impliquées dans la dissémination de l’espèce. Dans les parcelles destinées à la récolte de semences pour l’agriculture, une attention toute particulière serait actuellement portée sur l’ambrosie et la présence de cette mauvaise herbe dans une parcelle peut amener le déclassement de la récolte. Le degré de pureté variétale exigé pour des semences certifiées (taux maximal d’impuretés de 5/1000 en semences de tournesol), les enrobages à base de fongicide/insecticide et la taille importantes des semences d’ambrosie par rapport aux autres mauvaises herbes, iraient dans le sens d’une contribution faible des semences certifiées de tournesol dans la dissémination de l’espèce. Il reste néanmoins à compléter ce premier travail par un échantillonnage plus

complet sur un plus grand nombre de variétés et d'origines plus variées. Toutefois, même si ce résultat était vérifié, les surfaces importantes de tournesol et le milieu très favorable que cela représente pour l'ambrosie (probabilité importante d'implantation de la plante), implique un effort de contrôle important.

Les origines du développement de l'espèce en France ne sont pas évidentes. Des travaux récents à partir des herbiers français indiquent avec une bonne certitude qu'il y a eu plusieurs points d'arrivée de l'ambrosie sur le territoire qui se sont échelonnés dans le temps (données en cours de publication). Le mode de propagation des premières introductions (1860-1870) n'a pas non plus été bien établi (semences de légumineuses ?, pharmacie de touristes américains ? - Heckel, 1906), mais il est certain que l'armée américaine au cours de la première guerre mondiale a fortement contribué au développement de nouvelles populations (fourrage des animaux) avec d'autres arrivées au cours de la seconde guerre mondiale (Déchamp & Méon 2002). De même, les zones très variées que peut coloniser cette espèce dans une même région (Garraud 2003), indiquent qu'il doit très certainement exister des moyens de dispersion multiples lui permettant d'occuper des milieux très différents. Au niveau agricole, les moissonneuses batteuses sont certainement le vecteur qui contribue le plus à la dispersion de l'ambrosie. Ces machines dispersent non seulement les semences d'une parcelle à l'autre chez un même agriculteur, mais aussi à beaucoup plus grande échelle quand elles appartiennent à des entreprises spécialisées qui travaillent sur de très grands territoires. Si leur nettoyage complet en bout de champ est une opération complexe, des précautions mériteraient tout de même d'être prises pour éviter l'extension de l'espèce dans des parcelles où elle n'est encore présente.

Dans le passé, des semences d'ambrosie ont déjà été identifiées dans des semences de céréales (François 1929) et des semences de luzerne (Larousse Agricole 1921) en provenance des États Unis, l'ambrosie servant alors de marqueur géographique. Toutefois de nos jours, la taille importante de la semence d'ambrosie n'est pas favorable à sa dispersion accidentelle par les semences du fait de la précision actuelle des procédés de tri.

Si d'autres mécanismes de propagation sont connus ou soupçonnés (graviers pour la construction, déplacement de terre végétale, marne pour le chaulage des terres cultivées, compost, eau d'irrigation), il apparaît toutefois que les sols cultivés constituent la base d'installation des populations au moins sur le front nord de colonisation (Carvin & al., 2003). Les agriculteurs interrogés ont vu la plante pour la première fois dans leur culture de tournesol. On peut alors se demander si les champs de tournesol sont le révélateur de petites populations d'ambrosie anciennement installées et restées à l'état cryptique, ou si ce sont les semences de tournesol qui contribuent au salissement des parcelles. Nos données ne nous permettent pas de conclure de façon définitive mais il apparaît important de renforcer les contrôles de pureté des semences destinées à l'agriculture (même si elles ne semblent pas être mises en cause dans cette première approche). En effet, du fait de la faible sélectivité de désherbage, même un apport minime de semences peut constituer le début d'une population. En revanche, nos résultats soulignent par contre la nécessité de développer rapidement un contrôle pour les semences pour oiseaux. Car même si la probabilité d'installation de l'espèce reste à démontrer (les semences sont-elles consommées et digérées par les oiseaux ?), sa gestion dans les milieux où elle est installée est tellement complexe qu'il est préférable de prévenir toute nouvelle possibilité d'infestation.

Remerciements

Nous remercions la Société Dijon Céréales et son responsable des stocks M. ECOSSE d'avoir bien voulu nous mettre à disposition différents sacs de semences destinées à la vente. De même, Maurice Bourlier et Luc Biju Duval (INRA – Dijon) sont remerciés pour leur aide dans la réalisation de cette expérimentation. Les Conseils régionaux de Bourgogne et Rhône-Alpes ont participé financièrement à ce travail.

REFERENCES

- ANONYME (2004) L'ambrosie voyage en sac ... de tournesol. *La Garance Voyageuse*, 65 p.47.
- AGENCE MEDITERRANEENNE DE L'ENVIRONNEMENT & CONSERVATOIRE BOTANIQUE NATIONAL MEDITERRANEEN DE PORQUEROLLES (2003) *Plante envahissantes de la région méditerranéenne*. Agence Méditerranéenne de l'Environnement, Agence Régionale pour l'Environnement Provence Alpes Côte d'Azur .
- BASSET IJ & CROMPTON RW (1975) The biology of Canadian weeds. 11. *Ambrosia artemisiifolia* L; and *A. psilostachya* DC., *Can. Journal of Plant Science*, 55, 463-476.
- BONNOT EJ (1967) *Ambrosia artemisiifolia* L., *Bulletin Mensuel Société Linnéenne de Lyon*, 8 (36), 348-359.
- CARVIN C, CHAUVEL B, BRETAGNOLLE F & CUENOT E (2003). Mise au point sur la présence de l'espèce *Ambrosia artemisiifolia* L. dans les départements de Côte d'Or et de Saône et Loire. *Bulletin Scientifique de Bourgogne*, 51, 2, 18-23.
- DECHAMP C, CALLEJA M, DEVILLER P, HARF R, & MEON 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, la Défense des Végétaux*, 538, 13-16.
- DECHAMP C & MEON H (2002) *Ambrosies – Ambrosia – Polluants biologiques*. 2ème édition. Collection "L'homme et ...". ARPPAM-Editions Lyon.
- FRANÇOIS L (1929) Les semences des plantes adventices dans les céréales. *Annales Agronomiques*. 176-193.
- GARRAUD L (2003) de la Drôme, Atlas écologique et floristique, Ed. CBNA Gap 1 vol.1.
- HANF M (1982) *Les adventices d'Europe, leurs plantules, leurs semences*. Ed. B.A.S.F. Ludwigshafen.
- HECKEL E (1906) Sur l'*Ambrosia artemisiaefolia* L. et sa naturalisation. *Bulletin Société Botanique de France*, 53, 600-620.
- LAROUSSE AGRICOLE (1921) 1ère édition. Tome second. Semences.
- PILORGE E & MIRCOVICH C (1998) Contrôle de l'Ambrosie à feuilles d'armoise dans les cultures de tournesol, ANPP-17^{ème} Conférence du COLUMA, Journées Internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes, Dijon, France, 893-899.
- SAS Institute Inc. SAS/STAT™ 1985. Guide for personal computers, Version 6 Edition. Cary NC: USA SAS Institute Inc.

Annexe 6: Article soumis dans une revue à comité de lecture

Fumanal B, Chauvel B, Bretagnolle F. Estimation of the pollen and seed production of common ragweed in Europe. Soumis à *Annals of Agricultural and Environmental Medicine* (ref: 568/OA/06).

ESTIMATION OF THE POLLEN AND SEED PRODUCTION OF COMMON RAGWEED IN EUROPE

Boris Fumanal, Bruno Chauvel, François Bretagnolle

UMR INRA/ENESAD/UB Biologie et Gestion des Adventices, Dijon, France

Address for correspondence: INRA-UMR BGA, 17 rue Sully, BP 86510, 21656 Dijon, France. Tel: +33 3 80 41 31 96. E-mail: fumanal@dijon.inra.fr

Proposed running title: Pollen and seed of common ragweed

Key words: *Ambrosia artemisiifolia*, pollen, seed, invasive plant, weed.

ABSTRACT

Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) is an invasive weed of field crops and human-disturbed habitats in Europe. As in its natural range (North America), common ragweed is a threat for human health due to its abundant allergenic pollen release. Most studies have been focused on airborne pollen monitoring, but to date, no data have been available on individual plant pollen and seed production or on their source of variation. The aim of this study was to evaluate pollen and seed production of common ragweed plants in several populations in France. Common ragweed produces by season, from 100 million to 3 billion pollen grains and from 346 to 6114 seeds per plants according to the plant size and habitat. Common ragweed plants developing in field crops produced more pollen and seeds than those growing in other habitats. Pollen and seed production was closely related to plant volume and biomass, thus providing a means of estimating potential pollen and seed production in given target area. Such biological data could be integrated into population management strategies or in modelling airborne pollen.

INTRODUCTION

Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) is an annual wind-pollinated plant belonging to the Asteraceae family. This plant species, common in North America, was introduced in Europe over a century ago [2] and has since invaded many countries where it is now considered a serious threat [11, 12, 14]. It is a pioneering and opportunistic species, weedy in field crops and invading open disturbed habitats or roadsides [1]. Common ragweed is potentially a threat to human health due to its abundant allergenic pollen [14], which are considered as very potent aeroallergens [6, 8]. It is the most important cause of hay fever in North America and may produce a dermatitis in some people who are not necessarily sufferers from hay fever [1]. The Carpathian basin, Northern Italy and some parts of France are the most affected by ragweed pollen pollution [8, 14].

Over the last few years, surveys of airborne pollen [6, 8, 10, 12, 13] produced by common ragweed have been increasing but little is known about the pollen production potential of individual plants and the relationship of pollen production with plant size. Bouillène and Bouillène [3] reported that *Ambrosia* sp. plants could produce about 2.5 billion grains of pollen per day, but did not relate that production to any other factors. Surprisingly, these numbers, cited occasionally in literature [e.g., 4, 8], were not based on experimental data or using identified *Ambrosia* species. Seed release appears also as a key parameter for understanding the capacity of common ragweed to invade but little is known about per plant seed production in Europe.

The aim of this work was to evaluate the individual pollen and seed production of different common ragweed populations introduced in France, in relation to plant size and habitat types.

MATERIALS AND METHODS

The pollen and seed production of 121 individuals from 5 populations of French common ragweed were studied in 2004. Populations were sampled in both disturbed (wasteland) and field crop habitats across their distribution area (Tab. 1). Before pollen release (less than 5% of open flowers per plants), five male flower heads per plant were collected from the tips of five separate branches. The sampled plants were marked for collection later in the growing season, after seed production. For each plant, each of the five male flower heads was dissected under a binocular microscope (x30) to extract one closed flower per male flower head. Pollen grains from the 5-flower set per plant were extracted and prepared according to the technique described by Loublier *et al.* [9], developed for plants belonging to the same family. Extracts of pollen were sonicated (Branson 12FTZ, 50kHz) to separate pollen grains

which were then counted using an automatic particle counting machine (Coulter® Multisizer™). Each sample was counted three times and mean pollen numbers and diameter were computed. Pollen counts obtained from 20 random samples were also estimated using microscopes (x100) with Malassez cells to validate the automatic counting method. Mature labelled plants from each site were harvested one month later and several life history traits were measured: plant height, width, dry biomass, number of primary and secondary stems, total number of racemes, number of male flower heads on five different racemes and number of flowers on five male flower heads. The volume of plant (V) was calculated using the formula for the volume of a cylinder ($V = \pi \times R^2 \times H$, where R^2 is plant width and H is plant height). Using the total mean number of pollen grains per flower automatically counted (Pf), the racemes number (R), the mean male floral heads number per raceme (Fh) and the mean flower number per male floral head (F), we computed the number of pollen grains produced per plant ($Po = R \times Fh \times F \times Pf$). Finally, the seeds were collected from the same plants, cleaned and counted using another automatic counting machine (Contador E®).

