

COMMUNAUTÉ FRANÇAISE DE BELGIQUE  
UNIVERSITÉ DE LIÈGE – GEMBLoux AGRO-BIO TECH

**RÔLE DU CLIMAT ET DE LA COMPÉTITION  
INTERSPÉCIFIQUE DANS LA LIMITATION DE L'AIRE  
D'INVASION D'*AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA* L. EN  
EUROPE DE L'OUEST**

William ORTMANS

Dissertation originale présentée en vue de l'obtention du grade  
de docteur en sciences agronomiques et ingénierie biologique



Promoteurs : Arnaud MONTY et Grégory MAHY

Année civile : 2016

© Au terme de la loi belge du 30 juin 1994 sur le droit d'auteur et les droits voisins, toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech (ULg).

Le présent document n'engage que son auteur.

COMMUNAUTÉ FRANÇAISE DE BELGIQUE  
UNIVERSITÉ DE LIÈGE – GEMBLoux AGRO-BIO TECH

**RÔLE DU CLIMAT ET DE LA COMPÉTITION  
INTERSPÉCIFIQUE DANS LA LIMITATION DE  
L' AIRE D' INVASION D' *AMBROSIA*  
*ARTEMISIIFOLIA* L. EN EUROPE DE L' OUEST**

William Ortmans

Dissertation originale présentée en vue de l' obtention du grade de docteur en sciences  
agronomiques et ingénierie biologique

Promoteurs : Arnaud MONTY et Grégory MAHY

Année civile : 2016

Ce travail a été financé par le fonds pour la Formation à la Recherche dans l'industrie et dans l'Agriculture (FRS-FNRS).

# Résumé

Le processus d'invasion est fondamentalement inscrit dans une dynamique temporelle et peut être décrit comme un phénomène durant lequel une espèce franchit différentes barrières. Une espèce doit en premier lieu franchir une « barrière géographique » pour être introduite dans un nouveau territoire. Une fois introduite, l'espèce doit survivre aux nouvelles conditions environnementales et être capable de se reproduire, afin de former des populations viables. Elle passe alors la « barrière environnementale » et peut être considérée comme naturalisée. Enfin, elle doit encore franchir la « barrière de la dispersion » et se répandre dans l'environnement pour être considérée comme une espèce invasive. En outre, sur un continent, une espèce peut être à différents stades de franchissement de ces barrières en fonction de la région considérée. On peut ainsi trouver, en fonction des zones géographiques, des populations non-naturalisées qui ne parviennent pas à se maintenir sans apport de propagules, des populations naturalisées, mais qui ne sont pas invasives, et des populations invasives. Cette variation géographique peut résulter, entre autres, d'une variation des conditions environnementales à l'échelle du continent.

L'invasion de l'ambrosie à feuilles d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia* L.) constitue une excellente opportunité d'étudier cet aspect de la biologie des invasions. En effet, l'historique d'invasion et la répartition actuelle de l'espèce sont bien documentés, et mettent en évidence des variations géographiques dans la dynamique d'invasion. En Europe de l'Ouest par exemple, il existe des régions fortement envahies (comme la vallée du Rhône, en France) et des régions où l'espèce n'est pas considérée comme naturalisée ou invasive, plus au nord (comme le Nord de la France, la Belgique et les Pays-Bas).

Dans ce travail de thèse, nous avons testé l'hypothèse que l'aire d'invasion actuelle d'*A. artemisiifolia* était limitée vers le Nord, du fait d'un climat local défavorable ou d'une compétition interspécifique trop importante. Afin d'atteindre cet objectif général, quatre questions ont été posées. 1) Le climat local et/ou la compétition interspécifique causent-ils une variation des performances des individus dans différentes zones de l'aire d'introduction en Europe de l'Ouest ? ; 2) Au nord des zones actuellement envahies, le climat permet-il à de nouvelles populations introduites dans un habitat agricole de se maintenir et de s'accroître ? ; 3) Quelle est l'importance de la variabilité morphologique des graines dans l'invasion de zones à climat rigoureux ? ; et 4) Quelle est l'importance de l'effet de priorité lors de l'établissement de l'espèce au sein d'une communauté rudérale ?

Nos recherches ont abouti aux conclusions suivantes : ni le climat local, ni la compétition interspécifique ne semblent empêcher la naturalisation et la future progression de l'espèce au nord de l'aire actuelle d'invasion, que ce soit dans les habitats rudéraux ou agricoles. En situation agricole au nord de l'aire d'invasion actuelle, l'espèce est capable de former des populations dont la production de descendants est importante. En moyenne au cours de notre expérimentation, chaque plant a produit un nombre de descendants égal à  $273 \pm 18.4$  (moyenne  $\pm$  erreur standard). Dans les habitats rudéraux, des populations existent déjà en Belgique et dans le sud des Pays-Bas, et sont capables de produire une grande quantité de graines : en moyenne, les plants mesurés portaient  $222 \pm 32.0$  graines. Les performances des individus de ces populations sont d'ailleurs similaires à celles des individus au centre du foyer d'invasion. Aucune limite à la colonisation des zones au nord de l'aire d'invasion actuelle n'a été mise en évidence dans ce travail. Ceci est cohérent avec les observations d'autres auteurs mettant en doute le statut « non-naturalisé » de l'espèce en Belgique, et illustre l'aspect dynamique de l'invasion. L'importance de la temporalité dans la colonisation des milieux perturbés apparaît critique. Lorsque la plante se développe quelques semaines avant le reste de la communauté, elle bénéficie d'une augmentation de performances bien supérieure à ce que d'autres astéracées rudérales sont capables d'atteindre dans la même situation. Dans notre expérience, l'effet de priorité induisait une biomasse aérienne  $30.5 \pm 1.94$  fois plus élevée, et un nombre d'inflorescences  $570 \pm 160$  fois plus important. Par ailleurs, la grande variabilité de l'espèce joue probablement un rôle important dans le succès de l'invasion. Ainsi, la grande variabilité des graines augmente la gamme de conditions environnementales où l'espèce peut se développer.

Nos observations laissent présager un potentiel d'invasion au nord de l'aire d'invasion actuelle. Dans cette situation incertaine, il nous apparaît important de mettre en place un système de détection précoce de l'ambrosie, afin de permettre son éradication et cela, avant que l'invasion ne soit aussi problématique qu'en France. Des campagnes de sensibilisation du secteur public et agricole devraient être envisagées en Belgique, afin que de nouvelles occurrences de la plante ne passent pas inaperçues et que la propagation de l'espèce puisse être endiguée.

# Abstract

The invasion process is classically described from a temporal point of view, where a species overcomes a defined number of barriers. First, a species has to get through the geographical barrier, i.e., be introduced in the new area. Once introduced, the species has to survive new environmental conditions and reproduce successfully. When the environmental barrier is overcome, i.e. when the species is able to reproduce and its populations are self-sufficient, it is considered as naturalized. To finally be considered as invasive, the species has to overcome the dispersal barrier and spread across landscapes. Within a given continent, a species could have overcome a variable number of barriers depending on the considered area. At a given moment, depending on the geographical area, one can observe non-naturalized populations, naturalized populations that are not invasive, and invasive populations. This geographical variation may be the result of an environmental variation across the continent.

The common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) invasion in Western Europe is a good opportunity to study this aspect of invasion biology. The invasion history and the species distribution are well documented, and highlight a geographical variation of the invasion dynamics. This is particularly clear in Western Europe, where there is a contrast between the highly invaded zone of the Rhône valley in France, and more northern areas such as the North of France, Belgium, and the Netherlands.

In this work, we tested the hypothesis that the current invasion area is limited northwards, because of an unfavorable local climate or a too strong interspecific competition. In order to answer this general objective, four different questions were asked: 1) Is the climate and/or the interspecific competition causing a variation in plant performances across Western Europe?; 2) In an agricultural context north to the current invaded range, is the local climate allowing the establishment and the reproduction of newly introduced populations?; 3) What is the role of seed morphological variability in the invasion of areas with rigorous climatic conditions?; and 4) What is the role of the priority effect in the species establishment within a ruderal community?

No clear limit to the colonization of areas beyond the current invaded range was found in this study. The local climate and the interspecific competition did not appear to limit the naturalization or spread of the species north to the current invaded range, be it in agricultural or ruderal situations. Results showed that once introduced in an agricultural habitat outside the current invaded range, the species was able to establish self-sustaining populations. On average, each plant produced a number of descendants equal to  $273 \pm 18.4$  (mean  $\pm$  standard error). In ruderal habitats,

populations already exist in Belgium and in Southern Netherlands, and are able to produce a high quantity of seeds: on average, the measured plants carried  $222 \pm 32.0$  seeds. The measured plant performances were similar to those measured within the invaded area. The findings of this work are consistent with those of other authors that questioned the "non-naturalized" species status in Belgium, and illustrate how temporally dynamic invasions are. The results showed the importance of the timing in the colonization of disturbed habitats. When the species started its development a few weeks before the rest of the community, its performance gain was higher than that of other ruderal Asteraceae species: its above ground biomass was  $30.5 \pm 1.94$  times higher, and the number of flower heads  $570 \pm 160$  times more important. The high variability of the species observed all along this work is probably playing an important role in the invasion success. The high morphological variability of the seeds seems to widen the range of environmental conditions the species is able to colonize.

This study suggests a great invasion potential north to the current invaded area in Western Europe. In this uncertain situation, it appears critical to create an early detection system of the species in Belgium. Early detection may allow the eradication of the species before the invasion becomes as problematic as in France. Awareness campaigns should be encouraged in Belgium in order to avoid that new occurrences of the species remain unnoticed.







# Remerciements

Cette partie, bien que n'ayant pas de valeur scientifique, a tout de même le mérite de vous accueillir sur un ton plus chaleureux que le reste du document.

La réalisation de cette thèse de doctorat n'a été possible que grâce à la confiance, à l'aide, et au soutien que de nombreuses personnes m'ont octroyés. Je souhaite les remercier très chaleureusement d'avoir rendu possible cette grande aventure.

Cette thèse est le fruit d'un travail d'équipe, initié il y a quatre ans par Messieurs Arnaud Monty et Grégory Mahy. Sans votre guidance et votre soutien durant ces dernières années ce travail n'aurait jamais pu être réalisé.

Arnaud, tu es le premier à avoir eu confiance en moi et en mes capacités. Pour mon travail de fin d'études, tu n'as pas hésité à faire de moi l'ambassadeur de l'Axe Biodiversité et Paysage au Colorado. Cette expérience m'a transformé et je t'en serai toujours reconnaissant. Tu m'as ensuite proposé de participer à une aventure beaucoup plus ambitieuse que je ne regrette pas d'avoir accepté. Je pense avoir eu la chance de bénéficier d'un suivi exemplaire sous ton aile. Tu t'es toujours rendu rapidement disponible lorsque j'avais besoin de ton avis, et je t'en remercie. Tu m'as enseigné tant de connaissances, une rigueur nouvelle, et tu m'as donné goût aux théories scientifiques, aux hypothèses bien formulées, ainsi qu'à l'amertume des bonnes Pale Ales. Merci aussi pour ton enthousiasme lors de nos nombreuses escapades aux quatre coins de l'Europe.

Grégory, tu es le premier à m'avoir donné goût à l'écologie et à la Science. C'est probablement grâce à la passion qui t'anime lors de tes cours que j'ai choisi ma voie. Tu es aussi le facteur biotique qui m'a aidé à franchir la première barrière à la réalisation de ce doctorat. En 2012, aussi incroyable que cela paraisse, j'aspirais à quitter cette bourgade trépidante d'animation qu'est cette charmante ville de Gembloux. Tu as su trouver les mots pour me convaincre d'y rester 4 ans de plus. Ton encadrement et tes encouragements tout au long du franchissement des autres barrières ont signifié énormément pour moi. Si je me suis senti établi avant les 25 ans fatidiques dans le paysage de l'Axe (*sensu* Richardson *et al.* 2000), c'est grâce à toi. Je te remercie également pour les véritables pèlerinages initiatiques (appelés parfois vulgairement *missions scientifiques*) à Peyresq et ailleurs. Il sera toujours un peu plus facile pour moi de sortir à nouveau de ma zone de confort (*sensu* Mahy 2012), surtout en compagnie du véritable leader spirituel des membres de l'Axe.

Une autre barrière au processus de thèse est la barrière administrative. Tant de rapports, de formulaires, de demandes de bourses, de validations online et offline, de

règlements et formulaires introuvables sur MyUlg. Je dois avouer m'être souvent reposé sur les conseils de mon collègue de bureau, mon frère aîné d'un an dans le processus de thèse, Sylvain Boisson. Sylvain, tu es devenu un ami proche. Sous ta carapace de grincheux se cache un grand cœur, toujours prêt à aider son prochain. Merci pour toutes ces heures de fou rire dont nous avons grandement besoin, qu'elles aient été intra ou extra doctorales.

Je souhaite remercier tous ceux qui ont consacré du temps à suer avec moi lors de mes expériences, que ce soit dans le *grand labo*, ou dans le jardin expérimental. Je pense à mes collègues Cynthia Thomas et Sébastien Ligot, mais également à François Ortman, Annie Bouchelard, Julien Colignon, Pablo Aguilar et Laura Maebe. Un merci particulier s'adresse à Florian Moreira, mémorant de l'Université d'Aix-Marseille en co-tutelle au sein de l'Axe, pour toute son aide et sa rigueur lors des récoltes de données.

Je souhaite remercier très chaleureusement Bruno Chauvel pour ses conseils tout au long de ma thèse, pour son accueil au sein de son unité de recherche à Dijon lors de ma mission scientifique, pour son appui technique, et pour son apport scientifique dans le deuxième article.

Merci aux membres de mon comité de thèse, pour le temps qu'ils m'ont consacré et pour leurs remarques, leur avis, et leur intérêt. Merci à Adeline Fayolle et Sonia Vanderhoeven. Un remerciement particulier s'adresse à Bernard Bodson, qui m'a fourni la parcelle agricole sur laquelle j'ai réalisé le jardin expérimental.

Je tiens à remercier Heinz Müller-Schärer de nous avoir intégrés dans le réseau COST-SMARTER. Je tiens également à remercier les autres participants du réseau, qui ont permis un riche échange d'idées.

Je remercie Philippe Lejeune ainsi que les personnes précitées ayant accepté de faire partie de mon Jury de thèse de doctorat, pour le temps qu'ils ont consacré à la lecture et l'évaluation de ce document.

Je tiens à remercier les chefs qui ont gouverné l'Axe d'une main de fer durant mes années en son sein, Grégory Mahy, Jan Bogaert, et Marc Dufrêne. Je remercie également tous mes autres collègues du GP pour leur agréable compagnie, mais également leurs avis et leur aide. Merci à Mélanie Harzé (la matriarche du GP), à Marie André, Nastasia Merceron, Aurélie Hick, Carline Pitz, Jessica Delangre, Émilie Pêcheur, Fanny Boeraeve, Sozig Le Stradic, Catherine Montfort, William Coos, Jean-Francois Bastin, Maxime Séleck, Robin Gailly, Thalès de Haulleville, Julien Piqueray, Roel Uyttenbroeck, Florent Bachelart, et les autres.

Mes pensées vont également à ma famille que je ne remercierai jamais assez. Mes deux parents qui m'ont toute ma vie poussé vers l'excellence, que ce soit pour passer

l'aspirateur ou pour réciter mes tables de multiplication. Maman, tu m'as donné ta passion pour la lecture lorsque j'étais tout jeune, et tu m'as donné le goût à la connaissance. Tu m'as encouragé toute ma vie à aller plus loin, à ne jamais baisser les bras, et tu m'as enseigné qu'aucune voie n'est trop difficile ou trop bien pour nous. Si j'ai parcouru tout ce chemin aujourd'hui, c'est grâce à ton intelligence, ta pugnacité, ta patience et ton travail. Papa, tu es l'Héphaïstos de Verlaine, l'artiste de talent qui a sorti de sa forge deux fils admiratifs devant les qualités de leur père. Je tente désespérément d'approcher ton aisance à imaginer, à concevoir et à créer. Merci de m'avoir inculqué ta rigueur, ton souci du détail, et tout le reste. Je te transmets également les remerciements des habitants de Gembloux, qui te sont reconnaissants pour les palissades *pollen-proof*. INP Doudou, je te remercie également, tu occupes une place prépondérante dans ma vie. Merci pour cette fraternité si joyeuse et enrichissante. Ton courage et ta patience ne cesseront jamais de me laisser admiratif. Tu es le véritable Nérévarine des temps modernes, merci d'être toujours là pour moi, du moins lorsque le bon peuple belge t'en laisse le loisir.

Merci également à ma merveilleuse compagne, pour cette inondation de bonheur quotidienne. Merci pour ton soutien dans les moments difficiles, merci pour ton oreille, pour ta patience, pour nos rires, et pour tout le reste. Je n'ai jamais été aussi heureux qu'à tes côtés.

Je remercie également mes bras droits (et gauches) Gaëtan et Vincent, qui m'accompagnent sans relâche dans les méandres et les tréfonds des cuves à bières. Notre amitié signifie beaucoup pour moi. Je remercie également mes autres amis fidèles, qui participent à mon équilibre. Je pense notamment à Shalva, Jen et Jon, Rousse, Simon et Justine, Lorenzo, Glenn et Étienne.

Je remercie finalement le FRIA d'avoir financé ces quatre années de thèse de doctorat. Je remercie l'Axe biodiversité et paysage pour avoir pris en charge tous les frais qui n'étaient pas couverts par ma bourse FRIA. Merci au COST-SMARTER pour le financement de ma mission scientifique. Merci à l'Université de Liège pour l'octroi des bourses de participation aux colloques scientifiques.



# Structure du travail

<b>Chapitre 1 : Contexte de la Recherche</b>	<b>19</b>
Les espèces invasives	21
Le processus d'invasion	22
<i>Une histoire de barrières</i>	22
<i>Les facteurs pouvant jouer un rôle dans la réussite d'une invasion</i>	24
Le climat local	24
La pression de propagules	24
Les relations de compétitions au sein de la communauté d'accueil	25
Le potentiel invasif d'une espèce	26
L'invasibilité des habitats	26
Le temps de résidence	27
<i>Une variation spatiale du statut de l'espèce</i>	27
<i>L'équilibre en bordure d'aire</i>	29
L'invasion de l'ambrosie en Europe de l'Ouest	30
<i>À propos de l'aire d'indigénat</i>	30
<i>Les caractéristiques de la plante, et ses vecteurs de dispersion</i>	31
<i>Les habitats envahis</i>	33
<i>L'état d'invasion en Europe</i>	34
<i>Un effort de recherche à l'échelle européenne</i>	36
L'invasion de l'Europe : une expression des barrières	37
La barrière géographique	39
La barrière environnementale	39
La barrière reproductive	41
La barrière de la dispersion	41
Objectif général de la thèse	42
Stratégie scientifique	42
Articulation des chapitres	43
<i>Étude n°1 : L'ambrosie à feuilles d'armoise (Ambrosia artemisiifolia L.) présente-t-elle des variations de performances à travers les différents niveaux d'invasion en Europe de l'Ouest ?</i>	43
<i>Étude n°2 : La distribution d'Ambrosia artemisiifolia L. est-elle en équilibre au nord de l'aire actuellement envahie en Europe de l'Ouest ?</i>	45
<i>Étude n°3 : Les effets de la variation des traits de la graine sur les performances des plantules d'Ambrosia artemisiifolia L.</i>	47
<i>Étude n°4 : L'influence de l'effet de priorité sur la performance d'Ambrosia artemisiifolia L. par rapport à d'autres Astéracées rudérales</i>	48

<b>Chapitre 2 : La variation des performances de l'ambroisie à feuilles d'armoise (<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.) à travers les différents niveaux d'invasion en Europe de l'Ouest</b>	<b>51</b>
Abstract	53
Introduction	53
Material and methods	55
<i>Study system</i>	55
<i>Population selection</i>	56
<i>Data collection</i>	58
<i>Statistical analysis</i>	60
Results	60
Discussion	62
References	66
<b>Chapitre 3 : Le test d'équilibre de la distribution d'<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L. au nord de l'aire actuellement envahie en Europe de l'Ouest</b>	<b>69</b>
Abstract	71
Introduction	71
Material and methods	73
<i>Study species</i>	73
<i>Study site</i>	74
<i>Experimental design</i>	74
<i>Plant performance monitoring</i>	76
<i>Climatic data</i>	77
<i>Statistical analysis</i>	78
Results	78
<i>Plant performance variation</i>	78
<i>Local climatic data</i>	79
Discussion	80
References	83
<b>Chapitre 4 : Les effets de la variation des traits de la graine sur la performance des plantules d'<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.</b>	<b>85</b>
Abstract	87
Introduction	87
Materials and methods	89
<i>Study species</i>	89
<i>Seed collection</i>	90
<i>Seed measurements</i>	91
<i>Growth chamber experiment</i>	91
<i>Data analyses</i>	93
Results	94
<i>The structure of seed variation</i>	94



<i>Variation in seedling performance</i>	95
<i>The influences of seed traits on seedling performance</i>	96
Discussion	97
<i>The structure of seed variation</i>	98
<i>The influences of seed traits on seedling performance</i>	99
<i>The influence of the temperature treatment</i>	99
References	101
<b>Chapitre 5 : L'influence de l'effet de priorité sur la performance d'<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L. par rapport à d'autres Astéracées rudérales</b>	<b>105</b>
Abstract	107
Introduction	107
Material and methods	109
<i>Studied species</i>	109
<i>Greenhouse experiment</i>	110
<i>Plant performance measurements</i>	111
<i>Statistical analysis</i>	111
Results	112
Discussion	114
References	118
<b>Chapitre 6 : Discussion et conclusions</b>	<b>121</b>
La naturalisation n'est pas limitée par le climat local	123
La compétition interspécifique : une confrontation évitée	126
L'ambrosie : un modèle complexe	129
<i>Un modèle variable</i>	129
<i>Un modèle à la dynamique d'introduction particulière</i>	131
<i>Un modèle dangereux</i>	131
Un futur incertain	132
Les perspectives d'étude	133
Quelles options pour la gestion ?	135
<b>Littérature citée</b>	<b>139</b>
<b>Appendix</b>	<b>149</b>



# **Chapitre 1 :**

**Contexte de la Recherche**



## LES ESPÈCES INVASIVES

L'augmentation de la population humaine mondiale a profondément altéré l'environnement. Les altérations causées sont nombreuses, et comprennent les changements d'occupation du sol, l'émission de gaz à effet de serre, et la diminution de la biodiversité (Vitousek 1994a, Vitousek *et al.* 1997, IPCC 2001, Baillie *et al.* 2004, Stocker *et al.* 2013). Plus d'un tiers des écosystèmes terrestres émergés ont été transformés au cours des siècles (Vitousek *et al.* 1997), et le taux d'extinction des espèces animales et végétales est de 100 à 1000 fois plus élevé qu'avant la sédentarisation de l'Homme (Lawton and May 1995). La biodiversité joue un rôle prépondérant dans le fonctionnement des écosystèmes, et leur résilience face aux variations environnementales, ainsi que dans les services qu'ils prodiguent aux êtres humains (Walker *et al.* 1999, Lavorel and Garnier 2002, Díaz *et al.* 2006). Ces altérations peuvent donc avoir de larges conséquences écologiques et sociétales (Chapin *et al.* 2000, Díaz *et al.* 2006). La diminution de la biodiversité est causée par plusieurs grands phénomènes : le changement d'occupation du sol, la pollution de l'environnement, les activités de chasse et de pêche, ainsi que par les invasions biologiques (Vitousek 1994b, Vitousek *et al.* 1997, Baillie *et al.* 2004).

Les invasions biologiques sont causées par le grand nombre de transports d'espèces vers des territoires où elles étaient historiquement absentes. Ces transports d'espèces ont commencé avec l'émergence de l'agriculture, lorsque l'homme a sélectionné des espèces et les a déplacées avec lui. Ensuite, lors des colonisations européennes, les transports à très longues distances se sont multipliés. Plus récemment, suite à l'émergence du commerce international, le nombre d'espèces accidentellement ou volontairement transportées a grandement augmenté (Cronk and Fuller 1995). Certaines de ces espèces exotiques sont devenues envahissantes (Parker *et al.* 1999).

Ces espèces exotiques et envahissantes, que l'on nomme invasives (Richardson *et al.* 2000), peuvent occasionner de multiples problèmes. Premièrement, leur développement disproportionné peut provoquer une déstabilisation de la structure et du fonctionnement des écosystèmes envahis (Cronk and Fuller 1995). Ensuite, le développement de ces espèces se faisant au détriment des espèces indigènes, les invasions causent souvent une baisse de la biodiversité (Cronk and Fuller 1995). La réduction des services prodigués par l'écosystème peut entraîner un impact économique, par exemple en diminuant la production d'un système agricole (Clay *et al.* 2006). Les invasions peuvent aussi propager des maladies en jouant un rôle de vecteur (Daszak 1999). L'hybridation avec des espèces proches est parfois possible lors de certaines invasions, pouvant causer une « pollution » du matériel génétique des espèces indigènes concernées, et mener dans certains cas à la disparition de ces espèces (Whitney and Gabler 2008). Certaines espèces invasives peuvent même avoir

un impact direct sur la santé humaine, par exemple la berce du Caucase (*Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier) dont la sève photo-sensibilisante est capable de causer des brûlures importantes (Tiley *et al.* 2016). Les invasions biologiques peuvent également avoir un impact économique conséquent. La gestion des zones envahies entraîne des coûts supplémentaires pour les gestionnaires, par exemple l'achat des machines et les salaires des ouvriers chargés d'éradiquer l'espèce dans une zone envahie (Pimentel *et al.* 2000). Les impacts sur la santé humaine ont également un coût, comprenant par exemple, les frais pharmaceutiques et les arrêts de travail pour cause de maladie (Bullock *et al.* 2012).

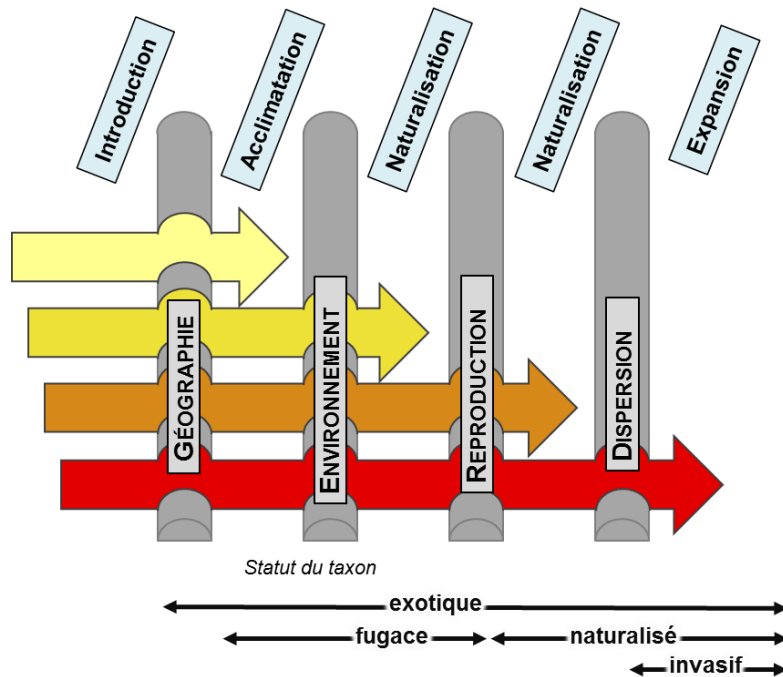
## **LE PROCESSUS D'INVASION**

### ***Une histoire de barrières***

Toutes les espèces introduites dans un nouveau milieu ne deviennent pas invasives. Pour qu'une espèce exotique devienne envahissante dans une nouvelle région, il lui faut être capable de survivre, de se développer, de se reproduire, et de se répandre dans l'environnement de manière disproportionnée par rapport aux espèces indigènes (Richardson *et al.* 2000). Pour rendre compte de ce processus, une approche schématique a été développée à la fin du siècle passé (Figure 1 ; Richardson *et al.* 2000). Cette approche, qui a été largement reprise par la communauté scientifique (Johnstone 1986, Colautti and Macassa 2004, Blackburn *et al.* 2011, Richardson and Pyšek 2012), se base sur la notion de barrière à l'invasion (Richardson *et al.* 2000).

La première barrière est géographique. Elle est franchie par l'intermédiaire de l'Homme, lorsque l'espèce est déplacée vers une nouvelle région. Ce transport peut être réalisé intentionnellement (Reichard and White 2001), ou accidentellement (Mack *et al.* 2000, Pimentel *et al.* 2005). La seconde barrière est constituée par les nouvelles conditions environnementales du milieu. L'espèce dans son nouvel environnement doit faire face à des conditions biotiques (maladies, prédateurs, compétition avec les autres espèces...) et abiotiques (climat, conditions édaphiques...) différentes de celle de son milieu d'origine. Une fois cette barrière dépassée, l'espèce est dite acclimatée, et une phase de naturalisation peut commencer. La troisième barrière est la capacité à se reproduire. Bien qu'une espèce parvienne à survivre dans son nouvel environnement, il faut encore qu'elle réussisse à produire des descendants viables. Une fois que l'espèce parvient à produire des graines, ou parvient à se multiplier d'une autre manière, il faut encore que cette production soit suffisante pour compenser les mortalités. Une espèce dont la production de descendants est insuffisante que pour permettre le maintien de ses populations sans un apport de propagules, est décrite comme fugace (Richardson *et al.* 2000). Ce n'est que lorsque l'espèce est capable de se reproduire suffisamment que pour assurer le maintien de ses populations sans une aide anthropique que

l'espèce est décrite comme naturalisée (Richardson *et al.* 2000, Blackburn *et al.* 2011, Richardson and Pyšek 2012). Toutefois, la période naturalisation se prolonge jusqu'à ce que l'espèce soit capable de se disperser seule. Lorsque, enfin, l'espèce parvient à se disperser sur des distances suffisamment grandes pour créer de nouvelles populations, la phase d'expansion commence (Richardson *et al.* 2000). Lorsque l'espèce exotique devient finalement envahissante, c'est-à-dire que l'espèce se répand de manière anormalement importante dans l'environnement, elle est alors décrite comme invasive (Richardson *et al.* 2000).



**Figure 1 : Les stades d'invasions. Représentation des barrières (demi-cylindres gris) à travers lesquelles doit passer une espèce exotique pour devenir invasive. En fonction du nombre de barrières dépassées (flèches de couleur), le statut de l'espèce change (flèches noires). Entre chaque barrière se déroule une nouvelle phase de l'invasion (rectangles bleus). Schéma adapté de Richardson & Pyšek (2006).**

Dans la suite du document, nous entendrons par aire d'introduction le territoire où une plante ou une propagule d'une espèce a été transportée via les activités humaines, en franchissant une barrière géographique importante (Richardson *et al.* 2000). Nous entendrons par l'aire d'invasion le territoire où une espèce introduite a franchi toutes les barrières décrites à la Figure 1, c'est-à-dire le territoire où l'espèce s'est naturalisée et se répand en dehors des sites d'introduction (Richardson *et al.* 2000).

Le franchissement des différentes barrières représentées à la Figure 1 est une vue conceptuelle du processus d'invasion. Comme tout modèle schématique, cette vue comporte ses limites, et n'offre qu'une vision globale ne comprenant pas tous les

mécanismes influençant le cours d'une invasion biologique. Par exemple, certains auteurs préfèrent des modèles où la nature des habitats envahis (Dietz *et al.* 2006) ou les facteurs facilitant l'invasion (Richardson and Pyšek 2012) sont représentés. Toutefois, ce schéma est très utile pour représenter simplement les différentes étapes du processus d'invasion, et les facteurs pouvant empêcher une espèce de devenir invasive.

### ***Les facteurs pouvant jouer un rôle dans la réussite d'une invasion***

Le franchissement des différentes barrières du processus d'invasion est influencé par divers mécanismes et facteurs, dont les rôles sont plus ou moins importants selon l'étape, et selon l'espèce considérée (Simberloff 2009, Richardson and Pyšek 2012).

#### *Le climat local*

Le climat local désigne l'ensemble des conditions climatiques qui peuvent être mesurées dans une région géographique délimitée à la surface du globe. Ces conditions climatiques sont distinctes de celles des régions avoisinantes, ainsi que du climat général de la zone où se situe la région considérée (Geiger 1965).

Pour que l'invasion d'un nouvel environnement soit possible, il est fondamental que la gamme de conditions climatiques du nouvel environnement soit incluse dans la niche climatique de l'espèce (Richardson and Pyšek 2012). Même si des phénomènes d'adaptation sont possibles, le climat local va très fortement influencer la réussite ou l'échec de la naturalisation de l'espèce (Richardson & Pyšek 2012). En effet, des conditions climatiques défavorables dans la zone d'introduction peuvent limiter la survie, le développement ou encore la reproduction d'une espèce invasive (Colautti *et al.* 2010).

#### *La pression de propagules*

La pression de propagules est un facteur très important dans le processus d'invasion. En fonction des espèces considérées, une propagule peut-être un organe de dispersion, un fragment d'individu, un individu, ou un groupe d'individus (Simberloff 2009). La pression de propagules désigne le nombre de propagules introduites au cours du temps en un endroit donné (Simberloff 2009).

Comme beaucoup d'autres facteurs, cette pression de propagules influence le franchissement de différentes barrières à l'invasion (Simberloff 2009; Richardson & Pyšek 2012). L'impact premier de cette pression de propagules est bien sûr le franchissement de la barrière géographique. Mais cet import constant de propagules peut également faciliter l'acclimatation et la naturalisation de l'espèce (Drake and Lodge 2006, Simberloff 2009). L'import de matériel génétique à travers les propagules réduit les effets délétères de la dérive génétique (Simberloff 2009). De tels effets



délétères se produisent par exemple au sein de populations isolées, dont la variabilité génétique est trop faible (Drake & Lodge 2006), ou après l'introduction d'un faible nombre d'individus dans un nouveau territoire (Kliber & Eckert 2005). Par contre ce flux génétique constant peut limiter l'adaptation dans les populations de faible effectif, en « diluant » les effets de la sélection naturelle (Holt *et al.* 2004).

Lorsqu'une population se trouve dans un habitat dont les conditions sont en dehors de sa niche environnementale (Hutchinson 1957), la population est menacée d'extinction, car les mortalités excèdent le nombre de naissances (Pulliam 1988, Holt *et al.* 2004). Dans une telle situation, la pression de propagules peut permettre à la population de survivre, grâce à un flux régulier d'immigrants qui compense les mortalités (Holt *et al.* 2004).

Pour une espèce auto-incompatible, c'est-à-dire pour laquelle l'autofécondation est impossible, les populations ayant une faible densité d'individus peuvent souffrir d'une corrélation positive entre le succès reproducteur et la densité en individus (effet Allee ; McCarthy, 1997; Holt *et al.*, 2004). La pression de propagules, via l'apport de migrants, peut augmenter la densité de la population et réduire l'impact négatif de cet effet (Holt *et al.* 2004).

#### *Les relations de compétitions au sein de la communauté d'accueil*

La compétition entre les individus d'une même espèce (compétition intraspécifique) ou entre individus d'espèces différentes (compétition interspécifique ; Ricklefs & Miller 2005) est définie comme toute utilisation ou défense d'une ressource par un individu, réduisant la disponibilité de cette ressource pour les autres individus. Un ensemble d'individus d'une même espèce qui vivent et se reproduisent dans un territoire donné représente une population, et une communauté est l'association de telles populations coexistant dans un même milieu (Ricklefs and Miller 2005).

Les relations de compétition jouent un rôle important dans la structure des communautés écologiques, puisqu'elles déterminent quelles espèces peuvent coexister (Brown *et al.* 1996). Après qu'une perturbation ait détruit une partie de la végétation, des espèces pionnières peuvent recoloniser le milieu. Ensuite, ces espèces sont progressivement remplacées par d'autres espèces plus lentes à se développer, mais plus compétitives. Cette séquence s'appelle une succession (Grime 1977, Ricklefs and Miller 2005). Par ailleurs, les premières espèces à coloniser le milieu peuvent bénéficier d'un avantage compétitif important, appelé l'effet de priorité (Young *et al.* 2001, Körner *et al.* 2008). Cet avantage peut mener à une communauté dont la structure et la composition sont différentes par rapport à une situation où toutes les espèces se seraient établies en même temps (Young *et al.* 2001, Körner *et al.* 2008, Simberloff 2009). Par la modification des relations de compétition, cet effet façonne la

communauté de deux manières : l'espèce arrivant en premier doit faire face à moins de compétition que les espèces arrivant plus tard, et ensuite, comme l'espèce a eu plus de temps pour se développer, elle exercera une compétition plus forte sur les autres espèces (Körner *et al.* 2008, Symons and Arnott 2014).

La sensibilité d'une communauté à l'invasion d'une espèce dépend des traits de l'espèce invasive considérée, des traits des espèces indigènes constituant la communauté, et des traits de la communauté en elle-même (Sakai *et al.* 2001). En général, les communautés plus riches en espèces et en groupes fonctionnels sont attendues comme ayant une meilleure résistance aux invasions biologiques (Elton 1958, Tilman 1997, Lavorel *et al.* 1999, Sakai *et al.* 2001). Toutefois, ce modèle a été critiqué par différents auteurs (Lavorel *et al.* 1999, Levine and D'Antonio 1999), et la résistance d'une communauté aux invasions semble également dépendre de l'identité des espèces et des groupes fonctionnels présents.