Table 1. Location and habitat of French common ragweed populations analyzed for pollen and seed numbers, with number of plants sampled (N).

Population	Location	Longitude (E)	Latitude (N)	Habitat	N
21	La Boisse	5° 01' 49"	45° 49' 41"	Wasteland	29
22	Labergement	5° 14' 27"	47° 14' 34"	Wasteland	26
27	Lux	5° 12' 56"	47° 27' 03"	Wasteland	29
28	Bey	4° 56' 03"	46° 47' 34"	Field-crop	12
14	Meyzieu	5° 04' 43"	45° 43' 57"	Field-crop	28

Statistical analysis were performed with SYSTAT 11® software for windows ($p < 0.05$). Automatic and estimated counting were compared using paired t-test. Pollen and seed production per population were analyzed using one way ANOVA with population as fixed effect. Relationships between log(plant volume), log(plant dry biomass) and both log(number of pollen grains) and log(number of seeds) were analyzed using linear regressions. Slope differences were tested using analysis of covariance (ANCOVA) with population as the fixed effect and log(plant dry biomass) as the covariate.

RESULTS AND DISCUSSION

No significant differences were found between automatic counting and estimation of pollen numbers ($P = 0.729$). Time saved by automatic counting allowed to analyze larger amount of samples than using classical estimation based on Malassez cells. Common ragweed plants produced on average 1.19 ± 0.14 billion pollen grains. Mean pollen production per population (Fig. 1) ranked from 100.13 ± 14.21 million to 3.04 ± 0.33 billion (min: 4 million, max: 10 billion). The mean number of pollen grains was significantly different between populations ($F = 17.29$, $P < 0.001$). These values of total pollen production per plant by season are lower than the 2.5 billion grains of pollen per day estimated by Bouillène and Bouillène [3] on *Ambrosia* sp. plants. Pollen production per plant (Fig. 2a) was significantly and positively correlated to plant dry biomass ($F = 606.88$, $r^2 = 0.84$, $P < 0.001$) and plant volume ($F = 325.93$, $r^2 = 0.73$, $P < 0.001$). The common ragweed population that produced the highest number of pollen grains per plant was found in a field crop habitat whereas the least productive was found in a wasteland habitat (Fig. 1). This variation can be explained by the dependence of plant size on the growing conditions (temperature, humidity, soil nutrients, competition, etc.) and by the afore mentioned relationship between plant size and pollen production. No significant differences were observed among ragweed populations when pollen production was regressed across either plant biomass ($F = 0.78$, $P = 0.540$) or plant volume ($F = 1.39$, $P = 0.241$). Consequently, the number of pollen grains (Y_{pb} , Y_{pv}) produced by common ragweed could be estimated well using plant biomass (X_b): $\text{Log}_{10}(Y_{pb}) = 7.22 + 1.12 \text{Log}_{10}(X_b)$, or on plant volume (X_v): $\text{Log}_{10}(Y_{pv}) = 4.19 + 0.92 \text{Log}_{10}(X_v)$. Mean pollen size per population varied from $13.02 \pm 0.12 \mu\text{m}$ (population 28) to $14.86 \pm 0.16 \mu\text{m}$ (population 22) which is more than 25% less than that previously described by Jones [7] on North American common ragweed.

Common ragweed plants produced on average 2518 ± 271 mature seeds with values (Fig. 1) ranging from 346 ± 46 to 6114 ± 508 (min: 22, max: 18605). The mean number of seeds produced was significantly different between populations ($F = 12.69$, $P < 0.001$). These results were 10 times lower than published estimates for North American common ragweed [5]. As seen for pollen, the number of seeds produced per plant was significantly and positively correlated to plant dry biomass ($F = 1100.44$, $r^2 = 0.90$, $P < 0.001$) and plant volume ($F = 520.78$, $r^2 = 0.81$, $P < 0.001$) (Fig. 2b). Slopes of linear regressions between number of seeds and plant dry biomass were not significantly different among populations ($F = 1.66$, $P = 0.165$) although differences were found among populations with respect to regressions between number of seeds and plant volume ($F = 3.46$, $P = 0.010$). Consequently,

the equation that could be used to estimate seed number produced (Ysb) per plant should be based on plant dry biomass (X): $\text{Log}_{10}(Ysb) = 1.84 + 0.99 \text{Log}_{10}(X)$. On the other hand, as regression lines using plant volume were different between populations, seed number estimation (Ysv) by plant volume (Xv) based on a single linear equation should be used carefully and take only as an approximate seed number estimation ($\text{Log}(Ysv) = -0.91 + 0.83 \text{log}_{10}(Xv)$). Therefore, seed estimation from field measures or greenhouse experiments should be better realist using plant dry biomass than volume.

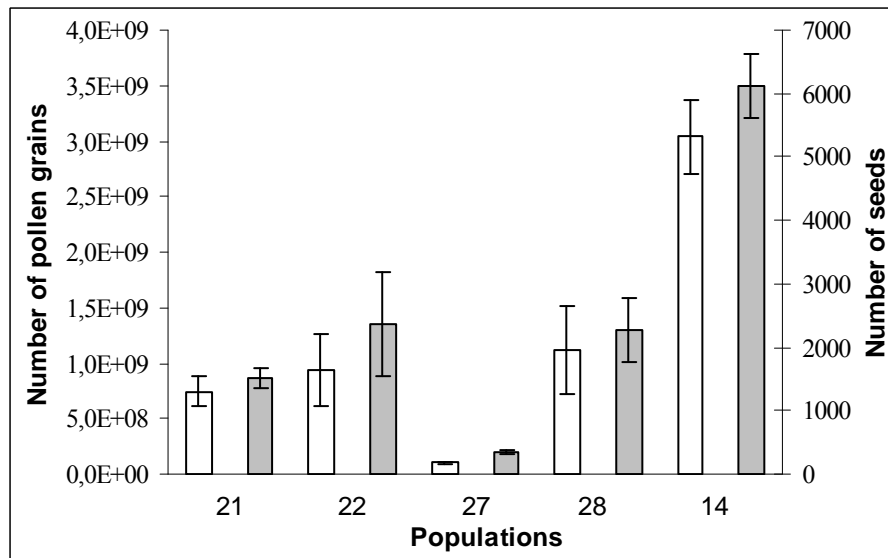


Figure 1. Mean (\pm standard error) number of pollen grains (\square) and seeds (\blacksquare) produced by common ragweed from different populations.

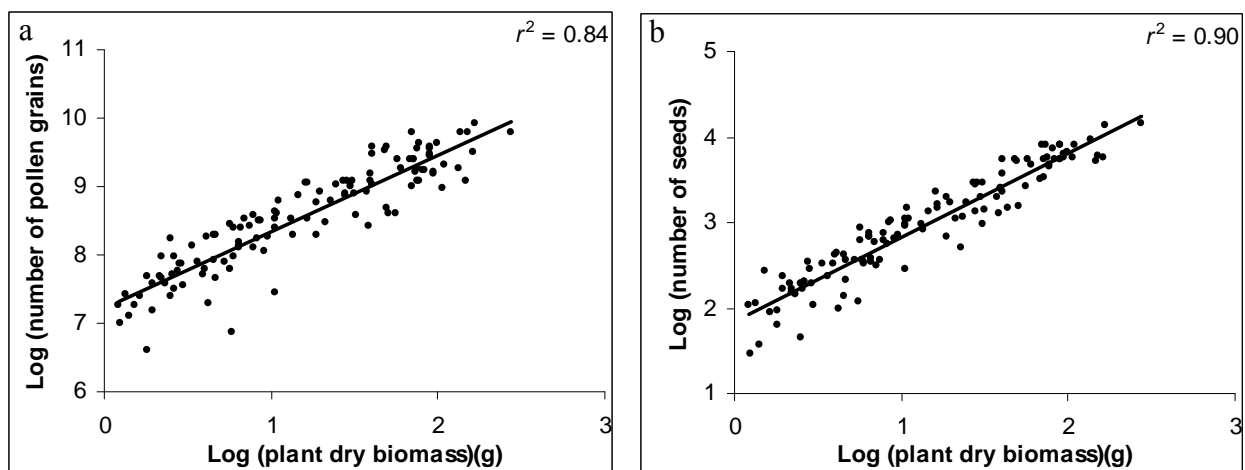


Figure 2. Relationships between $\text{log}(\text{plant dry biomass})$ and (a) $\text{log}(\text{number of pollen grains})$ and (b) $\text{log}(\text{number of seeds})$ for 121 common ragweed plants from five populations in France. Linear regression lines (—) and coefficients (r^2) are shown.

Large common ragweed plants produced more pollen grains and seeds than small ones. Common ragweed plants developing in field crops were bigger than those from wasteland habitats but conversely their density per square meter was lower. According to the linear regressions obtained and the knowledge of plant density, pollen and seed productions of common ragweed could be estimated in various populations. Indeed, the spectra of plant variation through geographical location, environmental conditions and plant sizes that have been analysed, is representative of the overall variation of plant population.

The strong relationship detected between plant biomass (and volume) and both pollen and seed production is a useful tool for common ragweed management. Such data could be used to provide risk estimation maps to localise problematic populations before pollen release. It can also be used for scientific purposes [15, 16], because direct counting of pollens and seeds is labor-intensive, and such allergenic and invasive plant species can be difficult to study in greenhouse or common garden experiments. Furthermore, this kind of data could be used in modelling pollen flow and plant demography or in biological, chemical or mechanical experiments, which need to quantify the effects of treatments on pollen and seed plant productions.

CONCLUSION

Results obtained from common ragweed developing under natural conditions were different from those published before. Pollen and seed production per individual were lower than previously mentioned [3, 5] and are probably more representative of natural patterns of such invasive European plant populations. In the context of common ragweed spread and its control in Europe, the methods presented here for estimating pollen and seed production could be applied in scientific studies of this plant species.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was partly supported by the regional council of Rhône-Alpes and the regional council of Burgundy. We thank C. Petit, A. Roulin, E. Gaujour, G. Louvriot and C. Martin for their technical assistance. We are particularly grateful to A. Kirk, W. Meikle and A. Blanchet for their helpful comments on manuscript.

REFERENCES

1. Bassett IJ, Crompton CW: The biology of Canadian weeds: 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Can J Plant Sci* 1975, 55, 463-476.