#### *Le potentiel invasif d'une espèce*

Certaines espèces peuvent être prédisposées à devenir invasives dans certains milieux. Malgré diverses études sur le sujet, il est difficile d'identifier les caractéristiques conférant systématiquement une capacité d'invasion à une espèce (Alpert *et al.* 2000, Radford and Cousens 2000, Pyšek and Richardson 2007). Certaines caractéristiques comme avoir une grande aire d'indigénat ou une dispersion rapide semblent cependant corrélées au potentiel invasif (Bazzaz 1986, Williamson and Fitter 1996, Dukes and Mooney 1999). Certaines espèces arrivent à moduler leur phénotype en réponse à des stimuli environnementaux de manière à maintenir leurs performances dans des environnements stressants, ou à les augmenter dans des conditions favorables (Sultan 2000, Valladares *et al.* 2007, Monty *et al.* 2013). Cette plasticité phénotypique rend possible la survie de ces espèces dans une plus large gamme d'environnements (Sultan 2001, Richards *et al.* 2006) et est souvent observée chez les espèces invasives (Ghalambor *et al.* 2007). De même, certaines formes de vie, ou groupes fonctionnels ne mènent pas directement un caractère invasif, mais offrent la capacité d'être plus envahissant dans certains écosystèmes (Alpert *et al.* 2000). Par exemple, les espèces herbacées de type C3 semblent particulièrement adaptées à envahir les grandes prairies au centre du continent nord-américain (Smith and Knapp 1999).

#### *L'invasibilité des habitats*

Il est plus facile de déterminer quelles sont les caractéristiques qui diminuent la résistance d'un habitat aux invasions que d'identifier les traits responsables du caractère invasif d'une espèce (Alpert *et al.* 2000). La littérature met en évidence plusieurs facteurs qui rendent les habitats plus propices aux invasions, comme de faibles niveaux de compétition au sein de la communauté d'accueil, des régimes de

perturbations altérés, ou de grandes quantités de ressources disponibles (Alpert *et al.* 2000). Par exemple, les berges de cours d'eau (Pysek and Prach 1993, Stohlgren *et al.* 1998, Tickner *et al.* 2001) sont en général des habitats plus susceptibles de subir des invasions biologiques.

Les perturbations de la végétation peuvent affecter grandement l'invasibilité de l'habitat (Smith and Knapp 1999, Alpert *et al.* 2000). En effet, les perturbations changent les relations de compétition et peuvent ainsi faire fluctuer les quantités de ressources disponibles (Davis *et al.* 2000). Toutefois, une variation dans le régime des perturbations peut avoir des conséquences différentes sur l'invasibilité de l'habitat (Alpert *et al.* 2000). Bien souvent, une augmentation de cette fréquence augmente l'invasibilité de l'habitat, mais des études ont également montré que stopper le régime des perturbations peut avoir le même effet (Smith and Knapp 1999). D'autre part, différents types de perturbation (passage du feu, pâturage...) peuvent avoir des conséquences différentes. D'antonio *et al.* (1999) concluent qu'en général, l'invasibilité de l'habitat augmente lorsque le régime des perturbations diffère du régime ayant naturellement cours.

#### *Le temps de résidence*

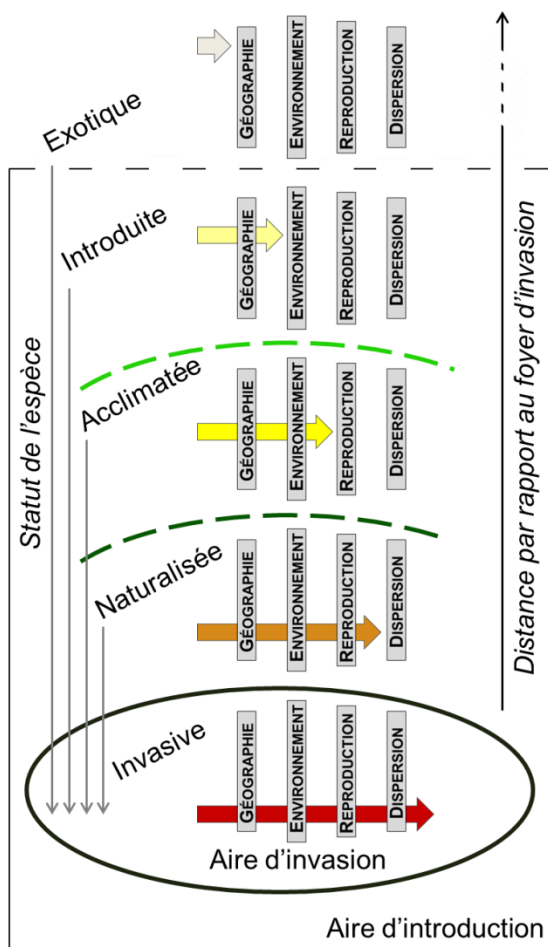
Le temps de résidence, c'est-à-dire le temps depuis lequel l'espèce est présente sur le territoire considéré, est souvent corrélé à l'importance de l'aire qu'occupe une espèce invasive, ainsi qu'à sa densité au sein de celle-ci (Richardson and Pyšek 2006). Le temps de résidence est également corrélé au statut de l'espèce, les espèces décrites comme fugaces ont souvent un temps de résidence significativement plus faible que les espèces naturalisées ou invasives.

L'importance du temps de résidence peut être expliquée par sa corrélation avec la pression de propagules, et la phase de latence (Richardson and Pyšek 2006). En effet, plus l'espèce est présente depuis longtemps dans un territoire donné, plus la « banque de propagules » qu'elle a pu constituer est *a priori* importante (Rejmanek *et al.* 2005), plus les chances qu'une propagule ait atteint un habitat favorable sont grandes (Lockwood *et al.* 2005, Warren *et al.* 2013), et plus l'espèce a eu du temps pour s'adapter aux nouvelles conditions environnementales (Baker 1965, Kowarik 1995).

#### ***Une variation spatiale du statut de l'espèce***

Si l'on considère un territoire subissant une invasion biologique à un moment précis, une variation spatiale du statut de l'espèce peut exister au sein du territoire. Nous pouvons par exemple décrire une zone où les populations sont très nombreuses et invasives, autour de celle-ci, des zones que l'espèce vient de coloniser où elle peut être naturalisée sans être invasive et en périphérie de cette zone envahie, des occurrences fugaces de l'espèce, qui est alors considérée comme introduite, mais non-naturalisée

(Figure 2). Il peut donc exister sur un territoire donné, pour une seule espèce considérée, une variation du nombre de barrières franchies. Cette variation spatiale peut avoir comme origine un changement dans les différents facteurs constituant les barrières. Pour la barrière environnementale par exemple, les conditions édaphiques ou climatiques peuvent varier au sein d'un territoire. De ce fait, les facteurs qui peuvent freiner l'invasion ne seront pas les mêmes partout, l'espèce étant par exemple limitée dans certains habitats par la salinité du sol et dans d'autres, par des températures défavorables.



**Figure 2 : Illustration de la dimension spatiale du processus d'invasion. En un temps donné, il peut exister une variation du statut d'une espèce au sein d'un territoire sur lequel l'espèce est introduite.**

Nous décrivons ici une situation théorique où la variation spatiale du statut de l'espèce est homogène et progressive depuis le foyer d'invasion vers les zones où l'espèce n'est pas encore présente. Dans la réalité, la variation spatiale du statut de l'espèce est plus complexe. Bien souvent, le front d'invasion des espèces invasives est difficile à identifier précisément puisqu'il n'avance pas à la même vitesse partout. Par exemple, il a été montré que *Senecio inaequidens* DC. s'est répandu depuis la Belgique vers

l'Allemagne le long de structures humaines linéaires telles que les autoroutes et les voies de chemin de fer (Radkowsch 1997, Heger and Jürgen Böhmer 2005). Dans un tel cas, l'aire envahie ne correspond donc pas à une ellipse, mais à une structure ramifiée. La pression de propagules peut également compliquer ce schéma. Cette pression n'étant généralement pas homogène partout à l'extérieur d'une aire d'invasion, le nombre de barrières franchies (Figure 1) en un endroit donné peut dépendre de l'importance de la pression de propagules plutôt que de la distance au foyer d'invasion (Lockwood *et al.* 2005, Simberloff 2009). La pression de propagules peut d'ailleurs permettre l'introduction d'une espèce invasive dans des zones parfois fort éloignées du foyer d'invasion (Bullock and Clarke 2000, Simberloff 2009, Lachmuth *et al.* 2010). D'autres facteurs tels que le mode de dispersion de l'espèce, l'absence d'habitats favorables, des différences d'activités anthropiques ou simplement le hasard, peuvent également amener plus de variabilité que le schéma décrit à la Figure 2.

### ***L'équilibre en bordure d'aire***

La distribution des espèces indigènes est en large partie l'expression de leur niche écologique dans l'espace (Sexton and *et al.* 2009). En bordure de la zone occupée par une espèce, l'extension de l'aire est limitée par des conditions environnementales qui empêchent la survie de nouvelles populations (Hutchinson 1957). L'aire occupée comprend alors tous les habitats favorables à portée de dispersion, et demeure stable à long terme (Stanton-Geddes *et al.* 2012), même si la position exacte de la bordure d'aire peut fluctuer légèrement sous l'influence de la variabilité temporelle des conditions environnementales (Sexton and *et al.* 2009). Cette situation est décrite comme l'équilibre en bordure d'aire (Stanton-Geddes *et al.* 2012).

Dans cette situation, toute population se fondant en dehors de l'aire est donc condamnée à disparaître, car les conditions environnementales empêchent le taux de natalité de compenser les mortalités (Pulliam 1988, Holt *et al.* 2004). Une population dans un tel cas de figure peut néanmoins survivre durant un temps indéterminé si des immigrants viennent compenser la différence entre le taux de natalité et de mortalité. Dans ce cas, la population est appelée une population puits, et les populations d'où viennent les immigrants sont appelées les populations sources (Pulliam 1988).

Il est possible de tester si une espèce donnée a atteint un équilibre en bordure d'aire, ou si au contraire, la distribution de l'espèce est en extension. Pour cela, on peut estimer le taux de croissance fini de populations ( $\lambda$ ) au sein de l'aire occupée par l'espèce et en dehors de l'aire, par exemple dans un jardin expérimental (Stanton-Geddes *et al.* 2012). Le  $\lambda$  peut être calculé dans des populations dont on a stoppé les flux migratoires, comme le rapport du nombre d'individus en une année  $i+1$ , sur le

nombre d'individus en une année  $i$  (Sibly and Hone 2002). Dans le cas d'un équilibre en bordure d'aire le  $\lambda$  est supérieur à l'unité au sein de l'aire, et inférieure à un à l'extérieur. Dans le cas inverse, où l'aire occupée par l'espèce est en extension, le  $\lambda$  est supérieur à un dans les deux cas (Stanton-Geddes *et al.* 2012).

Toutes les espèces qu'elles soient invasives ou indigènes sont limitées dans l'extension de leur aire de distribution, le long de gradients environnementaux (Sexton and *et al.* 2009, Alexander and Edwards 2010, Hargreaves *et al.* 2014). De plus en plus d'études relatent des cas où des espèces invasives ont atteint une limite dans l'extension de leur aire d'invasion (Sexton and *et al.* 2009, Alexander and Edwards 2010). Toutefois, la mesure explicite du  $\lambda$  au-delà de l'aire envahie par une espèce dans le but de déterminer si son aire d'invasion est en extension ou non, n'a encore jamais été effectuée à notre connaissance.

## **L'INVASION DE L'AMBROISIE EN EUROPE DE L'OUEST**

Le modèle d'étude est l'ambrosie à feuilles d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia* L.; Asteraceae). Cette plante annuelle d'origine nord-américaine est devenue invasive durant ces dernières décennies dans diverses régions du monde, incluant l'Europe (voir la partie suivant : « L'état d'invasion en Europe »), la Chine, le Japon, la Corée du Sud, l'Afrique du Sud, l'Australie, la Nouvelle-Zélande, l'Argentine, le Chili, les Bahamas, l'île d'Hispaniola, et le Brésil (European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) 2013, Essl *et al.* 2015).

### **À propos de l'aire d'indigénat**

La plante est d'origine nord-américaine, où sa distribution couvre le sud du Canada, ainsi que le centre et l'est des États-Unis. Quelques régions à l'ouest des États-Unis et au nord du Mexique sont également référencées (Bassett and Crompton 1975, Essl *et al.* 2015). L'aire d'indigénat historique de la plante n'est toutefois pas connue avec précision puisque sa distribution a grandement augmenté lors de la colonisation de l'Amérique (Essl *et al.* 2015).

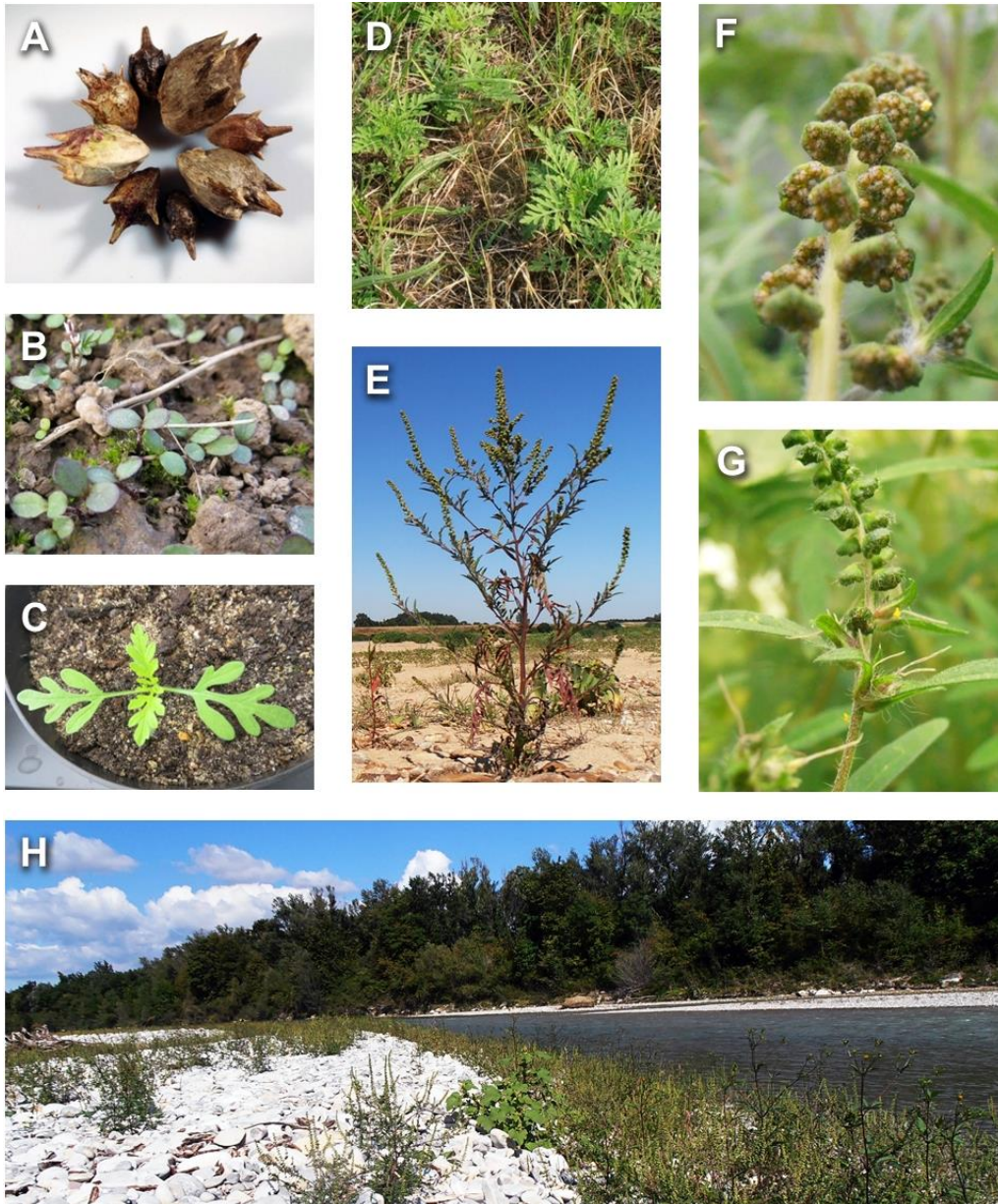
Dans son aire d'origine, l'espèce est donc rencontrée dans les grands types de climats suivants, selon la classification de Köppen: continental, chinois, aride, montagnard océanique et méditerranéen (Peel *et al.* 2006). Toutefois, l'espèce grandit le mieux sous le climat continental (Bassett and Crompton 1975). La croissance de l'espèce semble être optimale dans les climats tempérés où les sommes de températures durant la saison de végétation sont suffisamment hautes (Essl *et al.* 2009, Cunze *et al.* 2013). Au sein d'un article sur la distribution de l'espèce en Europe de l'Est, Cunze *et al.* (2013) affirment que l'espèce a besoin d'une somme de température supérieure à 1400°C

pour achever son cycle. Les données soutenant cette affirmation n'ont cependant pas été publiées.

Les habitats que colonise l'espèce dans son aire d'indigénat sont les habitats perturbés comme les bords de route, les terres en friche (MacKay and Kotanen 2008), les terres agricoles (Mutch *et al.* 2003), et les habitats rudéraux urbains (Ziska 2002). Elle peut aussi être parfois observée dans des communautés plus naturelles, telles que les prairies (Bullock *et al.* 2012).

### ***Les caractéristiques de la plante, et ses vecteurs de dispersion***

Cette plante, monoïque et annuelle (Bassett and Crompton 1975), mesure en général entre 30 et 100 cm en hauteur (Lambinon *et al.* 2004). Ses feuilles caractéristiques sont profondément découpées (Figure 3). Les graines germent au début du printemps et les plantes grandissent jusqu'à la fin de l'été avant que les inflorescences ne soient produites, d'août à novembre. La plante produit deux types d'inflorescence. Les inflorescences mâles sont les premières à apparaître (août), sous forme de capitules, le long de racèmes (Figure 3). Les fleurs femelles arrivent plus tard (septembre), et se trouvent en grappe à l'aisselle des feuilles, juste en dessous des fleurs mâles (Figure 3). Le pollen est dispersé par le vent, mais la dispersion primaire des graines est barochore (Bassett and Crompton 1975), c'est-à-dire qu'elle est assurée par la simple gravité. La dispersion secondaire est principalement assurée par les activités humaines. Le transport à courte distance de l'espèce est réalisé par plusieurs biais. L'espèce est documentée comme se dispersant rapidement et efficacement le long des axes de transport (Chauvel *et al.* 2006, Essl *et al.* 2009), tels que les routes et les rails de chemin de fer. Les graines sont également dispersées par les machines de fauche (Milakovic *et al.* 2014a), ainsi que par les engins agricoles d'un champ à un autre (Chauvel *et al.* 2006). Le transport de sol, terre de remblais, graviers, et matériaux de construction joue également un rôle dans la dispersion de l'espèce (Bullock *et al.* 2012). Le transport à longue distance est assuré par la contamination des semences d'autres espèces utilisées dans l'agriculture, l'industrie agroalimentaire (fabrication d'huile) ou le commerce de mélanges de graines pour animaux (Chauvel *et al.* 2006, Bullock *et al.* 2012).



**Figure 3 : Illustrations du phénotype de l'espèce à différents stades de vie. A : huit graines de tailles et de formes variées ; B : plantules au stade de deux cotylédons, quelques jours après la germination (début avril) ; C : plantule âgée de 3 semaines ; D : jeunes plants sur un bord de route (fin août) ; E : plant adulte en fin de saison de végétation (fin novembre) ; F : un racème exhibant les capitules de fleurs mâles, en vue contre-plongée ; G : les deux inflorescences, les fleurs mâles disposées sur un racème, et les fleurs femelles disposées à l'insertion des feuilles sur la tige ; H : une rive de cours d'eau (La Drôme) envahie par l'espèce. Photos : William Ortman.**

En conditions favorables, la production de graines est abondante. Une étude, menée dans diverses populations invasives de France, a montré qu'en moyenne chaque plante produisait plus de 2500 graines (Fumanal *et al.*, 2007). Un mécanisme complexe d'induction de la dormance permet à l'espèce de former une banque de graines qui



peut persister plusieurs dizaines d'années (Baskin and Baskin 1980, Thompson *et al.* 1997). Cette banque de graines joue un rôle très important dans le succès d'invasion (Fumanal *et al.*, 2008; Gioria *et al.*, 2012). En une seule année de fructification, une banque de graines importante peut être formée, assurant la présence de l'espèce dans l'habitat pour plusieurs années (Delabays *et al.*, 2008; Fumanal *et al.*, 2008). Grâce à cette banque de graines, l'espèce pourrait profiter de perturbations bien ultérieures à la production de graines (Fumanal *et al.*, 2008; Guillemain *et al.*, 2011). En effet, la germination des graines semble favorisée lors des épisodes de perturbation (Fumanal *et al.*, 2008), ce qui pourrait permettre une rapide recolonisation des milieux perturbés qui aurait été précédemment colonisés par l'espèce.

Le pollen émis en abondance est fortement allergisant : quelques grains de pollen par mètre cube d'air sont suffisants pour déclencher une réaction allergique (Jäger 2000). Ces réactions comprennent des rhumes, rhinites, conjonctivites, trachéites, toux, de l'urticaire, de l'eczéma, et l'apparition d'asthme ou une aggravation de celui-ci (Dahl *et al.* 1999b, D'Amato *et al.* 2007). À cause des propriétés allergisantes de son pollen, la plante est responsable d'une véritable crise sanitaire dans les régions où elle est présente en forte densité (Kazinczi *et al.* 2008, Smith *et al.* 2013, Essl *et al.* 2015).

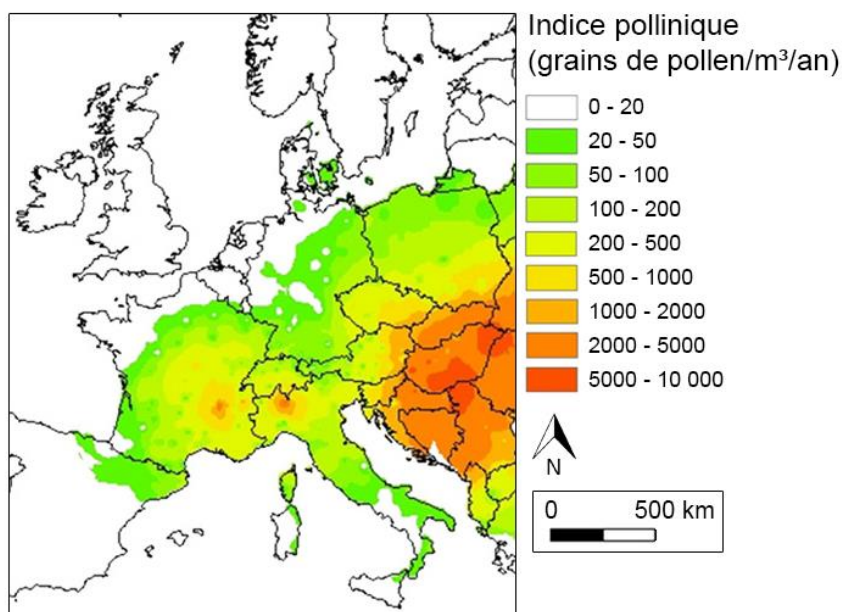
### ***Les habitats envahis***

L'ambrosie est une espèce colonisatrice des milieux rudéraux, comme les bords de route, les voies de chemin de fer, les rives de cours d'eau, les terrains vagues et les zones de travaux, ainsi qu'une adventice des cultures de printemps (Bassett and Crompton 1975, Martin *et al.* 2008). Sa banque de graines est parfaitement adaptée à ces milieux, puisqu'elle permet à l'espèce de rapidement recoloniser le milieu après une perturbation (Brandes *et al.*, 2007; Fumanal *et al.*, 2008). Dans les milieux où les perturbations de la végétation sont moins fréquentes, des espèces plus compétitives sont souvent capables de s'installer et d'exclure l'ambrosie. L'espèce disparaît donc de la végétation lors des stades plus avancés de la succession, et la germination de nouvelles graines d'ambrosie est alors inhibée (Fenesi *et al.* 2014). Lorsqu'une perturbation de la végétation a lieu, la germination des graines jusqu'alors dormantes est alors stimulée (Bazzaz, 1979; Brandes *et al.*, 2007; Fumanal *et al.*, 2008). Dans les milieux agricoles, l'espèce entraîne d'importantes baisses de rendement (Kazinczi *et al.* 2008). Les cultures les plus touchées sont celles de tournesol, de soja, et de maïs (Chollet *et al.* 1998, Kazinczi *et al.* 2008). Sa forme de vie thérophyte, c'est-à-dire survivant à la mauvaise saison sous forme de graines, est adaptée à un régime de perturbation régulier. L'espèce tire parti du labour, qui élimine la compétition, et enseveli ou déterre les graines (Gioria *et al.* 2012). Le tournesol appartient aussi à la famille des Asteraceae, ce qui rend difficile le traitement chimique de l'ambrosie dans ces cultures (Chollet *et al.* 1998). L'invasion est particulièrement problématique dans

ces cultures (Kazinczi *et al.* 2008, Ozaslan *et al.* 2016), où la plante peut être observée en très grandes densités (Fumanal *et al.* 2008b).

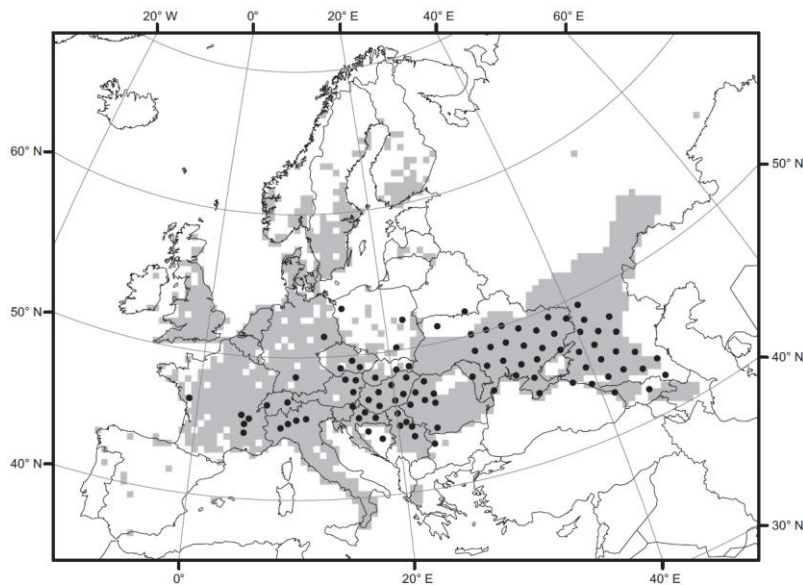
### **L'état d'invasion en Europe**

En Europe, l'aire de distribution de l'espèce ainsi que son abondance ont grandement augmenté depuis la fin du XX<sup>e</sup> siècle (Chauvel *et al.* 2006, Brandes and Nitzsche 2007). En Europe de l'Est (au sens de l'Organisation des Nations unies 2008), l'invasion touche principalement les plaines de Pannonie en Hongrie, ainsi que la Croatie et la Serbie (Kazinczi *et al.* 2008). En Europe du Sud, un foyer important se trouve dans la région des plaines du Po, en Italie (Essl *et al.* 2015). Dans le cadre de ce travail, nous nous intéresserons particulièrement au foyer de l'Europe de l'Ouest, se trouvant dans le centre et le sud de la France, en particulier dans la vallée du Rhône (Chauvel *et al.* 2006). Nous entendrons par Europe de l'Ouest les pays suivants : la France, le Luxembourg, la Belgique, les Pays-Bas, et l'Allemagne. Bien que faisant partie de l'Europe de l'Ouest au sens de l'ONU (Organisation des Nations unies 2008), la Suisse, le Liechtenstein et l'Autriche ne seront pas considérés dans ce travail, car ces pays sont plus proches des autres foyers d'invasion (Figure 4).



**Figure 4 : Carte représentant la densité de pollen d'ambrosie en Europe de l'Ouest. La carte est réalisée sur base de relevés polliniques de 368 stations réparties en Europe, extrapolés sur 200 km. Les données sont issues de l'European Aeroallergen Network database (<https://ean.polleninfo.eu/Ean/>). La carte est adaptée de Smith *et al.* (2013) d'après les données de Skjøth *et al.* (2013).**

Grâce à sa production de pollen abondante, il est possible d'obtenir une répartition assez précise de l'espèce en Europe de l'Ouest sur base de relevés polliniques mesurés de manière spatialement homogène (Figure 4 ; Skjøth *et al.* 2010; Smith *et al.* 2013; European Aeroallergen Network 2013). De plus, de par ses impacts sur la santé humaine, un effort de recensement particulier a été mené par les chercheurs, et des cartes de la présence de l'espèce sont disponibles (Une synthèse des données d'occurrence est présentée à la Figure 5 ; Bullock *et al.* 2012; Essl *et al.* 2009; Skjøth *et al.* 2013; Chauvel *et al.* 2006; Brandes & Nitzsche 2007; Csontos *et al.* 2010).



**Figure 5 : Carte de la présence d'*Ambrosia artemisiifolia* L. en Europe ; sur base d'une synthèse des données d'occurrences fournies par différents auteurs (voir Bullock *et al.* 2012 ; maille de dimension 50 x 50 km, colorée en gris). Les points noirs indiquent les zones fortement colonisées où beaucoup de cas d'allergies sont enregistrés (Déchamp *et al.* 2009). La carte est issue de Essl *et al.* (2015), et adaptée des données de Bullock *et al.* (2012).**

Bien que l'espèce soit présente dans de nombreuses régions (Figure 5), elle n'est pas nécessairement invasive partout. En dehors des régions précédemment citées où l'espèce est décrite comme invasive (Chauvel *et al.* 2006, Kazinczi *et al.* 2008, Essl *et al.* 2015), des populations considérées comme non-naturalisées, c'est-à-dire ne parvenant pas à produire suffisamment de graines pour assurer la survie de la population à long terme, peuvent exister. Grâce à une pression de propagules importante (Brandes and Nitzsche 2006, Chauvel *et al.* 2006, Bullock *et al.* 2012) assurée par les activités humaines, des populations non-naturalisées peuvent subsister çà et là au cours du temps.

Plus précisément, en France, la limite nord de l'aire d'invasion (c.-à-d., où les populations sont invasives) a atteint la Bourgogne (Chauvel and Cadet 2011). Plus au nord, la présence de l'espèce est beaucoup plus rare (Just 2014). En Belgique, la

présence de l'espèce est décrite depuis 1883 (Martin *et al.* 2008), et bien que de nouvelles occurrences de l'espèce soient rapportées fréquemment, elle est décrite comme une espèce non-naturalisée (Lambinon *et al.* 2004, Verloove 2006), les fruits n'arrivant que rarement à maturité et les populations ne se maintenant que grâce à un apport fréquent de graines, ou par la germination très étalée dans le temps d'un lot de graines introduit. La situation est similaire aux Pays-Bas (de Weger *et al.* 2009), où de nombreuses introductions sont documentées. En Allemagne, l'espèce est décrite comme naturalisée dans la partie sud du pays, mais non-naturalisée dans le nord (Brandes and Nitzsche 2007). Encore plus au nord, l'espèce est presque absente, avec seulement quelques rares occurrences éphémères renseignées en Scandinavie (Dahl *et al.* 1999b, Bullock *et al.* 2012). La Figure 5 montre également que la présence de l'espèce est observée dans presque toute la France, la Belgique, les Pays-Bas, et l'Allemagne.

Lorsque cette thèse a été initiée en 2012, l'espèce était décrite comme non-naturalisée dans les régions au nord de la Bourgogne, comme en Belgique et aux Pays-Bas, malgré une forte pression de propagules (Chauvel *et al.* 2006, de Weger *et al.* 2009, Bullock *et al.* 2012). De par la nature dynamique des invasions biologiques (Richardson and Pyšek 2012), cette situation n'est peut-être déjà plus d'actualité. En parallèle à ce travail de thèse, des experts ont d'ailleurs questionné le statut non-naturalisé de l'espèce en Belgique, probablement motivés par l'augmentation des occurrences de l'espèce (Verloove 2016). Par exemple, dans la dernière mise à jour du Manuel des plantes invasives de Belgique (<http://alienplantsbelgium.be/>), Verloove (2016) indique que l'espèce semble s'être récemment naturalisée localement. Il indique également qu'elle se naturalisera probablement dans les autres habitats favorables de Belgique dans un futur proche. Néanmoins, l'auteur souligne que le statut de l'espèce reste ambigu en Belgique, car dans beaucoup de cas, sa présence est liée à un vecteur d'introduction manifeste, et que les avis d'experts sur la question divergent (Verloove 2016). Dans l'état actuel des connaissances, il est difficile de conclure si la naturalisation de l'espèce est possible en Belgique ou non. La littérature scientifique manque d'ailleurs de publications apportant des éléments de réponses rigoureux à ce sujet.

### ***Un effort de recherche à l'échelle européenne***

Les premières études portant sur l'invasion de l'ambrosie en Europe ont été initiées à la fin du siècle passé (Chollet *et al.* 1998). Depuis, de nombreuses informations sont disponibles dans la littérature sur la biologie de l'espèce et sur son invasion. D'ailleurs, plusieurs auteurs ont déjà proposé des articles synthétisant les connaissances sur la plante (Kazinczi *et al.* 2008, Essl *et al.* 2015).

En 2013, l'action SMARTER (*Sustainable management of Ambrosia artemisiifolia in Europe*) de l'organisation intergouvernementale COST (*European cooperation in Science and technology*) a été lancée. Cette action, via la mise en réseau de scientifiques, vise la gestion efficace de l'ambrosie en Europe. Cette action se termine en 2016.

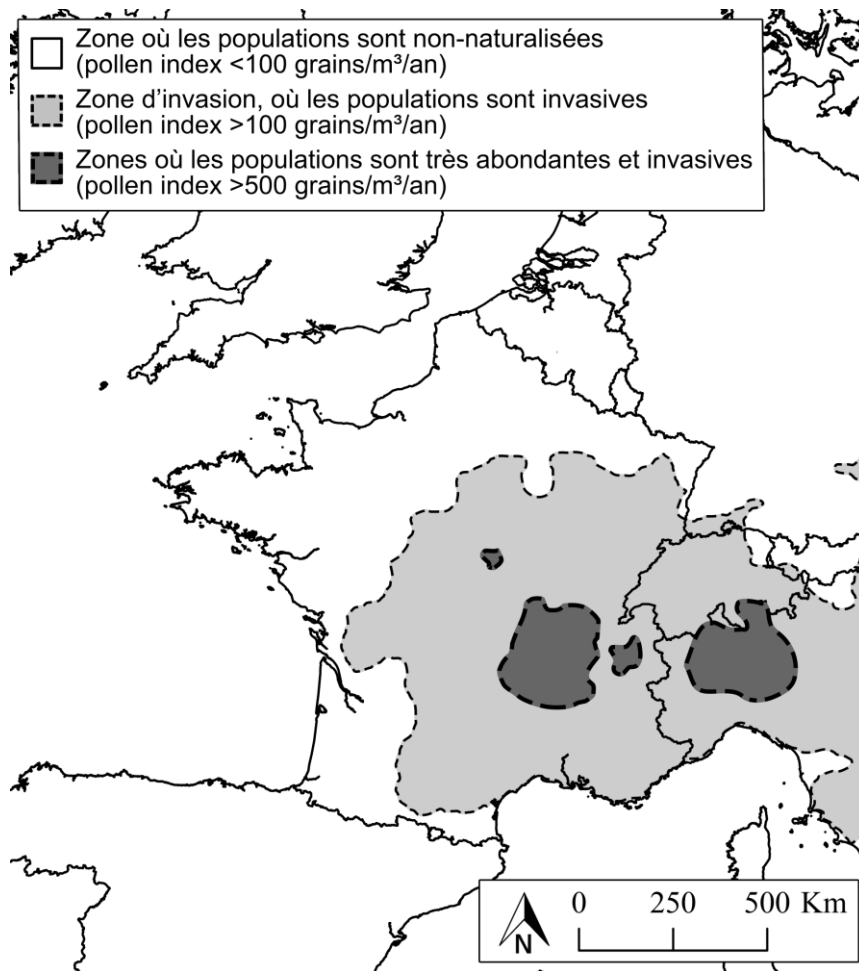
Ce travail de thèse, intégré au réseau COST SMARTER, rejoint donc un effort global de recherche à l'échelle de l'Europe. Comme beaucoup de recherches ont déjà été effectuées sur la plante, ce travail adopte une logique de recherche fondamentale, en visant la mise en lumière de mécanismes précis qui pourraient jouer un rôle dans la limitation, ou l'extension, de l'aire d'invasion en Europe de l'Ouest.