2. Bonnot EJ: *Ambrosia artemisiifolia* L. *Bull Mens Soc Linn Lyon* 1967, 8, 348-359.
3. Bouillène M, Bouillène R: Recherches expérimentales sur l'agent toxique du pollen d'*Ambrosia* div. sp. (Compositacées). *Bull Acad Roy Belg* 1930, 8, 1052-1072.
4. Déchamp C, Méon H: *Ambrosies, polluants biologiques*. Arppam, Lyon, France 2002.
5. Dickerson CT, Sweet RD: Common ragweed ecotypes. *Weed Sci* 1971, 19, 64-66.
6. Jäger S: Ragweed (*Ambrosia*) sensitisation rates correlate with the amount of inhaled airborne pollen. A 14-year study in Vienna, Austria. *Aerobiologia* 2000, 16, 149-153.
7. Jones KL: Studies on *Ambrosia*. II: Effect of certain environmental factors on floral development of *Ambrosia elatior*. *Botanical Gazette* 1936, 98, 296-306.
8. Laaidi M, Laaidi K, Besancenot JP, Thibaudon M: Ragweed in France: an invasive plant and its allergenic pollen. *Ann Allergy Asthma Immunol* 2003, 91, 195-201.
9. Loublier Y, Douault P, Pham-Delegue MH: Automatic method for counting pollen grains: a study of sunflower pollen production. *Apidologie* 1986, 17, 245-256.
10. Peeters AG: *Ambrosia* sp. pollen in Switzerland. *Aerobiologia* 2000, 16, 295-297.
11. Peternel R, Culig J, Srnec L, Mitic B, Vukusic I, Hrga I: Variation in ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) pollen concentration in central Croatia, 2002-2003. *Ann Agric Environ Med* 2005, 12, 11-16.
12. Puc M, Puc MI: Allergenic airborne grass pollen in Szczecin, Poland. *Ann Agric Environ Med* 2004, 11, 237-244.
13. Stefanic E, Kovacevic V, Lazanin Z: Airborne ragweed pollen concentration in North-Eastern Croatia and its relationship with meteorological parameters. *Ann Agric Environ Med* 2005, 12, 75-79.
14. Thibaudon M, Ellias K, Besancenot J-P: Ragweed and allergy in France. *Environ Risques Santé* 2004, 3, 353-367.
15. Wayne P, Foster S, Connolly J, Bazzaz F, Epstein P: Production of allergenic pollen by ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) is increased in CO₂-enriched atmospheres. *Ann Allergy Asthma Immunol* 2002, 88, 279-282.
16. Ziska LH, Caulfield F: The potential influence of rising atmospheric carbon dioxide (CO₂) on public health: pollen production of common ragweed as a test case. *World res rev* 2000, 12, 449-457.

Annexe 7: Article publié dans des actes de colloque

Fumanal B, Chauvel B, Bretagnolle F, (2005) Demography of an allergenic European invasive plant: *Ambrosia artemisiifolia* L. In: *Plant protection and plant health in Europe: introduction and spread of invasive species* (eds. Alford DV, Backhaus GF). British Crop Production Council, Hampshire. pp. 225-226.

Demography of an allergenic European invasive plant: *Ambrosia artemisiifolia* L.

B Fumanal, B Chauvel, F Bretagnolle

INRA, UMR BGA, 17 rue Sully, BP86510, 21065 Dijon cedex, France

Email: fumanal@dijon.inra.fr

INTRODUCTION

Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) is an annual plant belonging to the Asteraceae family, introduced from North America to Europe one century ago and now widespread in numerous countries (Déchamp & Méon, 2002). Troubles with this invader are multiple. It is considered as a weed for spring crops like sunflower but also invades a wide range of areas such as open disturbed habitats (ruderal) or rivers (Basset & Crompton, 1975). Moreover, this plant causes great troubles for human health by its abundant allergenic pollen release (Laaidi *et al.*, 2003). In North America, common ragweed is the first cause of hay fever (Basset & Crompton, 1975).

Whereas many studies focusing on human health were carried out on *A. artemisiifolia*, comparatively few new data were published on its biology and ecology in its introduced range. To our knowledge, only one demographic study in field crops in Canada have been published (Deen & Swanton, 2001). The demographic processes governing the colonization and the maintenance of invasive species are considered as a key parameter of biological invasion. We started a 3 years study on the demography of different *A. artemisiifolia* populations in France established in various environmental situations (field crops but also ruderal and natural invaded places). These data may help us to understand the adaptive strategies of this invasive plant but also to study the factors that control populations in relation to management perspectives.

MATERIALS AND METHODS

Ten populations of *A. artemisiifolia* were studied in 2004. Populations were chosen both according to their French geographic distribution, from center to colonizing periphery, and types of invaded habitats. There were two northern populations in old and recent gravel pit, six central populations in fill bank, fallow and spring crops (two sunflowers, one maize, one faba bean) and two southern populations in fallow and river.

For each site and during *A. artemisiifolia* life cycle, plant density was recorded using ten plots (1m²) and demographic parameters plants were monitored for a hundred individual (height, width, shoot dry biomass, shoot number, pollen and seed production). Mean plant density evolution was compared throughout life cycle and demographic parameters were analyzed with ANOVA and linear regression analysis using Statistica 5.5 software.

RESULTS

Initial *A. artemisiifolia* density ranged from 0.3 to 630 plant/m² with the lowest ones observed in field crops (0.3 to 18 plant/m²) compared to the other ruderal/natural sites (10 to

630 plant/m²). This pattern in field crops can be easily explain by the annual soil perturbation that scatters and hides seeds comparing to other soil stable populations. This mode of disturbance can also explain the spatial pattern of seedling distribution observed from random (field crop) to clumped (old fallow).

Plant density also fluctuated over time according to their habitat. *Ambrosia artemisiifolia* in field crops did not show any density variation after initial germination whereas there was a density dependent mortality (self-thinning) in the other populations.

Differences were also observed on demographic parameters. Height of plants from field crops populations increase and slowing down to their maximum, one month before other populations. In contrast, ruderal/natural populations showed a continuous increase of plants height until the end of vegetative growth phase (beginning of fructification). Final height were significantly different between populations ($P < 0.001$) except for two crop populations in sunflower and faba bean ($P = 0.061$), characterized by the lowest crop height. Height but also life history traits like plant volume, dried weight, and shoot number were greater for field crop than ruderal/natural populations. In field crop there is a positive correlation ($R^2 = 0.84$) between heights of *A. artemisiifolia* and related crop that can be directly explained by light competition processes. In ruderal/natural sites, one can observe the same general pattern related to plant competition for volume and dried weight but not for the other life history traits (due to additional constraints).

A comparative study of these life history traits can help to detect phenotypic plasticity and local adaptation. These two components may explain the ability of *A. artemisiifolia* to colonize new area. For example, linear regression of plant volume and weight showed different slopes according to the populations, suggesting phenotypic plasticity.

In addition, we found a positive correlation between shoot dry biomass of plants and pollen production ($R^2 = 0.72$) and between biomass and seed production ($R^2 = 0.86$). Seed production estimates the degree of lifetime reproductive success (fitness) and such correlation with traits values suggest that directional phenotypic selection may act in populations.

CONCLUSION

Our preliminary results suggested a high variability of life history traits between populations associated with differences in fitness. Two different demographic patterns take place in field crop and ruderal/natural populations. This high degree of phenotypic plasticity observed can help to explain its capacity to colonize and self maintain on disturbed area.

REFERENCES

- Basset IJ; Crompton CW (1975). The biology of Canadian weeds.11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Canadian Journal of Plant Science* 55, 463- 476.
- Déchamp C; Méon H (2002). *Ambrosies, polluants biologiques*. Ed. Arppam, Lyon.
- Deen W; Swanton CJ (2001). A mechanistic growth and development model of common ragweed. *Weed Science* 49, 723-731.
- 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.

Annexe 8: Article de vulgarisation

Chauvel B, Fumanal B, Bretagnolle F (2005) Développement de l'ambrosie dans le sud de la Bourgogne. *Phytoma* 584, 16-18.

Développement de l'Ambroisie dans le Sud de la Bourgogne

Ragweed spread in South Burgundy

Bruno CHAUVEL⁽¹⁾,
Boris FUMANAL¹ et
François BRETAGNOLLE¹

Résumé

L'ambroisie à feuilles d'armoise, (*Ambrosia artemisiifolia* L.) fait partie des espèces dites « invasives » sur le territoire français. Cette espèce a déjà été signalée dans le Sud de la Bourgogne, mais il n'existait pas de données récentes sur sa présence dans le Nord de la région. Le travail réalisé montre que l'espèce est en forte extension dans les départements de Saône-et-Loire et de Côte-d'Or principalement dans les parcelles cultivées. En Saône-et-Loire, l'espèce est maintenant très largement présente aussi bien en tant qu'adventice des cultures que de plante des bords de route. En Côte-d'Or, deux types de populations coexistent : des populations « agricoles » marquant le front de colonisation de l'espèce et des populations dont l'origine est beaucoup plus ancienne qui pourrait être liée à un front de colonisation antérieure.

Abstract

The common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) is an invasive species in France. The existence of this species has been described in the south of Burgundy several decades ago, but no recent available data exists actually concerning the status of the plant in the north of Burgundy. The aim of this note is to provide an up to date

Mots clés :

Ambrosia artemisiifolia L., espèce invasive, biologie.

Keywords :

Ambrosia artemisiifolia L., invasive species, biology.

⁽¹⁾ UMR Biologie et Gestion des Adventices, INRA, 17, rue Sully, BP 85610, 21065 Dijon Cedex, France, chauvel@di.jon.inra.fr, http://www.dijon.inra.fr/malherbo/hyppa/hyppa-f/ambel_fh.htm

status of the species in this region. During summer 2003, a thorough study of the north Burgundy was realised. We found that the species is actually colonising the northern part of the Burgundy (Saône-et-Loire and Côte-d'Or) mostly on cultivated field. In Saône-et-Loire, the species was now largely established as a weed in the field or along road sides. In Côte-d'Or, two different categories of populations were found: populations established in cultivated fields and populations that were already discovered several decades ago and that could be linked to an older colonisation front.

Introduction

L'ambroisie à feuilles d'armoise, *Ambrosia artemisiifolia* L., est une Astéracée originaire du continent américain introduite en France au XIX^e siècle [1, 2]. Depuis plusieurs dizaines d'années, il a été constaté une augmentation importante de la présence de cette espèce qui se traduit plus particulièrement autour de Lyon par des populations très denses sur de vastes surfaces. En région lyonnaise, cette espèce est actuellement au centre des préoccupations de Santé Publique du fait des très fortes allergies liées à son pollen. *A. artemisiifolia* fait d'ailleurs l'objet d'arrêtés d'éradication dans plusieurs départements (Ardèche, Drôme, Isère, Loire, Rhône, Vaucluse...).

D'un point de vue agronomique, sa gestion dans les parcelles cultivées pose particulièrement des problèmes en culture de tournesol, mais aussi en culture de maïs

ou de sorgho. Mais c'est surtout pendant la période de l'inter-culture que la plante semble proliférer du fait de l'absence de couvert végétal et d'un contrôle moins attentif des parcelles de la part des agriculteurs.

Favorisée dans les milieux ouverts, sa progression actuelle à partir de la vallée du Rhône pourrait être due aux modifications des pratiques culturales — jachère, Politique Agricole Commune, extension de la culture du tournesol — [3], aux transports de matériaux pour les travaux publics et l'aménagement de sites (zones de repos, lotissements, voies de chemin de fer...). D'autres facteurs tels que l'irrigation et le compostage sont évoqués pour expliquer le développement de cette espèce sans que des données fiables existent pour le moment.