## **L'INVASION DE L'EUROPE : UNE EXPRESSION DES BARRIÈRES**

La situation d'invasion en Europe de l'Ouest présente des zones où l'espèce forme des populations naturalisées et invasives, et des zones où l'espèce est décrite comme non-naturalisée dans la littérature. Sur base de la carte pollinique présentée à la Figure 4, et des données disponibles dans la littérature (Lambinon *et al.* 2004, Genton *et al.* 2005, Chauvel *et al.* 2006, Verloove 2006, Fumanal *et al.* 2008b, Martin *et al.* 2008, de Weger *et al.* 2009, Bullock *et al.* 2012), nous avons défini plusieurs zones (Figure 6), sur base de leur niveau d'invasion :

- i) Des zones où les populations sont invasives et très abondantes (densité de pollen  $> 500$  grains/m<sup>3</sup>/an). Il s'agit des zones les plus touchées par l'invasion en Europe de l'Ouest. Dans ces zones, les populations sont établies depuis plus de 120 ans, et de nouvelles populations s'établissent régulièrement (Genton *et al.* 2005, Fumanal *et al.* 2008b).
- ii) Une zone où les populations sont invasives (densité de pollen  $> 100$  grains/m<sup>3</sup>/an). Dans cette région, les populations sont établies depuis plus de 60 ans, mais ont une répartition plus éparse (Genton *et al.* 2005, Chauvel *et al.* 2006, Chauvel and Cadet 2011).
- iii) Une zone où les populations ne sont pas naturalisées (densité de pollen  $< 100$  grains/m<sup>3</sup>/an). Dans cette région, l'espèce est rare et décrite comme non-naturalisée dans la littérature (Lambinon *et al.* 2004, Verloove 2006, Martin *et al.* 2008).

Cette façon de représenter la situation d'invasion en Europe de l'Ouest a déjà été utilisée dans la littérature comme proxy du nombre de populations naturalisées (Smith *et al.* 2013, Essl *et al.* 2015).



**Figure 6 : État de l'invasion d'*Ambrosia artemisiifolia* L. en Europe de l'Ouest. Les données sont issues de l'European Aeroallergen Network (2013). La carte est adaptée de Smith *et al.* (2013) d'après les données de Skjøth *et al.* (2013).**

Dans la zone où les populations ne sont pas naturalisées (Figure 6), bien que la présence de l'espèce soit connue depuis longtemps (Martin *et al.* 2008), et qu'une pression de propagules non négligeable soit documentée (Brandes and Nitzsche 2006, Chauvel *et al.* 2006, Bullock *et al.* 2012), l'espèce ne semble pas se naturaliser ni devenir invasive. Comment expliquer cette limitation de la naturalisation des populations ? Comme discuté auparavant, malgré des phénomènes possibles d'adaptation locale, toutes les espèces sont limitées à un moment donné dans leur propagation le long de gradients environnementaux (Alexander and Edwards 2010). De plus, même si toutes les barrières à l'invasion ont été franchies dans l'aire d'invasion proprement dite, les facteurs composant les différentes barrières peuvent varier spatialement, et compromettre la dispersion, la reproduction, la naturalisation, ou même la survie de l'espèce, au-delà de la bordure de l'aire envahie.

### *La barrière géographique*

L'invasion de l'ambrosie est fortement facilitée par une forte pression de propagules, c'est-à-dire qu'il existe un apport régulier de nouvelles graines dans l'aire d'introduction (Brandes and Nitzsche 2006, Chauvel *et al.* 2006, Bullock *et al.* 2012, Milakovic *et al.* 2014a). Quelle est l'origine de cette pression de propagules ? La réponse se trouve dans les relations entre l'espèce et les activités humaines. En effet, lors de la récolte de cultures infestées par la plante, des graines d'ambrosie sont également récoltées, contaminant les semences de diverses espèces de production (tournesol, maïs, luzerne, etc. ; Chauvel *et al.* 2006; Kazinczi *et al.* 2008). Les graines se coincent aussi dans les machines agricoles, qui peuvent alors les disperser plus tard dans d'autres milieux ou d'autres cultures. La mise en culture de semences contaminées est d'ailleurs l'origine des premières introductions de l'espèce dans l'agriculture européenne (Chauvel *et al.* 2006, Kazinczi *et al.* 2008). Ces semences contaminées peuvent aussi être commercialisées sous forme de mélanges de graines pour oiseaux, et participer à l'introduction de l'espèce dans les jardins privés, parcs, et autres milieux anthropisés (Dahl *et al.* 1999b, Bohren 2006, Brandes and Nitzsche 2006). En plus de cette dispersion à travers les semences, la propagation de l'espèce est possible par l'intermédiaire des pneus de voitures, des semelles de chaussure, ou encore par le transport de terre de remblai. Cette dispersion semble facilitée par de petites excroissances (Figure 3) qui permettent aux graines de se fixer dans des amas de terre, ou de se coincer dans des pneus ou d'autres aspérités. Sans mesures de précaution spécifique, l'invasion se propage donc facilement le long des axes routiers, d'un champ à l'autre, ou d'une zone de travaux à une autre. Certains auteurs ont également mis en lumière la capacité de certaines graines à flotter (Fumanal *et al.* 2007b), permettant la propagation de l'espèce le long des voies d'eau.

### *La barrière environnementale*

La barrière environnementale est composée de facteurs abiotiques et biotiques (Richardson *et al.* 2000). L'ambrosie dispose de plusieurs caractéristiques facilitant le franchissement de cette barrière. Premièrement, elle est capable d'envahir une large gamme d'habitats et de communautés (Fumanal *et al.* 2008b). Elle peut se développer sur des sols assez pauvres, même avec une forte teneur en sel, et résiste très bien à la sécheresse (DiTomaso 2000). Cette grande amplitude écologique de l'espèce est documentée (Fumanal *et al.* 2008b), et constitue une caractéristique qui peut faciliter la colonisation d'habitats aux conditions environnementales variables.

Parmi les facteurs abiotiques, le climat apparaît comme la composante la plus susceptible d'influencer le développement de l'ambrosie. L'ensemble du territoire considéré dans ce travail, comprenant le centre et le nord de la France, la Belgique, l'ouest de l'Allemagne, et les Pays bas, correspond au climat océanique qui se

caractérise par des hivers doux et pluvieux, et des étés frais et relativement humides, avec un maximum de précipitation durant la saison froide. Les températures annuelles sont comprises entre 8 et 16°C, et la somme des précipitations annuelles dépasse rarement le mètre (Viers and Vigneau 2001).

Une grande sensibilité de l'espèce au gel est connue : les gelées tardives détruisant les plantules au début du printemps (Leiblein-Wild *et al.* 2014), et les gelées précoces d'automne mettant un terme à la saison de végétation, empêchant parfois l'espèce de produire des graines viables (Martin *et al.* 2008, Ziska *et al.* 2011). D'autres facteurs, comme la photopériode et la température au printemps influencent fortement la phénologie de l'espèce (Deen *et al.* 1998, Cunze *et al.* 2013). L'espèce est d'ailleurs limitée aux territoires où elle peut produire des graines avant que le gel ne tue les individus (Chapman *et al.* 2014). Ces facteurs pourraient donc exercer une action limitante sur le développement de l'espèce au nord de son aire d'invasion actuelle.

À propos des facteurs biotiques constituant la barrière environnementale, l'espèce pourrait être limitée par la présence de prédateurs, ou d'herbivores, détruisant ses parties aériennes, ou encore par une compétition interspécifique trop importante. Néanmoins, l'espèce apparaît très résiliente aux dégâts infligés à ses parties aériennes, que ce soit par la fauche (Simard and Benoit 2011, Milakovic *et al.* 2014b), ou par la simulation d'herbivorie (Gard *et al.* 2013). Dans son aire d'introduction, l'espèce ne semble pas avoir de réels ennemis naturels (Müller-Schärer *et al.* 2014), et certains auteurs soutiennent l'hypothèse que le succès de l'ambrosie est partiellement expliqué par le fait qu'elle se soit échappée de ses ennemis naturels (*Enemy Release hypothesis* ; Williamson 1996; Colautti *et al.* 2004; Genton *et al.* 2005; Essl *et al.* 2015). Néanmoins, l'année 2013 a vu l'introduction d'un prédateur de l'ambrosie *Ophraella communa* Le Sage (Chrysomelidae) qui s'est révélé être un agent de contrôle efficace de l'ambrosie en Chine (Guo *et al.* 2011, Müller-Schärer *et al.* 2014). Toutefois, l'étude de l'influence de cet insecte sur la limitation de l'aire d'invasion de l'ambrosie ne rentre pas dans le cadre de ce travail de thèse. Au sujet de la compétition interspécifique, étant donné le comportement rudéral de l'ambrosie, sa résistance à la compétition est assez faible (Bazzaz 1974, Grime 1977, Gentili *et al.* 2015). La compétition interspécifique, en interaction ou non avec d'autres facteurs, pourrait donc limiter l'espèce dans les habitats présentant de hauts niveaux de compétition.

D'autres facteurs peuvent empêcher la naturalisation de l'espèce, par exemple des contraintes génétiques. Des flux de gènes maladaptatifs peuvent affaiblir des populations (Alexander and Edwards 2010), et empêcher leur survie à long terme. Toutefois, dans le cas de l'ambrosie, cette hypothèse est improbable, car une grande variabilité génétique au sein des populations (Genton *et al.* 2005), ainsi qu'un



important brassage génétique (Chun *et al.* 2010), ont été documentés dans l'aire d'introduction.

#### *La barrière reproductive*

Le franchissement de la barrière reproductive est l'étape clé de la naturalisation d'une espèce invasive (Figure 1 ; Richardson *et al.* 2000). Plusieurs facteurs, comprenant le climat, le temps de résidence, la pression de propagules et les traits de l'espèce considérée (Richardson & Pyšek 2012), influencent en des proportions différentes le franchissement de cette barrière.

Comme discuté auparavant, le climat peut limiter la production de graines de l'ambrosie via la photopériode et la date d'occurrence des premières gelées automnales (Martin *et al.* 2008, Ziska *et al.* 2011). Néanmoins, en situation favorable, l'espèce est capable de produire de grandes quantités de graines (Fumanal *et al.* 2007a), qui peuvent entrer en dormance secondaire et former une banque de graines persistante (Fumanal *et al.* 2008a). La présence de l'espèce peut donc persister en une région donnée, même lorsque plusieurs années au climat défavorable se succèdent, si certaines années le climat permet à la banque de graines d'être régénérée.

L'ambrosie est auto-incompatible (Friedman and Barrett 2008), et peut donc subir un effet Allee, c'est-à-dire une réduction de sa capacité reproductive due à une faible densité d'individus (Allee 1931, Drake and Lodge 2006). Néanmoins, la production abondante de pollen pouvant être transporté sur de longues distances rend cette hypothèse peu probable à l'échelle de l'Europe (Li *et al.* 2012).

#### *La barrière de la dispersion*

La dernière barrière avant l'invasion proprement dite, lorsque les populations sont naturalisées et capables de produire de grandes quantités de descendants, est la barrière de la dispersion (Figure 1). La dispersion efficace des graines peut être problématique pour les espèces à dispersion barochore telles que l'ambrosie.

Toutefois, nous avons déjà discuté de la forte pression de propagules dont bénéficie l'invasion (Brandes and Nitzsche 2006, Chauvel *et al.* 2006, Bullock *et al.* 2012). Cette pression de propagules a comme vecteur de nombreuses activités humaines. L'invasion de l'espèce est donc directement dépendante de la dispersion des graines par l'homme, et une limitation de ces activités dans certaines régions pourrait donc ralentir ou limiter l'invasion.

## **OBJECTIF GÉNÉRAL DE LA THÈSE**

La situation d'invasion observée en Europe de l'Ouest soulève plusieurs questions. Comment expliquer le patron d'invasion observé ? Alors qu'une pression de propagules existe presque partout en Europe, pourquoi les populations ne semblent-elles pas se naturaliser ? Cette situation va-t-elle se maintenir ou l'espèce va-t-elle également devenir invasive au nord de l'aire d'invasion actuelle ? Est-ce qu'il existe des freins à la naturalisation de l'espèce dans cette zone ? Quels rôles jouent le climat et la compétition interspécifique dans cette limitation ? Au vu des dommages que l'espèce cause à la santé humaine et aux rendements des cultures dans les zones envahies, il est d'autant plus crucial de tenter de répondre à ces questions.

Dans ce travail de thèse, nous allons donc tester l'hypothèse générale suivante : des facteurs environnementaux limitent la naturalisation de l'ambrosie au nord de l'aire actuellement envahie en Europe de l'Ouest. Le rôle des facteurs abiotiques dans la barrière environnementale a été approché par le climat local (Chapitre 2, Chapitre 3 et Chapitre 4), et le rôle de la composante biotique à travers la compétition interspécifique (Chapitre 2, Chapitre 3 et Chapitre 5).

## **STRATÉGIE SCIENTIFIQUE**

Afin de tester cette hypothèse générale, quatre questions ont été posées dans les différentes études composant ce travail de thèse.

D'une part, deux premières questions ont été posées à l'échelle de l'Europe de l'Ouest :

- 1) Est-ce que le climat local et/ou la compétition interspécifique causent une variation des performances des individus mesurées dans différentes zones de l'aire d'introduction en Europe de l'Ouest ? (Chapitre 2).
- 2) Est-ce qu'au nord de l'aire actuellement envahie, le climat local permet à de nouvelles populations introduites dans un habitat agricole d'avoir un taux de croissance supérieur à l'unité, et quelle serait l'influence d'une compétition interspécifique d'une culture printanière sur ce taux de croissance ? (Chapitre 4).

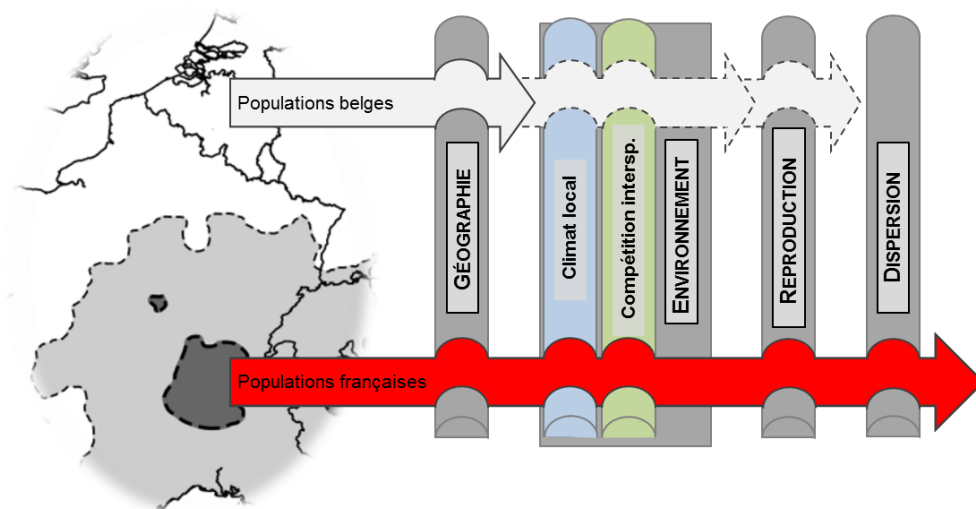
D'autre part, deux autres questions ont été posées à une échelle plus réduite, puisqu'elles se focalisent sur des mécanismes plus ciblés de l'invasion :

- 3) Quelle est l'importance de la variabilité des graines, quelles en sont les causes, et quelles en sont les conséquences sur le développement de la plantule ? Est-ce que la température lors de la croissance de la plantule influence cette relation ? (Chapitre 4).

- 4) Est-ce que l'ambrosie est capable de tirer un bénéfice plus grand de l'effet de priorité que d'autres thérophytes rudérales de la famille des Asteraceae ? (Chapitre 5).

## ARTICULATION DES CHAPITRES

L'articulation des chapitres va s'opérer autour du franchissement des différentes barrières du processus d'invasion (Figure 7). Dans le foyer d'invasion français (la vallée du Rhône), les populations ont franchi toutes les barrières du processus d'invasion (Genton *et al.* 2005, Richardson and Pyšek 2006). Au nord de l'aire d'invasion, on ne sait pas quelles barrières ont été franchies par les populations. Les quatre études menées dans le cadre de ce travail de thèse ont donc étudié le franchissement de barrières particulières par des populations issues de différentes zones.



**Figure 7: Schéma adapté du processus d'invasion. L'articulation des chapitres va s'opérer autour du franchissement des différentes barrières.**

Dans la section suivante, les objectifs et la méthodologie de chaque étude sont brièvement décrits, et les barrières ainsi que les populations considérées sont explicitement mises en évidence dans le schéma du processus d'invasion (Figure 7). Dans la suite du document, chaque étude fera l'objet d'un chapitre.

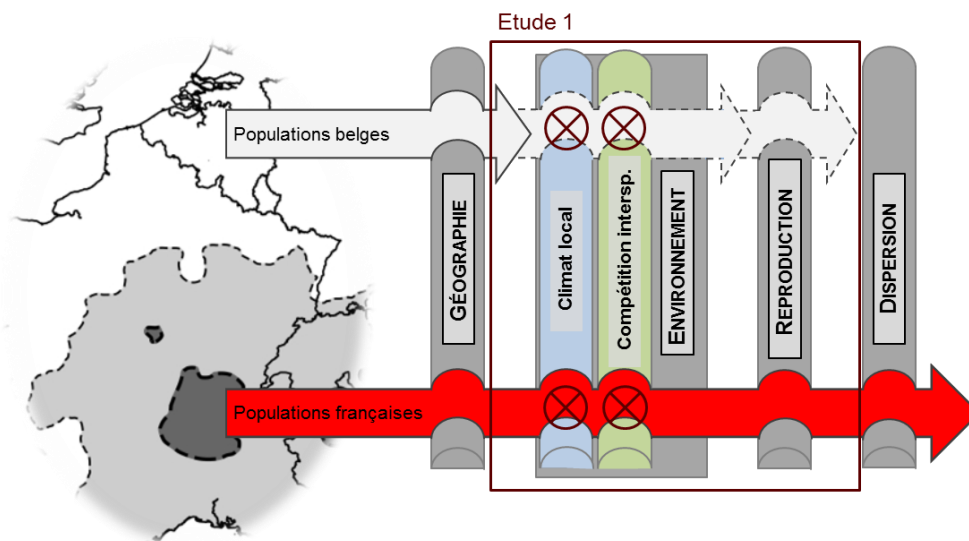
### ***Étude n°1 : L'ambrosie à feuilles d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia* L.) présente-t-elle des variations de performances à travers les différents niveaux d'invasion en Europe de l'Ouest ?***

Comme nous l'avons précisé plus haut, il existe en Europe de l'Ouest différentes zones, contrastées par leur niveau d'invasion (Figure 8). Afin de déterminer si la compétition

interspécifique et/ou le climat local sont responsables du patron observé, nous avons comparé les performances qu'exprimaient des individus dans différentes zones. En effet, nous pourrions expliquer le patron d'invasion si une réduction des performances des individus en réponse au climat ou à la compétition était observée au nord de l'aire d'invasion. Cette étude revient donc à tester l'hypothèse qu'une limitation de la naturalisation de l'espèce existe au nord de l'aire actuellement envahie, et que cette limitation est causée par une diminution des performances des individus dans cette zone.

Cette étude a donc comparé les performances de populations ayant a priori franchi un nombre de barrières différent. En effet, les populations françaises décrites comme naturalisées et invasives (Figure 6), doivent avoir dépassé la barrière environnementale, composée entre autres de l'influence du climat local et de la compétition interspécifique, la barrière reproductive et la barrière de la dispersion (

Figure 1). Les populations belges, quant à elles, ont dépassé un nombre de barrières indéterminé, qui est probablement fonction de l'année considérée (certaines années, les premiers gels empêchent la plante de produire ses graines (Martin *et al.* 2008, Ziska *et al.* 2011). De plus, comme l'espèce est renseignée comme formant des populations fugaces en Belgique et aux Pays-Bas (Brandes and Nitzsche 2007, Martin *et al.* 2008, de Weger *et al.* 2009), les composantes de la barrière environnementale opposent sans doute un frein à l'établissement (la survie des populations à long terme sans intervention de l'homme ou de ses activités (*sensu* Richardson *et al.* 2000) de l'espèce dans cette région.



**Figure 8 : La première étude compare des populations ayant a priori dépassé un nombre différent de barrières à l'invasion. Précisément, le frein imposé par l'environnement sera**

**évalué par deux de ses composantes, que sont le climat local et la compétition interspécifique.**

Pour réaliser cette étude, des mesures de performance ont été effectuées dans des zones documentées comme ayant des stades d'invasion contrastés (Chauvel *et al.*, 2006; Martin *et al.*, 2008; Skjøth *et al.*, 2010, 2013; Smith *et al.*, 2013 ; Figure 6). Dans chacune des 3 zones considérées, au moins 3 populations ont été échantillonnées. Dans chacune de ces populations, les performances de 25 individus ont été évaluées, sur base de traits liés à la croissance (biomasse aérienne), à la reproduction (nombre de graines, proportion de graines avortées, allocation des ressources à la reproduction), et à la résistance au stress (Surface foliaire spécifique, ou SLA). Des paramètres décrivant le climat local durant la saison de végétation ont été récoltés (Météo France 2014), et la compétition à la fois inter- et intraspécifique a été mesurée. Ces paramètres ont été mis en lien avec les performances mesurées sur les individus.

***Étude n°2 : La distribution d'*Ambrosia artemisiifolia* L. est-elle en équilibre au nord de l'aire actuellement envahie en Europe de l'Ouest ?***

Comme discuté antérieurement, la plupart des espèces indigènes ou invasives sont limitées à un moment donné dans leur distribution le long d'un gradient environnemental. Ce moment se caractérise par l'émergence d'un équilibre en bordure d'aire, c'est-à-dire que de nouvelles populations ne peuvent plus s'établir en dehors de l'aire de distribution considérée.

Bien que la présence de l'ambrosie soit documentée au nord de l'aire envahie jusqu'en Scandinavie (Dahl *et al.* 1999a, Essl *et al.* 2015), l'espèce ne semble pas se naturaliser au nord de la Bourgogne. Nous avons donc testé l'hypothèse d'un équilibre en bordure d'aire pour l'ambrosie en Europe de l'Ouest, en introduisant des populations en Belgique, et en étudiant leur taux de croissance fini ( $\lambda$ ).

Les populations ont été introduites dans un jardin expérimental à Gembloux, sur une terre agricole, à 250 km au nord de l'aire actuelle d'invasion. Nous avons choisi de nous placer dans un contexte de culture de tournesol, car l'invasion de l'ambrosie en Europe apparaît directement liée à cette culture (Chollet *et al.* 1998, Kazinczi *et al.* 2008, Pinke *et al.* 2013, Ozaslan *et al.* 2016). La production de tournesol pourrait être un des facteurs contribuant au succès de l'invasion, et des études visant à comprendre comment l'ambrosie se développe dans cet habitat font défaut (Pinke *et al.* 2013, Ozaslan *et al.* 2016).

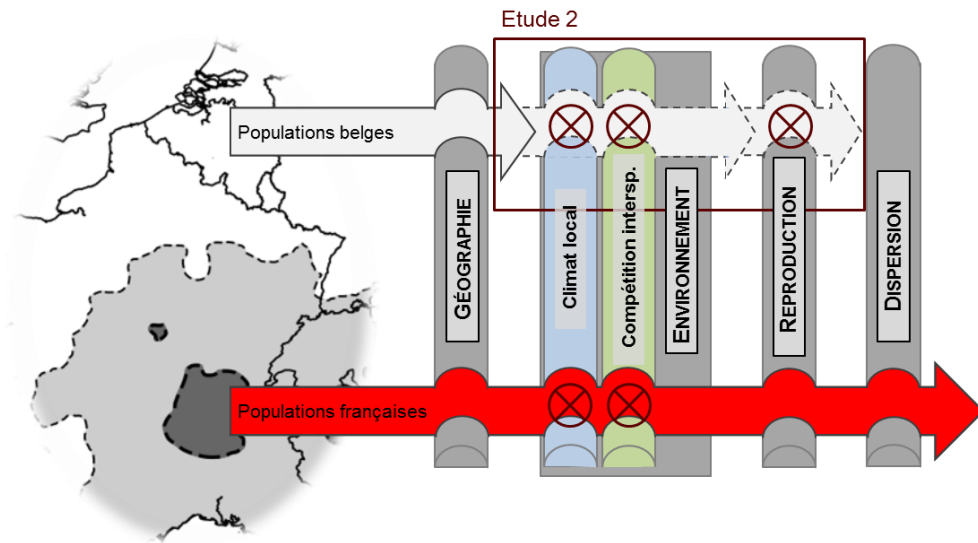
Dans les champs de tournesol, la densité des plants peut ne pas être homogène partout. Par exemple, en bordure de parcelle la densité en tournesol peut diminuer à cause d'un effet de lisière (Sosnoskie *et al.* 2007). De plus, en bordure de parcelle

différentes mauvaises herbes peuvent être observées en plus grand nombre qu'au sein de la parcelle, et peuvent jouer un rôle de populations sources pour l'infestation de la parcelle ou des parcelles aux alentours (Blumenthal and Jordan 2001, Sosnoskie *et al.* 2007).

Bien que diverses bonnes pratiques agricoles permettent de limiter leur invasion (Synthèse disponible sur Infloweb 2016), les champs de tournesols sont des habitats dont l'invasibilité semble importante (Alpert *et al.* 2000, Lehoczky *et al.* 2006, Infloweb 2016). En effet, l'écartement important des plants de tournesols (Cetiom 2013), la faible diversité fonctionnelle et spécifique (Van Ruijven *et al.* 2003), la grande quantité de ressources disponibles (Alpert *et al.* 2000, Davis *et al.* 2000) et les faibles niveaux de stress environnementaux (Alpert *et al.* 2000), sont autant de facteurs qui augmentent l'invasibilité de cet habitat.

Dans cette expérience, nous avons donc testé l'hypothèse que l'aire de distribution de l'ambrosie avait atteint un équilibre en bordure d'aire en Europe de l'Ouest. En plus de ce test d'hypothèse, nous avons cherché à obtenir des données quantitatives sur le développement de l'espèce et l'influence d'une compétition en tournesol dans un contexte de culture de tournesol.

Le jardin était constitué de 64 placettes. Six plantules d'ambrosie ont été plantées dans chacune de ces placettes. Ces plantules étaient issues de 8 populations françaises. Comme l'espèce est particulièrement problématique dans les cultures de tournesol en France, nous avons voulu nous placer dans ce contexte, et avons cultivé des tournesols dans la moitié des placettes, constituant par là notre facteur de compétition. Nous avons laissé les plants produire leurs graines et l'année suivante, nous avons replanté des tournesols dans les mêmes placettes que l'année précédente. Au mois d'août, à l'apparition des fleurs mâles, le nombre de descendants a été compté et la banque de graines formée a été évaluée. Ces mesures ont servi à évaluer la capacité des populations à dépasser la barrière environnementale et la barrière reproductive, sous le climat belge, et sous l'influence d'un facteur compétition (Figure 9).



**Figure 9 : La deuxième étude propose de considérer dans quelle mesure des individus plantés dans une situation agricole en Belgique sont capables de dépasser la barrière environnementale et la barrière reproductive.**

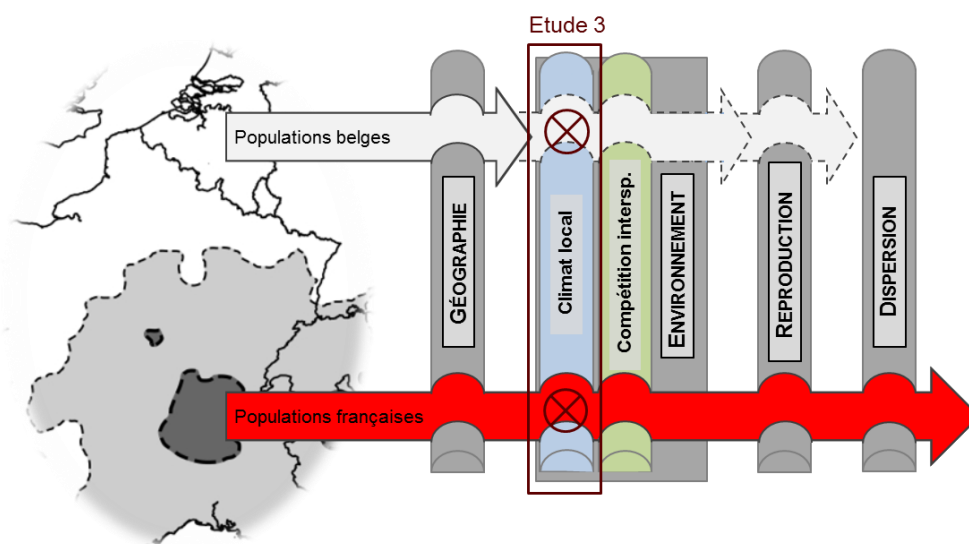
***Étude n°3 : Les effets de la variation des traits de la graine sur les performances des plantules d'*Ambrosia artemisiifolia* L.***

Les premiers jours de vie d'une plantule constituent une phase critique pour le développement de la plante, surtout en conditions rigoureuses. En effet, c'est le moment où la plante passe du stade où elle est le moins vulnérable aux conditions environnementales : la graine, au stade où elle l'est le plus : la plantule (Simons and Johnston 2000, Vange *et al.* 2004). Un stress environnemental imposé à la plantule peut avoir des conséquences importantes sur le développement de la plante adulte (Gross 1984, Wulff 1986). L'étude des facteurs influençant les performances de la plantule est donc particulièrement intéressante afin de comprendre le développement d'une plante. Elle l'est d'autant plus dans le cas d'espèces opportunistes (Skálová *et al.* 2012, Fenesi *et al.* 2014), dont le succès dépend de leur capacité à se développer rapidement après une perturbation (Grime 1977, Stanton *et al.* 2000). Les facteurs pouvant influencer ces performances au jeune stade comprennent les conditions environnementales (Hotchkiss *et al.* 2008), dont la température, ainsi que les caractéristiques de la graine (Harper *et al.* 1970, Dolan 1984, Stanton 1984, Wulff 1986). De plus, certains traits de la graine peuvent augmenter la survie de la plantule dans les environnements défavorables. Dans de tels environnements, les plantules issues de graines ayant plus de réserves pourraient avoir de meilleures chances de survie.

Afin de mieux comprendre comment l'espèce dépasse la barrière climatique (Figure 10), nous avons étudié les performances de plantules d'ambrosie dès leur

germination, dans deux conditions de températures contrastées, et en prenant en compte l'impact des traits de la graine. Cette étude a été réalisée en chambres de culture, de manière à pouvoir imposer précisément ces températures. Les températures des chambres de cultures ont été choisies de manière à correspondre aux températures printanières observées dans le sud de la France, et à celles observées en Belgique.

Neuf cents graines provenant de 9 populations françaises, belges, et néerlandaises ont été mises en culture, après avoir été caractérisées morphologiquement. Lors de la croissance des plantules, divers traits relatifs aux performances ont été mesurés. Ces traits relatifs aux performances ont été mis en relation avec la température, l'origine des populations, et les traits mesurés sur la graine.



**Figure 10 : La troisième étude considère le dépassement de la barrière climatique par des populations françaises, belges et néerlandaises, sous des régimes de températures contrastées.**

***Étude n°4 : L'influence de l'effet de priorité sur la performance d'*Ambrosia artemisiifolia* L. par rapport à d'autres Astéracées rudérales***

Une espèce peut assurer son établissement en se développant plus tôt ou plus rapidement que les autres espèces de la communauté. Lorsqu'un tel phénomène se produit, l'espèce bénéficie d'un effet de priorité, qui permet à la plantule de se développer en l'absence de compétition, et ensuite d'appliquer une compétition plus grande aux espèces qui se développeront plus tard. Cet effet peut avoir de grandes conséquences sur la composition et la structure de la communauté.

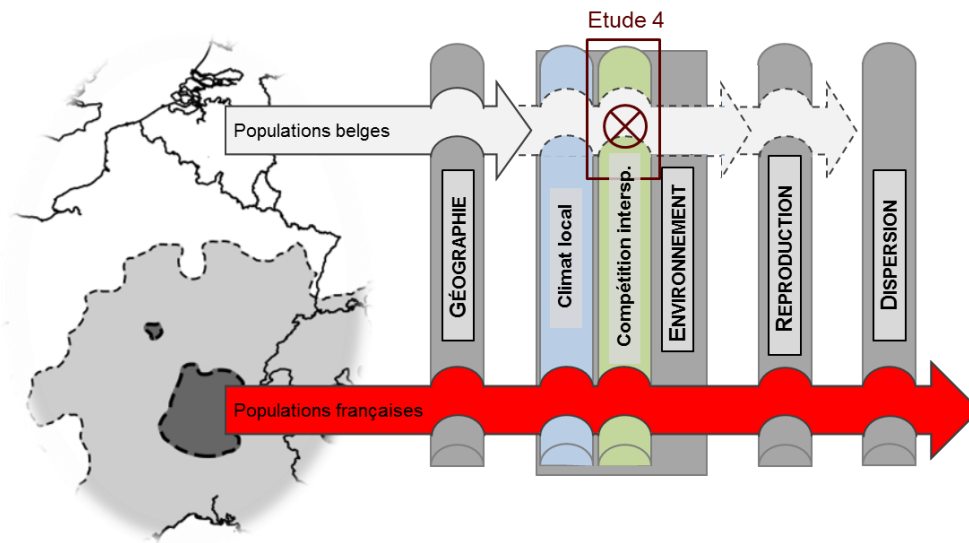
Dans les communautés rudérales où la végétation est cycliquement perturbée, le rôle de l'effet de priorité peut être particulièrement important (Grime 1977, Hodge *et al.*



1996, Symons and Arnott 2014). En effet, des espèces capables de recoloniser rapidement le milieu peuvent bénéficier d'un avantage compétitif important, et dominer ainsi la végétation (Körner *et al.* 2008, Symons and Arnott 2014).

L'ambrosie est une plante relativement sensible à la compétition (Leskovšek *et al.* 2012), dont l'invasion est fortement liée aux milieux perturbés (Fumanal *et al.* 2007b, Essl *et al.* 2015). La banque de graines que forme l'espèce lui permet de recoloniser rapidement l'habitat, puisque la germination des graines est favorisée après une perturbation de la végétation (DiTommaso 2004, Fenesi *et al.* 2014). Il s'agit donc d'une espèce dont le succès de l'invasion pourrait reposer sur l'effet de priorité.

Dans cette étude, nous avons donc étudié comment l'ambrosie était capable de tirer parti de l'effet de priorité, par rapport à d'autres espèces rudérales. Pour ce faire, nous avons commencé par sélectionner les 7 autres espèces compétitrices. Cette sélection s'est effectuée sur base d'un inventaire des espèces communes des milieux rudéraux de Belgique. Afin d'avoir une base de comparaison similaire, nous avons uniquement considéré des espèces rudérales, annuelles ou bisannuelles, appartenant à la même famille que l'ambrosie (Astéracées), et ayant une phénologie similaire (la floraison s'effectuant durant l'été). Chaque espèce a été plantée seule dans un pot, placé dans une serre chauffée. Trois semaines après, les plantules des 7 autres espèces ont été ajoutées de manière à avoir les 8 espèces dans chaque pot. Après deux mois, l'expérience a été stoppée, et la biomasse aérienne ainsi que le nombre d'inflorescences de chaque individu ont été mesurés. Ces mesures ont permis de quantifier le gain donné par la priorité à chacune des espèces, et par là, de mieux comprendre la stratégie de l'ambrosie face à la compétition dans les milieux rudéraux (Figure 11).



**Figure 11 : La quatrième étude s'intéresse au franchissement de la barrière constituée par la compétition interspécifique dans les milieux rudéraux belges.**

# Chapitre 2 :

## La variation des performances de l'ambroisie à feuilles d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia* L.) à travers les différents niveaux d'invasion en Europe de l'Ouest

Ortmans William, Mahy Grégory, Chauvel Bruno et Monty Arnaud

Article publié dans "Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants" (2016)



Un plant d'ambroisie en fleur, sur le bord de la Saône



## ABSTRACT

The occurrence of an invasive plant across a continent is generally not homogeneous; typically, some areas are highly invaded whereas others show moderate or low invasion levels. This situation might be a snapshot of an ongoing spread, but it could also remain stable under the pressure of factors that constrain the invasion. Among those factors, plant performance variation among invasion levels can explain an invasion slowdown. However, few studies have investigated the large-scale variation of invasive plant performance in the field. *Ambrosia artemisiifolia* L. in Western Europe represents a good opportunity to address this issue, with areas of high, moderate and low invasion levels being documented across a ca. 1000 km transect. In this study, we compared in situ plant performance-related traits in 12 populations from areas of contrasting invasion levels. We also tested whether performance-related traits were influenced by the intra- and inter-specific competition, by the local climatic conditions or by latitude (a proxy for growing season length). Overall, we did not find differences in performance-related traits across invasion levels, and intra- and inter-specific competition had low effects on plant performance. This study highlights the fact that *A. artemisiifolia* individuals express similar performance across invasion levels, even beyond what can be considered the present invasion front. Further research has to expand this study northwards, and assess other factors that could constrain the invasion in order to highlight if the species invasion northward is constrained or if it has the potential to invade new areas.

Keywords: Invasion status; casual population; northward expansion; invasion front; life history traits

## INTRODUCTION

The occurrence of an invasive plant in a range where it has been introduced can vary greatly (Hengeveld and Haack, 1982; Lawton, 1993), and this is true at the landscape (Bradley and Mustard, 2006), regional (Guillerm *et al.*, 1990; Müller, 2004) and continent (Welk, 2004) levels. The reasons for the variations in patterns can be multiple, including the dynamic of introduction and the invasion pathways; the human actions to control the spread; and the spatial variation in environmental conditions. Typically, at the continent level, such variations are common, with areas of i) high invasion levels characterized by high population occurrences (Orivel *et al.*, 2009) and often situated in the relative vicinity of the initial introductions (see e.g. Allard 1943); ii) moderate invasion levels, such as at invasion fronts and/or in areas of recent colonization (Eckert *et al.*, 2008; Lawton, 1993); and iii) low invasion levels, where populations are scarce and often considered casual or recently naturalized. This situation might present a snapshot of an ongoing process of invasion, i.e., an

inexorable colonization of the whole continent. In this case, the pattern of population dispersion across the continent would mainly be explained by the dynamic of introduction and the invasion pathways (Guillerm *et al.*, 1990; Lachmuth *et al.*, 2010; Monty and Mahy, 2010). However, this situation could persist over time if it can be explained by environmental conditions and/or demographic processes that constrain invasion (Arim *et al.*, 2006). This latter case corresponds to what is generally observed in native plant species that have reached their distribution equilibrium (Villellas *et al.*, 2013), which is governed by different ecological and evolutionary processes (reviewed in Sexton *et al.* 2009). In the case of invasive species, the invaded range expansion could be limited by genetic constraints that impeded local adaptation, dispersal limitations to suitable sites, or a too harsh environment to allow survival beyond the species range (Alexander and Edwards, 2010; Arim *et al.*, 2006; Hargreaves *et al.*, 2014; Sexton *et al.*, 2009; Thouvenot *et al.*, 2013). The limiting action of one or several of these processes could be indicated by a plant performance reduction at the edge of the species range, for example in response to biotic (e.g., inter-or intra-specific competition) or abiotic (e.g., too short growing season length, limiting precipitation or temperature) factors. However, this hypothesis has not been explicitly tested for invasive species to date.

The variation in the in situ performance of invasive plant populations can help to understand the constraints on the spread dynamic and therefore anticipate the future of the invasion process. For example, the performance of *Verbascum thapsus* L. populations were studied on a large scale by Alba and Hufbauer (2012), and they found that the main competitive interaction that limited *V. thapsus* depended on regional precipitation, which paved the way for additional studies on the species invasion (Seipel *et al.*, 2014). Other large-scale studies have allowed to disentangle the factors influencing the invasion process (see e.g. Jakobs *et al.* 2004; Erfmeier & Bruelheide 2004). However, few data are available about large-scale performance variation for most plant invaders.

*Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) is described as one of the most damaging invasive plants in Europe because of the impacts of its pollen on human health (Kazinczi *et al.*, 2008; Laaidi *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 2013), and anticipating the future of its invasion is therefore crucial. The current spatial invasion pattern has been derived from pollen maps (Skjøth *et al.*, 2013; Smith *et al.*, 2013) and validated by field observations (Bullock *et al.*, 2010; Fumanal *et al.*, 2008; Martin *et al.*, 2008; Verloove, 2006). The pattern clearly shows multiple foci of very high invasion levels as well as areas that are almost free of the species, and between these two extremes, areas of moderate invasion levels are found. This situation has been observed for years and does not seem to change rapidly. Although some authors showed that *A. artemisiifolia* invasion could be limited by climatic factors (Allard, 1945; Chapman *et al.*, 2014; Deen

*et al.*, 1998; Leiblein and Lössch, 2011), it is currently unclear whether this species will continue its progress, or whether the species' area of distribution is in equilibrium.

In this study, we aim to test whether a performance variation of *A. artemisiifolia* plants across invasion levels is responsible for an invasion slowdown in Western Europe. To do so, we first defined three invasion level based on atmospheric pollen concentration. Then, we compared growth and reproductive plant performance in areas of different invasion levels, i.e., the highly invaded region of Rhône-Alpes; two areas of moderate invasion: one in the north and one in the south of the region of Rhône-Alpes; and Belgium and the south of The Netherlands, where the species is rare and no invasion has been documented (de Weger *et al.*, 2009; Martin *et al.*, 2008). In addition, we tested if the plant performance was influenced by the intra-and inter-specific competition, by the local climatic conditions or by latitude (a proxy for growing season length).

## **MATERIAL AND METHODS**

### ***Study system***

*A. artemisiifolia* is an annual plant that is native to North America and that was introduced in Europe in the 19<sup>th</sup> century, most likely in seed lots (Chauvel *et al.*, 2006). It invades both spring crops and open disturbed habitats such as wastelands, roadsides and riverbanks (Bassett and Crompton, 1975a; Chauvel *et al.*, 2006; Thibaudon *et al.*, 2004). Separate from its economic impact on crop yields, this wind-pollinated plant is causing a health crisis because its pollen is a strong allergen that causes hay fever, rhinitis and asthma (Thibaudon *et al.*, 2004).

There are three main regions in Europe that are highly invaded: the southeast of France (the Rhône Valley) in western Europe, the Po region in northern Italy and the Carpathian Basin in Eastern Europe (Csontos *et al.*, 2010; Kazinczi *et al.*, 2008; Mandrioli *et al.*, 1998; Smith *et al.*, 2013). In France, the colonization occurred through multiple introductions throughout the country (Chauvel *et al.*, 2006; Genton *et al.*, 2005). The species is highly problematic in the Rhône Valley (Thibaudon *et al.*, 2004) and has recently expanded into both the Provence-Alpes-Côte-d'Azur and Burgundy regions (Chauvel and Cadet, 2011). North of Burgundy, the species becomes much rarer, but casual populations are described (Just, 2014). Farther north in Belgium, although the presence of the species has been recorded since 1883 (Martin *et al.*, 2008), it is repeatedly described as casual and non-naturalized (Lambinon *et al.*, 2004; Verloove, 2006). The situation is similar in the Netherlands (de Weger *et al.* 2009). In Germany, the species is described as well established in the southern regions but as remaining casual in the north (Brandes and Nitzsche, 2007). Farther north in Scandinavia,

occurrences of the species were found, but the species does not seem presently naturalized (Dahl *et al.* 1999).

### **Population selection**

Atmospheric concentrations of *Ambrosia* spp. pollen are monitored across Europe by a network of sites using volumetric spore traps (European Aeroallergen Network, 2013; Smith *et al.*, 2013). Since *A. artemisiifolia* is the only species of its genus occurring in high density populations in Western Europe (Chauvel *et al.*, 2006), the contribution of the other species of the genus can be considered negligible. Under normal weather conditions, pollen concentrations are highly dependent on the number of *A. artemisiifolia* plants within a distance of about 30 km (Fumanal *et al.*, 2007a; Skjøth *et al.*, 2010). The pollen density database allows the creation of a pollen density map (Skjøth *et al.*, 2013; Smith *et al.*, 2013), that can be used as a spatial assessment of the density of *A. artemisiifolia* populations (Skjøth *et al.*, 2010, 2013; Smith *et al.*, 2013). The annual amount of pollen measured within an area can thus be considered as a good estimate of its invasion level (Skjøth *et al.*, 2010).

Based on this pollen density map and the relevant literature on the species invasion in Western Europe (Bullock *et al.*, 2010; Chauvel *et al.*, 2006; de Weger *et al.*, 2009; Fumanal *et al.*, 2008; Genton *et al.*, 2005; Lambinon *et al.*, 2004; Martin *et al.*, 2008; Verloove, 2006), we considered three contrasted invasion levels:

I) High invasion level, where the pollen index is above 500 pollen grains.m<sup>-3</sup>.year<sup>-1</sup>. This level corresponds to the most highly invaded area in Western Europe: the Rhône-Alpes region (Fig. 1). In this area, the species has been well established for more than 120 years, and new populations are regularly found (Fumanal *et al.*, 2008; Genton *et al.*, 2005);

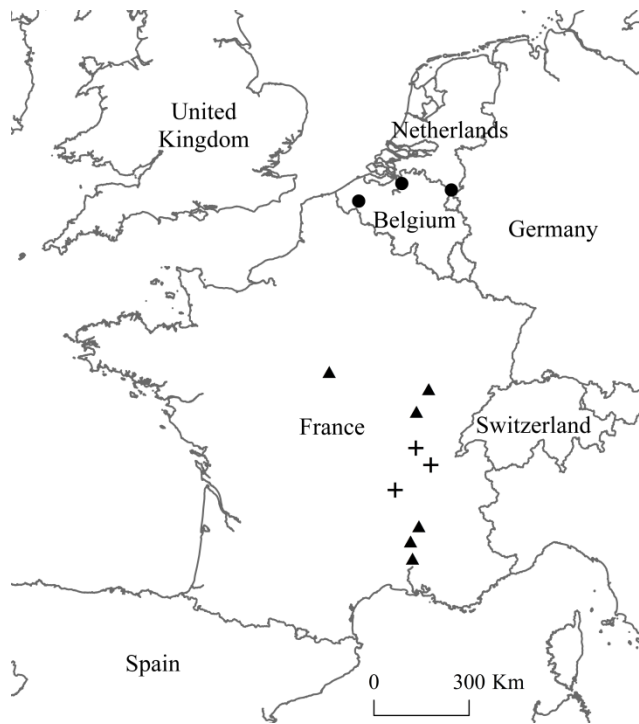
II) Moderate invasion level, where the pollen index ranges from 100 to 500 pollen grains.m<sup>-3</sup>.y<sup>-1</sup>. This level is found north and south of the species invaded range: the Burgundy region (northern border; Fig. 1) and the Languedoc-Roussillon region (southern border; Fig. 1) where populations have been established for about 60 years (Chauvel and Cadet, 2011) with a lower occurrence;

III) Low invasion level, where the pollen index is under 20 pollen grains.m<sup>-3</sup>.y<sup>-1</sup>. This level corresponds to the area beyond the species current invaded area (Fig.1). In the context of this work, this area is represented by the Belgium and The Netherlands (southern part). In these regions, the species is rare and described as non-naturalized in the literature (Lambinon *et al.*, 2004; Martin *et al.*, 2008; Verloove, 2006).

For each invasion level, we considered three populations that were growing in ruderal habitats such as riverbanks, shorelines, pebble beds and roadsides. The populations



contained at least 50 individuals growing on a given site and were at least 40 kilometers apart. We only selected unmanaged populations, i.e., without traces of mowing or herbicide application on the growing plants, to avoid bias in trait measurements. The locations, invasion levels, annual precipitation and annual mean temperatures in the vicinities of the 12 sampled populations (Meteo Belgique 2014; Meteo France 2014) are presented in Table 1.



**Fig. 1. Locations of the 12 sampled populations of *Ambrosia artemisiifolia* in Western Europe. The symbol shapes indicate the invasion levels of the area: discs (●) correspond to low invasion levels, triangles (▲) to moderate levels, and crosses (+) to high levels.**

**Table 1. Location of the 12 sampled populations of *Ambrosia artemisiifolia*, with their invasion level, annual precipitation, mean temperature, pollen density index, and the average nearest-neighbors distance.**

Code	Country	Invasion level	Latitude (N)	Longitude (E)	Annual precipitation (mm)	Annual mean temperature (°C)	Pollen density index (grains.m <sup>-3</sup> .year <sup>-1</sup> )	Average nearest-neighbors distance (cm)
A	Belgium	Low	51.235	4.436	659	10.4	< 20	93
B	Netherlands	Low	51.120	5.840	716	10.1	< 20	18
C	Belgium	Low	50.923	3.214	801	10.3	< 20	108
D	France	Moderate	47.770	2.375	767	11.0	100 - 500	416
E	France	Moderate	47.441	5.195	1023	10.2	100 - 500	41
F	France	Moderate	47.006	4.847	975	10.6	100 - 500	20
G	France	High	46.297	4.833	962	11.5	> 500	53
H	France	High	45.964	5.257	1243	11.2	> 500	27
I	France	High	45.470	4.247	788	11.1	> 500	137
J	France	Moderate	44.748	4.918	972	13.6	100 - 500	41
K	France	Moderate	44.439	4.680	972	13.6	100 - 500	81
L	France	Moderate	44.090	4.736	694	14.0	100 - 500	21

### **Data collection**

Two measurement campaigns were performed in the 12 populations. The first one took place in August 2013 in order to evaluate the growth and ecophysiological traits of 20 individuals per population. The second campaign took place in November 2013, when seeds had reached maturity, in order to measure the reproductive traits of 25 different individuals. Particular attention was paid to monitoring plant maturity in order to know when to launch the second campaign in the different regions to ensure the collection of mature seeds before they dispersed.

Plant selection was made along transects. We laid the longest possible transect in the population and divided it into 20 (first campaign) or 25 (second campaign) equal segments. At each segment start, we selected the nearest plant for measurements.

During the first campaign, the 20 plants per population were cut at ground level. Three fully developed leaves without damage were randomly picked from each plant to measure the specific leaf area (SLA). The leaves were scanned, then oven-dried for 2 days at 80°C, and finally weighed to the nearest 10<sup>-4</sup> g (using XA105 Mettler Toledo®, Viroflay, France). SLA is an important trait regulating and controlling plant functions such as carbon assimilation and carbon allocation (Poorter and Nagel, 2000; Poorter, 1999; Wilson *et al.*, 1999). SLA is known to be impacted by soil nutrient content, irradiance, and water availability (Meziane and Shipley, 1999; Sánchez-Gómez *et al.*, 2013; Yousfi *et al.*, 2015). For example, low irradiance can induce in the resource allocating strategy to enhance light interception for photosynthesis. This could be primarily achieved by increasing SLA (Poorter and Nagel, 2000). Poorter (1999)

indicated that SLA may be one of the key traits determining the maintenance of a species' growth rate under low levels of irradiance. Area measurements were taken using ImageJ (National Institutes of Health, USA). The rest of the plants were also oven-dried for 2 days at 80°C and weighed to the nearest  $10^{-4}$  g to determine their above ground biomass (AGB) as a proxy for growth. To evaluate the impact of the competition exerted by the local flora on SLA and AGB, we estimated the percentage of the vegetation cover to the nearest five percent around each plant in a 1x2 m quadrat. The quadrat was positioned in order to have the considered plant at the quadrat center. We calculated the mean vegetation height based on the height measurement at 6 randomly chosen points and then calculated inter-specific competition index as the vegetation cover multiplied by the mean vegetation height. High population density, through intra-specific competition, may also have a negative impact on performance (Creed *et al.*, 1996). To take into account this possible influence on SLA and AGB, the distances to the three nearest neighbors were measured for each considered plant, and the mean of the 3 values was used as the average nearest-neighbors distance.

In the second campaign, the 25 plants per population were also cut at ground level and oven-dried for two days at 80°C. To assess the seed number, i.e., the number of seeds per plant, dried plants were lightly hand crushed to detach the seeds. The resulting material was spread on a sieve with a 1 mm mesh width. The seeds were separated from the vegetative material by blowing air through the sieve at increasing speed, and then the seeds were weighted to the nearest  $10^{-2}$  g, and counted using a Contador (Pfeuffer®, Kitzingen, Germany). On a subset of 30 seeds from each plant, we performed a pressure resistance test following Guillemin and Chauvel (2011) in order to estimate the empty seed proportion. The biomass of the plants was also measured following the same method as that used for the first campaign in order to calculate the reproductive effort, as the ratio of the seeds biomass to the sum of the seed and above ground biomasses.

To take climate variation into account across the sampled range, we collected monthly temperature means and monthly rainfall during the actual growing season (from March to November 2013) from the weather station that was closest to each population (Meteo Belgique 2014; Meteo France 2014; Table 1). The influence of the latitude was also tested because it can have an impact on performance through the length of the growing season, and this impact might not be detected using only local climatic data (Kollmann and Bañuelos, 2004).

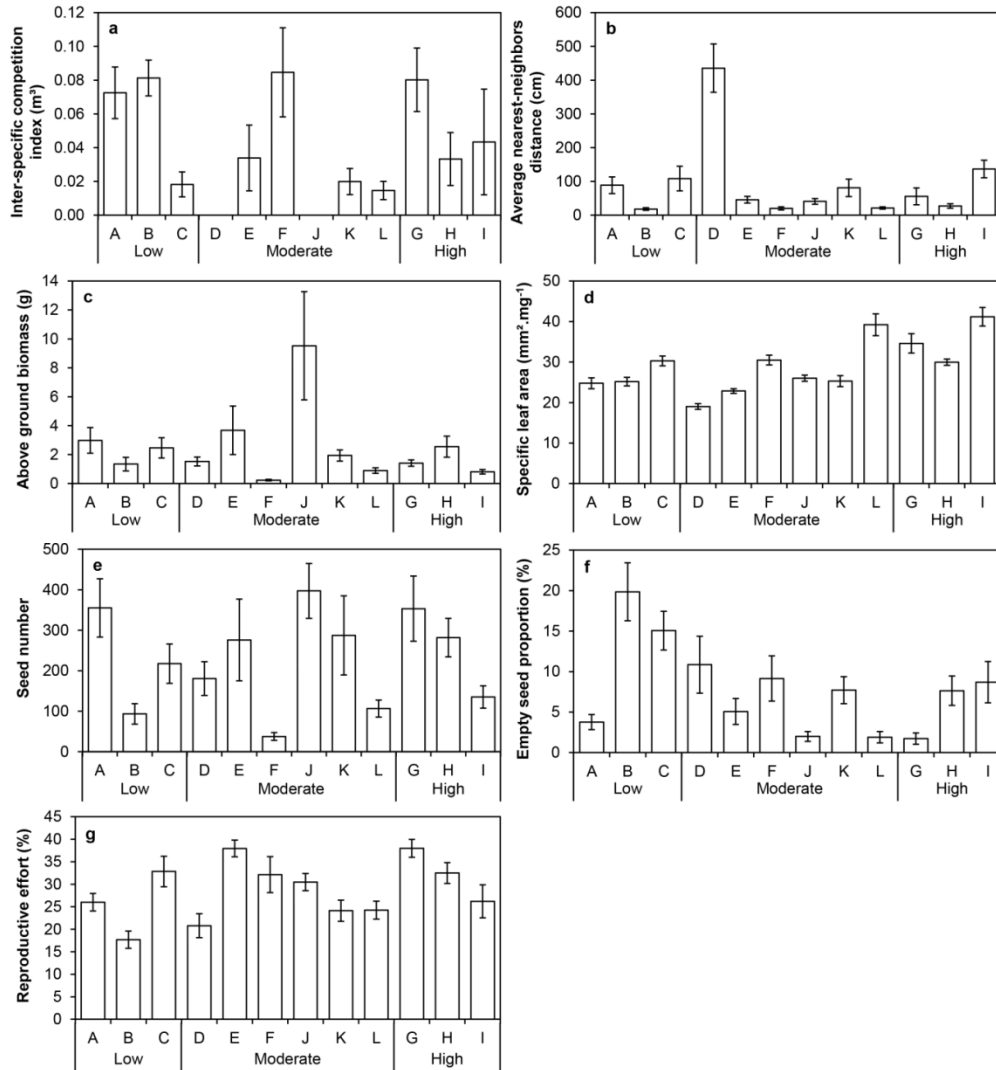
### ***Statistical analysis***

To explore the effect of invasion level, population, inter-specific competition index, and average nearest-neighbors distance on AGB and SLA, we used a mixed model analysis of covariance (ANCOVA). We included invasion level as a fixed effect, inter-specific competition index, and average nearest-neighbors distance as covariates, and population nested within invasion level as a random effect. To explore the effect of invasion level and population on seed number, empty seed proportion, and reproductive effort, we used a mixed model analysis of variance (ANOVA). We included invasion level as a fixed effect, and population nested within invasion level as a random effect. The AGB, SLA, and seed number were log-transformed, and the empty seed proportion was arcsine-square root transformed to improve homoscedasticity.

In contrast to inter-specific competition index or average nearest-neighbors distance, climatic data were related to the entire population and therefore could not be included as a covariate. We therefore performed a principal component analysis (PCA) to summarize all local climatic data, and we stored the first axis in a new variable (PCAclim, which explained 53% of the variance). For each performance-related trait, we calculated the mean for each population. We made linear regressions between PCAclim and the population means of each performance-related trait. Then, we conducted another PCA that summarized the mean performance-related traits, and we also stored the scores in a new variable (PCAperf, which explained 46% of the variance). We made a linear regression between PCAperf and PCAclim to test whether overall performance was correlated to local climatic data. Finally, we performed a last linear regression between PCAperf and latitude to test if the overall performance was correlated to this variable. All statistical analyses were conducted using the statistical software Minitab® ver. 16.2.2 (Minitab Inc., State College, PA, USA).

## **RESULTS**

We found high variability in all of the performance-related traits (Fig. 2). AGB averaged  $2.44 \pm 3.89 \cdot 10^{-1}$  g (mean  $\pm$  SE), SLA averaged  $29.2 \pm 6.00 \cdot 10^{-1}$  mm<sup>2</sup>.mg<sup>-1</sup>, seed number averaged  $227 \pm 18.4$ , reproductive effort averaged  $28.6 \pm 8.19 \cdot 10^{-1}$  %, and empty seed proportion averaged  $7.79 \pm 6.85 \cdot 10^{-1}$  %.



**Fig. 2. Means and standard errors of inter-specific competition index (a), average nearest-neighbors distance (b), and performance-related traits (c-g) of *Ambrosia artemisiifolia* among populations and invasion levels. Low = area of low invasion level; Moderate = area of moderate invasion level; High = area of high invasion level.**

The ANCOVA showed that AGB was not significantly different among invasion levels ( $F_{2,9} = 0.00$ ;  $P = 0.998$ ), although it differed significantly among populations ( $F_{9,220} = 5.41$ ;  $P < 0.001$ ). The same result occurred with SLA: there were no significant differences among invasion levels ( $F_{2,9} = 2.06$ ;  $P = 0.184$ ) but significant differences among populations ( $F_{9,220} = 20.56$ ;  $P < 0.001$ ). Inter-specific competition index did not impact AGB ( $F_{1,220} = 0.34$ ;  $P = 0.560$ ), but it positively impacted SLA ( $F_{1,220} = 45.50$ ;  $P < 0.001$ ). Average nearest-neighbors distance did not impact AGB ( $F_{1,220} = 0.27$ ;  $P = 0.601$ ) neither, but it negatively impacted SLA ( $F_{1,220} = 4.88$ ;  $P = 0.028$ ). The mean Average nearest-neighbors distance of each population is given in Table 1. The ANOVA showed similar results; we did not find any differences between invasion levels for seed number ( $F_{2,9} = 0.270$ ;  $P = 0.768$ ), reproductive effort ( $F_{2,9} = 0.800$ ;  $P = 0.481$ ),

or empty seed proportion ( $t_{2,9} = 2.18$ ;  $P = 0.169$ ). The differences between populations remained highly significant for all performance-related traits: seed number,  $F_{9, 220} = 9.33$  ( $P < 0.001$ ); reproductive effort,  $F_{9, 220} = 6.35$  ( $P < 0.001$ ); and empty seed proportion,  $F_{9, 220} = 6.06$  ( $P < 0.001$ ).

The results of the regressions between PCAclim and each performance-related trait showed no significant correlations: AGB,  $R^2 = 13.4\%$  ( $P = 0.242$ ); SLA,  $R^2 = 4.3\%$  ( $P = 0.523$ ); seed number,  $R^2 = 3.9\%$  ( $P = 0.537$ ); reproductive effort,  $R^2 = 4.7\%$  ( $P = 0.497$ ); and empty seed proportion,  $R^2 = 23.9\%$  ( $P = 0.107$ ). The same result occurred when we summarized the performance-related traits using the PCA: the regression between PCAperf and PCAclim did not show a significant correlation ( $R^2 = 7.4\%$ ;  $P = 0.392$ ). Finally, the regression between PCAperf and latitude was also not significant ( $R^2 = 5.1\%$ ;  $P = 0.480$ ).

## DISCUSSION

In Western Europe, the invasion of *A. artemisiifolia* is well described, with multiple foci of very high invasion levels, moderate invasion levels, and low invasion levels in areas that are almost free of the species but where the presence of rare populations are documented (Martin *et al.*, 2008). In this study, we attempted to determine whether this pattern, which does not appear to change rapidly, could be explained by declining plant performance in areas of lower invasion levels. In contrast to many studies that investigate the varying performance of a species in ex situ conditions, e.g., in common gardens, we chose to perform an in situ survey that allowed us to study phenotypic variation under real conditions. The results showed that the performance-related traits were similarly high across all investigated areas (Fig. 2) and that there were no significant differences across invasion levels; the hypothesis of a plant performance variation across invasion levels responsible for an invasion slowdown in Western Europe is thus rejected.

The reproductive performance of the species in the area of low invasion level tends to question its casual status north of France. According to Richardson *et al.* (2000), the casual status apply to introduced taxa that can reproduce occasionally, but do not form self-replacing populations, and that rely on repeated introduction for their persistence. Naturalized taxa, however, involve alien plants that reproduce consistently, sustain populations over many life cycles without direct intervention by humans, and do not necessarily invade natural, semi-natural or human-made ecosystems (Richardson *et al.*, 2000). Despite that we did not study the populations dynamic; we found that the species can produce lots of viable seeds in the area of low invasion level. The populations sampled in this area are most likely able to survive from year to year without an anthropogenic intake of seeds. *A. artemisiifolia* thus appears to be naturalized rather than casual in this area.

A single growing season was investigated in this study. In the case of an annual species that produces a large number of long-lasting seeds, a single year of successful fructification can stock the soil seed bank and thus ensure the establishment of the species for a number of years. This is typically the case with *A. artemisiifolia* (Bassett and Crompton, 1975b). It is thus relevant to consider a single growing season with successful seed production, since that season is sufficient to establish the population for many years.

We tested the influence of local climate and latitude on the performance-related traits, and we found no significant correlation between local climatic data and performance-related traits, neither individually nor summarized together; overall performance also did not appear to be related to latitude. These results suggest that phenotypic variation in *A. artemisiifolia* does not clearly respond to a climatic or latitudinal pattern in the geographical range we examined. This observation contrasts with the latitudinal and environmental trends that have been found in situ for other invasive species (Kollmann and Bañuelos, 2004; Monty and Mahy, 2009; Parker *et al.*, 2003; Weber and Schmid, 1998). The reason for this absence of response might be a lack of climate-induced genetic structuring in the invaded range we considered. Indeed, the invasion of *A. artemisiifolia* in Western Europe has been facilitated by multiple sources of introduction that have resulted in very high genetic diversity in its populations (Genton *et al.* 2005). In addition, evidence of active gene flow and population admixture has been documented (Chun *et al.*, 2010).

We found considerable variability in all of the measured performance-related traits (Fig. 2; coefficients of variation: SLA = 31.5; AGB = 244; seed number = 140; empty seed proportion = 152; reproductive effort = 49.7). This high variability could reflect the ability of the species to thrive in various environmental conditions (Willis and Hulme, 2004), which suggests strong phenotypic plasticity, e.g., in response to soil conditions, and which is consistent with other studies on the species (Brandes and Nitzsche, 2006; Fumanal *et al.*, 2007b; Leiblein and Lössch, 2011). However, it is possible that a decrease in performance-related traits has not been detected, given this high variability of the measured traits, and the relatively small number of sampled populations. This plasticity could also explain the lack of clear differentiation in response to climate.

The species is known to be particularly sensitive to competition (Leskovšek *et al.*, 2012). The results showed that average nearest-neighbors distance decreased SLA, which means that intra-specific competition increased SLA. The inter-specific competition also increased SLA. This influence of intra-and inter-specific competition translates a change in resource use strategies and thus suggests an environmental stress for the plants. The competition decreased the irradiance received by *A.*

*artemisiifolia* leaves, which led to an increase of leaf area by biomass unit to compensate (Poorter and Nagel, 2000). The population D is a good example: it had almost not suffered any intra-or inter-specific competition because it occurred on a pebble beach, and had the smallest SLA because full irradiance was available for each plant. Despite this stress due to intra-and inter-specific competition highlighted by SLA, the plants showed an unaltered performance-related trait, AGB, across the study regions. This demonstrates the species' ability to cope with various environmental conditions and stresses without decreasing performance-related traits. The impact of intra-and inter-specific competition was only assessed during the first field campaign, so it was not possible to assess its impacts on the other performance-related traits. Further research on these impacts would allow to better explore this strategy. In the area of high invasion level, one can expect populations to show a higher plant density on average than in the other areas (Brussard, 1984). This higher plant density could have had an adverse effect on plant performance, and thus led to an underestimation of the plant performance in high invasion level. This underestimation, in turn, could have concealed a performance reduction in the area of low invasion level. Since the AGB was left unaltered by the intra-specific competition, population density probably did not have significantly impacted plant performance, and this hypothesis is therefore held invalid.

The different levels of invasion in Western Europe were not explained by the variation in performance-related traits. Thus, one may wonder why the species does not seem to rapidly spread to and colonize northern areas.

The hypothesis tested in this work focused on the plant performance and did not take into account processes occurring at other scales, e.g., population dynamic. Although the seed production was assessed, seed germination and seedling survival, for instance, may differently affect recruitment dynamic in field populations. Other processes than reduced performance in low invasion area could explain the observed invasion pattern in Western Europe.

First, the residence time, the time from the first record in the wild until now, is known to be an important determinant of the geographical range sizes of alien plants species (Williamson *et al.*, 2009). One can hypothesize that the populations in the area of low invasion level, due to their much smaller residence time, had less time to recruit as much individuals and establish as much populations as in the areas of higher invasion levels. However, this hypothesis is unlikely since the first occurrence of the species in the area of low invasion level has been recorded in the late 19<sup>th</sup> century (Martin *et al.*, 2008), like in the other levels (Chauvel *et al.*, 2006).

Genetic constrains on adaptive evolution during range expansion, e.g., low genetic variation, maladaptive gene flow, or genetic correlation, could also explain an invasion



slowdown (Alexander and Edwards, 2010; Colautti *et al.*, 2010). However, a very high genetic diversity has been documented in Western Europe for *A. artemisiifolia* (Genton *et al.* 2005) and to date, no evidence of genetic constraints limiting the range expansion of *A. artemisiifolia* has been highlighted.

Another possible explanation might be a lack of effective dispersal to suitable sites in areas of low invasion levels. For example, the spread of the species by agricultural machinery might be hampered by the absence of sunflower fields north of Burgundy, because sunflowers are known to be one of the most invaded field crops in France (Genton *et al.*, 2005). If this lack of dispersal is actually the main factor that limits its invasion, the species would therefore be in a lag phase and could show an invasive behavior in the future. Invasion might also accelerate under the pressure of different processes and human activities, such as global warming that allows seed production in new areas, changes in agricultural practices (herbicide withdrawal), the displacement of embankments that are already contaminated with *A. artemisiifolia* seeds, etc.

This work showed that the invasion slowdown, if it exists, is not caused by reduced plant performance. In the area of low invasion level, the species was as performant as in the areas of higher invasion levels. This result suggests an invasion potential in Belgium and southern Netherlands if there is no obstacle to the dispersal, germination, and plant survival. Further research that extends this study to the northern countries would be interesting to conduct. In addition, the investigation of the other process that could limit the invasion would help to forecast the future invaded range. In this uncertain situation, early detection and structured monitoring of population establishment should be encouraged in order to avoid future problems related to *A. artemisiifolia* invasion north of its current distribution in Western Europe.

## Acknowledgments

The authors are grateful to the European Cooperation in Science and Technology (COST) action Sustainable Management of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe (SMARTER) for funding a short-term scientific mission. This study was also funded by the Fonds de la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture (FRIA) of the Belgian Fonds National de la Recherche Scientifique (FNRS). The authors also thank the anonymous reviewers whose remarks sensibly improved the quality of the manuscript.

## REFERENCES

- Alba, C., Hufbauer, R., 2012. Exploring the potential for climatic factors, herbivory, and co-occurring vegetation to shape performance in native and introduced populations of *Verbascum thapsus*. *Biol. Invasions* 14, 2505–2518.
- Alexander, J.M., Edwards, P.J., 2010. Limits to the niche and range margins of alien species. *Oikos* 119, 1377–1386.
- Allard, H.A., 1945. Flowering Behavior and Natural Distribution of the Eastern Ragweeds (*Ambrosia*) as Affected by Length of Day. *Ecology* 26, 387–394.
- Allard, H.A., 1943. The North American ragweeds and their occurrence in other parts of the world. *Science* 98, 292–294.
- Arim, M., Abades, S.R., Neill, P.E., Lima, M., Marquet, P.A., 2006. Spread dynamics of invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103, 374–378.
- Bassett, I.J., Crompton, C.W., 1975a. The biology of Canadian weeds. *Can. J. Plant Sci.* 55, 463–476.
- Bassett, I.J., Crompton, C.W., 1975b. The biology of Canadian weeds: 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Can. J. Plant Sci.* 55, 463–476.
- Bradley, B.A., Mustard, J.F., 2006. Characterizing the landscape dynamics of an invasive plant and risk of invasion using remote sensing. *Ecol. Appl.* 16, 1132–1147.
- Brandes, D., Nitzsche, J., 2007. Ecology, distribution and phytosociology of *Ambrosia artemisiifolia* L. in Central Europe. *Tuexenia* 167–194.
- Brandes, D., Nitzsche, J., 2006. Biology, introduction, dispersal, and distribution of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) with special regard to Germany. *Nachrichtenblatt des Dtsch. Pflanzenschutzdienstes* 58, 286.
- Brussard, P.F., 1984. Geographic Patterns and Environmental Gradients: The Central-Marginal Model in *Drosophila* Revisited. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15, 25–64.
- Bullock, J.M., Chapman, D., Schafer, S., Roy, D., Haynes, T., Beal, S., Wheeler, B., Dickie, I., Phang, Z., Tinch, R., 2010. Final report: ENV . B2 / ETU / 2010 / 0037: Assessing and controlling the spread and the effects of common ragweed in Europe Contractor: Natural Environment Research Council , UK Project leader: Prof . James Bullock , Centre for Ecology & Hydrology , .
- Chapman, D.S., Haynes, T., Beal, S., Essl, F., Bullock, J.M., 2014. Phenology predicts the native and invasive range limits of common ragweed. *Glob. Chang. Biol.* 20, 192–202.
- Chauvel, B., Cadet, E., 2011. Introduction and spread of an invasive species: *Ambrosia artemisiifolia* in France. *Acta Bot. Gall.* 158, 309–327.
- Chauvel, B., Dessaint, F., Cardinal-Legrand, C., Bretagnolle, F., 2006. The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records. *Biogeography* 33, 665–673.
- Chun, Y.J., Fumanal, B., Laitung, B., Bretagnolle, F., 2010. Gene flow and population admixture as the primary post-invasion processes in common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations in France. *New Phytol.* 185, 1100–1107.
- Colautti, R.I., Eckert, C.G., Barrett, S.C.H., 2010. Evolutionary constraints on adaptive evolution during range expansion in an invasive plant. *Proc. Biol. Sci.* 277, 1799–1806.
- Creed, J., Norton, T., Kain, J. (Jones), 1996. Are neighbours harmful or helpful in *Fucus vesiculosus* populations? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 133, 191–201.
- Csontos, P., Vitalos, M., Barina, Z., Kiss, L., 2010. Early distribution and spread of *Ambrosia artemisiifolia* in Central and Eastern Europe. *Bot. Helv.* 120, 75–78.
- de Weger, L. a, van der Linden, A.C., Terreehorst, I., van der Slikke, W.J., van Vliet, A.J.H., Hiemstra, P.S., 2009. Ambrosia in the Netherlands. Allergic sensitisation and the distribution of plants and pollen. *Ned. Tijdschr. Geneesk.* 153, 798–803.
- Deen, W., Hunt, T., Swanton, J., 1998. Influence of temperature , photoperiod , and irradiance on the phenological development of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Weed Sci.* 46, 555–560.
- Eckert, C.G., Samis, K.E., Loughheed, S.C., 2008. Genetic variation across species' geographical ranges: The central-marginal hypothesis and beyond. *Mol. Ecol.* 17, 1170–1188.
- Erfmeier, A., Bruelheide, H., 2004. Comparison of native and invasive *Rhododendron ponticum* populations: Growth, reproduction and morphology under field conditions. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 199, 120–133.
- European Aeroallergen Network, 2013. European Aeroallergen Network database [WWW Document]. URL <https://ean.polleninfo.eu/Ean/> (accessed 12.19.15).
- Fumanal, B., Chauvel, B., Bretagnolle, F., 2007a. Estimation of pollen and seed production of common ragweed in France. *Ann. Agric. Environ. Med.* 14, 233–236.
- Fumanal, B., Chauvel, B., Sabatier, A., Bretagnolle, F., 2007b. Variability and cryptic heteromorphism of *Ambrosia artemisiifolia* seeds: What consequences for its invasion in France? *Ann. Bot.* 100, 305–313.
- Fumanal, B., Girod, C., Fried, G., Bretagnolle, F., Chauvel, B., 2008. Can the large ecological amplitude of *Ambrosia artemisiifolia* explain its invasive success in France? *Weed Res.* 48, 349–359.
- Genton, B.J., Shykoff, J.A., Giraud, T., 2005. High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction. *Mol. Ecol.* 14, 4275–4285.
- Guillemin, J.P., Chauvel, B., 2011. Effects of the seed weight and burial depth on the seed behavior of