L'étude, réalisée au cours du mois d'août 2003, a consisté en un recensement des zones colonisées par *A. artemisiifolia* L. dans les départements de la Côte-d'Or et de la Saône-et-Loire. Sur chaque population étudiée, des notations sur la biologie et l'écologie de l'espèce ont été réalisées afin d'améliorer les connaissances sur cette plante.

Matériel et méthodes

L'objectif du travail est d'obtenir un recensement de la présence d'*A. artemisiifolia* en Saône-et-Loire et Côte-d'Or, le long de la vallée de la Saône entre la ville d'Auxonne (département de la Côte-d'Or) et le Sud de Chalon-sur-Saône (département de la Saône-et-Loire). La recherche des points de présence a été réalisée en parcourant les routes et les chemins de ces deux départements en privilégiant les parcelles de tournesol dans lesquelles



A. artemisiifolia est mal maîtrisée du fait d'une faible sélectivité des herbicides.

Chaque zone inventoriée a été répertoriée sur une carte IGN au 1/25000. Dans chaque cas, il a été noté la localité, le type de milieu, le nombre ou la densité de plantes. Pour les localisations en Côte-d'Or, les propriétaires (agriculteurs, municipalité...) ont été rencontrés afin d'essayer de dater l'ancienneté des populations.

Résultats

La situation dans les deux départements bourguignons est très différente. En Saône-et-Loire, il a été observé en certaines zones des infestations extrêmement fortes alors qu'en Côte-d'Or le nombre de populations semble encore très limité.

En Saône-et-Loire

Dans les environs de Chalon-sur-Saône, il a été trouvé 9 stations avec des plants d'ambrosie (Figure). Toutes ces localisations sont essentiellement de type agricole. Les plantes sont généralement dans la bordure intérieure du champ, mais peuvent aussi se trouver sur l'ensemble de la parcelle. Il est aussi possible de trouver des plantes situées sur les bordures extérieures du champ (route, bordure verte) et qui ne seront donc pas éliminées par le travail du sol de la parcelle.

Dans ce département, les relevés réalisés ne représentent sans doute qu'une partie de la répartition exacte de l'espèce car elle semble être répandue sur une surface importante, avec dans les zones citées des densités très variables.

Enfin, plus à l'ouest du département, *A. artemisiifolia* est présente en divers

endroits le long de la route reliant Paray-le-Monial à Roanne, avec des densités qui peuvent être importantes sur des aménagements routiers récents. L'espèce est présente sur le bord des routes où son contrôle ne semble pas assuré avec succès par les opérations d'entretien.

D'un point de vue général, le développement de l'espèce est une réalité en Saône-et-Loire et mériterait certainement une prise en compte de la part des pouvoirs publics notamment à cause de la proximité de populations à forte densité avec des zones résidentielles.

En Côte-d'Or

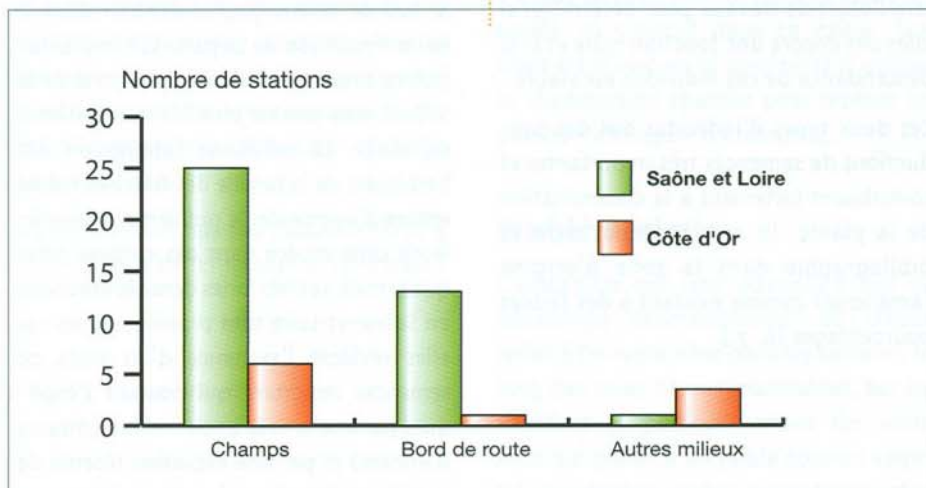
Quelques stations d'ambrosie ont été identifiées en Côte-d'Or, principalement au Sud de Dijon (Figure). Ces implantations semblent récentes (de 1 à 10 ans). Suivant les zones, la plante est connue ou non des agriculteurs. L'arrivée de l'espèce dans le département, signalée au cours de ces dernières années [4], est donc bien vérifiée. Les individus ont été retrouvés essentiellement dans des parcelles cultivées, mais restent cantonnés dans les bordures des parcelles.

Il a aussi été retrouvé une station ancienne [5] qui existe toujours avec une surface et une densité de plantes très importantes. Très peu de plantes sont visibles en dehors du fond de la sablière, et la limite très stricte de la présence de l'espèce dans cette station semble être liée à une écologie particulière du milieu. Cette population ancienne « naturalisée » (plus de 50 ans) a donc un statut totalement différent des populations se développant dans les champs qui marquent le front de colonisation actuel.

Les populations rencontrées en Côte-d'Or sont encore cryptiques et à faible densité. Néanmoins, il est très probable que nous ayons à faire face à un processus dynamique et que le front de colonisation de cette espèce soit en train de progresser vers le nord de la région.

Sur les deux départements, notre enquête montre que l'ambrosie se trouve principalement dans les parcelles cultivées (Figure).

Répartition des stations en fonction des milieux.
Area distribution according to the environment.





Observations réalisées sur l'ambrosie

Reproduction

L'ambrosie est une espèce dite monoïque, c'est-à-dire qui porte sur le même pied des fleurs mâles et des fleurs femelles bien distinctes. Les fleurs mâles regroupées en petits capitules, sont situées sur des inflorescences terminales. C'est une espèce anémophile (dispersion du pollen par le vent), ce qui implique généralement chez ce genre de plantes une production très importante de pollen pour assurer le succès de la reproduction.

Les fleurs femelles apparaissent plus tardivement. Elles sont en capitules, regroupées par 2 ou par 4 (1 fleur par capitule) et sont situées à l'aisselle des feuilles supérieures.

Au cours de ces premières observations, il a pu être aussi observé quelques individus avec des morphologies florales différentes.

Tout d'abord des plantes classiquement monoïques mais qui développent à l'aisselle des feuilles supérieures des axes où l'on peut observer plusieurs capitules de fleurs femelles. D'autre part, des individus dont toutes les fleurs femelles semblent fertiles. La biologie de ces plantes fera l'objet de travaux pour déterminer si elles ont encore une fonction mâle et si la descendance de ces individus est viable.

Ces deux types d'individus ont des productions de semences très importantes et contribuent fortement à la dissémination de la plante. Ils sont reconnus dans la bibliographie dans la zone d'origine (Amérique) comme existant à des faibles pourcentages [6, 7].

Herbivorie

Au cours de l'été 2003, il a été observé sur la quasi totalité des populations d'ambrosie bourguignonne, une chenille (identifiée par l'OPIE* de Guyancourt sous le nom de *Helicoverpa armigera* (Hübner) — Lépidoptère, Noctuidae, Heliiothinae — dont on a pu vérifier qu'elle consommait bien la plante (feuilles et fleurs des inflorescences mâles).

Il sera important de vérifier au cours des prochaines années si ce papillon peut constituer un facteur de régulation de l'ambrosie. Toutefois, il semblerait que cette noctuelle ait connu un développement spectaculaire au cours de l'été 2003 avec des densités de l'espèce extrêmement fortes et une remontée peu courante de l'espèce vers le nord de la France [8]. Le caractère « ravageur » de cette espèce sur les cultures de tomate par exemple en exclut a priori toute utilisation volontaire dans le cadre d'une lutte biologique contre l'ambrosie. Mais les relations entre ces deux « nuisibles » méritent d'être étudiées.

Conclusion

Il apparaît donc que *A. artemisiifolia* est maintenant très fortement implantée dans le Sud de la Bourgogne. Contrairement à notre hypothèse de départ, son implantation ne semble pas liée à la proximité de la Saône, mais semble plus liée aux systèmes culturaux. La prochaine suppression des herbicides de la famille des triazines risque encore d'augmenter le problème de contrôle de cette espèce dans des cultures telles que le maïs. Les très fortes densités observées en Saône-et-Loire sont problématiques car elles révèlent l'existence d'un stock de semences important qui pourrait s'expliquer par une arrivée ancienne (une dizaine d'années) et par une explosion récente de la taille et de la densité des populations.

Références

- 1) HECKEL E., Sur l'*Ambrosia artemisiifolia* L. et sa naturalisation - Bulletin Société Botanique de France 1906 ; 53 : 600-20.
- 2) BONNOT E.-J., *Ambrosia artemisiifolia* L. Bulletin Mensuel Société Linnéenne de Lyon 1967 ; 8 (36) : 348-59.
- 3) DÉCHAMP C., CALLEJA M., DEVILLER P., HARF R., MÉON H., 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-La Défense des Végétaux 2001 ; 538 : 13-6.
- 4) PALLEAU J.P., CUNIN G., DAVID J.C., Les Flores particulières de Bourgogne Franche-Comté. Perspectives Agricoles décembre 1998 ; 241 : 77-80.
- 5) BOUCHARD J., BUGNON F., CHEVASSUS P., POETITBERGHIEN A., Contributions à l'étude de la Flore Bourguignonne (2 notes). Bulletin Scientifique de Bourgogne 1955 ; 16 : 157-64.
- 6) BASSET I.J. et CROMPTON R.W., The biology of Canadian weeds. II. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. Can.J.Plant Sci. 1975; 55: 463-476.
- 7) CLARK G.H. et FLETCHER J., Farm weeds of Canada. Dept. of Agriculture. 2nd ed, Classic reprint serie, 1906 ; p. 97.
- 8) BUES R., KOUASSI A.S., TOUBON J.F., La noctuelle *Helicoverpa armigera* (Hübner) — Cycle évolutif, dégâts en France en 2003 et résistances aux insecticides. Phytoma-La Défense des Végétaux février 2003 ; 568 : 29-33.

*Office pour les insectes et leur environnement.

Annexe 9: Article de vulgarisation

Chauvel B, Fumanal B, Dessaint F, Bretagnolle F (2006) Extension d'*Ambrosia artemisiifolia* L. dans le département de la Côte d'Or. *Le Monde des Plantes* 490, 1-5.