- common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Weed Biol. Manag.* 11, 217–223.
- Guillerm, J.L., Floc'h, E. I., Maillet, J., Boulet, C., Le Floc'h, E., Maillet, J., Boulet, C., 1990. The invading weeds within the Western Mediterranean Basin, in: di Castri, F., Hansen, A.J., Debussche, M. (Eds.), *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin*, Monographiae Biologicae. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 61–84.
- Hargreaves, A.L., Samis, K.E., Eckert, C.G., 2014. Are species' range limits simply niche limits writ large? A review of transplant experiments beyond the range. *Am. Nat.* 183, 157–73.
- Hengeveld, R., Haeck, J., 1982. The distribution of abundance. I. Measurements. *J. Biogeogr.* 9, 303–316.
- Jakobs, G., Weber, E., Edwards, P.J., 2004. Introduced plants of the invasive *Solidago gigantea* (Asteraceae) are larger and grow denser than conspecifics in the native range. *Divers. Distrib.* 10, 11–19.
- Just, A., 2014. Carte du nombre d'observations d'ambrosies par maille de 10x10 km, remontées en avril 2014.
- Kazinczi, G., Béres, I., Novák, R., Bíró, K., Pathy, Z., 2008. Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*): a review with special regards to the results in Hungary. I. Taxonomy, origin and distribution, morphology, life cycle and reproduction strategy. *Herbologia* 9, 55–91.
- Kollmann, J., Bañuelos, M.J., 2004. Latitudinal trends in growth and phenology of the invasive alien plant *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae). *Divers. Distrib.* 10, 377–385.
- Laaidi, M., Thibaudon, M., Besancenot, J.P., 2003. Two statistical approaches to forecasting the start and duration of the pollen season of *Ambrosia* in the area of Lyon (France). *Int. J. Biometeorol.* 48, 65–73.
- Lachmuth, S., Durka, W., Schurr, F.M., 2010. The making of a rapid plant invader: genetic diversity and differentiation in the native and invaded range of *Senecio inaequidens*. *Mol. Ecol.* 19, 3952–3967.
- 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.*, 5ème édit. ed. Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- Lawton, J.H., 1993. Range, population abundance and conservation. *Trends Ecol. Evol.* 8, 409–13.
- Leiblein, M.C., Lösch, R., 2011. Biomass development and CO<sub>2</sub> gas exchange of *Ambrosia artemisiifolia* L. under different soil moisture conditions. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 206, 511–516.
- Leskovšek, R., Eler, K., Batič, F., Simončič, A., 2012. The influence of nitrogen, water and competition on the vegetative and reproductive growth of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.). *Plant Ecol.* 213, 769–781.
- Mandrioli, P., Cecco, M., Andina, G., 1998. Ragweed pollen: The aeroallergen is spreading in Italy. *Aerobiologia* (Bologna). 14, 13–20.
- Martin, P., Lambinon, J., P, M., J, L., 2008. *Ambrosia artemisiifolia* L., l'ambrosie annuelle, en Belgique. Emergence d'une xénophyte et incidence potentielle en santé publique. *Nat. Mosana* 61, 31–46.
- Meteo Belgique, 2014. *Météo en Belgique: Observations* [WWW Document]. URL <http://www.meteobelgique.be/observations>
- Meteo France, 2014. *Climat France - Informations, normales et statistiques sur le climat en France - Météo France* [WWW Document]. URL <http://www.meteofrance.com/climat/france>
- Meziane, D., Shipley, B., 1999. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: Effects of irradiance and nutrient availability. *Plant, Cell Environ.* 22, 447–459.
- Monty, A., Mahy, G., 2010. Evolution of dispersal traits along an invasion route in the wind-dispersed *Senecio inaequidens* (Asteraceae). *Oikos* 119, 1563–1570.
- Monty, A., Mahy, G., 2009. Clinal differentiation during invasion: *Senecio inaequidens* along altitudinal gradients in Europe. *Oecologia* 159, 305–315.
- Müller, S., 2004. *Plantes invasives en France: état des connaissances et propositions d'actions.* Muséum national d'histoire naturelle.
- Orivel, J., Grangier, J., Foucaud, J., Le Breton, J., Andrès, F.X., Jourdan, H., Delabie, J.H.C., Fournier, D., Cerdan, P., Facon, B., Estoup, A., Dejean, A., 2009. Ecologically heterogeneous populations of the invasive ant *Wasmannia auropunctata* within its native and introduced ranges. *Ecol. Entomol.* 34, 504–512.
- Parker, I.M., Rodriguez, J., Loik, M.E., 2003. An evolutionary approach to understanding the biology of invasions: local adaptation and general-purpose genotypes in the weed *Verbascum thapsus*. *Conserv. Biol.* 17, 59–72.
- Poorter, H., Nagel, O., 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review. *Funct. Plant Biol.* 27, 1191.
- Poorter, L., 1999. Growth responses of 15 rain forest tree species to a light gradient; the relative importance of morphological and physiological traits. *Funct. Ecol.* 13, 396±410.
- Richards, C.L., Bossdorf, O., Muth, N.Z., Gurevitch, J., Pigliucci, M., 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecol. Lett.* 9, 981–993.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Dane Panetta, F., West, C.J., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Divers. Distrib.* 6, 93–107.
- Sánchez-Gómez, D., Robson, T.M., Gascó, A., Gil-Pelegrín, E., Aranda, I., 2013. Differences in the leaf functional traits of six beech (*Fagus sylvatica*

- L.) populations are reflected in their response to water limitation. *Environ. Exp. Bot.* 87, 110–119.
- Seipel, T., Alexander, J.M., Daehler, C.C., Rew, L.J., Edwards, P.J., Dar, P.A., McDougall, K., Naylor, B., Parks, C., Pollnac, F.W., Reshi, Z. a., Schroder, M., Kueffer, C., 2014. Performance of the herb *Verbascum thapsus* along environmental gradients in its native and non-native ranges. *J. Biogeogr.* 42, 132–143.
- Sexton, J.P., McIntyre, P.J., Angert, A.L., Rice, K.J., 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*
- Skjøth, C. a., Smith, M., Šikoparija, B., Stach, A., Myszkowska, D., Kasprzyk, I., Radišić, P., Stjepanović, B., Hrga, I., Apatini, D., Magyar, D., Páldy, A., Ianovici, N., 2010. A method for producing airborne pollen source inventories: An example of *Ambrosia* (ragweed) on the Pannonian Plain. *Agric. For. Meteorol.* 150, 1203–1210.
- Skjøth, C.A., Sikoparija, B., Jäger, S., EAN, 2013. Pollen sources, in: Sofiev, M., Bergmann, K.-C. (Eds.), *Allergenic Pollen*. Springer Netherlands, pp. 9–27.
- Smith, M., Cecchi, L., Skjøth, C.A., Karrer, G., Šikoparija, B., 2013. Common ragweed: A threat to environmental health in Europe. *Environ. Int.* 61, 115–126.
- Thibaudon, M., Elias, K., Besancenot, J.P., 2004. Ragweed and allergy in France. *Environnement, Risques et Sante* 3, 353–367.
- Thouvenot, L., Haury, J., Thiébaud, G., 2013. Seasonal plasticity of *Ludwigia grandiflora* under light and water depth gradients: An outdoor mesocosm experiment. *Flora Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants* 208, 430–437.
- Verloove, F., 2006. Catalogue of neophytes in Belgium (1800–2005), *Scripta Botanica Belgica*.
- Villellas, J., Ehrlén, J., Olesen, J.M., Braza, R., García, M.B., 2013. Plant performance in central and northern peripheral populations of the widespread *Plantago coronopus*. *Ecography (Cop.)*. 36, 136–145.
- Weber, E., Schmid, B., 1998. Latitudinal population differentiation in two species of *Solidago* (Asteraceae) introduced into Europe. *Am. J. Bot.* 85, 1110–1121.
- Welk, E., 2004. Constraints in range predictions of invasive plant species due to non-equilibrium distribution patterns: Purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) in North America. *Ecol. Modell.* 179, 551–567.
- Williamson, M., Dehnen-Schmutz, K., Kühn, I., Hill, M., Klotz, S., Milbau, A., Stout, J., Pyšek, P., 2009. The distribution of range sizes of native and alien plants in four European countries and the effects of residence time. *Divers. Distrib.* 15, 158–166.
- Willis, S.G., Hulme, P.E., 2004. Environmental severity and variation in the reproductive traits of *Impatiens glandulifera*. *Funct. Ecol.* 18, 887–898.
- Wilson, P.J., Thompson, K., Hodgson, J.G., 1999. Specific leaf area and dry leaf matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytol.* 143, 155–162.
- Yousfi, N., Saïdi, I., Slama, I., Abdely, C., 2015. Phenology, leaf gas exchange, growth and seed yield in *Medicago polymorpha* L. populations affected by water deficit and subsequent recovery. *Flora-Morphology, Distrib. Funct. Ecol. Plants* 214, 50–60.

# Chapitre 3 :

## Le test d'équilibre de la distribution d'*Ambrosia artemisiifolia* L. au nord de l'aire actuellement envahie en Europe de l'Ouest

Ortmans William, Mahy Grégory et Monty Arnaud

*Article soumis dans "BASE - Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement"*



*La compétition du tournesol, imposée sur la moitié des placettes du jardin expérimental*



## ABSTRACT

Native and invasive species distributions are expected to be limited at some point. When this limit arises, the species is in range edge equilibrium, and the populations occurring beyond the edge have a growth rate reduced below replacement. Range edge equilibrium has never been specifically tested for an invasive species. In Western Europe, the invasive weed *Ambrosia artemisiifolia* L. has spread in most parts of southern and central France, and can be found in very high densities in sunflower fields. Despite the rare occurrence beyond the edge, it is currently unknown whether the range has reached a limit. Information about how the species thrives with sunflower competition is also lacking. This work addressed two questions: i) Has distribution of *A. artemisiifolia* in Western Europe reached a range edge equilibrium situation?; ii) How is *A. artemisiifolia* performance influenced by sunflower competition? Experimental plots were established in an agricultural field north to the current invaded range, in Belgium. In the plots, we planted *A. artemisiifolia* seedlings with or without the competition of sunflowers plants. The following year, the population's growth rate and seed bank were assessed. The species established populations with a high growth rate and significant seed bank, rendering invalid the first hypothesis. The sunflower competition did not have a significant impact on the population's performance. The results suggest a great potential for invasion in northern countries. Awareness actions should be considered in Western Europe, north of the current invaded range.

Keywords: Range limit, range expansion, colonization, sunflower, biological invasion, agricultural habitat

## INTRODUCTION

The distribution of a native species is essentially the expression of the species' ecological niche in space (Sexton *et al.* 2009). At the range edge of a given species, further expansion of the range is limited by biotic or abiotic factors that impede new populations' survival beyond the edge (Hutchinson 1957). Despite some minor fluctuations due to temporal variability at the range edge (Sexton *et al.* 2009), the long-term distribution of most native species is stable, and the situation is described as being in range edge equilibrium (Stanton-geddes *et al.* 2012).

Biological invasions consist of the spread of alien species in a new range, where they historically have not been present (Mack 1981). At first, this new range is expanding with the species colonizing new habitats (Alexander & Edwards 2010; Williamson *et al.* 2009; Monty & Mahy 2009). But, all species are limited at some point along environmental gradients in their introduced range, just as they are in the native range

(Alexander & Edwards 2010). Due to the damage that invasive species can cause, it is important to predict if their range might expand. Species' range limits are well-known for native species (Stanton-geddes *et al.* 2012; Hargreaves *et al.* 2014), and there is increasing evidence of range limits for alien species (Sexton *et al.* 2009; Alexander & Edwards 2010). However, as it is best presently known, no studies have explicitly tested range edge equilibrium for invasive species. This test would allow determining if the invasion range might expand further.

The population growth rate is the rate at which the number of individuals in a population changes in a given time period. It informs on whether the number of individuals is increasing, stable or decreasing, and how fast it is changing. Conventionally, the factor by which population size increases per year is the finite growth rate, and is given the symbol  $\lambda$ . It is calculated as  $N_{t+1}/N_t$  (Sibly & Hone 2002), where  $N$  is the number of individuals, and  $t$  a given year. The measurement of the  $\lambda$  beyond the range edge can test the hypothesis of range edge equilibrium (Hargreaves *et al.* 2014; Holt 2003; Griffith & Watson 2006; Stanton-geddes *et al.* 2012). Finding that  $\lambda$  is reduced below replacement ( $\lambda < 1$ ) would indicate that the species distribution is stable, and thereby highlight range edge equilibrium. Occurrences of a population beyond the edge do not automatically disprove range edge equilibrium. For example, casual populations may persist over the years despite unsuitable environmental conditions that limit their reproduction. The maintenance of the populations over longer periods can nevertheless be permitted by an anthropic influx of seeds that compensate for the reproduction issue (Richardson *et al.* 2000).

In Europe, the invasive weed *Ambrosia artemisiifolia* L. (Common ragweed, Asteraceae) is causing a health crisis because of its allergenic pollen (Smith *et al.* 2013; Kazinczi *et al.* 2008). In Western Europe, its invasive range is well described (Chauvel *et al.*, 2006; Genton *et al.*, 2005; Heckel, 1906; Ortman *et al.*, 2016a; Skjøth *et al.*, 2013; Smith *et al.*, 2013), and pollen density maps coupled with the relevant literature allow the approximate mapping of the current invasive range (Fig. 1; Skjøth *et al.*, 2013; Smith *et al.*, 2013). North to the current invaded range, populations surviving for years are described, but these populations do not appear to become invasive (Brandes & Nitzsche 2007; Martin *et al.* 2008; Verloove 2006). Furthermore, *A. artemisiifolia* is still considered a casual non-naturalized species in these areas (Lambinon *et al.* 2004; Verloove 2006; Martin *et al.* 2008). Different authors have highlighted climatic factors that could limit the species development further north. For example, the first frost occurrence that may kill the plant before the seed ripening is earlier in Northern countries (Chapman *et al.* 2014). In addition, the species phenology is known to be influenced by the photoperiod, that can delay the development of the species, and thus keep it from producing seeds before the first frosts (Deen *et al.* 1998, Chapman *et al.* 2014). Therefore, questions about whether the invasion will indeed stabilize arise.



Furthermore, given the current health crisis that *A. artemisiifolia* is creating (Kazinczi *et al.* 2008; Smith *et al.* 2013; Laaidi *et al.* 2003), there is an urgent need to determine if the invaded range will expand or not.

The species' invasion appears to be closely linked to sunflower cultivation (Chollet *et al.* 1998; Pinke *et al.* 2013; Genton *et al.* 2005; Fumanal *et al.* 2008b; Ozaslan *et al.* 2016). Sunflower production could be one of the factors behind the success of the invasion, and studies aiming to understand how *A. artemisiifolia* thrives in agricultural habitat are therefore needed (Pinke *et al.* 2013; Ozaslan *et al.* 2016). In sunflower fields, the competition inflicted on the weed species is not expected to be homogeneous all over the field. For example, in field margins, the sunflower densities could be reduced due to an edge effect (Sosnoskie *et al.* 2007). Furthermore, field margins are known to harbor more weeds and pest species than the rest of the field, and can serve as a source population for ongoing immigrations of weeds into the adjacent fields (Sosnoskie *et al.* 2007; Blumenthal & Jordan 2001). In order to assess how this varying sunflower competition can impact *A. artemisiifolia*, this factor was explicitly tested in the experiment.

Specifically, the work presented here addressed the following questions: 1) Has the distribution of *A. artemisiifolia* in Western Europe reached a range edge equilibrium situation? 2) How is *A. artemisiifolia* performance influenced by sunflower competition? To answer these questions, an experimental garden was established 250 km north of the current Western European invaded range, in Gembloux, Belgium, where the species is still described as a non-naturalized species in the literature. The experimental design followed a context of sunflower production. *A. artemisiifolia* plants from eight different populations from France were left to grow and reproduce, with or without sunflower competition. To take into account the variation induced by the origin of the population, this factor was explicitly introduced into the analysis. After two growing seasons, and before the second seed rain, population finite growth rates were assessed, and the soil seed bank was quantified.

## **MATERIAL AND METHODS**

### ***Study species***

*A. artemisiifolia* is an annual plant that was introduced from North America to Europe more than a century ago (Heckel, 1906). The species is currently invading numerous European countries (Chauvel *et al.* 2006; Kazinczi *et al.* 2008; Smith *et al.* 2013). The invasion is mostly favored by human activities and mostly grows along roads, riverbanks, wastelands and cultivated fields (Bonnot 1967; Müller 2004). Because the sunflower and *A. artemisiifolia* are both from the Asteraceae family, the chemical

control of the species is ineffective (Chollet *et al.* 1999), and high densities of the plant can often be observed in sunflower fields (Pinke *et al.* 2013; Genton *et al.* 2005; Fumanal *et al.* 2008b).

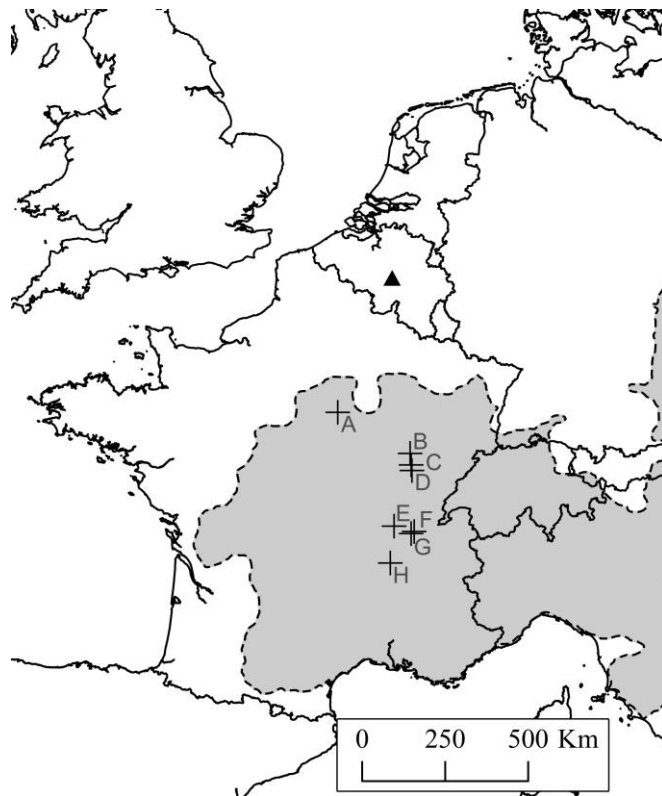
The species can show considerable phenotypic variation, both in terms of plant size (Leiblein-Wild & Tackenberg, 2014; Ortmans 2016a) and seed traits (Fumanal *et al.*, 2007b; Ortmans 2016b). A single plant can produce from 300 to 6 000 seeds on average, and this number can reach 14 000 when the conditions are favorable (Basset and Crompton, 1975). In addition, the species lifecycle is characterized by a long-term persisting seedbank (Bassett & Crompton 1975; Fumanal *et al.* 2008a) that appears to play a major role in the invasion process (Guillemin & Chauvel 2011; Baskin & Baskin 1980). This is especially problematic in cultivated fields, where the seeds are buried or recovered when the ground is plowed (Bassett & Crompton 1975; Fumanal *et al.* 2008a; Guillemin & Chauvel 2011; Gioria *et al.* 2012).

### ***Study site***

The experimental garden was established approximately 250 km north of the current invasion range, in Gembloux, Belgium (50.565°N latitude, 4.703°E longitude). In Belgium, the climate is oceanic, which generally features cool summers and cool winters, with a relatively narrow annual temperature range and few extremes of temperature (Royal Meteorological Institute of Belgium 2015). At the study site, the annual temperature (calculated between 1998 and 2012) averages  $11.0 \pm 0.121^{\circ}\text{C}$ , and the annual precipitation averages  $882 \pm 29.3$  mm (Royal Meteorological Institute of Belgium 2015). The garden was established in an open ground agricultural field. The soil is mainly loamy, with a share of sand and a small part of clay, fairly rich and favorably drained. To mimic the agricultural conditions, a plowing followed by tillage was performed.

### ***Experimental design***

The seeds were collected in the nearest invaded area from Belgium, in France. The seed collection occurred in the autumn 2011 in 8 populations (Figure 1). The harvest was carried out on 20 to 40 plants by population, and the collected seeds were pooled by population. Populations' habitat was either ruderal (riverbank, railroad, soil deposit) or agricultural (crop field, farmland fallow). Collected seeds were stored at a cold ( $5^{\circ}\text{C}$ ) and dry temperature.



**Fig 1: Location of the *A. artemisiifolia* sampled populations in France. The cross symbols indicate populations' location. The capital letters indicate the population ID. The plain triangle is the common garden location. The gray surface with a dashed outline is the area where *A. artemisiifolia* pollen density is above 50 pollen grains.m<sup>-3</sup>.year<sup>-1</sup>, and is considered as the current invaded range (adapted from the pollen map in (Smith *et al.* 2013) from (Skjøth *et al.* 2013)).**

Within the experimental garden, we established 64 plots of 1.4 x 1.4 m (1.96 m<sup>2</sup>), and we spaced each plot 30 cm away from one another to avoid inter-plot competition. Each plot was randomly assigned to one of the 8 populations.

Prior the start of the experiment, circa 150 seeds per population were stratified for 6 weeks at 5°C on a wet substrate. Then the seeds were sown in plastic trays containing a thin layer of moisturized soil from the experimental garden. Trays were put in a greenhouse to induce germination. On the 1<sup>st</sup> of May 2013, we selected seedlings at the same development stage (i.e., with only cotyledons). Within each experimental plot, 6 selected seedlings of the same population were planted. Height plots were randomly assigned to each of the 8 populations, for a total of 64 plots disposed following a completely randomized design. We paid attention to plant each plant at least 35 cm from one another, and at least 40 cm away from a border, to avoid future seeds falling off the plot during the fruiting season.

In order to best mimic agricultural conditions, we followed the agricultural technical itinerary available on the website of the French Technical Institute for oilseeds, protein crops, and hemp and their chains (Cetiom 2013). This itinerary allowed complying with the density and spacing of sunflower rows used in French agriculture (i.e., a density of 6 sunflowers by square meter and a spacing of 50 cm between rows). Thus we planted 12 sunflowers on 3 equidistant rows spaced by 50 cm in each plot, with the center row aligned to the middle of the plot. We performed a second sowing in the following month, to replace the dead sunflowers. Every two weeks, new weeds other than ragweed seedlings were pulled up by hand to imitate the low competition normally occurring in sunflower crops. To answer the question of how *A. artemisiifolia* thrives under sunflower competition, half the plots were left uncultivated with sunflower (4 random plots per population), but received the same weeding treatment than the others plots.

Above each plot, a wood frame supporting a “pollen-proof” small mesh fabric (Plantex® Protectmax, Du Pont de Nemours, Puteaux, France) was installed, which allowed water to flow but limited pollen dispersion. The aim was to reduce cross fertilization among populations, and the hazard that the pollen can cause to the nearby inhabitants. To avoid the environmental conditions being unnecessarily disrupted, the fabric was only fixed on the first flower appearance, on the 31<sup>st</sup> of July 2013, until the 1<sup>st</sup> of November 2013. We also installed a fence in the ground that delimited each plot, consisting of a 2mm mesh of 30 cm height, with the bottom of 10 cm buried in the soil. This fence allowed the water to flow but prevented the dropped seed from being carried away by runoff water.

In the second growing year, on the 3<sup>rd</sup> of March 2014, we mimicked tillage by scratching the soil surface with a rake. On *A. artemisiifolia* seedlings’ emergence, on the 27<sup>th</sup> of March 2014, we sowed once again sunflowers following the same protocol. The sowing occurred on the same plots as the previous year, to perpetuate the sunflower competition.

### ***Plant performance monitoring***

In order to obtain a non-destructive measurement of the plant performance at the end of the first year, we measured the height and diameter of all the *A. artemisiifolia* plants on the 1<sup>st</sup> of October 2013. Then, we calculated a mean biovolume by plot as:

$$Biovolume = \frac{1}{k} \sum_{i=1}^k \left[ \pi \left( \frac{D_k}{2} \right)^2 H_k \right]$$

Where k is the number of plants within the plot, and D and H, respectively, the diameter and height. Biovolume is a non-destructive measurement that is highly

correlated to the biomass (Sarmiento *et al.* 2012), and is therefore a useful measurement to take for the comparison of population growth performance.

We let the plants produce and drop seeds. Since the species has barochoric dispersal, we assumed that the large majority of the seeds fell within the plot. When the plants were dead, and the seeds released, we cut the stems at the ground surface and removed them. All the offspring were left on the plot.

The second year, on the 1<sup>st</sup> of August 2014, we counted the number of seedlings in each plot by a subsampling method. The subsamples consisted of three randomly placed frames of 290 cm<sup>2</sup> within the plot. The total number of offspring by plot was then assessed. We also calculated  $\lambda$  (i.e., the population finite growth rate of each plot) by dividing the assessed number of offspring in August 2014 by the number of parents that produced seeds in October 2013.

On the same date, the stems of all plants were cut at the ground surface and were paper bagged by plot. The paper bags were dried for 4 days at 80°C then weighted to the nearest 1g (Optiss BC5000V1, Tefal, Sarcelles, France) to determine the offspring biomass. The biomass of *A. artemisiifolia* is closely related to the quantity of pollen and seeds produced by the plant (Fumanal *et al.* 2007a), and is thus a proxy of the reproductive performance.

Finally, to evaluate how a single seed rain can contribute to the population growth, we made an evaluation of the soil seed bank. Twenty carrots of 2 cm diameter and 10 cm depth were sampled randomly at the surface of each plot. The carrots were plastic bagged, moistened, and then stratified for 6 weeks at 5°C. After the stratification, the soil in the bags was spread in a thin layer within 15.1 x 20.2 cm aluminum trays and the seeds were allowed to germinate in a heated greenhouse. The temperature was always above 15°C, and we applied a photoperiod of 18 hours per day/6 hours per night. The germinations were recorded then snatched weekly. We also calculated the proportion of the seed rain that did not germinate and thus contributed to the soil seed bank. It is calculated as the soil seed bank divided by the sum of the soil seed bank and the assessed number of offspring. This proportion is approximate, since it ignores the seeds that died before the soil seed bank sampling and the offspring that died before the assessment of their number. However, it provides an important clue about the soil seed bank dynamic.

### ***Climatic data***

In order to compare the weather that occurred during the two growing years the regional climate, annual mean temperature and precipitation data since 1998 were acquired on the website of the Royal Meteorological Institute of Belgium (2015). The

weather station which recorded the data is located in Uccle, Belgium, and is representative of the regional climate occurring at the study site.

### ***Statistical analysis***

The variations of the plant performances were analyzed with descriptive statistics (mean, standard error of the mean, minimum, and maximum). To explore the effect of the population and competition on plant performance, we used a mixed model analysis of variance (ANOVA). We included the competition as a fixed effect, and population as a random effect. The interaction between population and competition was included in the model. No variable transformation improved the homoscedasticity of the data. All statistical analyses were performed with Minitab® ver. 16.2.2 (Minitab Inc., State College, PA, USA).

## **RESULTS**

### ***Plant performance variation***

The plant performance were very variable among plots, but the species achieved big dimension the first growing season, and produced a high number of offspring (Table 1).

**Table 1. Mean, standard error of the mean, minimum and maximum of the plant performance measurements.**

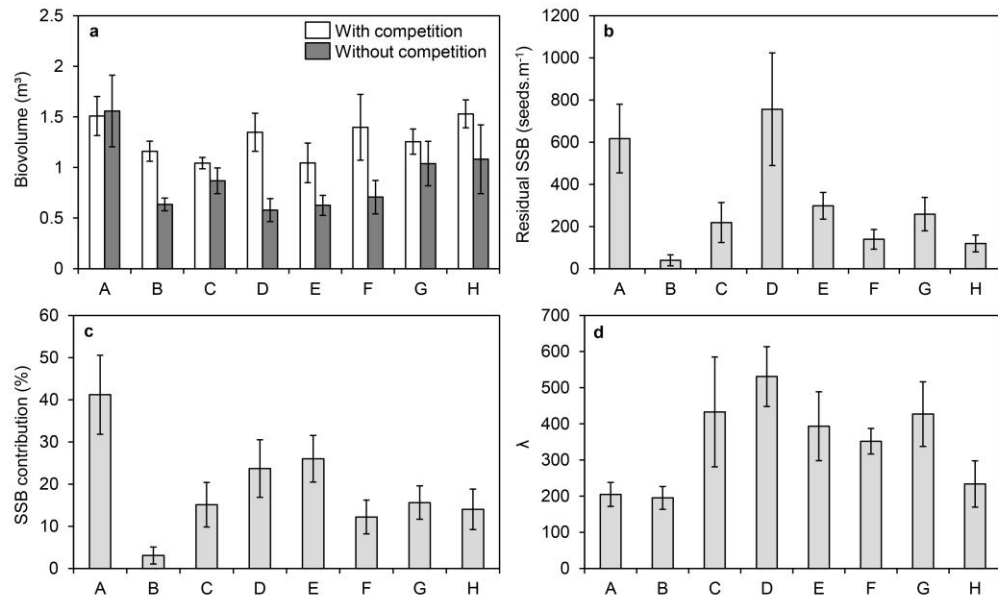
<b>Variable</b>	<b>Mean</b>	<b>SE mean</b>	<b>Minimum</b>	<b>Maximum</b>
Biovolume (m <sup>3</sup> )	1.09	0.0592	0.232	2.36
Offspring number	1635	111	431	4789
Offspring biomass (g)	656	27.7	253	1289
Residual SSB (seeds.m <sup>-2</sup> )	306	50.7	0	2069
SSB contribution (%)	18.9	2.30	0	65.5
$\lambda$	346	31.1	63.2	1446

The results of the two-way ANOVAs performed to test the influence of the competition and the population on the plants' performance are given in Table 2. The competition exerted by the sunflowers had a significant influence on the biovolume ( $F = 17.1$ ;  $P = 0.004$ ), but did not have a significant impact on the variables measured during the second growing year (i.e., offspring number ( $F = 1.90$ ;  $P = 0.211$ ) and biomass ( $F = 1.14$ ;  $P = 0.322$ ), residual soil seed bank ( $F = 0.09$ ;  $P = 0.778$ ), soil seed bank contribution ( $F = 3.04$ ;  $P = 0.125$ ) and  $\lambda$  ( $F = 3.74$ ;  $P = 0.094$ )). The populations varied in terms of residual soil seed bank ( $F = 12.2$ ;  $P = 0.002$ ), soil seed bank contribution ( $F = 26.0$ ;  $P < 0.001$ ), and  $\lambda$  ( $F = 4.30$ ;  $P = 0.037$ ). The interaction between population and the competition was never significant. The offspring biomass was not

influenced by the studied factors (Table 2). To represent the variation among population of the measured trait for which significant variation was found, histograms were drawn (Fig. 2).

**Table 2. Results of the ANOVA performed to test the influence of the population and the competition on the plants' performance. Bold values are significant.**

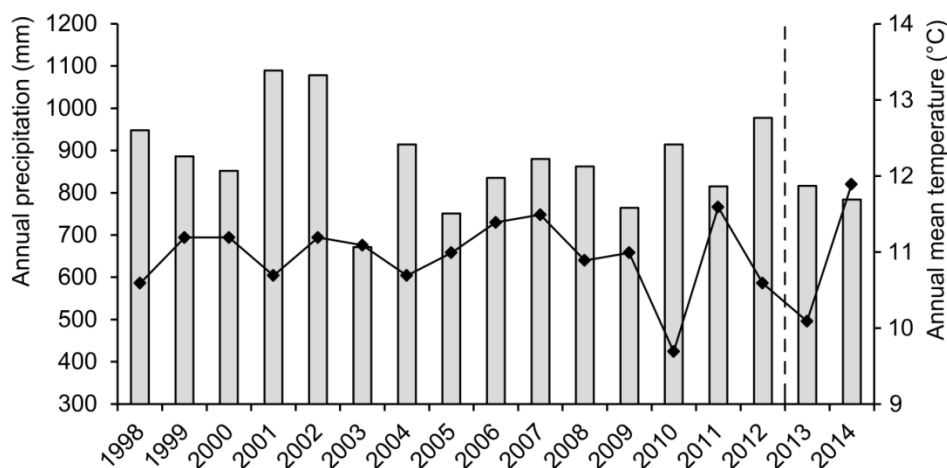
Source of variation	df	Biovolume		Offspring number		Offspring biomass		Residual SSB		SSB contribution		$\lambda$	
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Population	7	2.93	0.090	3.73	0.052	1.86	0.215	12.2	<b>0.002</b>	26.0	<b>&lt;0.001</b>	4.30	<b>0.037</b>
Competition	1	17.1	<b>0.004</b>	1.90	0.211	1.14	0.322	0.09	0.778	3.04	0.125	3.74	0.094
Pop.*Comp.	7	0.96	0.471	0.98	0.460	1.07	0.397	0.31	0.948	0.14	0.994	0.49	0.835
Error	48												



**Fig. 2: Means and standard errors of biovolume (a) Residual soil seed bank (b) Seed rain contribution to the soil seed bank (c) and the  $\lambda$  of *Ambrosia artemisiifolia* L. experimental populations. The histograms represent every measured trait for which significant differences have been observed among population, or competition treatment, using the ANOVA.**

### Local climatic data

The regional climatic data showed that the two considered years were different from the average temperature and precipitation that occurred over the last 15 years (Figure 2). The 2013 growing year was colder (10.1 °C) than the mean temperature between 1998 and 2012 (11.0 ± 0.121°C). Conversely, 2014 was warmer (11.9°C) than the average. Both years were drier (816 mm and 784 mm, respectively) than the average (882 ± 29.3 mm).



**Figure 2. Diagram of the annual precipitation and mean temperature, used to contextualize the weather conditions experienced in 2013 and 2014, over the last 15 years. The annual precipitations are represented by the gray bars (left vertical axis) and the mean annual temperatures by the square symbols on the black line (right vertical axis). The dashes separate the two years from the years shown for comparison.**

## DISCUSSION

This experiment showed that *A. artemisiifolia* is able to develop populations with very high finite growth rates in Belgian agricultural conditions. The hypothesis of equilibrium at the edge of the current invasion range is thus rejected.

The processes that can limit the range expansion of an invasive species can be multiple (e.g., genetic constraints that impede local adaptation, too harsh environmental conditions that limit population growth, or dispersal limitations to suitable sites (Alexander & Edwards, 2010; Arim *et al.*, 2006; Hargreaves *et al.*, 2014; Monty & Mahy, 2009; Monty *et al.*, 2013; Ortmans *et al.*, 2016a; Sexton *et al.*, 2009)). This study highlighted the presence of suitable habitats that remain uninvaded north of the current invaded range. When introduced in one such habitat, we found that the species is able to grow and reproduce. Given this result, one can wonder why the species is not as present in Belgian agriculture as it is in France. Dispersal limitations could be one of the main explanations of a delay in the colonization north of the current invaded range. In France, sunflower production becomes scarce above the latitude of 48° N (AGRESTE 2010). Since agricultural machinery is known to spread *A. artemisiifolia* seeds (Bohren 2006), and *A. artemisiifolia* populations harbored in sunflower crops can act as a source for further invasion (Déchamp *et al.* 2008; Chollet *et al.* 1998), the lack of sunflower crops in the north could constitute the dispersal limitation. However, in France, the development of early flowering hybrids allows sunflower cultivation increasingly northwards (Jouffret *et al.* 2011; Cetiom 2013). In



addition, global warming might allow sunflower cultivation further north in the future, which will probably have consequences on the invasion.

The sunflower competition impacted significantly the biovolume of the parent plant, but this factor did not have an impact the following year: the offspring biomass, the soil seed bank, and the  $\lambda$  were left unaltered. This observation suggests that, despite a sensibility to interspecific competition (Leskovšek *et al.* 2012), the sunflower appears to be a poor competitor against *A. artemisiifolia*. Given the poor effect of the sunflower competition, the facilitation effect of field margin situations is probably of minor importance.

We observed significant variation among population for the residual soil seed bank, the seed rain contribution to the soil seed bank, and the  $\lambda$  (Table 2; Fig. 2). This could be a clue of a population differentiation in France. However no difference was found for the biovolume or the offspring number (Table 2). Furthermore, a gene flow and a population admixture have been documented among French populations. This remarks combined with finding of other studies (see e.g. Ortmans *et al.* 2016a; Genton *et al.* 2005), render this hypothesis improbable.

We found that 19% of the seed production contributed to the soil seed bank. This means that the year after a seed rain, the number of seeds that are stocked in the soil seed bank equal a fourth of the number of visible offspring. In unmanaged populations with high seed production, one can imagine the important soil seed bank that can be formed in several years. In our garden, the seed bank size was variable across the plots, probably because of the spatial heterogeneity of the seed rain (Rabinowitz & Rapp 1980). While created in a single seed rain, the seed bank was relatively important with 306 ( $\pm$  51) viable seeds by square meter on average. In comparison, Fumanal *et al.* (2008a) showed that the soil seed bank of unmanaged populations within the French invaded range can vary from 536 to 4477 seeds.m<sup>-2</sup> depending on populations. The seed bank created in our garden was smaller, although in a comparable range. These observations reinforce the idea of an invasion potential north of France. In order to prevent the creation of an important seed bank and ensure the population anchorage for years, management actions aiming at the depletion of the seed bank have to be carried out as soon as possible after the establishment of a new population. The early detection of such a population thus appears of major importance.

To the best of our knowledge, there is no available data about finite growth rates of *A. artemisiifolia* invasive populations. It is therefore difficult to evaluate if the finite growth rate we measured in our garden is uncommonly high, or not. Nevertheless, the density of the offspring reached 1020  $\pm$  70 plants by square meter. This number is about ten times higher than the density of plants that Fumanal *et al.* (2008a) had

recorded in invasive population occurring in agricultural habitats of France. Since this density was formed in a single year from a maximum of 6 plants by plot, the finite growth rate of our population thus appear quite important.