Le MONDE des PLANTES

INTERMEDIAIRE DES BOTANISTES
FONDE EN 1898 PAR H. LEVEILLE

Tél. : 05 62 95 85 30 ; Fax : 05 62 85 03 48

Courriel : lemonde.desplantes@laposte.net

REDACTION :

Gérard LARGIER, Thierry GAUQUELIN, Guy JALUT

TRESORERIE : LE MONDE DES PLANTES

C.C.P.2420-92 K Toulouse

ADRESSE :

ASSOCIATION GESTIONNAIRE DU MONDE DES PLANTES

Conservatoire botanique pyrénéen Vallon de Salut BP 315

65203 Bagnères de Bigorre Cedex

EXTENSION D'*AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. DANS LE DEPARTEMENT DE LA COTE D'OR

par Bruno Chauvel¹, Boris Fumanal, Fabrice Dessaint et François Bretagnolle

¹ INRA – UMR Biologie et Gestion des Adventices. 17 rue Sully, BP 86510, F-21065 Dijon Cedex. Courriel : bruno.chauvel@dijon.inra.fr

L'ambrosie à feuilles d'armoise, *Ambrosia artemisiifolia* L., est actuellement citée parmi les espèces envahissantes du territoire français (MULLER, 2004). Chez de nombreuses personnes, cette Astéragée, originaire du continent Nord-Américain, est responsable de rhinite, d'urticaire et même d'eczéma au point de faire en 2005 l'objet d'arrêtés d'éradication obligatoire (visant à limiter la production de pollen) dans sept départements français autour du Couloir rhodanien, ce qui est exceptionnel pour un végétal supérieur. En région Rhône-Alpes, l'ambrosie est en passe de devenir, dans certaines zones, la première plante du paysage à partir du 15 août grâce à sa capacité à occuper des milieux aussi différents que les bords de route, les berges caillouteuses des rivières, les parcelles cultivées, ou les zones d'aménagements urbains.

Appelée « herbe à poux » au Québec (« common ragweed » du côté anglophone), cette espèce annuelle d'ambrosie a de l'autre côté de l'Atlantique, un statut écologique peu différent de celui observé en France et se développe de façon importante dans les milieux perturbés par l'homme ainsi que dans les cultures. Les allergies liées à son pollen sont connues depuis la fin du XIX^e siècle en Amérique du Nord. Tout comme en France, l'espèce y fait l'objet de campagnes d'informations avec des tentatives régulières d'éradication par arrachage aux abords des grandes villes. L'ambrosie est un problème qui est connu et étudié à l'échelle mondiale en Asie (Chine, Japon), Océanie (Australie), en Europe Centrale (Hongrie, Bulgarie, ...) et en Amérique du Nord, du Canada jusqu'en Louisiane où la « massicot », nom qui lui est donné par les Cajuns (Holmes, 1990), occupe aussi des surfaces très importantes.

Apparue en France vers 1863 dans le département de l'Allier (OLIVIER, 1904), confirmée officiellement une dizaine d'années plus tard (FOURNIER & DE SCHOENEFELD, 1875), *A. artemisiifolia* est signalée ensuite en de nombreux endroits et à différentes époques (DESSAINT & al., 2005). Des semences de légumineuses (*Trifolium pratense* L.) constitueraient le premier vecteur d'arrivée de l'ambrosie (OLIVIER, 1904). La morphologie particulière de cette plante par rapport aux autres espèces de la flore française permet son identification rapide par un grand nombre de botanistes

et son apparition dans une nouvelle zone fait qu'elle est citée régulièrement dans des notes floristiques du Monde des Plantes (GUERIN, 1909 ; BERTON, 1948 ; ... ; DELEUIL, 1967 ; ... ; LITZLER, 2005).

Jusqu'à récemment, la Côte d'Or semblait ne pas faire partie des zones envahies par la plante. Si la flore locale la plus récente signalait bien sa présence (BUGNON & al., 1993), les quelques localisations indiquées étaient anciennes et ne laissaient pas penser à une extension ou à une naturalisation de l'espèce. Un premier état des lieux en 2003 (CARVIN & al., 2003) avait permis de constater qu'il existait de très fortes populations en Saône et Loire y compris dans le nord de ce département où l'espèce est répertoriée depuis longtemps (CHATEAU & ROSSIGNOL, 1936). De plus, ce premier travail nous avait permis de retrouver en Côte d'Or une des localisations données par la *Flore de BUGNON* et de découvrir quelques nouvelles localités.

A partir de relevés réalisés en 2004 et 2005 et d'un travail d'enquêtes réalisées auprès d'agriculteurs (CHAUVEL & al., 2005), l'objectif de cette note est de faire un état des lieux de la présence de l'ambrosie à feuilles d'armoise dans le département de la Côte d'Or.

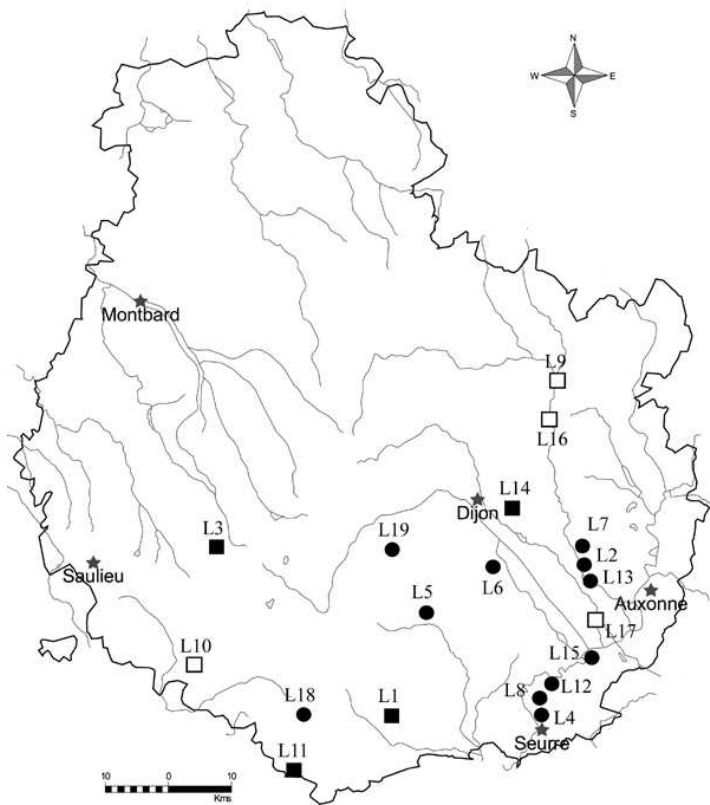
Méthode

Si le travail de 2003 avait eu pour objectif de parcourir au hasard le sud du département de la Côte d'Or en partant des localisations du nord de la Saône et Loire et en privilégiant les parcelles cultivées en tournesol le long de la Saône, les relevés de 2004 et de 2005 ont été réalisés pendant les mois de juillet et d'août à partir d'informations recueillies auprès de botanistes, de techniciens d'organismes agricoles et d'une enquête nationale réalisée en 2004 auprès du monde agricole (CHAUVEL & al., 2005).

Seules les informations qui ont pu être effectivement vérifiées sur le terrain, sont indiquées dans le tableau 1. Ainsi, trois autres signalisations n'ont pas pu être confirmées pour le moment. Pour chaque localisation sont indiqués l'année d'observation, la densité de plantes, la surface occupée et le type de milieu.

Code	Communes Date 1 ^{ère} identification	Milieu Surface	Effectif la première année d'observation	Remarques sur la localisation
L1	Beaune 2005	Talus d'un aménagement routier 500 m ²	Une centaine de plantes	Pas de terres rapportées lors de l'aménagement
L2	Beire le Fort 2004	2 parcelles cultivées (intercultures) et bord de chemin - (2 x 1000 m ²)	Plusieurs centaines de plantes	Vérifiée 2005.
L3	Chailly sur Armançon 2004	Bord de route D977 bis sur une centaine de mètres	Moins d'une centaine de plantes	
L4	Champblanc 2003	Parcelle cultivée (soja) 100 m ²	Une centaine de plantes	Vérifiée en 2004 et 2005.
L5	Concoeur et Corboin 2003	Parcelles cultivées. Bord de chemin. Sur plusieurs hectares	Plusieurs centaines de plantes	Vérifiée en 2004, 2005. En forte régression sous l'action des agriculteurs
L6	Fenay 2005	Bordure intérieure de parcelle cultivée (jachère semée) sur 500 m ²	Plusieurs centaines de plantes	Jachère annuelle
L7	Labergement Foigney 2003	Principalement deux parcelles cultivées (intercultures) et sur une gravière + bords de chemin - (2 x 1000 m ²)	Plus d'un millier de plantes	Observation de plantes dispersées sur toute la commune, le sable de la gravière étant utilisée par les particuliers et les agriculteurs
L8	Labruyère 2003	Parcelle cultivée (tournesol) et bord de chemin sur 500 m ²	Près d'une centaine de plantes	Vérifiée en 2004, 2005.
L9	Lux 2003	Sur fond de gravières abandonnées Plusieurs hectares	Plusieurs centaines de milliers de plantes	Vérifiée en 2004, 2005. Pas de plantes observées hors des gravières
L10	Magnien 2004	Ancienne carrière Sur environ 100 m ²	Plusieurs centaines de plantes	Vérifiée 2005
L11	Nolay 2005	Bord de route départementale D973 sur 5 km en bordures linéaires	Plusieurs centaines de plantes	Vérifiée 2005
L12	Pagny la Ville 2003	Parcelle cultivée interculture Bord de route	Plus d'un millier de plantes	Vérifiée en 2004, 2005 – semble en extension. Connue des agriculteurs
L13	Pluvet 2005	Bord de chemin. Zone de stockage betteraves. Environ 1000 m ² en plusieurs points	Près d'un millier de plantes	Connue des agriculteurs
L14	Quetigny 2003	Zone de stockage de gravier pour entretien routier. Sur environ 100 m ²	Près d'une centaine de plantes.	En légère extension en 2004 et 2005 (surface, densité)
L15	Saint Jean de Losne 2004	Parcelle cultivée interculture (environ 1000 m ²) et jardin privé	Moins d'une centaine de plantes	Non retrouvée en 2005
L16	Spoy 2004	Friche basse en bordure de gravière Sur environ 1000 m ²	Plusieurs centaines de plantes	Vérifiée en 2005.
L17	Trouhans 2005	Friche basse Sur environ 1000 m ²	Plusieurs centaines de plantes	Ancienne gare SNCF
L18	Thury 2005	Parcelle cultivée. Interculture. Dépôt de fumier Sur environ 5 ha, en petites parcelles	Plus d'un millier de plantes	
L19	Urcy 2003	Parcelle cultivée – interculture Sur environ 1 ha	Plus d'un millier de plantes	Vérifiée en 2004, non retrouvée en 2005 semis de colza.