The regional climatic data have shown that the considered years, although relatively similar, were slightly outside the range of temperatures and precipitations that the region normally undergoes. While regrettable from the perspective of having representative conditions of the local climate, this special year of 2013 highlights that even in drier and colder conditions, the species is still able to successfully establish populations north of its current range. This is very interesting because colder conditions are expected to limit the species distribution area (Allard 1943; Chapman *et al.* 2014). In 2014, the warmer temperatures likely favored the offspring growth. Since growing conditions were different between 2013 and 2014 due to the larger number of growing plants, it is difficult to assess the gain from the warmer temperatures. Although not negligible, the 0.9°C positive difference with the 15-year average is relatively low, especially in the context of global warming that is expected to lead to a larger temperature increase (Stocker *et al.* 2013).

This work showed that when introduced in an agricultural habitat of Belgium, *A. artemisiifolia* was able to establish population with an important finite growth rate. Despite the current rarity of the species in the agricultural fields of Belgium, the growth of the species does not appear to be limited in this habitat. Because of the links between the species' invasion and the sunflower cultivation, great caution has to be exercised if this production extends northwards. North to the current invaded range, awareness actions in the agricultural sector should be raised to avoid the repeated occurrence of the species in the fields remaining unnoticed, and to allow control measures to be initiated in the early stage of the species' establishment.

## Acknowledgments

The authors thank the *Unité Mixte de Recherche (UMR) 1347 Agroécologie* from the *Institut National de Recherche Agronomique* of France that collected the seeds. The authors are also grateful to the *Fonds de la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture (FRIA)* for funding this study.

## REFERENCES

- AGRESTE - Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt. 2010. Enquête sur les principales grandes cultures Available from URL: [http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/file/dossier8\\_cultures\\_panorama.pdf](http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/file/dossier8_cultures_panorama.pdf).
- Alexander, J.M. & Edwards, P.J. 2010. Limits to the niche and range margins of alien species. *Oikos*. 119, 1377–1386.
- Allard, H.A. 1943. The North American ragweeds and their occurrence in other parts of the world. *Science*. 98, 292–294.
- Arim, M., Abades, S.R., Neill, P.E., Lima, M. & Marquet, P.A. 2006. Spread dynamics of invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103, 374–378.
- Baskin, J. & Baskin, C. 1980. Ecophysiology of secondary dormancy in seeds of *Ambrosia artemisiifolia*. *Ecology*. 61, 475–480.
- Bassett, I.J. & Crompton, C.W. 1975. The biology of Canadian weeds. *Can. J. Plant Sci.* 55, 463–476.
- Blumenthal, D. & Jordan, N. 2001. Weeds in field margins: a spatially explicit simulation analysis of Canada thistle population dynamics. *Weed Sci.* 49, 509–519.
- Bohren, C. 2006. *Ambrosia artemisiifolia* L. - in Switzerland: Concerted Action to Prevent Further Spreading. *Nachrichtenblatt des Dtsch. Pflanzenschutzdienstes*. 58, 1–15.
- Bonnot, E.J. 1967. Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon. 8, 348–359.
- Brandes, D. & Nitzsche, J. 2007. Ecology, distribution and phytosociology of *Ambrosia artemisiifolia* L. in Central Europe. *Tuexenia*. 27, 167–194.
- Cetiom. 2013. Cultiver du tournesol / Techniques d'implantation et réalisation du semis Available from URL: [www.cetiom.fr](http://www.cetiom.fr). Accessed 1 January 2016.
- Chapman, D.S., Haynes, T., Beal, S., Essl, F. & Bullock, J.M. 2014. Phenology predicts the native and invasive range limits of common ragweed. *Glob. Chang. Biol.* 20, 192–202.
- 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. Control of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Perspect. Agric.* 250, 78–82.
- Chollet, D., Mircovich, C. & Pilorge, E. 1998. La lutte contre l'ambrosie dans les cultures de tournesol. *Phytoma-La Défense des Végétaux*. 504, 30–32.
- Déchamp, C., Penel, V. & Boudol, B. 2008. Comptes polliniques d'ambrosie du département de l'Ain, 1984 et 2005, station d'Ambérieu-en-Bugey-Château-Gaillard. Comparaison avec ceux du département du Rhône. *Ambrosie*. 10–13.
- Deen, W., Hunt, T. & Swanton, J. 1998. Influence of temperature, photoperiod, and irradiance on the phenological development of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Weed Sci.* 46, 555–560.
- Fumanal, B., Chauvel, B. & Bretagnolle, F. 2007a. Estimation of pollen and seed production of common ragweed in France. *Ann. Agric. Environ. Med.* 14, 233–236.
- Fumanal, B., Chauvel, B., Sabatier, A. & Bretagnolle, F. 2007b. Variability and cryptic heteromorphism of *Ambrosia artemisiifolia* seeds: What consequences for its invasion in France? *Ann. Bot.* 100, 305–313.
- Fumanal, B., Gaudot, I. & Bretagnolle, F. 2008a. Seed-bank dynamics in the invasive plant, *Ambrosia artemisiifolia* L. *Seed Sci. Res.* 18, 101–114.
- Fumanal, B., Girod, C., Fried, G., Bretagnolle, F. & Chauvel, B. 2008b. Can the large ecological amplitude of *Ambrosia artemisiifolia* explain its invasive success in France? *Weed Res.* 48, 349–359.
- Genton, B.J., Shykoff, J.A. & Giraud, T. 2005. High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction. *Mol. Ecol.* 14, 4275–4285.
- Gioria, M., Pyšek, P. & Moravcová, L. 2012. Soil seed banks in plant invasions: Promoting species invasiveness and long-term impact on plant community dynamics. *Preslia*. 84, 327–350.
- Griffith, T.M. & Watson, M.A. 2006. Is evolution necessary for range expansion? Manipulating reproductive timing of a weedy annual transplanted beyond its range. *Am. Nat.* 167, 153–164.
- Guillemin, J.P. & Chauvel, B. 2011. Effects of the seed weight and burial depth on the seed behavior of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Weed Biol. Manag.* 11, 217–223.
- Hargreaves, A.L., Samis, K.E. & Eckert, C.G. 2014. Are species' range limits simply niche limits writ large? A review of transplant experiments beyond the range. *Am. Nat.* 183, 157–173.
- Heckel, M.E. 1906. Sur l'*Ambrosia artemisiifolia* L. et sa naturalisation en France. *Bull. la Société Bot. Fr.* 53, 600–620.
- Holt, R.D. 2003. On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evol. Ecol. Res.* 5, 159–178.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415–427.
- Jouffret, P., Labalette, F., Thibierge, J. & George, V. 2011. Atouts et besoins en innovations du tournesol pour une agriculture durable. *Innov. Agron.* 14, 1–17.

- Kazinczi, G., Béres, I., Novák, R., Bíró, K. & Pathy, Z. 2008. Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*): a review with special regards to the results in Hungary. I. Taxonomy, origin and distribution, morphology, life cycle and reproduction strategy. *Herbologia*. 9, 55–91.
- Laaidi, M., Thibaudon, M. & Besancenot, J.P. 2003. Two statistical approaches to forecasting the start and duration of the pollen season of *Ambrosia* in the area of Lyon (France). *Int. J. Biometeorol.* 48, 65–73.
- 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*. 5ème édit. Meise: Jardin botanique national de Belgique.
- Leiblein-Wild, M.C. & Tackenberg, O. 2014. Phenotypic variation of 38 European *Ambrosia artemisiifolia* populations measured in a common garden experiment. *Biol. Invasions*. 16, 2003–2015.
- Leskovšek, R., Eler, K., Batič, F. & Simončič, A. 2012. The influence of nitrogen, water and competition on the vegetative and reproductive growth of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.). *Plant Ecol.* 213, 769–781.
- Mack, R.N. 1981. Invasion of *Bromus tectorum* L. into Western North America: An ecological chronicle. *Agro-Ecosystems*. 7, 145–165.
- Martin, P., Lambinon, J., P. M. & J. L. 2008. *Ambrosia artemisiifolia* L., l'ambrosie annuelle, en Belgique. Emergence d'une xénophyte et incidence potentielle en santé publique. *Nat. Mosana*. 61, 31–46.
- Monty, A., Bizoux, J.P., Escarré, J. & Mahy, G. 2013. Rapid plant invasion in distinct climates involves different sources of phenotypic variation. *PLoS One*. 8, e55627.
- Monty, A. & Mahy, G. 2009. Évolution des traits d'histoire de vie lors des invasions végétales. *Biotechnol. Agron. Société Environ.* 13, 449–458.
- Müller, S. 2004. *Plantes invasives en France: état des connaissances et propositions d'actions*. Muséum national d'histoire naturelle.
- Ortmans, W., Mahy, G., Chauvel, B. & Monty, A. 2016a. Performance variation of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) across invasion levels in Western Europe. *Flora - Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants*.
- Ortmans, W., Mahy, G. & Monty, 2016b. Effects of seed traits variation on seedling performance of the invasive weed, *Ambrosia artemisiifolia* L. *Acta Oecologica*. 71, 39–46.
- Ozaslan, C., Onen, H., Farooq, S., Gunal, H. & Akyol, N. 2016. Common ragweed: An emerging threat for sunflower production and human health in Turkey. *Weed Biol. Manag.* n/a – n/a.
- Pinke, G., Karácsony, P., Botta-Dukát, Z. & Czúcz, B. 2013. Relating *Ambrosia artemisiifolia* and other weeds to the management of Hungarian sunflower crops. *J. Pest Sci.* (2004). 86, 621–631.
- Rabinowitz, D. & Rapp, J.K. 1980. Seed rain in a North American tall grass prairie. *J. Appl. Ecol.* 793–802.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Dane Panetta, F. & West, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Divers. Distrib.* 6, 93–107.
- Royal Meteorological Institute of Belgium. 2015. Weather in Belgium. <http://www.meteo.be>. Available from URL: <http://www.meteo.be>. Accessed 1 January 2015.
- Sarmiento, L., Abadín, J., González-Prieto, S. & Carballas, T. 2012. Assessing and modeling the role of the native legume *Lupinus meridanus* in fertility restoration in a heterogeneous mountain environment of the tropical Andes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 159, 29–39.
- Sexton, J.P., McIntyre, P.J., Angert, A.L. & Rice, K.J. 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 415–436.
- Sibly, R.M. & Hone, J. 2002. Population growth rate and its determinants: an overview. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 357, 1153–1170.
- Skjøth, C.A., Sikoparija, B., Jäger, S. & EAN. 2013. Pollen sources. In Sofiev, M. & Bergmann, K.-C., eds. *Allergenic pollen*. Springer Netherlands, 9–27.
- Smith, M., Cecchi, L., Skjøth, C.A., Karrer, G. & Šikoparija, B. 2013. Common ragweed: A threat to environmental health in Europe. *Environ. Int.* 61, 115–126.
- Sosnoskie, L.M., Luschei, E.C. & Fanning, M.A. 2007. Field margin weed-species diversity in relation to landscape attributes and adjacent land use. *Weed Sci.* 55, 129–136.
- Stanton-geddes, J., Tiffin, P. & Shaw, R.G. 2012. Role of climate and competitors in limiting fitness across range edges of an annual plant. *Ecology*. 93, 1604–1613.
- Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.K., Tignor, M., Allen, S.K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, B. & Midgley, B.M. 2013. IPCC, 2013: climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.
- Verloove, F. 2006. *Catalogue of neophytes in Belgium*. Meise: National Botanic Garden of Belgium, 1-89 pp.
- Williamson, M., Dehnen-Schmutz, K., Kühn, I., Hill, M., Klotz, S., Milbau, A., Stout, J. & Pyšek, P. 2009. The distribution of range sizes of native and alien plants in four European countries and the effects of residence time. *Divers. Distrib.* 15, 158–166.

# Chapitre 4 :

## Les effets de la variation des traits de la graine sur la performance des plantules d'*Ambrosia artemisiifolia* L.

William Ortmans, Grégory Mahy et Arnaud Monty

*Article publié dans "Acta Oecologica" (2016).*



*Les plantules de la chambre « chaude », après 11 jours de vie*



## ABSTRACT

Seedling performance can determine the survival of a juvenile plant and impact adult plant performance. Understanding the factors that may impact seedling performance is thus critical, especially for annuals, opportunists or invasive plant species. Seedling performance can vary among mothers or populations in response to environmental conditions or under the influence of seed traits. However, very few studies have investigated seed traits variations and their consequences on seedling performance. Specifically, the following questions have been addressed by this work: 1) How the seed traits of the invasive *Ambrosia artemisiifolia* L. vary among mothers and populations, as well as along the latitude; 2) How do seed traits influence seedling performance; 3) Is the influence on seedlings temperature dependent. With seeds from nine Western Europe ruderal populations, seed traits that can influence seedling development were measured. The seeds were sown into growth chambers with warmer or colder temperature treatments. During seedling growth, performance-related traits were measured. A high variability in seed traits was highlighted. Variation was determined by the mother identity and population, but not latitude. Together, the temperature, population and the identity of the mother had an effect on seedling performance. Seed traits had a relative impact on seedling performance, but this did not appear to be temperature dependent. Seedling performance exhibited a strong plastic response to the temperature, was shaped by the identity of the mother and the population, and was influenced by a number of seed traits.

Keywords: achene variability; competitive ability; cotyledon area; phenotypic plasticity; seed color; seed mass;

## INTRODUCTION

The juvenile stage represents the most vulnerable period in a plant's life cycle (Simons and Johnston, 2000; Vange *et al.*, 2004). During this time, seedling performance is crucial and can have an impact on later life stages, and therefore affect the overall fitness of the parents (Gross, 1984; Renata D Wulff, 1986). The successful development of a seedling increases the chances for effective establishment of opportunist species or plant invaders in new areas (Fenesi *et al.*, 2014; Skálová *et al.*, 2012). It is therefore very important to understand what the factors are that can influence seedling performance. Variation in such performance may result from genetic variation (Biere, 1991), have a plastic origin in response to environmental conditions (Hotchkiss *et al.*, 2008), or be caused by seed trait variation (Dolan, 1984; Harper *et al.*, 1970; Monty *et al.*, 2013; Roach and Wulff, 1987; Stanton, 1984).

Seed traits are known to vary considerably within various species, even among populations or individuals (Harper *et al.*, 1970; López *et al.*, 2008; Roach and Wulff, 1987; Simons and Johnston, 2000; Stanton, 1984; Susko and Lovett-Doust, 2000). This phenotypic variation often comes about from environmental constraints. For example, evidence has been found of clinal variations in seed traits as a consequence of local climatic conditions (Moles *et al.*, 2007; Monty and Mahy, 2009). When the resources become limiting, a variation may appear because of trade-offs in resource allocation between seed size and seed number (Smith and Fretwell, 1974; Venable, 1992). This differential resource allocation is known as the “bet-hedging” strategy.

A large intraspecific variation in seed traits can also be an adaptive response of the plant to environmental conditions, e.g. to habitat characteristics (Tautenhahn *et al.*, 2008), to the competition intensity (Kleunen *et al.*, 2001), or to predation (Moegenburg, 1996). Selection can also directly promote seed variation in order to enhance the ability of a plant to survive in a wider range of environmental conditions (Fenner and Thompson, 2005). The production of a ‘range’ of seed traits is an effective evolutionary strategy that can minimize risk and increase the probabilities of reproducing in an unpredictable environment (Venable and Brown, 1988). This is particularly true for annual ruderal plant species that colonize disturbed habitats (Harper, 1977).

The consequences of seed trait variation on seedling performance may depend on environmental conditions experienced by the progeny, with performance differences between large and small seeds being greatest under adverse conditions and lower in more favourable environments (Dolan, 1984; Gross and Smith, 1991; Gross, 1984; Monty *et al.*, 2013; R D Wulff, 1986; Renata D Wulff, 1986). These differences would be explained by a stronger advantage of seed resources in aiding seedling development in adverse conditions versus favourable conditions where the seedlings are less stressed.

The study of seed traits variation is especially important in the case of plant invasion. The seed is often the dispersal vector of invasive plant (Cain *et al.*, 2000), and is then to the invasion process. Seed trait variation could be a major feature explaining invasive plant success, as it not only can enhance colonization at both local and regional scales, but also facilitate the exploitation of spatial and temporal heterogeneous environments (Mandák and Pyšek, 2001; Monty *et al.*, 2013; Willis and Hulme, 2004). A better understanding of how plant invaders colonize and establish in new areas is therefore critical to prevent further invasion. However, to date, just a few studies have examined the influence of seed variation and its consequences for plant invaders (Söber and Ramula, 2013; Susko and Lovett-Doust, 2000).



*Ambrosia artemisiifolia* L. invasion in Europe is an especially interesting case study, as invasion success is known to be linked to seed characteristics (Fenesi *et al.*, 2014; Fumanal *et al.*, 2008; Guillemin and Chauvel, 2011). On top of being highly variable (Fumanal *et al.*, 2007a; Gebben, 1965), the seeds are able to survive for many years in the soil (Bassett and Crompton, 1975), allowing the creation of a long-lasting soil seed bank. This soil seed bank ensures the establishment of the species for years beyond once a single successful seed production has occurred in the area (Fumanal *et al.*, 2008). Furthermore, the species produces allergenic pollen known to be causing a health crisis in Europe, making the understanding of the mechanisms involved in invasion success highly valuable for management (Kazinczi *et al.*, 2008; Laaidi *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 2013).

Both studying how seed variation is structured as well as gaining insight into its consequences on seedling performance are essential to better comprehend the critical factors influencing seedling development in the early stage of its life, and the subsequent successful establishment of the species. Specifically, the work presented here addressed the following questions: 1) How is the seed variation structured among mothers and populations and are there geographic patterns? 2) How do seed traits influence seedling performance? 3) Is the influence of seed traits on seedling performance dependent on environmental conditions (i.e. the temperature)?

## **MATERIALS AND METHODS**

### ***Study species***

*A. artemisiifolia* (common ragweed, Asteraceae) is an annual plant that was introduced from North America to Europe more than a century ago (Heckel, 1906). The achenes of *A. artemisiifolia* have a central terminal beak surrounded by a ring of tiny spines (Fig. 1), probably having a dispersal role through soils and human transport (Bassett and Crompton, 1975). The species substantially spread in numerous European countries (Chauvel *et al.*, 2006; Kazinczi *et al.*, 2008; Smith *et al.*, 2013; Solomon *et al.*, 2007). It is both a weed colonizing spring crops and a ruderal plant invading open disturbed habitats, such as wastelands, roadsides or riverbanks (Bassett and Crompton, 1975). For convenience, the entire dispersal unit of *A. artemisiifolia* will be referred to as a seed.



**Figure 1.** Standard image of a seed of *Ambrosia artemisiifolia* taken to measure seed functional area and seed coat lightness. The red-dashed ellipse represents an example of the largest ellipse that could be drawn inside the seed for functional area measurement. Scale bar = 1 mm.

### ***Seed collection***

Seeds of *A. artemisiifolia* were collected from nine populations in the Netherlands, Belgium and France (Table 1). Populations were sampled in ruderal habitats (along roadsides, riverbanks or wastelands) during the autumn of 2013. In each population, all seeds of ten randomly chosen mature individuals (i.e. mother plant) having at least 30 seeds were collected and stored in separate paper bags. Pending the start of the experiment, the seeds were stored for six months at 4°C.

**Table 1.** Provenances of the sampled populations of *Ambrosia artemisiifolia*.

<b>Latitude (°N)</b>	<b>Longitude (°E)</b>	<b>City</b>	<b>Country</b>	<b>Code</b>
51.23493	4.43645	Merksem	Belgium	A
51.12004	5.84034	Echt	Netherlands	B
50.92229	3.2137	Izegem	Belgium	C
47.00574	4.84703	Beaune	France	D
46.29726	4.83344	Mâcon	France	E
45.96413	5.25703	Châtillon-la-Palud	France	F
44.74784	4.91819	Ramière	France	G
44.43927	4.6799	Donzère	France	H
44.09044	4.73589	Montfaucon	France	I

For each harvested mother plant, the total number of seeds was counted using a Contador (Pfeuffer®, Kitzingen, Germany). Ten seeds from a mother plant were randomly selected. Seeds without an embryo were excluded by testing their resistance to light hand pressure on the seed surface (Fumanal, Chauvel, Sabatier *et al.*, 2007;

Guillemin and Chauvel, 2011). Each excluded seed was replaced by another randomly chosen seed. In total, 900 seeds were selected.

### ***Seed measurements***

In order to best characterize seed variation structure, three seed traits were chosen that are known to have different origins and varying physiological implications in the development of the future seedling.

Seed mass may be considered a proxy of the reserves that the mother had provided to the embryo, and it is often used to account for seed variation (Simons and Johnston, 2000; Vange *et al.*, 2004). For example, seed mass variation can be directly connected to germination kinetics (Harper *et al.*, 1970; Schutte *et al.*, 2008), but may also have an impact on seedling performance (Baskin and Baskin, 2001; Dolan, 1984; Harper *et al.*, 1970; Monty *et al.*, 2013; Roach and Wulff, 1987; Stanton, 1984). Mass of each seed was measured to the nearest  $10^{-4}$  g (XA105 DualRange, Mettler Toledo®, Viroflay, France).

The seed functional area corresponds to the area of the biggest ellipse inscribed in the seed picture. The aim is to have a measurement of the space available for the embryo without outgrowths that commonly encompassed in seed mass measurements. Seed functional area was determined with ImageJ (National institute of Health, Bethesda, Maryland, USA) from pictures of each seed taken using an SLR camera (Lens EF 50mm f/1.8, Canon®, Tokyo, Japan) mounted on a tripod with a white background (Fig. 1). Each picture had a resolution of 1936 x 1288 pixels (2.49 megapixels).

Seed coat lightness has been documented to be linked to seed dormancy, with darker or more coloured seeds having a thicker seed coat and a greater dormancy than lighter seeds (Durán and Retamal, 1989; Khan *et al.*, 1997; Powell, 1989; Wyatt, 1977). The seed coat exerts its germination-restrictive action most of the time by being impermeable to water and/or oxygen, by its mechanical resistance to radicle protrusion, or by the presence of phenolic compounds with antioxidant properties that play a protective role against degradation processes (Debeaujon *et al.*, 2000). Seed coat lightness was measured in the same ellipse drawn for the seed functional area. It was recorded in shades of grey, on a scale from 0 (darkest black) to 255 (purest white). It is calculated as the mean sum of red, blue, and green values of each pixel included in the ellipse.

### ***Growth chamber experiment***

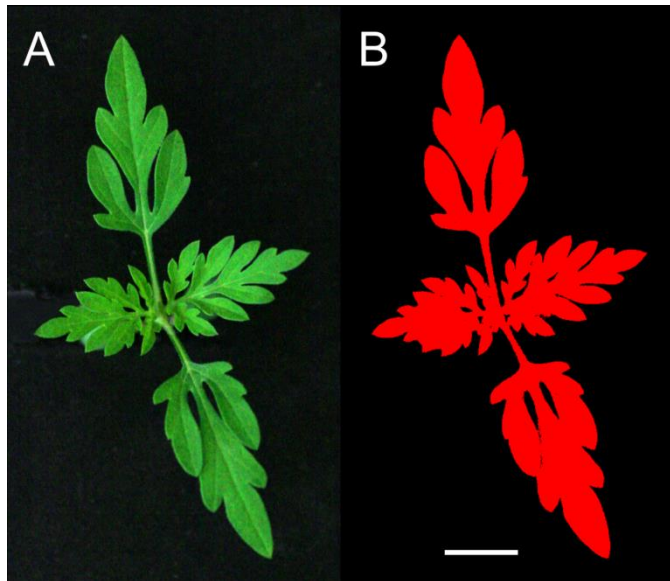
Each seed was sown in an individual pot on a substrate saturated with water. The substrate was housed in 20% universal potting soil (Terofor, La plaine Chassart,

Wagnelée, Belgium) and 80% river sand (Dololux, Echt, Netherlands) with a total of 25 ml of substrate. The pots with the seeds were stratified over the course of 3 weeks at 4°C and in darkness.

After stratification, the pots were placed in two contrasted temperature treatments in controlled growth chambers (Fitotron® SGC 120, Weiss Technik UK, Loughborough, United Kingdom). Five seeds of each mother plant were placed in a chamber. The experiment lasted from February 24<sup>th</sup> 2014 to April 22<sup>nd</sup> 2014. One chamber had colder conditions, 15°C day / 10°C night cycle, and the other had warmer conditions, 25°C day / 20 °C night cycle. Both chambers were set up to have a photoperiod of 16 hours day / 8 hours night with a luminosity of 450 µE during the day. A relative humidity of 70% was imposed to avoid a rapid desiccation of the watered pots. After four weeks of life, each seedling received 3.15 10<sup>-5</sup> L of a balanced NPK fertilizer (6-5-5, Substral®, Ecully, France) through irrigation water to avoid nutrient stress.

During the experiment, traits that translate different components of overall performance were measured. Firstly, time to germination was assessed. The ability of seeds to quickly germinate when the appropriate environmental conditions were met may facilitate the establishment of invasive plants (Rice and Dyer, 2001). This was considered especially relevant for *A. artemisiifolia* as it has an opportunist behaviour (Bazzaz, 1974). The germinations were recorded daily and a seed was considered germinated when a radicle was visible. The time to germination was measured as the number of days from the start of the experiment in a growth chamber to germination of each seed.

Secondly, foliage cover was measured exactly fourteen days after seed germination. This was thought to be a proxy of early competitive ability that would correspond to a plant's capacity to quickly impose competition to other plants. As it is independent of germination kinetics, these values would be related to the intrinsic development speed of the seedling. The measurements came from standard pictures of the seedlings. Photographic material and picture quality were the same as that used for seed characteristics. The pictures were taken from the top of the seedling in order to view the entirety of the foliage on a black background. Then, the foliage cover (cm<sup>2</sup>) was measured using the threshold function of ImageJ that separated the green colour from the background (Fig. 2).



**Figure 2. Illustration of the method of measurement for seedling foliage cover of *Ambrosia artemisiifolia*. (A) The standard picture taken on a black background. (B) The corresponding output from ImageJ with the threshold function used to separate foliage cover from the black background. The resulting red area is the surface measured by ImageJ and corresponds to foliage cover measurement. Scale bar = 1 cm.**

Finally, the above ground dry biomass was measured as a proxy for overall seedling performance. It is a solid predictor of pollen and seed production (as demonstrated by Fumanal, Chauvel, and Bretagnolle, 2007). The plants were cut and dried for 48 hours at 65°C at the end of the experiment, then weighed to the nearest  $10^{-4}$  g.

### ***Data analyses***

The seed traits and seedling response variations were analyzed with descriptive statistics (mean, standard error of the mean, minimum, and maximum). The Pearson correlation between each seed trait was calculated. To analyze the influence of the population, the identity of the mother plant, and the intra-mother variability on seed traits, a two-ways nested analysis of variance (ANOVA) was performed for each trait using population as a random factor and the mother plant as a random factor nested in population. To test if there was a geographical pattern of variation of the seed traits, the Pearson correlation between each seed trait was calculated with latitude. It was also tested whether seed trait variation was correlated to the number of seeds that the mother plant produced by calculating the Pearson correlation between each seed trait on the number of seeds.

To analyze the influence of the population, the identity of the mother plant, and the temperature on seedling responses, a three-way ANOVA was performed for each of the three seedling responses, using population as a random factor, the identity of the

mother plant as a random factor nested in population, and the temperature as a fixed factor. The interaction of the population and mother identity factors with the temperature were added to the model to evaluate whether the population and the mother had the same response to the temperature treatment. Four mothers were observed to cause a rank deficiency because of a lack of germination in one of the temperature conditions. To eliminate this problem, the four mothers were removed from this analysis. To investigate the influence of seed traits on seedling responses, a linear regression of each seed trait on each seedling response was performed. The regressions were conducted separately for each temperature treatment to allow comparison.

In order to test the influence of the temperature treatment on the relationship between seed traits and seedling responses, an analysis of covariance (ANCOVA) was performed for each seed trait influence on every seedling response with the considered seed trait as a covariate and the temperature treatment as a fixed factor.

Prior to conducting the ANOVAs and ANCOVAs, the seed mass, time to germination, foliage cover, and above ground biomass were square root transformed and the seed functional area was logarithm transformed to improve homoscedasticity. The Pearson correlations, nested ANOVA, and descriptive statistics were performed with Minitab® ver. 16.2.2 (Minitab Inc., State College, Pennsylvania, USA). The ANCOVAs, histograms, two-ways ANOVAs, and linear regressions were performed with R ver. 2.15.0 (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria).

## RESULTS

### *The structure of seed variation*

Seed mass varied from  $2.1 \cdot 10^{-3}$  to  $12.7 \cdot 10^{-3}$  g with an average of  $5.50 \cdot 10^{-3} \pm 0.05 \cdot 10^{-3}$  g (mean  $\pm$  SE). Seed functional area varied from 2.09 to 7.06 mm with an average of  $3.77 \pm 2.85 \cdot 10^{-2}$  mm. Seed coat lightness values varied from 61 to 192 with an average of  $124 \pm 0.744$ .

Seed mass was significantly correlated to the functional area ( $r = 0.829$ ,  $P$  less than 0.001) and seed coat lightness ( $r = -0.114$ ,  $P = 0.001$ ), but there was no correlation between functional area and seed coat lightness ( $r = 0.032$ ,  $P = 0.345$ ).

The results of the fully-nested ANOVA showed significant variations with all seed traits among populations and mothers (Table 2). The identity of the mother plant explained more than 34% of the variance of each seed trait variation. Population also explained more than 35% of the total seed functional area and seed coat lightness variance, but

only 16% of the seed mass total variance. The intra-mother variability also accounted for a large portion of the variance with more than 24% of the total.

**Table 2. Results of the fully-nested analysis of variance performed to disentangle the influence of population, the identity of the mother plant, and the intra-mother variability on seed trait variation with the proportion of the variance explained by each factor.**

Source of variation	df	F	P	Proportion of variance explained
<b>Seed mass</b>				
Populations	8	4.46	<b>&lt;0.001</b>	16.52
Mother within populations	81	12.06	<b>&lt;0.001</b>	43.84
Intra-mother (error)	810			39.64
<b>Seed functional area</b>				
Populations	8	9.57	<b>&lt;0.001</b>	35.86
Mother within populations	81	16.89	<b>&lt;0.001</b>	39.36
Intra-mother (error)	810			24.78
<b>Seed coat lightness</b>				
Populations	8	11.87	<b>&lt;0.001</b>	40.37
Mother within populations	81	14.86	<b>&lt;0.001</b>	34.63
Intra-mother (error)	810			25.00

Note: Significant *P*-values are in bold.

The Pearson correlation calculated to test if the seed traits varied with latitude did not elicit any significance (seed mass:  $P = 0.085$ ; seed functional area:  $P = 0.086$ ; seed coat lightness:  $P = 0.224$ ). In contrast, the Pearson correlation calculated to test if the seed traits varied with the number of seeds that the mother produced exhibited a significantly negative impact of seed number on seed mass ( $r = -0.258$ ,  $P = 0.014$ ), and seed functional area ( $r = -0.293$ ,  $P = 0.005$ ), but not seed coat lightness ( $r = -0.506$ ,  $P = 0.597$ ).

#### ***Variation in seedling performance***

Mean, standard error of the mean, minimum, maximum, and the standard deviation of the time to germination, foliage cover and above ground biomass are listed in Table 3. Of the 900 seeds, 780 were germinated (86.7%), with 418 seeds germinating in warmer conditions (92.9%) and 362 seeds germinating in colder conditions (84.4%).

**Table 3. Mean standard error (SE) of the mean, minimum, and maximum of the seedling response according to temperature treatment.**

<b>Both temperature treatments</b>				
	Mean	SE mean	Minimum	Maximum
Time to germination (days)	11.7	0.376	2	54
Foliage cover (cm <sup>2</sup> )	4.35	0.102	0.108	11.8
Above ground biomass (g)	0.129	2.87E-03	3.20E-03	0.351
<b>Warmer conditions</b>				
	Mean	SE mean	Minimum	Maximum
Time to germination (days)	4.70	0.197	2	42
Foliage cover (cm <sup>2</sup> )	6.55	9.40E-02	0.624	11.8
Above ground biomass (g)	0.187	2.72E-03	1.88E-02	0.351
<b>Colder conditions</b>				
	Mean	SE mean	Minimum	Maximum
Time to germination (days)	19.8	0.519	3	54
Foliage cover (cm <sup>2</sup> )	1.74	4.04E-02	0.108	4.91
Above ground biomass (g)	6.08E-02	2.12E-03	3.20E-03	0.188

The results of the three-ways ANOVAs performed to investigate the influence of population and the identity of the mother and the interaction with temperature treatment on seedling responses are shown in Table 4. Significant differences were found among populations and mothers for the time to germination and foliage cover. The temperature treatment had an impact on all traits, and this impact varied among populations. While there was no significant above ground biomass differences among populations and mothers, a significant interaction with temperature was highlighted.

**Table 4. Results of the three-ways ANOVAs performed to test the influence of the population, identity of mother plant, temperature treatment, and the interactions with seedling responses.**

Source of variation	df	Time to germination		Foliage cover		Above ground biomass	
		F	P	F	P	F	P
Population	8	5.80	<b>0.002</b>	3.82	<b>0.016</b>	1.40	0.309
Mother (Population)	77	2.51	<b>&lt;0.001</b>	2.94	<b>&lt;0.001</b>	1.36	0.088
Temperature	1	492	<b>&lt;0.001</b>	323	<b>&lt;0.001</b>	451	<b>&lt;0.001</b>
Temperature*Population	8	3.49	<b>0.002</b>	6.42	<b>&lt;0.001</b>	4.44	<b>&lt;0.001</b>
Temperature*Mother (Population)	77	1.05	0.361	1.03	0.406	1.37	<b>0.025</b>
Error	575						

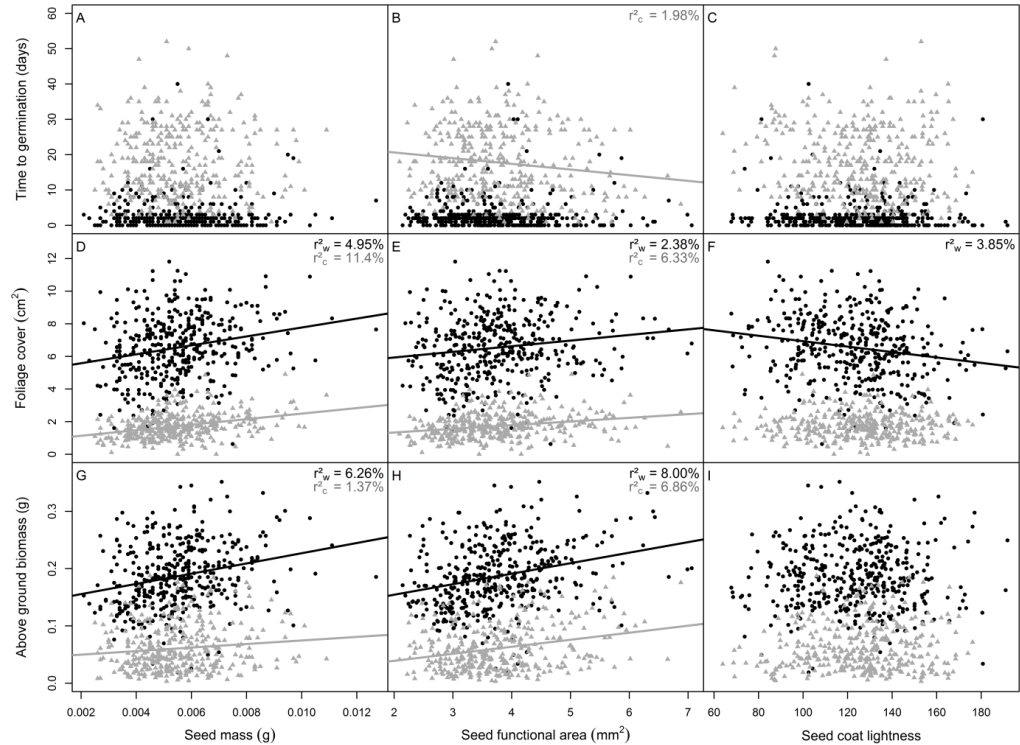
Note: Significant *P*-values are in bold.

### ***The influences of seed traits on seedling performance***

Linear regressions performed between seed traits and seedling responses showed that the time to germination decreased with the seed functional area in colder conditions (Fig. 3B, *P* = 0.007). Foliage cover was positively influenced by seed functional area (Fig. 3E, *P* less than 0.001) and seed mass (Fig. 3D, *P* less than 0.001), but seed coat



lightness appeared to have a negative impact in warmer conditions (Fig. 3F,  $P$  less than 0.001). Above ground biomass was influenced by seed mass (Fig. 3G,  $P$  less than 0.001) and seed functional area (Fig. 3H,  $P$  less than 0.001).



**Figure 3. Relationship between seed traits (x-axis) and seedling responses (y-axis) of *Ambrosia artemisiifolia*, according to temperature treatment. Measurements performed on seedlings in warmer conditions are shown with black dots. Measurements performed on seedlings in colder conditions are shown with grey triangles. Significant regression lines are displayed in the respective colours. Coefficients of determinations are given for significant regressions in the respective colours at the top right of each graph.**

The influence of temperature treatment on the relationship between seed traits and seedling response was tested using ANCOVAs in order to highlight if the seed traits have a stronger impact in colder conditions than in warmer ones. The test was only significant for the influence of seed coat lightness on foliage cover ( $F_{1, 763} = 8.49$ ,  $P = 0.004$ , Fig. 3F), not being significant for the other relationships ( $P$ -values ranged from 0.157 to 0.885).

## DISCUSSION

This study sought to understand how seed variation is structured, as well as its consequences on seedling performance. Such knowledge is essential to better grasp the critical factors that influence seedling development in the early stage of life and, thus, the successful establishment of a species.

### ***The structure of seed variation***

A high variation range in the three measured traits was found: a six-fold variation for seed mass and a three-fold variation for both seed coat lightness and seed functional area. A large range of variation of seed traits had already been observed for other plant species (Michaels *et al.*, 1988; Pitelka *et al.*, 1983; Thompson, 1984), and is consistent with other studies on this particular species (Washitani and Nishiyama, 1992; Fumanal, Chauvel, Sabatier *et al.*, 2007). Sako *et al.* (2001) examined a large selection of seed traits of the congeneric species, *Ambrosia trifida* L., including seed area and colour, and also found high variability among seeds but did not test their influence on seedling performance. As is best presently known, no study has looked into the range of variation of either seed functional area or seed coat lightness in *A. artemisiifolia*. This variability of seed traits may have been favoured by selection in shifting environments (Fenner and Thompson, 2005; Pitelka *et al.*, 1983; Thompson, 1984). As for the European invasive species, *Impatiens glandulifera* (Willis and Hulme, 2004), the success of *A. artemisiifolia* in colonizing heterogeneous environments could be partially explained by such seed variability (Fumanal, Chauvel, Sabatier *et al.*, 2007). The diversification of phenotypes with the goal of increasing fitness in variable conditions is a bet-hedging strategy (Slatkin, 1974) and is commonly observed in the case of biological invasions (Hotchkiss *et al.*, 2008; Tayeh *et al.*, 2015).

Michaels *et al.* (1988) observed that in 39 species, intra-mother variability was often the larger contributor to total variance. In fact, Fumanal *et al.* (2007) found that intra-mother variability was the most important component of total seed mass variance in *A. artemisiifolia*. In comparison, the results here suggest that seed traits were strongly dependent on population and identity of the mother plant, which together explained more than 60% of total variance in traits. These influences lasted till the point of seedling development and also impacted time to germination and foliage cover. The strong effects of population and the mother could be made sense of by the very high genetic diversity within populations and mother plants, by genetic differentiation among populations, or by a plastic response to local environmental conditions. High genetic diversity of French populations has been described by Genton, Shykoff, and Giraud (2005) as a result of multiple sources of introduction in France. In the present work, it was observed that there were significant interactions of the population with the temperature treatment for all seedling responses. This could also be a clue to population differentiation in response to environmental conditions in the original locations. However, significant effect of latitude was not seen on seed traits, supporting the idea that variation originated from factors other than climate. The differences among populations could then emanate from other environmental factors, such as edaphic differences, for example. In addition, evidence of active gene flow and population admixture has been documented (Chun *et al.*, 2010), which tends to

disprove the hypothesis of population differentiation at the geographic scale this study was based on. These observations are corroborated by previous studies on the same populations (Ortmans *et al.*, submitted).

A significant negative correlation between seed number and seed size was observed. This trade-off suggests a strategy of energy allocation from the parent to the offspring (Smith and Fretwell, 1974) that depends on parent size and of the pool size of resources available for seed production (Venable and Burquez, 1990). The fact that seed size was dependent on the number of seeds produced by the parent is another explanation for the strong impact of the mother plant on seed traits. As well, this could be a clue that there was a resource limitation in certain original locations influencing parent size or seed production (Smith and Fretwell, 1974; Venable, 1992).

### ***The influences of seed traits on seedling performance***

The seed mass did not impact the time to germination, but did indeed affect foliage cover and above ground biomass. Heavier seeds also had faster foliage development and produced a larger final biomass. Seed mass variation is known to frequently influence germination kinetics (Harper *et al.*, 1970; Roach and Wulff, 1987). Seed functional area had an effect on all seedling responses - seeds with a larger functional area germinated earlier in colder conditions, had quicker foliage development and produced a higher final biomass than seeds with a smaller functional area. These observations suggest that the place available for the embryo in the seed and the resources included have strong consequences for further development of the plant.

It is interesting that there was a very minimal effect of seed traits on time to germination as a relationship between seed size and time to germination has been found for the congeneric species, *A. trifida* (Schutte, Regnier, and Harrison 2008).

It was seen that seed functional area had approximately the same effect that seed mass, with a slightly supplementary impact, exerted on time to germination. This is probably a consequence of the strong correlation between these two traits that was highlighted with the Pearson correlation test ( $r=0.829$ ,  $p<0.001$ ).

In contrast to the other seed traits, seed coat lightness had a very negligible effect on the seedlings. This may refute a previously reported germinative-restrictive influence of seed coat on seedling performance (Debeaujon *et al.*, 2000).

### ***The influence of the temperature treatment***

Temperature treatment had a very strong impact on all seedling responses, denoting an important phenotypic plasticity of the species (Sultan, 2000), this plasticity already having been highlighted by several authors (Paquin and Aarssen, 2004; Qin *et al.*,

2012). The temperature selected for the colder condition had a negative effect on plant development, possibly a signal that establishment could slow down in countries with colder spring temperatures. However, these aspects cannot be studied without taking into account other climatic factors, such as the photoperiod and the first frost occurrence known to limit the species (Baskin and Baskin, 1980; Chapman *et al.*, 2014; Deen *et al.*, 1998), as well as field observations (Leiblein-Wild *et al.*, 2014; Ortmans *et al.*, submitted).

Surprisingly, an effect of the temperature on the relationship between seed traits and seedling response was barely detected. This could indicate that: 1) the seed reserve is not especially beneficial to the seedling in stressful conditions; 2) despite the strong impact of temperature treatment, the colder condition was not harsh enough to induce stress; 3) apart from temperature, the controlled conditions were too favourable versus those outdoors for truly marked physiological stress.

In this study, very high variability in seed traits and seedling performance was observed that could be one of the *Ambrosia artemisiifolia* L. species' characteristics explaining invasion success, especially in variable environments (Willis and Hulme, 2004). A large part of the variation in seed traits and seedling performance was attributable to the population of origin and to the identity of the mother plant. These factors even had an impact on seedling responses to temperature treatment. In contrast, seed trait variation was not influenced by latitude of the original location, though this excludes the role of climate in seed trait expression. Seed mass and seed functional area appeared to be correlated and to have strong consequences for seedling performance.

## Acknowledgements

The authors thank Florian Moreira for his help during data collection. This study was funded by the Fonds de la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture (FRIA). The work was also supported by the Fonds de la Recherche Scientifique - FNRS (grant number 1.5061.12).

## REFERENCES

- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 2001. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination, American Journal of Botany. Academic press, New York, USA. doi:10.2307/2656711
- Baskin, J., Baskin, C., 1980. Ecophysiology of secondary dormancy in seeds of *Ambrosia artemisiifolia*. Ecology 61, 475–480.
- Bassett, I.J., Crompton, C.W., 1975. The biology of Canadian weeds. Can. J. Plant Sci. 55, 463–476. doi:10.4141/cjps75-072
- Bazzaz, F.A., 1974. Ecophysiology of *Ambrosia artemisiifolia*: a successful dominant. Ecology 55, 112–119.
- Biere, A., 1991. Parental effects in *Lychnis flos-cuculi*. I: Seed size, germination and seedling performance in a controlled environment. Evol. Biol. 3, 447–465. doi:10.1046/j.1420-9101.1991.4030447.x
- Cain, M.L., Milligan, B.G., Strand, A.E., 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. Am. J. Bot. 87, 1217–1227.
- Chapman, D.S., Haynes, T., Beal, S., Essl, F., Bullock, J.M., 2014. Phenology predicts the native and invasive range limits of common ragweed. Glob. Chang. Biol. 20, 192–202. doi:10.1111/gcb.12380
- Chauvel, B., Dessaint, F., Cardinal-Legrand, C., Bretagnolle, F., 2006. The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records. Biogeography 33, 665–673. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01401.x
- Chun, Y.J., Fumanal, B., Laitung, B., Bretagnolle, F., 2010. Gene flow and population admixture as the primary post-invasion processes in common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations in France. New Phytol. 185, 1100–1107. doi:10.1111/j.1469-8137.2009.03129.x
- Debeaujon, I., Léon-Kloosterziel, K.M., Koornneef, M., 2000. Influence of the testa on seed dormancy, germination, and longevity in *Arabidopsis*. Plant Physiol. 122, 403–414. doi:10.1104/pp.122.2.403
- Deen, W., Hunt, T., Swanton, J., 1998. Influence of temperature, photoperiod, and irradiance on the phenological development of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). Weed Sci. 46, 555–560.
- Dolan, R.W., 1984. The effect of seed size and maternal source on individual size in a population of *Ludwigia leptocarpa* (Onagraceae). Am. J. Bot. 71, 1302–1307.
- Durán, J.M., Retamal, N., 1989. Coat Structure and Regulation of Dormancy in *Sinapis arvensis* L. Seeds. Plant Physiol. 135, 218–222. doi:10.1016/S0176-1617(89)80180-4
- Fenesi, a., Albert, Á.J., Ruprecht, E., 2014. Fine-tuned ability to predict future competitive environment in *Ambrosia artemisiifolia* seeds. Weed Res. 54, 58–69. doi:10.1111/wre.12048
- Fenner, M., Thompson, K., 2005. The Ecology of Seeds, Annals of Botany. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. doi:10.1093/aob/mcj016
- Fumanal, B., Chauvel, B., Bretagnolle, F., 2007a. Estimation of pollen and seed production of common ragweed in France. Ann. Agric. Environ. Med. 14, 233–236. doi:10.1016/j.neurol.2011.08.009
- Fumanal, B., Chauvel, B., Sabatier, A., Bretagnolle, F., 2007b. Variability and cryptic heteromorphism of *Ambrosia artemisiifolia* seeds: What consequences for its invasion in France? Ann. Bot. 100, 305–313. doi:10.1093/aob/mcm108
- Fumanal, B., Gaudot, I., Bretagnolle, F., 2008. Seed-bank dynamics in the invasive plant, *Ambrosia artemisiifolia* L. Seed Sci. Res. 18, 101–114. doi:10.1017/S0960258508974316
- Gebben, A.I., 1965. The ecology of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia* L., in Southeastern Michigan. Ph.D. dissertation, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, USA.
- Genton, B.J., Shykoff, J.A., Giraud, T., 2005. High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction. Mol. Ecol. 14, 4275–4285. doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02750.x
- Gross, K.L., 1984. Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. Ecology 72, 369. doi:10.2307/2260053
- Gross, K.L., Smith, A.D., 1991. Seed mass and emergence time effects on performance of *Panicum dichotomiflorum* Michx. across environments. Oecologia 87, 270–278.
- Guillemin, J.P., Chauvel, B., 2011. Effects of the seed weight and burial depth on the seed behavior of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). Weed Biol. Manag. 11, 217–223.
- Harper, J.L., 1977. Population biology of plants. Academic Press, London, United Kingdom.
- Harper, J.L., Lovell, P.H., Moore, K.G., 1970. The shapes and sizes of seeds. Annu. Rev. Ecol. Syst. 1, 327–356. doi:10.1146/annurev.es.01.110170.001551
- Heckel, M.E., 1906. Sur l'*Ambrosia artemisiifolia* L. et sa naturalisation en France. Bull. la Société Bot. Fr. 53, 600–620. doi:10.1080/00378941.1906.10831212
- Hotchkiss, E.E., DiTommaso, A., Brainard, D.C., Mohler, C.L., 2008. Survival and performance of the invasive vine *vincetoxicum rossicum* (Apocynaceae) from seeds of different embryo number under two light environments. Am. J. Bot. 95, 447–453. doi:10.3732/ajb.95.4.447

- Kazinczi, G., Béres, I., Novák, R., Bíró, K., Pathy, Z., 2008. Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*): a review with special regards to the results in Hungary. I. Taxonomy, origin and distribution, morphology, life cycle and reproduction strategy. *Herbologia* 9, 55–91.
- Khan, M., Cavers, P.B., Kane, M., Thompson, K., 1997. Role of the pigmented seed coat of proso millet (*Panicum miliaceum* L.) in imbibition, germination and seed persistence. *Seed Sci. Res.* 7, 21–26. doi:10.1017/S0960258500003329
- Kleunen, M. Van, Fischer, M., Schmid, B., 2001. Effects of intraspecific competition on size variation and reproductive allocation in a clonal plant. *Oikos* 94, 515–524. doi:10.1034/j.1600-0706.2001.940313.x
- Laaidi, M., Thibaudon, M., Besancenot, J.P., 2003. Two statistical approaches to forecasting the start and duration of the pollen season of *Ambrosia* in the area of Lyon (France). *Int. J. Biometeorol.* 48, 65–73. doi:10.1007/s00484-003-0182-2
- Leiblein-Wild, M.C., Kaviani, R., Tackenberg, O., 2014. Germination and seedling frost tolerance differ between the native and invasive range in common ragweed. *Oecologia* 174, 739–750. doi:10.1007/s00442-013-2813-6
- López, M.G., Wulff, A.F., Poggio, L., Xifreda, C.C., 2008. South African fireweed *Senecio madagascariensis* (Asteraceae) in Argentina: relevance of chromosome studies to its systematics. *Bot. J. Linn. Soc.* 158, 613–620.
- Mandák, B., Pyšek, P., 2001. The effects of light quality, nitrate concentration and presence of bracteoles on germination of different fruit types in the heterocarpous *Atriplex sagittata*. *Ecology* 89, 149–158. doi:10.1046/j.1365-2745.2001.00537.x
- Michaels, H.J., Benner, B., Hartgerink, A.P., Lee, T.D., Rice, S., Willson, M.F., Bertin, R.I., 1988. Seed size variation: magnitude, distribution, and ecological correlates. *Evol. Ecol.* 2, 157–166. doi:10.1007/BF02067274
- Moegenburg, S.M., 1996. Sabal palmetto seed size: causes of variation, choices of predators, and consequences for seedlings. *Oecologia* 106, 539–543. doi:10.1007/BF00329713
- Moles, A.T., Ackerly, D.D., Tweddle, J.C., Dickie, J.B., Smith, R., Leishman, M.R., Mayfield, M.M., Pitman, A., Wood, J.T., Westoby, M., 2007. Global patterns in seed size. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16, 109–116. doi:10.1111/j.1466-822X.2006.00259.x
- Monty, A., Bizoux, J.P., Escarré, J., Mahy, G., 2013. Rapid plant invasion in distinct climates involves different sources of phenotypic variation. *PLoS One* 8, e55627. doi:10.1371/journal.pone.0055627
- Monty, A., Mahy, G., 2009. Clinal differentiation during invasion: *Senecio inaequidens* along altitudinal gradients in Europe. *Oecologia* 159, 305–315. doi:(doi: 10.1007/s00442-008-1228-2)
- Paquin, V., Aarssen, L.W., 2004. Allometric gender allocation in *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) has adaptive plasticity. *Am. J. Bot.* 91, 430–438. doi:10.3732/ajb.91.3.430
- Pitelka, L.F., Thayer, M.E., Hansen, S.B., 1983. Variation in achene weight in *Aster acuminatus*. *Can. J. Bot.*
- Powell, A.A., 1989. The importance of genetically determined seed coat characteristics to seed quality in grain legumes. *Ann. Bot.* 63, 169–175.
- Qin, Z., Mao, D.J., Quan, G.M., Zhang, J., Xie, J.F., DiTommaso, A., 2012. Physiological and morphological responses of invasive *Ambrosia artemisiifolia* (common ragweed) to different irradiances. *Botany* 90, 1284–1294. doi:10.1139/b2012-096
- Rice, K.J., Dyer, A.R., 2001. Seed aging, delayed germination and reduced competitive ability in *Bromus tectorum*. *Plant Ecol.* 155, 237–243.
- Roach, D.A., Wulff, R.D., 1987. Maternal effects in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 209–235. doi:(doi:10.1146/annurev.es.18.110187.001233)
- Sako, Y., Regnier, E.E., Daoust, T., Fujimura, K., Kent Harrison, S., McDonald, M.B., 2001. Computer image analysis and classification of giant ragweed seeds. *Weed Sci.* 49, 738–745. doi:10.1614/0043-1745(2001)049[0738:CIACO]2.0.CO;2
- Schutte, B.J., Regnier, E.E., Harrison, S.K., 2008. The association between seed size and seed longevity among maternal families in *Ambrosia trifida* L. populations. *Seed Sci. Res.* 18, 201–211. doi:10.1017/S0960258508082974
- Simons, A.M., Johnston, M.O., 2000. Variation in seed traits of *Lobelia inflata* (Campanulaceae): Sources and fitness consequences. *Am. J. Bot.* 87, 124–132. doi:10.2307/2656690
- Skálová, H., Havlíčková, V., Pyšek, P., 2012. Seedling traits, plasticity and local differentiation as strategies of invasive species of *Impatiens* in central Europe. *Ann. Bot.* 110, 1429–1438. doi:10.1093/aob/mcr316
- Slatkin, M., 1974. Hedging one's evolutionary bets. *Nature* 250, 704–705.
- Smith, C.C., Fretwell, S.D., 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.* 108, 499–506. doi:10.1086/282929
- Smith, M., Cecchi, L., Skjøth, C.A., Karrer, G., Šikoparija, B., 2013. Common ragweed: A threat to environmental health in Europe. *Environ. Int.* 61, 115–126. doi:10.1016/j.envint.2013.08.005
- Söber, V., Ramula, S., 2013. Seed number and environmental conditions do not explain seed size variability for the invasive herb *Lupinus polyphyllus*. *Plant Ecol.* 214, 883–892. doi:10.1007/s11258-013-0216-8
- Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Marquis, M., Averyt, K., Tignor, M.M.B., LeRoy Miller, H., 2007. Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment. Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

- Stanton, M.L., 1984. Seed variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology* 65, 1105–1112.
- Sultan, S.E., 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sci.* 5, 537–542. doi:10.1016/s1360-1385(00)01797-0
- Susko, D.J., Lovett-Doust, L., 2000. Patterns of seed mass variation and their effects on seedling traits in *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *Am. J. Bot.* 87, 56–66.
- Tautenhahn, S., Heilmeier, H., Go, L., Klotz, S., Wirth, C., 2008. On the biogeography of seed mass in Germany - distribution patterns and environmental correlates. *Europe* 31, 457–468. doi:10.1111/j.2008.0906-7590.05439.x
- Tayeh, A., Hufbauer, R.A., Estoup, A., Ravigné, V., Frachon, L., Facon, B., 2015. Biological invasion and biological control select for different life histories. *Nat. Commun.* 6, 7268. doi:10.1038/ncomms8268
- Thompson, J.N., 1984. Variation among individual seed masses in *Lomatium grayi* (Umbelliferae) under controlled conditions: magnitude and partitioning of the variance. *Ecology*.
- Vange, V., Heuch, I., Vandvik, V., 2004. Do seed mass and family affect germination and juvenile performance in *Knautia arvensis*? A study using failure-time methods. *Acta Oecologica* 25, 169–178. doi:10.1016/j.actao.2004.01.002
- Venable, D.L., 1992. Size-number trade-offs and the variation of seed size with plant resource status. *Am. Nat.* 140, 287–304. doi:10.1086/285413
- Venable, D.L., Brown, J.S., 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *Am. Nat.* 131, 360–384. doi:10.1086/284795
- Venable, D.L., Burquez, A.M., 1990. Quantitative genetics of size, shape, life-history, and fruit characteristics of the seed heteromorphic composite *Heterosperma pinnatum*. II. Correlation structure. *Evolution* (N. Y.) 44, 1748–1763.
- 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 Biol.* 7, 11–19. doi:10.1111/j.1442-1984.1992.tb00238.x
- Willis, S.G., Hulme, P.E., 2004. Environmental severity and variation in the reproductive traits of *Impatiens glandulifera*. *Funct. Ecol.* 18, 887–898. doi:10.1111/j.0269-8463.2004.00907.x
- Wulff, R.D., 1986. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*. II. Effects on seedling growth and physiological performance. *Ecology* 74, 99–114.
- Wulff, R.D., 1986. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*. III. Effects on reproductive yield and competitive ability. *Ecology* 74, 115–121. doi:10.2307/2260352
- Wyatt, J.E., 1977. Seed coat and water absorption properties of seed of near-isogenic snap bean lines differing in seed coat color. *Am. Soc. Hortic. Sci.*





# Chapitre 5 :

## L'influence de l'effet de priorité sur la performance d'*Ambrosia artemisiifolia* L. par rapport à d'autres Astéracées rudérales

Ortmans William, Mahy Grégory et Monty Arnaud

*Article en préparation pour soumission dans "Weed Research"*



*L'ambrosie en priorité, 13 jours après la transplantation des autres espèces*



## ABSTRACT

In plant communities, species that start their development earlier than the others can be advantaged, which can have an important impact on the community. This *priority effect* can be of great importance in ruderal habitats where disturbances are frequent. *Ambrosia artemisiifolia* L. is an invasive plant causing a health crisis in Europe due to its allergenic pollen. This annual plant is highly impacted by competition, and is often found in ruderal habitats. To test whether *A. artemisiifolia* is able to benefit more from the priority effect than other species, we evaluate the impact of an earlier development on the performance of 8 weeds. In addition to *A. artemisiifolia*, 7 annual and ruderal species from the Asteraceae family were selected. First, seedlings of each species were planted alone in pots placed in a greenhouse. Three weeks later, the seedlings of the 7 other species were added. After two months, the aboveground biomass and the number of flower heads of each plant was measured. The results showed that *A. artemisiifolia* benefited more from the priority than the other species, up to multiplied its number of flower heads by 600 and its aboveground biomass by 30. Furthermore, *A. artemisiifolia* had the biggest negative impact on the species that arrived afterward. These results highlight the greater advantage that *A. artemisiifolia* is able to take when growing before its competitors.

Keywords: Arrival time; common ragweed; succession; earlier development; interspecific competition

## INTRODUCTION

Interspecific competitive relationships play a major role in the structure and composition of ecological communities (Brown *et al.* 1996). After the cold season or a vegetation disturbance, earlier development of a species gives it a competitive advantage (Körner *et al.* 2008; Young *et al.* 2001). This situation can lead to a different community structure than would be if all the species began growth simultaneously (Körner *et al.* 2008; Simberloff 2009; Young *et al.* 2001). This advantage given by the temporal priority is the priority effect (Hodge *et al.* 1996; Young *et al.* 2001). This effect shapes the community development in two ways. First, the species will face less competition than later arriving species (Körner *et al.* 2008; Symons & Arnott 2014). Second, the species will exert a stronger competition on the other species, and thus, reduce their establishment (Körner *et al.* 2008).

Some factors can modulate the strength of the priority effect. The difference in arrival time among species, due to e. g., variation in the germination time or dispersal time (Symons & Arnott 2014), is the first determinant of the priority effect significance (Körner *et al.* 2008). The characteristics of the species that compose the community,

e.g., the competitive ability, the fecundity, and the growth rate are also of importance (Young *et al.* 2001). The environmental conditions may also play a role, with early arriving species having a stronger advantage in productive environment than in resource-limited situations, because the resources preemption is easier (Kardol *et al.* 2013).

Ruderal habitats are characterized by severe disturbance regimes, where partial or total destruction of the plant biomass arises from herbivores, pathogens, human activities (trampling, mowing, plowing, etc.), or environmental events (strong wind, frost, desiccation, soil erosion, fire, etc.). These habitats do not normally exhibit important stresses to plant development (Grime 1977). In general, disturbances are attended to increase the resource availability (White and Pickett, 1985; but see Sher and Hyatt, 1999). Because priority effect depends on the resource availability (Kardol *et al.* 2013), with un-used resources favoring the first arriving species (Davis *et al.* 2000), the impacts of the priority effect on the community assembly could potentially be strong in ruderal habitats and an important process among ruderal and weedy species.

In ruderal habitats, a selection for species with a phenology adapted to exploit the temporarily favorable conditions may occur (Grime 1977). These species are described as ruderal plants, and often share several features. For example, they often have a short life cycle, being annual, biennial, or short-lived perennial (Grime 1977). They also share the capacity to exploit environment intermittently favorable condition, by being able to show rapid plant growth, through high rates of dry matter production (Baker 1965; Grime 1977). This feature allows the rapid completion of the life cycle, and maximizes seed production (Grime 1977). Another feature of many ruderals, especially weeds of arable fields, is the ability of buried seed to survive for long period in the soil, and germinate rapidly when disturbance exposes the seed and when environmental conditions are favorable (Baskin & Baskin 1980; Thompson *et al.* 1997; Grime 1977).

In plant communities, the Asteraceae family is often very well represented because it is one of the largest family worldwide (Weber 1997), and a large number of ruderal belong to this group (Daehler 1998; Weber 1997). In this study, we aimed to compare the benefit that 8 ruderal weeds from the Asteraceae family are able to take from the priority effect. The species were selected among the species commonly occurring in the ruderal habitats of Belgium. Among those species, we included *A. artemisiifolia*, because it is an emerging invasive weed in Belgium that is causing a health crisis in Europe due to its allergenic pollen. Furthermore, the species is able to create a persistent soil seed bank in invaded areas (Fumanal *et al.* 2008a). Because the disturbance seems to induce the germination of *A. artemisiifolia* seeds (Fumanal *et al.* 2008a), this seed bank ensures a rapid colonization of the habitat after perturbation. In

addition, we aimed to analyze how the prioritized species impacted the subsequent community development.

## **MATERIAL AND METHODS**

### ***Studied species***

In order to be able to compare the priority effect that each species was able to benefit from, we needed the same comparison basis. The selected species were thus all from the Asteraceae family, corresponded to the therophytes category of the Raunkiaer life-form categorizing system (Raunkiaer 1934), and were all weeds occurring in ruderal habitats or in field margins in Belgium. To select the species according to this comparison basis, we listed the species growing in the surrounding of Gembloux, Belgium, that were corresponding to this description. From this list, we selected the 7 following species that were well represented in our survey.

*Crepis capillaris* (L.) Wallr. is a very variable species. Its height can vary from 5 to 60 cm and the flowering period is spread from June to October. *Erigeron canadensis* L. has a height that varies from 15 to 90 cm, and its flowering is spread from June to October. Native to North America, the species has spread over almost all the continents. *Glebionis segetum* (L.) Fourr. has a height that varies from 30 to 60 cm, and it flowers from June to September. *Lapsana communis* L. has a height that varies from 20 to 100 cm, and it flowers from June to September. *Matricaria discoidea* DC. is an exotic weed native to North America and Northeast Asia which has become a cosmopolitan weed of temperate regions. The plant height can vary from 5 to 30 cm and flowers between June and November. *Senecio vulgaris* L. is a highly variable plant, which height varies from 5 to 50 cm. It can produce flowers all the year. *Sonchus asper* (L.) Hill is an annual or biennial widespread species that became sub cosmopolitan. The plant varies from 20 to 60 cm but can reach 200 cm. All these species can be commonly found in ruderal habitat of Belgium, such as arable land, wasteland, roadsides, and railway ballasts (Lambinon *et al.* 2004).

In addition to these species, we included *A. artemisiifolia* (common ragweed) that is an emerging invasive weed in Belgium that also correspond to our comparison basis (Asteraceae family, therophytes life-form, and is a ruderal weed (Bassett & Crompton 1975)). The plant was introduced from North America to Europe more than a century ago (Heckel, 1906), and has spread in numerous European countries (Ortmans *et al.* 2016a; Chauvel *et al.* 2006). It is currently responsible of health crisis because of the highly allergenic pollen it produces (Jäger 2000). In the Atlantic eco-biogeographical area, the plant height is usually ranging from 30 to 100 cm, and is flowering between august to November (Lambinon *et al.* 2004). The invasion success appears to be

closely linked to seed features (Ortmans *et al.* 2016b; Fumanal *et al.* 2007b). Once introduced in a new area, the species is able to create a long lasting soil seed bank if allowed to produce seeds (Ortmans *et al.*, submitted; Thompson *et al.*, 1997). This soil seed bank ensures the persistence of the species in the area for several years, even if the plants are destroyed after disturbance (Fumanal *et al.* 2008a).

### **Greenhouse experiment**

The seeds of *A. artemisiifolia* were sampled during November 2013, in four populations located in Belgium and France (Merksem, latitude: 51.2349°N, longitude: 4.4365°E; Spoy, 47.4415°N, 5.1948°E; Mâcon, 46.2973°N, 4.8334°E; Ramière, 44.7478°N, 4.9182°E). The seeds were stored at 5°C, and moved to a wet substrate for the last 6 weeks of storage, to ensure their stratification. The seeds of *G. segetum* were purchased in a seed producer (Ecosem, Corroy-le-Grand, Belgium) on the 14<sup>th</sup> of December 2014, and stored at room temperature for 3 months. The seeds of the other species were gathered during the autumn 2014 in Gembloux (50.565°N; 4.703°E), Belgium, along roadsides, field margins, wastelands, and fallows. The seeds were stored at room temperature. For each species, the seeds from different location were pooled by species.

First, 25 seedlings of each species were individually planted in 25 separated pots (25 pots for each species, totaling 200 pots). Three weeks later, 7 other seedlings (one per species) were planted in the pots in order to have 1 seedling from 8 different species in each pot, with one seedling 3 weeks older than the others. To carry out this scheme, we planted the seedlings following two cohorts, temporally separated by three weeks. The first cohort (C1) consisted in the prioritized individuals, planted alone in circular pots of 14.8 cm diameter, filled with 10cm of the same substrate used for the germination. The second cohort (C2) corresponds to the rest of the community, planted 3 weeks after the C1, in the same pots. The experiment was performed in Gembloux, Belgium, in a greenhouse. The greenhouse was automatically heated up to 20°C and lighted following a 16 hours ON/8 hours OFF cycle to promote seedling growth.

To have a sufficient number of seedlings for the different cohorts, we seeded a large number of seeds of each species in separated 54 x 39 cm rectangular receptacles, on the 4<sup>th</sup> of March 2015 (first cohort) and on the 25<sup>th</sup> of March 2015 (second cohort). The seeds were sowed on a water saturated substrate, made of 34% universal potting soil (Terofor, La plaine Chassart, Wagnelée, Belgium) and 66% river sand (Dololux, Echt, Netherlands).

The first cohort was transplanted on the 13<sup>th</sup> of March 2015, with each seedling placed alone in a pot. The 25 seedlings of each species constituting the C1 were selected in

order to have the least age variation among the transplanted seedlings (the maximum age difference was 8 days). The C2 seedlings were transplanted on the 3rd of April 2015. The seedlings plantation followed a circle pattern of 9cm diameter, with every seedling at equal distance of two others. The species disposition along the circle was random. On the 17<sup>th</sup> of April 2015, we performed a replacement of the dead seedlings belonging to the second cohort. Following this date, the dead seedlings were not replaced. The pots were watered every day, and randomized within the greenhouse every two weeks. A pesticide (0.05g/l of acetamiprid, Multisect KB, Scotts benelux bvba/sprl, Sint-Niklaas, Belgium) was applied on all the plants on the 28<sup>th</sup> of April 2015. The experiment ended on the 18<sup>th</sup> of May 2015, when the first plants were starting to die.

### ***Plant performance measurements***

At the end of the experiment, the number of flower heads of each plant was counted. Then, the plants were cut at ground level, and bagged in separated paper bag. The bags were dried 48h at 80°C, then weighted at the nearest 10<sup>-3</sup> g (Kern eg 420-3nm, Balingen, Germany) to measure the aboveground biomass.

To assess the benefit from the priority, we calculated a number of flower head gain and an above ground biomass gain for each C1 plants. The calculation is:

$$Gain_i\% = \left( \frac{x_{C1i} - \bar{x}_{C2}}{\bar{x}_{C2}} \right) \cdot 100$$

Where  $x_{C1i}$  is the performance of a C1 plant ( $0 < i \leq 25$ ) and  $\bar{x}_{C2}$  is the mean performance of the C2 plants of the same species ( $0 < s \leq 75$ ).

### ***Statistical analysis***

To test if the priority affected the number of flower heads and the aboveground biomass of each species, analyses of variance (ANOVA) were performed separately for each species. We included the cohort (C1, C2) as a fixed factor.

To explore the effect of the species identity on the number of flower heads gain, and the aboveground biomass gain, we performed ANOVAs. We included species in priority as a fixed factor. Then we performed a Tukey's multiple comparisons test to see which species had a significantly different gain for each performance.

To show the impact of the C1 plant on the C2 community, scatterplot were drawn representing the influence of the mean performance gain of all the C1 plant of a given species (x-axis) on the mean performance of the C2 community (the other species constituting the subsequent cohort; y-axis).

All statistical analyses were performed with Minitab® ver. 16.2.2 (Minitab Inc., State College, Pennsylvania, USA). Scatterplots were drawn using R ver. 2.15.0 (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria).

## RESULTS

The descriptive statistics summarizing the performance reached by the different species are given in Table 1, according to their cohort. Except for *E. canadensis* that did not produced flower heads, all species had significantly increased their performance when prioritized (all p-values < 0.001).

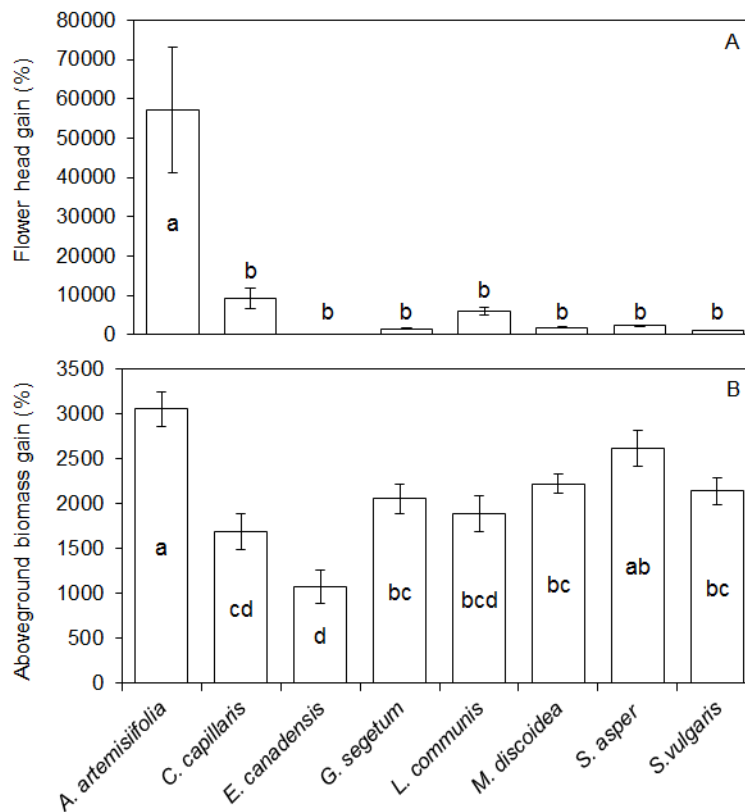
**Table 1: Presentation of the sum, mean, and standard error of the mean (SE) of the number of flower heads, and the mean and standard error of the mean of the aboveground biomass reached by the species, according to their cohort. The C1 relates to the prioritized plants and C2 to the subsequently arrived community. N is the number of seedlings on which the mean performances were calculated.**

Species	Cohort	N	Flower heads			Biomass	
			Sum	Mean	SEMean	Mean	SEMean
<i>A. artemisiifolia</i>	C1	25	181	7.24	2.03	3.10	0.19
	C2	158	2	0.01	0.01	0.10	0.01
<i>C. capillaris</i>	C1	23	606	26.35	7.39	3.12	0.36
	C2	160	45	0.28	0.13	0.17	0.02
<i>E. canadensis</i>	C1	15	0	0.00	0.00	0.75	0.12
	C2	168	0	0.00	0.00	0.06	0.01
<i>G. segetum</i>	C1	25	464	18.56	1.27	5.87	0.29
	C2	158	151	0.96	0.10	0.25	0.02
<i>L. communis</i>	C1	24	1860	77.50	12.50	3.33	0.33
	C2	159	206	1.30	0.25	0.17	0.01
<i>M. discoidea</i>	C1	25	882	35.28	3.27	2.78	0.21
	C2	158	343	2.17	0.22	0.13	0.01
<i>S. vulgaris</i>	C1	24	2523	105.13	8.12	5.38	0.35
	C2	159	1397	8.79	1.20	0.24	0.02
<i>S. asper</i>	C1	22	503	22.86	1.84	4.47	0.33
	C2	161	153	0.95	0.17	0.17	0.02

The relative gain given by the priority to the different species is illustrated at Figure 1. Tukey's multiple comparisons test highlighted two groups regarding the flower heads gain: the first group stands for *A. artemisiifolia* that had a significantly greater gain of



57096±16037 %, and the second group was formed by all the other species, ranging from 0 to 9268± 2629%. The biomass gain highlighted lighter differences among species. The biggest gain was still observed for *A. artemisiifolia* that reached 3054±194 %. The Tukey's multiple comparisons test showed that the gain of *S. asper* that reached 2609 ± 198% was not significantly different from the gain of *A. artemisiifolia* (Figure 1), but the gain of the other species were lower from the gain of *A. artemisiifolia*. *E. canadensis* had the lowest gain that reached 1076±183%.