Tableau 1 : localisation et caractéristiques des populations d'*Ambrosia artemisiifolia* actuellement identifiées en Côte d'Or (cf. carte 1)



Carte 1 : localisation des populations d'*Ambrosia artemisiifolia* en Côte d'Or

- : Zone fortement anthropisée (bord de route, talus)
- : Zone anciennement anthropisée (gravières, carrières abandonnées)
- : Parcelle cultivée

Résultats – Discussion

Sur les trois années, nous avons pu mettre en évidence 19 localités (cf. Carte 1) avec des populations d'ambrosies à feuilles d'armoise qui sont situées essentiellement dans le sud du département et dont les caractéristiques sont très variables (tableau 1). La majorité de ces populations (11 sur 19) ont été observées dans des parcelles cultivées. L'ambrosie a été retrouvée en grande partie dans des parcelles en situation d'interculture après une culture d'hiver (blé et colza) où elle est plus facilement repérable. Dans ce cas, les plantes ont généralement germé sous le couvert de la culture, ont été coupées à la moisson et finissent leur cycle dans les chaumes. Mais, lors de ces trois années, les densités les plus importantes en milieu cultivé ont été observées dans des cultures de tournesol, la proximité botanique des deux espèces rendant le désherbage chimique plus complexe. La densité de plantes est généralement plus importante sur les bordures des parcelles. Si les densités peuvent être élevées (plus de 10 plantes/m²), l'espèce reste localisée dans la parcelle cultivée, même s'il est possible de trouver quelques plantes sur les bords voisins de chemin ou de route. C'est dans la région Genlis (L2, L7 et L13) qu'*A. artemisiifolia* semble s'être le plus «échappée» des parcelles cultivées en commençant à coloniser les bords de chemin et des zones de stockage.

Des colonisations de bords de route comme celles observées dans la région Lyonnaise par exemple, n'ont été trouvées qu'en deux endroits (L3 et L11 – zones fortement anthropisées. Si la proximité des populations de Saône et

Loire explique l'importante présence de plantes à Nolay (L11), les quelques plantes aux environs de Chailly sur Armançon (L3) ne peuvent s'expliquer que par le transport de matériaux destinés à l'entretien de la voirie. C'est d'ailleurs sur une zone de stockage de graviers qu'a été retrouvée la population à proximité de Dijon (L14). Enfin, il a été retrouvé trois autres populations sur des zones anciennement liées à des activités humaines (anciennes carrières et gravières - L9, L10, et L16) dans lesquelles l'ambrosie profite, en tant que plante pionnière et opportuniste, de la place délaissée pour se développer.

Cet inventaire non exhaustif, est cependant certainement représentatif de la présence de l'ambrosie dans les champs du fait de son statut très problématique en tant qu'adventice. Globalement, les populations identifiées sont situées dans le sud de la Côte d'Or et pourraient constituer le «front nord» de colonisation de l'espèce en continuité avec les populations des environs de Chalon sur Saône. Six localités supplémentaires sont données par le site Internet de l'Inventaire national du patrimoine naturel (Muséum national d'histoire naturelle), toutes situées dans le sud du département. La colonisation se ferait donc principalement par les zones cultivées. Il faut noter que malgré l'arrivée relativement récente de ces plantes, quel que soit le milieu, il n'est pas possible d'obtenir auprès des agriculteurs ou des gestionnaires des données précises sur les modalités exactes d'introduction de l'ambrosie.

D'un point de vue historique, l'installation d'*A. artemisiifolia* semble récente en Côte d'Or. La famille des Ambrosiacées n'est pas citée dans la *Flore de la Côte d'Or* de LOREY & DURET (1831) et seul le genre *Xanthium* apparaît dans les flores de la Côte d'Or de ROYER (1881) et de VIALLANES & D'ARBAUMONT (1926). POINSOT (1972) ne semble pas la connaître en Côte d'Or, mais la décrit comme naturalisée sur les bords de la Loire dans la Nièvre.

De même, il n'existe que très peu de parts d'herbiers d'ambrosie pour la Côte d'Or ; l'enquête nationale que nous avons réalisée dans les collections d'herbiers en France (DESSAINT & al., 2005) nous a permis de retrouver à Dijon seulement trois parts dans les collections du Muséum d'histoire naturelle et de l'Université. Les étiquettes indiquent que la plante a été trouvée deux années de suite dans deux stations très proches (champs et vigne) à proximité de Dijon au début des années 1950. La zone est aujourd'hui en grande partie construite et aucune plante n'a pu être retrouvée à ces endroits.

Ambrosia artemisiifolia : une obsidionale en Côte d'Or ?

Le cas de la population retrouvée à Lux (L9) à 25 km au nord est de Dijon pourrait avoir une origine différente. C'est une population ancienne qui a été signalée par BOUCHARD & al. en 1955, mais la localisation exacte des plantes n'est pas précisée dans l'article. Les deux principales gravières de plusieurs hectares où l'on retrouve la plante aujourd'hui datent des années 1970 et doivent certainement comprendre la zone étudiée en 1955. La situation est assez exceptionnelle avec une forte densité d'ambrosies sur plusieurs hectares, certaines zones présentant 100 % de recouvrement sur la partie la plus profonde. Mais on observe une disparition très rapide de la plante dans les parties moins profondes et une absence totale dans les parcelles cultivées aux alentours de la gravière. Cette population, qui semble donc naturalisée à cet endroit, n'est

donc pas liée au front de colonisation observé dans le sud du département.

Sur le site de Lux, la présence de *A. artemisiifolia* pourrait être liée au stationnement de troupes Américaines dans les environs au cours de la première guerre mondiale. Dans le village d'Is sur Tille situé à 10 km, se trouvait une des grandes bases arrière de cette armée (Camp Williams) avec une gare de triage et de nombreux entrepôts (PERIA, 2005). Sur le site même de Lux (VALENTIN, 2005), se trouvait un camp de remonte et un hôpital vétérinaire dans lequel étaient soignés les chevaux utilisés pour les combats. D'après les photographies d'époque, le site de l'hôpital vétérinaire n'est qu'à trois kilomètres sur la route des gravières actuelles. Le fourrage pour les animaux, en partie apporté du continent nord américain pourrait donc être le vecteur d'introduction de cette population d'ambrosies de Lux. Ceci ne reste qu'une hypothèse ; elle semble néanmoins raisonnable au vu des documents à notre disposition.

Le caractère « obsidional - ou polémochore » (« *le qualificatif obsidional s'applique aux végétaux dont la présence est liée à des mouvements de troupes lors des conflits militaires* », voir pour une revue complète l'article de PARENT, 1990) de *A. artemisiifolia* a déjà été observé dans différents endroits. DAVEAU & MAURY (1922) la citent parmi la quinzaine de plantes nord américaines introduites avec les fourrages des armées alliées. Dans le Berry, l'espèce est signalée sur trois anciens camps américains (MARTIN, 1929). A Bordeaux, JEANJEAN (1961) la signale aussi sur les appontements de débarquement des troupes américaines ainsi que dans le camp voisin. BRANDICOURT (1929) l'identifie parmi la flore étrangère liée à la présence des troupes alliées dans la région d'Amiens en 1917. Des parts herbiers viennent confirmer cette origine « militaire ». Une part de l'herbier général à l'Institut botanique de Montpellier décrit la plante sur le camp américain de Bordeaux et trois autres parts (Herbiers de Bordeaux et Montpellier) la situent sur les appontements de Bassens où débarquaient les troupes américaines. Trois parts du Muséum d'histoire naturelle du Mans (Herbier DESNOS) la décrivent au Mans et à Saint-Nazaire sur des emplacements des camps de remonte de la cavalerie américaine. On peut noter que, si à Bordeaux la population d'ambrosie est restée très localisée (ANIOTSBEHERE et DUSSAUSSOIS, 2003), les populations du Mans et de Saint-Nazaire sont signalées comme ayant disparu au début des années 1930. Les plantes signalées à Amiens pendant la première guerre mondiale, ne semblent pas non plus s'être naturalisées.

Par quelles voies l'espèce se disperse t'elle en Côte d'Or ?

Comme cela est observé dans la vallée de la Dordogne (FELZINES, 2004), les parcelles cultivées semblent constituer le milieu pionnier dans lequel s'installe l'ambrosie en Côte d'Or. Une des hypothèses de départ était que la Saône pouvait constituer un moyen de diffusion pour l'ambrosie. Toutefois, si des parcelles cultivées (maïs - tournesol) peuvent jouxter la rivière, ce sont surtout des prairies que l'on observe le long des berges. Ce type de milieu est particulièrement défavorable à l'ambrosie et nous n'avons pas observé de populations le long de la Saône alors que la vallée de la Loire en Bourgogne, beaucoup moins canalisée, est fortement colonisée par l'ambrosie (POINSOT, 1972).

Globalement, la diffusion de l'espèce semble uniquement liée aux activités humaines. Les moissonneuses batteuses semblent être le principal vecteur de diffusion des semences dans les milieux cultivés des régions de petites exploitations (Drôme, Gard, ...) où le travail de récolte est assuré par des entrepreneurs. En Côte d'Or, où les agriculteurs possèdent en grande majorité leur propre machine, ce type de diffusion est donc certainement plus limité. La diffusion par les graines vendues pour l'oïsellerie (CHAUVEL & *al.*, 2004), si elle a bien été constatée en Côte d'Or, n'est certainement pas responsable des situations observées. Enfin, pour ce département, le transport de matériaux d'entretien de voiries semble, à un degré moindre, aussi impliqué dans le développement de l'espèce. Pour prévenir toute extension, la société locale d'autoroutes repère et détruit systématiquement les plantes observées le long de ses voies de circulation.

Du fait du manque d'informations, il reste deux hypothèses, pour expliquer le développement de l'espèce, liées à la culture du tournesol : i) l'ambrosie aurait pu être amenée avec des semences issues de quelques lots mal triés de cette culture. Si la réglementation sur la production de semences de tournesol destinées au semis est aujourd'hui très stricte, on ne peut pas rejeter totalement cette hypothèse, bien qu'elle ne semble pas expliquer toutes les situations. ii) la culture de tournesol, par la relativement faible efficacité de désherbage sur ambrosie que l'on y observe, serait le révélateur de la présence de micro-populations d'ambrosies anciennement installées. Cette hypothèse impliquerait que la plante ait échappé aux botanistes locaux, ce qui est possible vu son positionnement dans les parcelles cultivées, mais tout de même assez peu probable. Enfin, pour certaines localisations comme L19, le vecteur d'arrivée de la plante restera un mystère. Cette parcelle cultivée est isolée, n'a jamais été cultivée avec du tournesol et l'hypothèse avancée par l'agriculteur (dissémination par des promeneurs) sera difficile à confirmer.

Faut-il éradiquer l'ambrosie en Côte d'Or ?

Les campagnes d'éradication menées contre cette espèce à pollen très allergisant, ont une efficacité réduite du fait de la durée de vie importante des semences d'ambrosie dans le sol (supérieure à 10 années - BASSET & CROMPTON, 1975). Historiquement, il semble que seules les actions menées en Gaspésie dans les années 1930 aient été couronnées de succès (COLLINS, 1990). En effet, tenter son élimination dans des zones où l'espèce est présente depuis plusieurs années risque d'être inutile à moins de passages répétés pour épuiser les importants stocks de semences dans le sol. C'est seulement dans des zones très récemment colonisées que cette pratique d'éradication par arrachage reste efficace à court terme. Dans les parcelles cultivées, l'alternance des cultures, un contrôle chimique ou mécanique pendant la période d'interculture pour empêcher la montée à graines peut dans ces cas précis amener à la disparition rapide de la plante. Du fait de la réalité du problème de santé publique, de la gestion complexe de l'ambrosie en tant que mauvaise herbe, des coûts globaux actuellement importants engagés en région Rhône Alpes (plus de 500 000 euros en 2003), une éradication en Côte d'Or dans les nouveaux milieux qu'elles colonisent, semble une prévention nécessaire, voire obligatoire.

Toutefois, d'un point de vue écologique, cette espèce ne semble pas actuellement poser de problèmes particuliers.

Elle se développe dans des milieux faiblement végétalisés et semble occuper une « niche écologique » (germination estivale, milieu perturbé, tolérance au stress hydrique) laissée libre par les autres espèces. On la retrouve d'ailleurs aussi dans les parcelles cultivées à côté d'autres xénophytes estivales telles que *Amaranthus* spp., *Datura stramonium* L., *Solanum nigrum* L., *Xanthium strumarium* L.

Enfin, il faut noter que l'installation et l'envahissement du territoire par l'ambrosie n'a pas toujours été une évidence. En 1875, la Société Botanique de Lyon s'interrogeait sur la possibilité réelle de maintien de l'espèce après avoir constaté de fortes diminutions de densités dans les premières zones d'arrivée. BLANC (1912), dans un suivi qu'il faisait d'une colonie d'ambrosies à Berre dans les environs de Marseille, constatait même « avec satisfaction qu'elle ne cessait de s'accroître ». La problématique a beaucoup évolué aujourd'hui.

Remerciements

Sont remerciées toutes les personnes qui ont contribué à ce travail par leur aide bibliographique ou leur aide sur le terrain : Etienne CUENOT Société APRR, Guillaume FRIED (INRA), Etienne GAUJOUR, Yves MIGNOTTE MHN Dijon, Jean Paul VIARD Société PRESTAGRO, et Eric VIEREN (INRA).

Bibliographie

- ANIOTSBEHERE J.C. & DUSSAUSOIS G., 2003. Les xénophytes et invasives en Gironde (2^{ème} partie). *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux*, **31** (3) : 127-150.
- BASSET I.J. & CROMPTON R.W., 1975. The biology of Canadian weeds. 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC., *Canadian Journal of Plant Science*, **55** : 463-476.
- BERTON A., 1948. Plantes de Douai. *Le Monde des Plantes*, **249** : 2-3.
- BLANC P., 1912. A travers la Provence – Sur les plantes adventices naturalisées à Berre (B~du~R.). *Revue Horticole des Bouches-du-Rhône*, **58** (702) : 198-199.
- BOUCHARD J., BUGNON F., CHEVASSUS P. & POETTBERGHEN A., 1955. Contributions à l'étude de la Flore Bourguignonne (2^{ème} note), *Bulletin Scientifique de Bourgogne*, **16** : 157-164.
- BRANDICOURT V., 1929. Liste des plantes étrangères à la flore Picarde récoltées à Amiens – à moins d'indications contraires – de 1915 à 1918. *Bulletin de la Société Linnéenne du Nord de la France*, **XXIV** (418) : 41-44.
- BUGNON F., FELZINES J.C., LOISEAU J.E. & ROYER J.M., 1993. Nouvelle Flore de Bourgogne, **I**. Catalogue général et fichier bibliographique. *Bulletin Scientifique de Bourgogne*, Hors série, 217 p.
- CARVIN C., CHAUVEL B., BRETAGNOLLE F. & CUENOT E., 2003. Mise au point sur la présence de l'espèce *Ambrosia artemisiifolia* L. dans les départements de Côte d'Or et de Saône et Loire. *Bulletin Scientifique de Bourgogne*, **51** (2) : 18-23.
- CHATEAU E. & ROSSIGNOL F., 1936. *Catalogue des plantes de Saône et Loire*. La Physiophile. Ed. Gauthier 450 p.
- CHAUVEL B., DESSAINT F., LONCHAMP J.P. & GASQUEZ J., 2005. Cinq élues et des candidates – Enquête sur les mauvaises herbes envahissantes en grandes cultures en France. *Phytoma – La défense des végétaux*, **578** : 16-20.
- CHAUVEL B., VIEREN E., FUMANAL B. & BRETAGNOLLE F., 2004. Possibilité de dissémination d'*Ambrosia artemisiifolia* L. via les semences de tournesol. In : *XII^{ème} Colloque international sur la biologie des mauvaises herbes (Dijon, 31 août-2 septembre 2004)*. Association nationale pour la protection des plantes, Paris, pp. 445-452.

COLLINS L., 1990. La campagne d'éradication de l'herbe à poux en Gaspésie. *Quatre-temps, Bulletin de la Société d'animation du Jardin et de l'Institut botaniques de Montréal*, **3** (14) : 25-27.

DAVEAU J. & MAURY, 1922. Note sur quelques plantes adventices introduites en France par les fourrages des armées alliées (1915-1921). In : *Association française pour l'avancement des sciences – Congrès de Montpellier*, Masson, Paris. pp. 358-364.

DELEUIL G., 1967. Contribution à l'étude de la flore provençale. *Le Monde des Plantes*, **354** : 8.

DESSAINT F., CHAUVEL B. & BRETAGNOLLE F., 2005. L'ambrosie : chronique de l'extension d'un « polluant biologique » en France. *Médecine/Sciences*, **21** : 207-209.

FELZINES J.C., 2004. Introduction et naturalisation d'espèces dans les groupements végétaux aquatiques et alluviaux de la Dordogne Quercynoise : situation actuelle et modifications au cours du XX^{ème} siècle. *Le Monde des Plantes*, **484** : 21-24.

FOURNIER & DE SCHOENEFELD, 1875. *Ambrosia artemisiifolia* L. ; par M. Ascherson – In : *Revue bibliographique (Avril-juin 1875)*. *Bulletin de la Société Botanique de France*, **22** : 78-79.

GUERIN M.J., 1909. Note floristique sur la flore provençale. *Le Monde des Plantes*. **56-57** : 13.

HOLMES W.C., 1990. *Flore Louisiane. An ethno-botanical study of french-speaking Louisiana*. Ed. Center for Louisiana Study. Lafayette. 149 p.

JEANJEAN, A.F., 1961. Catalogue des plantes vasculaires de la Gironde. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, **99** : 332 p.

LITZLER P., 2005. Nouveaux loisirs botaniques de retraite (V). *Le Monde des Plantes*, **486** : 12-13.

LOREY M. & DURET D., 1831. *Flore de la Côte d'Or ou description des plantes indigènes et des espèces le plus généralement cultivées et acclimatées observées jusqu'à ce jour dans ce département*. Imp. de Douiller, Dijon, 2 vol.: 1131 p.

MARTIN M., 1929. Communication du 28 février. *Bulletin de la Société Historique du Cher*. **212** : non paginé.

MULLER S., (coord.) 2004. Plantes invasives en France. Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 168 p. (Patrimoines naturels, 62).

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE. *Ambrosia artemisiifolia* L. <http://inpn.mnhn.fr/isb/flora/index.jsp>. Consultation janvier 2006.

OLIVIER E., 1904. *Ambrosia artemisiaefolia* L. *Revue Scientifique du Bourbonnais et du centre de la France*, **17** : 151-153.

PARENT, G.H., 1990. Les Plantes obsidionales de Lorraine. *Bulletin de la société d'histoire naturelle de la Moselle*. **45**, 51-118.

PERIA H.N., 2005. La gare régulatrice d'Is sur Tille durant la grande guerre 1914-1918. In : *Recueil de notes sur les gares régulatrices d'Is sur Tille durant la guerre 1914-1918*. Ed. Société d'Histoire Tille/Ignon, Is sur Tille, pp. 35-48.

POINSOT H., 1972. *Flore de Bourgogne*. Librairie de l'Université, Dijon. XII-401 p.

ROYER C., 1881. *Flore de la Côte d'Or avec détermination par les parties souterraines*. Imp. Savy, Paris, **2** : 693 p.

VALENTIN M., 2005. Le dépôt de remonte et l'hôpital vétérinaire. In : *Recueil de notes sur les gares régulatrices d'Is sur Tille durant la guerre 1914-1918*. Ed. Société d'Histoire Tille/Ignon, Is sur Tille, pp. 163-168.

VIALLANES A. & D'ARBAUMONT J., 1926. *Flore de la Côte d'Or contenant la description des plantes vasculaires spontanées ou cultivées en grand dans ce département*. Imp. Darantière, Dijon. 526 p.

Annexe 10: Article de vulgarisation

Fumanal B, Chauvel B (2007) Biologie et écologie de l'ambroisie : explication d'un succès.
Perspectives Agricoles 332, 6-7.

Biologie et écologie

Pourquoi un tel succès ?

L'ambrosie à feuilles d'armoise est une espèce originaire d'Amérique du Nord, introduite en France dans les années 1860. Quelles sont les caractéristiques de cette adventice ?

© D. Chollet (CETIOM)



L'ambrosie est une plante capable de s'adapter à des milieux et à des niveaux de stress très variés.

Les premières introductions d'*Ambrosia artemisiifolia* L. semblent être liées, au milieu du XIX^e siècle, à des importations de semences de légumineuses. Par la suite, de nombreuses introductions ont eu lieu au cours du 20^e siècle partout en France. L'ambrosie est particulièrement présente dans la vallée du Rhône, mais progresse actuellement vers le nord (Bourgogne) et vers le sud (nord du Languedoc). Un nombre significatif de populations commence également à être signalé en Midi-Pyrénées, Poitou-Charentes, Auvergne et Centre.

Boris Fumanal
Bruno Chauvel
chauvel@dijon.inra.fr

INRA

Description botanique

L'ambrosie à feuilles d'armoise est une plante annuelle de la famille des *Asteraceae* (comme le tournesol). C'est une plante monoïque : ses fleurs mâles (inflorescences terminales) et femelles (aisselle des feuilles supérieures) sont séparées sur un même pied. Cependant, certaines plantes ne possèdent que des fleurs femelles et produisent donc un très grand nombre de semences.

Une plante rudérale

Cette adventice se développe dans les cultures de printemps, dans les intercul-

tures (chaumes de céréales) ainsi que dans les jachères mal entretenues et les friches agricoles. C'est également une plante rudérale, c'est-à-dire qui colonise les habitats perturbés par l'homme (bords de routes, chantiers de construction) ou laissés à l'abandon (gravières, friches urbaines). Enfin, l'ambrosie se développe dans des milieux naturellement perturbés tels que les berges des rivières.

L'ambrosie est capable de se développer sur des substrats extrêmement variés (texture, pH, teneur en éléments nutritifs, etc.). Dans les différents habitats où on

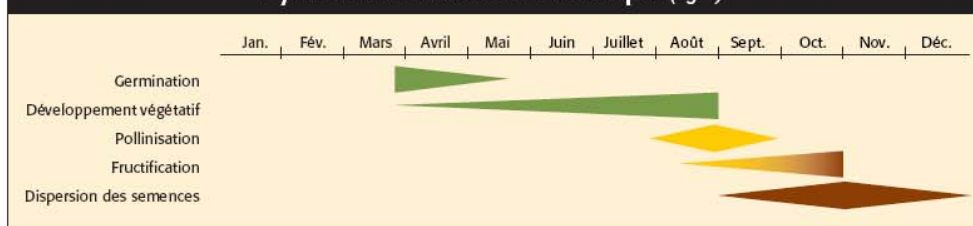
la trouve, l'ambrosie est décrite comme une plante pionnière. Enfin, elle montre une grande tolérance à la sécheresse et au stress causé par le sel au bord des routes.

En revanche, elle ne résiste pas à la concurrence liée à la fermeture du milieu (jachère bien installée, prairie, forêt).

Un cycle tardif et bien adapté

Plante annuelle estivale, l'ambrosie germe à partir du mois de mars. Le développement végétatif se poursuit jusqu'au mois d'août, date à laquelle la pollinisation débute pour se terminer en septembre (figure 1). Une

Cycle de l'ambroisie en Rhône-Alpes (fig. 1)



seule plante est capable de produire des centaines de millions de grains de pollen qui peuvent se déplacer sur de grandes distances. À la mi-août, les fleurs femelles apparaissent et la maturation des semences va se poursuivre jusqu'à la mi-octobre.

L'ambroisie est une plante capable de se développer dans une large gamme de températures (zéro de végétation estimé à 0 °C) avec une température optimale autour de 30 °C. L'ambroisie a un port buissonnant et possède une racine principale pivotante. Les ramifications apparaissent peu de temps après que les feuilles soient devenues alternes. Après broyage ou fauche, l'ambroisie possède de remarquables possibilités de repousses. Ces nouvelles ramifications portent généralement un grand nombre de fleurs femelles, productrices de semences.

La hauteur de la plante est très variable en fonction des habitats colonisés. Elle peut varier de 5 cm sur un bord de route à 200 cm dans une culture de maïs. L'ambroisie s'adapte très bien à la fertilisation azotée (espèce nitrophile). Elle peut produire en moyenne de 300 à 6000 semences en fonction de sa taille, mais en conditions favorables, des productions supérieures à 10000 semences peuvent être observées. La viabilité des semences produites est supérieure à 80 %.

Des semences persistantes

Les semences d'ambroisie sont des akènes ovoïdes durs, munis d'épines, mais

cette ornementation ne semble pas jouer un rôle dans la dispersion. Les akènes, de taille très variable, renferment une graine unique à embryon charnu. Ce sont de grosses semences (3 à 4 mm de long et 1,5 à 2,5 mm de large) avec un poids moyen de 2 à 5 mg. Contrairement à la plupart des mauvaises herbes, l'ambroisie est capable potentiellement de lever jusqu'à 8 cm de profondeur. La dormance des semences est levée par les températures basses de l'hiver. Le stock semencier est persistant avec des semences pouvant rester viables plus de 10 ans dans le sol, ce qui constitue certainement une des principales raisons de l'échec observé dans la gestion de cette espèce. Les semences d'ambroisie possèdent une capacité naturelle de dispersion très faible à l'exception

de la dispersion observée par les cours d'eau (flottaison des semences).

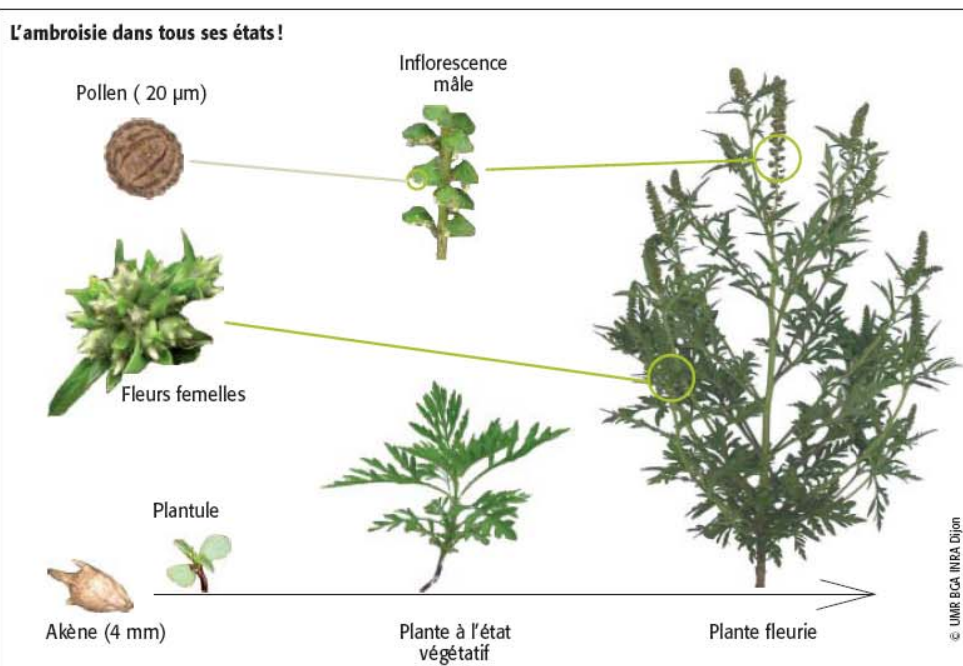
Une biologie avantageuse ?

L'extension de l'ambroisie en France est liée à de multiples facteurs concomitants (développement urbain, évolution des pratiques agricoles, etc.). Cette évolution semble récente (début des années 1970) et s'est parfois accélérée en milieu agricole avec la mise en place des jachères annuelles liées à la PAC, l'extension de la culture du tournesol où les herbicides ne sont pas performants, et dans les milieux non agricoles avec le développement des chantiers de construction et des transports de terre.

Les vecteurs de dispersion de l'espèce en milieu cultivé varient très certainement entre les régions. Historiquement,

l'apport de différents types de matériaux (sables, transport de terre, marnages) a contribué et contribue encore à différents niveaux à la dispersion de l'espèce. Aujourd'hui, le transport des semences d'ambroisie par les moissonneuses-batteuses ou d'autres outils agricoles joue un rôle important. Cependant, la part respective des zones agricoles et non agricoles dans l'extension de l'espèce reste difficile à déterminer.

L'ambroisie, par sa grande plasticité, semble capable de s'adapter à des milieux très différents. Au vu de la répartition du chénopode blanc et de la renouée des oiseaux qui sont écologiquement très proches de l'ambroisie (période de germination, tolérance au stress hydrique, milieux colonisés, etc.), une augmentation de son aire de répartition en France est très probable. Enfin, dans un contexte de changement climatique, l'ambroisie profiterait certainement d'une augmentation de la somme des températures et d'un retard de premières gelées en fin de saison pour se développer dans de nouvelles zones géographiques.



ABSTRACT

Ambrosia artemisiifolia L. (Asteraceae) is an annual plant which was not intentionally introduced from North America in Europe since the end of 19th century. In France, this invasive species causes important threats for human public health due to its allergenic pollen. This species is also a troublesome weed in spring crops, but it also colonizes all other human disturbed habitats. Nevertheless, its spread in natural environments seems to be limited to disturbed ones such as riverbanks.

The aim of this thesis was to study through a multidisciplinary approach, the different biological, genetic and ecological species characteristics, as well as the characteristics of invaded communities which could explain its invasive success in France.

A bibliographic synthesis was realized on the different parameters involved in invasive processes, but also on the current knowledge of *A. artemisiifolia*.

The different life history traits of the species revealed a considerable variability, more particularly for seeds, which suggested the existence of an adapted strategy to colonize variable environments. The high phenotypic plasticity observed in *A. artemisiifolia* explained in part the success of its invasion. The whole population dynamics (rate of increase) is also different among habitats. The limiting factor to the colonization or the maintaining of populations is definitely the habitat stabilization. The occurrence of arbuscular mycorrhizal fungi in the invaded communities may be a facilitating factor in the invasive process of the species.

In addition, the species invasiveness can be also explain by the high levels of genetic diversity observed both in native as well as in introduced populations using different molecular markers (ADNcp, AFLP). These results also suggest that the species was introduced several times, from different origins and with a high number of founders.

Finally, it has been showed that *A. artemisiifolia* possessed an large ecological amplitude, and that it was not specifically associated with a particular vegetal group. Therefore, the species is able to colonize different ecological environments and is potentially able to spread out of its present distribution.

The knowledge obtained through this thesis shows that the invasion of *A. artemisiifolia* is a multifactorial phenomenon. The invasion of that species depends first of all to the conditions met during its introduction and spread (disturbed habitats, anthropogenic dispersal). Then, its generalist character enables it to respond to the abiotic conditions encountered. Our results suggest that in the present context, *A. artemisiifolia* has a considerable potential to spread through France and Europe.

Key words: *Ambrosia artemisiifolia*, invasive plant, life history traits, phenotypic plasticity, genotypic diversity, ecological amplitude.

RÉSUMÉ

Ambrosia artemisiifolia L. (Asteraceae) est une plante annuelle originaire d'Amérique du Nord, introduite accidentellement à la fin du 19^{ème} siècle en Europe. En France, cette espèce envahissante est à l'origine d'importants problèmes de santé publique causés par son pollen allergisant. C'est également une adventice problématique dans certaines cultures de printemps. Plus généralement, l'espèce colonise tous types d'habitats perturbés par l'homme. Son développement dans les milieux naturels semble cependant limité aux habitats régulièrement perturbés (grèves des rivières).

L'objectif de ce travail de thèse a été d'étudier à travers une approche multidisciplinaire, les différentes caractéristiques de l'espèce, tant biologiques, génétiques, qu'écologiques, ainsi que les caractéristiques des communautés envahies, pouvant permettre d'expliquer le succès de son envahissement en France.

Une synthèse bibliographique a été réalisée sur les différents paramètres impliqués dans les phénomènes d'invasions biologiques et sur les connaissances actuelles du modèle étudié, *A. artemisiifolia*.

Les différents traits d'histoire de vie de l'espèce ont révélé une variabilité considérable, en particulier au niveau des semences, ce qui suggère l'existence d'une stratégie adaptée à la colonisation d'environnements variables. L'importante plasticité phénotypique d'*A. artemisiifolia* mise en évidence, explique en partie le succès de cet envahisseur. La dynamique générale des populations (taux d'accroissement) est également différente entre habitats. Le facteur limitant la colonisation ou le maintien des populations est sans conteste la fermeture du milieu. De plus, la présence de mycorhizes à arbuscules dans les communautés envahies serait également un des facteurs susceptibles de faciliter le processus d'envahissement de l'espèce.

D'autre part, le potentiel d'envahissement de cette espèce peut s'expliquer par les niveaux de diversité génétique très élevés des populations natives et introduites, observés à l'aide de différents marqueurs moléculaires (ADNcp, AFLP). Ces résultats suggèrent également que l'espèce a été introduite à de multiples reprises, à partir de différentes sources et avec un nombre important de fondateurs.

Enfin, nos résultats montrent qu'*A. artemisiifolia* possède une amplitude écologique très large et qu'elle n'est pas spécifiquement inféodée à un groupement végétal particulier. L'espèce est donc capable de coloniser des environnements écologiquement différents et peut potentiellement accroître son aire de distribution de manière considérable.

Les connaissances acquises au cours de cette thèse montrent que l'invasion d'*A. artemisiifolia* est un phénomène multifactoriel. L'envahissement de cette espèce dépend avant tout des conditions rencontrées lors de son processus d'introduction et de colonisation (habitats perturbés, dispersion anthropique). Son caractère généraliste lui permet ensuite de pouvoir répondre de manière optimale aux conditions environnementales rencontrées. Nos résultats suggèrent que dans le contexte actuel, *A. artemisiifolia* présente un potentiel d'envahissement considérable en France comme dans le reste de l'Europe.

Mots clés : *Ambrosia artemisiifolia*, plante envahissante, traits d'histoire de vie, plasticité phénotypique, diversité génétique, amplitude écologique.