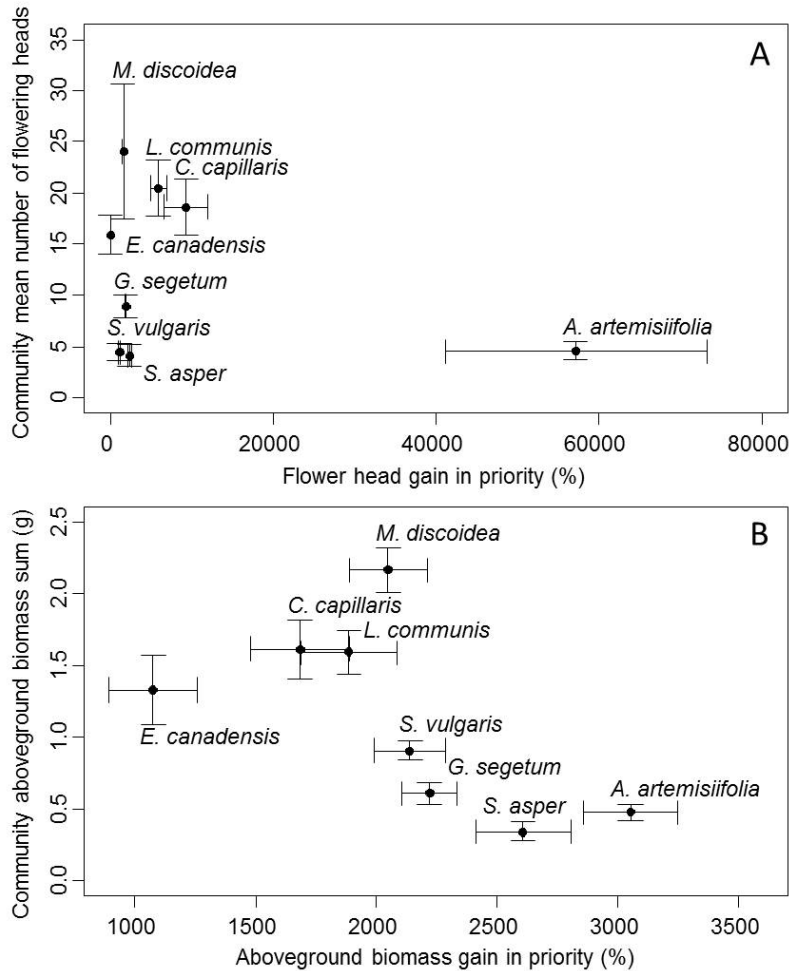


**Figure 1: Histograms showing the gain from the priority effect for each species. A. Flower heads gain (%); B. Aboveground biomass gain (%). The letters in the center of the rectangles refer to the grouping of the Tukey's multiple comparisons tests.**

The scatterplots (Fig. 2) represent the influence of the gain from the priority of a species (x-axis) on the corresponding performance of the rest of the community in the same pot (y-axis). The performance of the other species in the pot are averaged for the number of flower heads (Figure 2A) and summed for the aboveground biomass (Figure 2B).

The first scatterplot (Figure 2A) shows that *A. artemisiifolia*, which has the biggest gain, was among the species that had the biggest impact on the other species. *S. asper* was the species that had the biggest impact and *M. discoidea* the least. The second

scatterplot (Figure 2B) shows that *A. artemisiifolia*, which had also the biggest biomass gain, was also one of the species that impacted the other species the most. Once again, *S. asper* was the species that had the biggest impact and *M. discoidea* the least.



**Figure 2: Scatterplot representing the impact of the gain from the priority on the performance of the other species. A. Impact of the flower heads gain of the prioritized species (x-axis) on the mean number of flower heads of the other species (y-axis); B. Impact of the aboveground biomass gain of the prioritized species (x-axis) on the aboveground biomass of the rest of the community (y-axis).**

## DISCUSSION

The priority effect can have a particularly high importance for ruderal species, because the long-term presence of those species is intrinsically linked to their ability to recolonize the area after disturbance (Grime 1977). R-selected species are adapted to rapidly recover after disturbance, and often express feature allowing a fast development: a short life span, a high seed production, a rapid relative growth rate, and a short life cycle (Grime 1977). Small difference in their recovering speed can have

a large impact on the community, through the priority effect. The results demonstrated that *A. artemisiifolia* was able to take a bigger advantage from the priority effect than the other species. Furthermore, this performance gain strongly reduced the performance of the other species present in the pots.

It has already been documented that the species is able to quickly colonize recently disturbed habitat thanks to its soil seed bank (Fumanal *et al.* 2008a), but this study highlight how important the temporality of its development is. In priority, the species increased its production of male flowers, which is concerning because of the allergies that its pollen may cause, but also its aboveground biomass. Since this performance-related trait is directly correlated to the seed production (Fumanal *et al.* 2007a), this benefit from the priority can potentially have long lasting effect, by contribution to the long-lasting soil seed bank. The seeds of *A. artemisiifolia*, in top of being highly variable (Ortmans *et al.* 2016b) which could allow the colonization of large range of habitats (Willis & Hulme 2004), has complex dormancy mechanisms (Thompson *et al.* 1997; Willemsen 1972). Even if *A. artemisiifolia* is replaced by perennial plants species during later succession stages (Bazzaz 1979; Brandes & Nitzsche 2007; Fumanal *et al.* 2008b), dormant seed can quickly germinate after a disturbance of the vegetation cover, allowing the successful colonization of early successional habitats (Brandes & Nitzsche 2007; Fumanal *et al.* 2008b). The priority effect, through a better seed production and a larger seed bank, may thus have a long-lasting effect, by promoting the future recolonization of the area in the future. Such long term effect of the priority are not unusual, and have already been shown for other species (Collinge & Ray 2009; Grman & Suding 2010; Körner *et al.* 2008).

Depending on the species considered, the gain of development in priority, assessed through the aboveground biomass gain, differently reduced the performance of the other species that represented the competition in the pots. Although *A. artemisiifolia* was not the species that reduced the performance of the rest of the community the most, it nevertheless had a strong impact. This suggests that when *A. artemisiifolia* successfully avoid the competition in its early stage, e.g., by an earlier germination, it could subsequently be able to prevent the other species from growing normally.

*S. asper* is the species that had the biggest impact on the community when prioritized. Its performance gain from the priority was also one of the highest. This may be explained by the species higher growth rate witnessed during the experiment, and its leaves arrangement in rosette, which could have disturbed the other species. Although that *G. segetum* had a much smaller aboveground biomass gain, its impact on the community was nearly the same than *A. artemisiifolia*. That could be explained by the fact that *G. segetum* produced more biomass than *A. artemisiifolia* when prioritized, impacting more the other species of the community than *A. artemisiifolia* even if both

species had the same gain of performance in priority. *E. canadensis* is the species that benefited the least from the priority. Furthermore, the plant did not produce flowers in any cohort. In priority, the species had the lowest aboveground biomass. These observations could be explained by a slower growth rate compared to the other species. The survival of the species may not be dependent on a fast development, reducing the impact of the priority effect. The species strategies may bet on a good competitive ability, ensuring the species place in later successional stages. *M. discoidea* is the species that had the least impact on the community when prioritized. That could also be explained by the mean aboveground biomass of the species in the initial cohort: besides *E. canadensis*, the species had the lowest above ground biomass in the priority cohort. That could also be a sign of a slower development compared to the other studied species, and of another strategy of survival than a pure R-selected strategy (Grime 1977).

The selection of the species was made in order to have the same comparison basis. However, the species varied in their phenology. For example, *A. artemisiifolia* normally start the flower heads production later in the summer than the other species, and *S. vulgaris* is able to produce flower almost thorough the year (Lambinon *et al.* 2004). But, except for *E. canadensis*, all the species were able to produce flower heads in the allotted time, making the choice of the species still relevant. Furthermore, the experimental design simulates the situation that occurs in spring, when the vegetation restarts to grow after the winter.

This work brings new elements to the understanding of how *A. artemisiifolia* thrives with its competitors. *A. artemisiifolia* is able to survive in various plant communities, thanks to its high phenotypic plasticity and its wide ecological tolerance (Leiblein-Wild & Tackenberg 2014; Ortmans *et al.* 2016a; Fumanal *et al.* 2008b). However, the species is highly impacted by competition, and appears to be dependent of disturbances that reduce the competition level of later successional vegetation to successfully colonize the habitat (Bazzaz 1979; Brandes & Nitzsche 2007; Fumanal *et al.* 2008b; Leskovšek *et al.* 2012). Moreover, Fenesi *et al.* (2014) showed that *A. artemisiifolia* can delay its seed germination and reduce the germination fraction in the presence of competitors, highlighting a competition avoidance strategy. Our results point in the same direction. The greater benefit from the priority could have been selected in order to complete with the competition avoidance strategy. With a bigger advantage from the priority, the species enable the quick colonization of the habitat after disturbance, and its establishment. The priority effect, could thus play an important role in the species establishment, and may even influence the invasion success in itself.

Since this study used transplanted plants to control the arrival time and the fine understanding of plant-to-plant competition relationship, the germination dynamics

of the different species was not taken into account. Further research should take into account the germination dynamic among species in naturae, within a real ruderal community after disturbance. Extending also the study period to several years could allow the understanding of how native vegetation is able to suppress *A. artemisiifolia*, depending on arrival time.

This work demonstrated the importance of maintaining native vegetation in invaded areas, since the growth of *A. artemisiifolia* without competition decuples its reproductive performance. This also gives important clues regarding the management of the species in invaded areas: the avoidance of unnecessary disturbances is the first thing, but the artificial vegetation restoration of accidentally or necessary disturbed habitat can also have good results as showed in other studies (Gentili *et al.* 2015; Perry *et al.* 2009). Furthermore, this study highlight the importance of the timing of the restoration, that have to be performed as soon as the as the disturbance had happened, because it has a significant influence on *A. artemisiifolia* performance.

### Acknowledgments

The authors are grateful to the *Fonds de la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture* (FRIA) for funding this study. We also acknowledge financial support from the EU COST Action FA1203 "Sustainable management of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe (SMARTER)".

## REFERENCES

- Baker, H.G. 1965. Characteristics and Modes of Origin of Weeds. In *Genetics of Colonizing Species*. Academic Press, New York, 147–172.
- Baskin, J. & Baskin, C. 1980. Ecophysiology of secondary dormancy in seeds of *Ambrosia artemisiifolia*. *Ecology*. 61, 475–480.
- Bassett, I.J. & Crompton, C.W. 1975. The biology of Canadian weeds: 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Can. J. Plant Sci.* 55, 463–476.
- Bazzaz, F.A. 1979. The Physiological Ecology of Plant Succession. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10, 351–371.
- Brandes, D. & Nitzsche, J. 2007. Ecology, distribution and phytosociology of *Ambrosia artemisiifolia* L. in Central Europe. *Tuexenia*. 27, 167–194.
- Brown, J., Stevens, G. & Kaufman, D. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 27, 597–623.
- 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.
- Collinge, S.K. & Ray, C. 2009. Transient patterns in the assembly of vernal pool plant communities. *Ecology*. 90, 3313–3323.
- Daehler, C.C. 1998. The taxonomic distribution of invasive angiosperm plants: Ecological insights and comparison to agricultural weeds. *Biol. Conserv.* 84, 167–180.
- Davis, M. a, Grime, J.P. & Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Ecology*. 88, 528–534.
- Fenesi, a., Albert, Á.J. & Ruprecht, E. 2014. Fine-tuned ability to predict future competitive environment in *Ambrosia artemisiifolia* seeds. *Weed Res.* 54, 58–69.
- Fumanal, B., Chauvel, B. & Bretagnolle, F. 2007a. Estimation of pollen and seed production of common ragweed in France. *Ann. Agric. Environ. Med.* 14, 233–236.
- Fumanal, B., Chauvel, B., Sabatier, A. & Bretagnolle, F. 2007b. Variability and cryptic heteromorphism of *Ambrosia artemisiifolia* seeds: What consequences for its invasion in France? *Ann. Bot.* 100, 305–313.
- Fumanal, B., Gaudot, I. & Bretagnolle, F. 2008a. Seed-bank dynamics in the invasive plant, *Ambrosia artemisiifolia* L. *Seed Sci. Res.* 18, 101–114.
- Fumanal, B., Girod, C., Fried, G., Bretagnolle, F. & Chauvel, B. 2008b. Can the large ecological amplitude of *Ambrosia artemisiifolia* explain its invasive success in France? *Weed Res.* 48, 349–359.
- Gentili, R., Gilardelli, F., Ciappetta, S., Ghiani, A. & Citterio, S. 2015. Inducing competition: Intensive grassland seeding to control *Ambrosia artemisiifolia*. *Weed Res.* 55, 278–288.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *Am. Nat.* 111, 1169–1194.
- Grman, E. & Suding, K.N. 2010. Within-Year Soil Legacies Contribute to Strong Priority Effects of Exotics on Native California Grassland Communities. *Restor. Ecol.* 18, 664–670.
- Hodge, S., Arthur, W. & Mitchell, P. 1996. Effects of temporal priority on interspecific interactions and community development. *Oikos*. 350–358.
- Jäger, S. 2000. Ragweed (*Ambrosia*) sensitisation rates correlate with the amount of inhaled airborne pollen. A 14-year study in Vienna, Austria. *Aerobiologia*. 16, 149–153.
- Kardol, P., Souza, L. & Classen, A.T. 2013. Resource availability mediates the importance of priority effects in plant community assembly and ecosystem function. *Oikos*. 122, 84–94.
- Körner, C., Stöcklin, J., Reuther-Thiébaud, L. & Pelaez-Riedl, S. 2008. Small differences in arrival time influence composition and productivity of plant communities. *New Phytol.* 177, 698–705.
- 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*. 5ème édit. Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- Leiblein-Wild, M.C. & Tackenberg, O. 2014. Phenotypic variation of 38 European *Ambrosia artemisiifolia* populations measured in a common garden experiment. *Biol. Invasions*. 16, 2003–2015.
- Leskovšek, R., Eler, K., Batič, F. & Simončič, A. 2012. The influence of nitrogen, water and competition on the vegetative and reproductive growth of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.). *Plant Ecol.* 213, 769–781.
- Ortmans, W., Mahy, G., Chauvel, B. & Monty, A. 2016a. Performance variation of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) across invasion levels in Western Europe. *Flora*. 220, 134–141.
- Ortmans, W., Mahy, G. & Monty, A. 2016b. Effects of seed traits variation on seedling performance of the invasive weed, *Ambrosia artemisiifolia* L. *Acta Oecologica*. 71, 39–46.
- Ortmans, W., Mahy, G. & Monty, A. No range edge equilibrium at the northern margin of *Ambrosia artemisiifolia* L. invaded area in Western Europe. *Weed Biol. Manag.* submitted.
- Perry, L.G., Cronin, S. a. & Paschke, M.W. 2009. Native cover crops suppress exotic annuals and favor native perennials in a greenhouse competition experiment. *Plant Ecol.* 204, 247–259.

- Raunkiaer, C. 1934. The life forms of plants and statistical geography. *life forms plants Stat. Geogr.*
- Sher, A. a & Hyatt, L. a. 1999. The disturbed resource-flux invasion matrix: A new framework for patterns of plant invasion. *Biol. Invasions.* 1, 107–114.
- Simberloff, D. 2009. The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 81–102.
- Symons, C.C. & Arnott, S.E. 2014. Timing is everything: priority effects alter community invasibility after disturbance. *Ecol. Evol.* 4, 397–407.
- Thompson, K., Bakker, J.P. & Bekker, R.M. 1997. *The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity.* Cambridge university press.
- Weber, E. 1997. The alien flora of Europe: a taxonomic and biogeographic review. *J. Veg. Sci.* 8, 565–572.
- White, P.S. & Pickett, S.T.A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. *Ecol. Nat. Disturb. patch Dyn.* 3–13.
- Willemsen, R.W. 1972. Mechanism of seed dormancy in *Ambrosia artemisiifolia*. *Am. J. Bot.* 59, 248–257.
- Willis, S.G. & Hulme, P.E. 2004. Environmental severity and variation in the reproductive traits of *Impatiens glandulifera*. *Funct. Ecol.* 18, 887–898.
- Young, T.P., Chase, J.M. & Huddleston, R.T. 2001. Community Succession and Assembly Comparing , Contrasting and Combining Paradigms in the Context of Ecoloncal Restoration. *Ecol. Restor.* 19, 5–18





# **Chapitre 6 :**

**Discussion et conclusions**



Durant les différentes études décrites dans les chapitres précédents, nous avons testé l'hypothèse que l'aire d'invasion actuelle était limitée vers le Nord, à cause d'un climat local défavorable ou d'une compétition interspécifique trop importante. Nos résultats nous mènent à rejeter cette hypothèse, puisqu'aucune limite à la naturalisation dans les zones au nord de l'aire d'invasion actuelle n'a été mise en évidence dans ce travail, que ce soit dans les habitats rudéraux ou agricoles.

Classiquement, la future distribution d'espèces invasives est prédite à l'aide d'une modélisation mathématique qui s'appuie sur des paramètres climatiques précis, enregistrés dans l'aire d'indigénat de l'espèce (Gallien *et al.* 2010). Ces modélisations sont indéniablement intéressantes pour beaucoup d'applications en écologie (Jarnevich and Stohlgren 2009, Gallien *et al.* 2010), par exemple dans le contexte de l'influence du réchauffement climatique sur la distribution des espèces (Hijmans and Graham 2006, Jarnevich and Stohlgren 2009). Même si à l'heure actuelle ces modélisations sont de plus en plus puissantes, et prennent en compte de plus en plus de paramètres écologiques (Beaumont *et al.* 2009, Albright *et al.* 2010, Gallien *et al.* 2010), la qualité de leur pouvoir prédictif est limitée puisqu'elles ne peuvent prendre en compte l'écologie complète de l'espèce (Austin 2007). De plus, ces modélisations ne permettent pas la compréhension des mécanismes impliqués dans le succès de l'invasion. Dans le cadre de cette thèse de doctorat, nous avons choisi de suivre une approche expérimentale, permettant d'étudier l'espèce en dehors de son milieu (étude ex-situ), et d'observer son comportement face à la variation d'un ou plusieurs facteurs environnementaux. Bien que ces manipulations soient souvent plus difficiles à mettre en œuvre, elles permettent d'effectuer des tests d'hypothèses, d'avoir une répétabilité des mesures, et d'obtenir une meilleure compréhension de l'écologie de l'espèce.

Dans les sections suivantes, nous analyserons les rôles joués par les différents facteurs que nous avons étudiés sur le comportement de l'espèce, avant d'en tirer des conclusions sur la gestion de l'invasion et sur les pistes de recherches futures.

## **LA NATURALISATION N'EST PAS LIMITÉE PAR LE CLIMAT LOCAL**

Beaucoup d'études ont déjà mis en évidence un rôle limitant du climat dans la distribution d'espèces, qu'elles soient indigènes (Sexton and *et al.* 2009, Stanton-Geddes *et al.* 2012) ou invasives (Pattison and Mack 2009, Sexton and *et al.* 2009, Alexander and Edwards 2010). Par exemple, Willis & Hulme (2002) ont montré que l'aire d'invasion d'*Impatiens glandulifera* Royle était limitée par le climat local en Angleterre, principalement à cause de somme de températures trop faible durant la saison de végétation. Beerling *et al.* (1994) montrent un rôle limitant du climat local pour l'invasion de *Fallopia japonica* Houtt., dans les régions où les précipitations estivales sont trop faibles, ou dans les situations où les vents printaniers sont tellement violents qu'ils détruisent les feuilles des plantules.

Dans ce travail, nous avons testé si le climat local limitait l'invasion de la Belgique par l'ambrosie. Cette limite peut agir à différents moments au cours de la vie d'une plante. Considérons un lot de graines dispersé accidentellement dans un habitat favorable, sans compétition. En premier lieu, le climat peut influencer la survie de la graine. Toutefois, différents auteurs ont montré que les graines d'ambrosie sont capables de survivre de nombreuses années dans le sol (Fumanal *et al.* 2008a, Guillemin and Chauvel 2011). L'hypothèse que le climat peut limiter la survie des graines en Europe de l'Ouest est donc improbable.

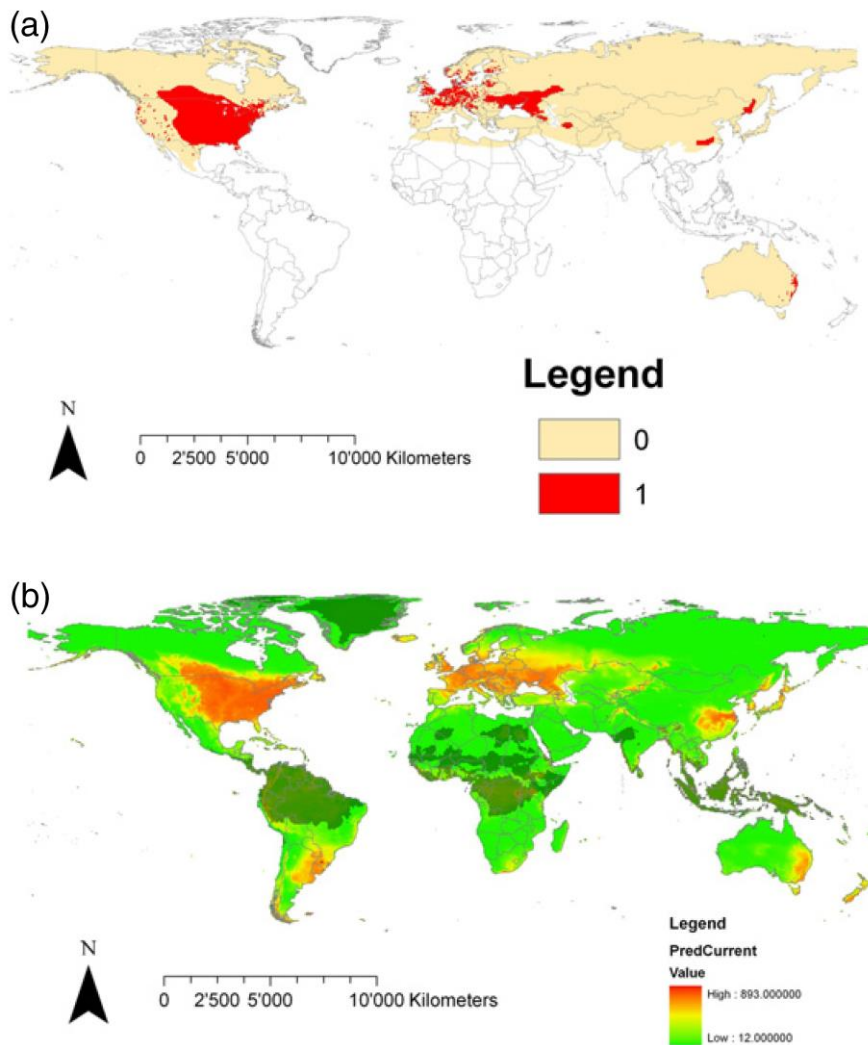
Le climat local peut également affecter leur germination. Pour qu'une graine germe, il faut que les conditions environnementales soient favorables et que la dormance soit levée (Shrestha *et al.* 1999, Fenesi *et al.* 2014). Dans les régions méditerranéennes par exemple, les températures hivernales sont trop élevées pour permettre la bonne stratification des graines d'ambrosie (Shrestha *et al.* 1999). Dans le jardin expérimental (Chapitre 3), nous avons montré que le climat permettait une bonne stratification des graines, ainsi qu'une levée importante des plantules. L'expérience en chambre contrôlée (Chapitre 4) a montré que dans les conditions de température correspondant à un printemps belge, les germinations se produisaient plus tardivement et étaient moins importantes que dans les conditions correspondant à un climat plus chaud (84.4% contre 92.9%). Bien que ces dernières observations puissent être un signal d'un effet limitant des conditions de températures printanières, il est peu probable qu'elles suffisent à limiter l'invasion en Belgique.

Une fois les graines germées, le climat doit permettre aux plantules de survivre et de grandir jusqu'au stade adulte. Dans les chambres de cultures (Chapitre 4), les plantules se développaient moins rapidement dans la chambre aux conditions de températures plus froides. Toutefois, la différence de mortalité entre les deux traitements imposés était faible et non significative (données non montrées ;  $F_{1,898}=0.5$ ,  $P=0.478$ ). Dans le jardin expérimental (Chapitre 3), nous avons remarqué que le nombre de plantules présentes dans les placettes a diminué au cours de la saison de végétation (données non montrées). Toutefois, cette diminution était probablement due à la très grande compétition intraspécifique que subissaient les plantules (la densité moyenne en août était égale à 1019 plantules /m<sup>2</sup>).

Une fois le stade adulte atteint, le climat doit permettre aux plantes de produire des graines matures. Différents auteurs ont décrit que l'invasion est susceptible d'être limitée au nord de l'Europe, car les premières gelées automnales détruisent les plantes avant que les graines n'aient atteint leur maturité. (Martin *et al.* 2008, Chapman *et al.* 2014). Cette situation peut être observée si le développement de la plante est ralenti du fait de conditions climatiques défavorables durant la période de végétation. En Europe Centrale par exemple, des températures moyennes mensuelles trop basses

durant l'été ont été identifiées comme le plus limitant des facteurs abiotiques pour l'invasion (Essl *et al.* 2009). Dans les régions méditerranéennes, le développement de l'espèce est limité par de trop faibles précipitations durant l'été (Chapman *et al.* 2014). Dans notre étude des performances de l'ambrosie aux Pays-Bas, en Belgique, et en France (Chapitre 2), nous avons observé que les plants d'ambrosie grandissant dans des populations belges avaient des performances comparables à celles des populations françaises. Ces performances étaient autant liées à la croissance (biomasse aérienne) qu'à la reproduction (allocation de ressource, nombre de graines, maturité des graines). De plus, dans le jardin expérimental (Chapitre 3), les individus d'ambrosie que nous avons introduits ont produit de grandes quantités de graines (données non montrées), et de descendants (la moyenne du  $\lambda$  par placette était égale à 346, et la banque de graines formée était comparable à celle que l'on peut trouver dans les populations invasives de France : 306 graines /m<sup>2</sup>).

Au vu de ces résultats et de ces remarques, nous pouvons conclure qu'il apparaît improbable que le climat joue un rôle limitant dans la naturalisation et l'invasion de l'espèce en Belgique. Ce résultat est cohérent avec les études réalisées par d'autres auteurs sur l'ambrosie. Dans leur article de synthèse sur l'ambrosie, Essl *et al.* (2015) proposent une carte du monde représentant la distribution potentielle de l'espèce sur base de sa répartition actuelle (Figure 12). Sur cette carte, on peut observer que le climat de l'Europe de l'Ouest est favorable au développement de l'espèce (Figure 12b), ce qui est en accord avec nos observations. Dans leur rapport sur l'espèce, Bullock *et al.* (2012) présentent la température comme étant le facteur abiotique le plus susceptible de limiter l'invasion de l'espèce. Toutefois, ils observent que les conditions de température de la plupart des régions de l'Europe sont similaires à celles rencontrées dans l'aire d'indigénat, ce qui rend probable l'invasion de ces régions.



**Figure 12 : (a) Répartition actuelle d'*Ambrosia artemisiifolia* L. et (b) projection du modèle de la distribution potentielle de l'espèce sur base de sa répartition actuelle. Figure adaptée de Essl *et al.* (2015).**

## **LA COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE : UNE CONFRONTATION ÉVITÉE**

Comme discuté dans l'introduction, la faune d'Europe de l'Ouest n'apparaît pas contenir de prédateurs pouvant empêcher la naturalisation de l'ambrosie (Genton 2005, Müller-Schärer *et al.* 2014). La compétition interspécifique est donc le principal facteur biotique pouvant limiter la naturalisation de l'espèce en Europe de l'Ouest. Le rôle de ce facteur dans la limitation de la distribution des espèces est l'un des plus étudiés (MacArthur 1972, Anderson *et al.* 2002, Peterson 2003, Theoharides and Dukes 2007, Pattison and Mack 2009, Sexton and *et al.* 2009). Malgré qu'il puisse exclure une plante invasive d'une communauté, limiter ses performances et limiter l'aire d'invasion en combinaison avec d'autres facteurs environnementaux (MacArthur 1972, Anderson *et al.* 2002, Peterson 2003), ce seul facteur peut rarement complètement exclure une plante invasive d'un territoire (Levine *et al.* 2004, Theoharides and Dukes 2007).

Puisque l'ambrosie est une adventice des cultures de printemps (Bazzaz 1974, Bassett and Crompton 1975), dans quelle mesure l'espèce est-elle influencée par la compétition interspécifique au sein de cet habitat ? Dans le Chapitre 3, nous avons montré que ce type de compétition avait significativement réduit l'espace occupé par les plants d'ambrosie, mais que cela n'avait pas eu de conséquence significative sur la biomasse, le nombre de descendants, et la banque de graines formée. Cette contribution constante à la génération suivante, bien que la morphologie des plants d'ambrosie ait été significativement influencée par la présence de tournesol, souligne la grande tolérance écologique de l'espèce, met en évidence un rôle de la plasticité phénotypique et dénonce la pauvre capacité des tournesols à concurrencer l'ambrosie. Ces résultats pourraient laisser penser que les habitats agricoles pourraient être facilement envahis par l'ambrosie. Cependant, le *design* expérimental de cette étude n'avait pas comme objectif de tester l'invasibilité de cet habitat, mais bien de tester si le climat belge permettait à l'ambrosie de former des populations viables, et d'observer les effets de la compétition du tournesol sur la dynamique de ces populations. Dans des conditions réelles de culture, diverses bonnes pratiques réduisent très fortement l'invasibilité de cet habitat, par exemple la diversification des cultures dans la rotation, la réalisation d'un faux semis, l'application d'herbicides, et le désherbage mécanique tel que le binage (consulter le site Infloweb ([www.infloweb.fr/](http://www.infloweb.fr/)) ou celui de l'Observatoire des Ambrosies (<http://www.ambrosie.info/>) pour plus d'informations sur les bonnes pratiques contre l'ambrosie). Aucune de ces techniques n'a été utilisée dans notre expérience, afin de ne pas nuire à l'objectif principal de l'étude. L'interprétation des résultats doit donc être rationalisée. Il serait d'ailleurs intéressant de prévoir une autre étude testant l'efficacité des méthodes préventives sur la dynamique des populations d'ambrosie, en conditions réelles de gestion des adventices.

Dans les milieux rudéraux, elle profite des perturbations de la végétation pour s'installer, et lorsque ces perturbations disparaissent, l'espèce laisse place à des stades de végétation plus avancés (Bazzaz 1974, Leskovšek *et al.* 2012, Gentili *et al.* 2015). Puisque l'espèce est documentée comme étant incapable de supporter des niveaux de compétition interspécifique trop importants, ce facteur pourrait donc jouer un rôle limitant dans son établissement dans les habitats naturels. Est-ce que la flore indigène oppose une résistance au développement de l'espèce dans les milieux rudéraux ? Dans le Chapitre 2, il a été observé que cette compétition avait un impact significatif sur la surface foliaire spécifique, sans altérer la biomasse aérienne (Chapitre 2). Ceci montre que l'espèce est capable de supporter des conditions environnementales stressantes sans pour autant diminuer ses performances. Rappelons néanmoins que les niveaux de compétition testés sont ceux rencontrés autour des plants d'ambrosie. Il est possible que nous soyons passés à côté de situations où la compétition interspécifique est trop importante pour permettre le développement de la plante. Toutefois, cette expérience

montre que dans les habitats rudéraux où l'espèce est rencontrée en Europe de l'Ouest, les niveaux de compétition interspécifique ne parviennent pas à limiter les performances des individus. Nous n'avons pas mis en évidence d'interaction entre les paramètres climatiques de la zone d'origine et la compétition dans la variation des performances, ce qui suggère que la compétition en Belgique n'oppose pas plus de résistance qu'ailleurs (Chapitre 2).

Comment l'espèce peut-elle assurer son développement, malgré une grande sensibilité à la compétition ? La réponse peut être une stratégie d'évitement de la compétition. Dans le Chapitre 5, nous avons montré que l'ambrosie était capable de tirer un bénéfice beaucoup plus important d'un effet de priorité que d'autres espèces rudérales de la même famille. De plus, lorsque plantée en priorité, l'ambrosie était l'une des espèces ayant le plus gros impact négatif sur les autres plantes (Chapitre 5). Ni l'importance de la temporalité du développement de l'ambrosie par rapport au reste de la communauté, ni le gain de performance que l'espèce pouvait tirer d'un développement précoce, n'avaient déjà été montrés. Si la vitesse de germination des graines après perturbation rend possible le développement de la plante avant le reste de la communauté, l'ambrosie pourrait bénéficier d'une stratégie d'évitement de la compétition. La banque de graines peut d'ailleurs permettre à l'espèce de rapidement réapparaître dans l'habitat lorsqu'une perturbation élimine une partie de la végétation.

Ces résultats démontrent l'importance d'essayer de limiter les perturbations de la végétation dans les zones envahies (Gentili *et al.* 2015, Observatoire des Ambrosies 2016). Toutefois, il faut garder à l'esprit que cette expérience a été menée dans des conditions semi-contrôlées (au sein de pots placés en serre), et sur base d'une transplantation des individus. Ces choix méthodologiques nécessaires à la mise en lumière de l'effet de priorité ont peut-être artificiellement favorisé l'ambrosie (l'espèce est résistante à la sécheresse, et réagit bien à des températures plus élevées; Fumanal *et al.* 2008b; Essl *et al.* 2015). Dans des conditions naturelles aux températures moins favorables, les espèces indigènes seraient peut-être plus compétitrices et l'effet de priorité pourrait être gommé par la germination étalée de l'ambrosie. Ces aspects pourraient être élucidés lors d'éventuelles expérimentations complémentaires.

Ces remarques sur une éventuelle stratégie d'évitement de la compétition chez l'ambrosie sont toutefois cohérentes avec la nature rudérale de l'espèce (Bazzaz 1974, MacDonald 2009, Gentili *et al.* 2015), et avec les récentes études menées par d'autres auteurs. En effet, Fenesi *et al.* (2014) ont également montré une stratégie d'évitement de la compétition pour l'espèce : en présence de compétition interspécifique, la germination des graines était retardée, et la fraction des graines qui germait était également réduite. De telles stratégies ont déjà été montrées pour d'autres espèces invasives des milieux rudéraux. Par exemple, l'*Oxalis pes-caprae* L. est une espèce



invasive supportant très mal la compétition, qui dépend des perturbations pour s'installer et qui se retrouve principalement dans les habitats rudéraux (Sala *et al.* 2007). Dans leur étude sur *Senecio inaequidens* DC., Cano *et al.* (2007) ont démontré l'importance de la temporalité dans l'établissement de la plante. Dans les communautés végétales méditerranéennes, tous les habitats peuvent être envahis par la plante si une perturbation a lieu juste avant son introduction. Par contre, la réussite de l'établissement en l'absence de perturbation dépend de la saison durant laquelle l'introduction a lieu. Durant le printemps, la compétition de la végétation réduit trop fortement la survie des individus, tandis qu'en automne, l'invasion de l'habitat est possible (Cano *et al.* 2007).

Malgré les différences de niveaux de compétition interspécifique rencontrées dans les chapitres 3 et 4, ainsi que les différences de conditions climatiques rencontrées dans le chapitre 2, l'espèce est parvenue à maintenir ses performances relativement constantes. Ce résultat pourrait être un effet de la plasticité phénotypique : grâce à la plasticité de ses traits physiologiques ou morphologiques, l'espèce pourrait être parvenue à maintenir ses performances constantes à travers les différentes conditions environnementales rencontrées (patron d'un *Jack-of-all-trades*, voir Richards *et al.* 2006). Comme montré pour d'autres espèces invasives, la plasticité phénotypique peut jouer un rôle très important dans le succès de l'invasion (Sultan 2001, Richards *et al.* 2006, Geng *et al.* 2007, Poulin *et al.* 2007, Monty *et al.* 2013). Toutefois, cette question n'a pas été spécifiquement adressée dans le cadre de ce travail, et des études supplémentaires sont donc nécessaires avant de se prononcer sur le rôle de la plasticité phénotypique dans le succès de l'invasion de l'ambrosie.

En conclusion, même si un niveau de compétition interspécifique important peut limiter l'établissement et même la survie de l'ambrosie (Bazzaz 1974), une stratégie d'évitement de la compétition lui permet d'éviter cette situation. En effet, les habitats envahis par l'espèce (les cultures printanières, les habitats rudéraux...) présentent souvent de faibles niveaux de compétition. Ce facteur n'est donc probablement pas suffisant pour opposer un frein à la naturalisation de l'espèce au nord de l'aire actuellement envahie.

## **L'AMBROISIE : UN MODÈLE COMPLEXE**

### ***Un modèle variable***

L'ambrosie est une espèce dont la variabilité a déjà été rapportée dans la littérature, tant au niveau de sa génétique (Genton *et al.* 2005), qu'au niveau du phénotype de ses individus (Leiblein-Wild and Tackenberg 2014) ou de ses graines (Fumanal *et al.* 2007b).

Dans notre étude, cette variabilité nous est également apparue à plusieurs niveaux. Dans le chapitre 4, la morphologie ainsi que la vitesse de germination des graines se sont révélées être très variables. La variabilité s'est aussi exprimée dans le phénotype des plants. Par exemple, dans le chapitre 2, la taille des individus portant des graines dans les milieux rudéraux variait entre 6 et 156 cm. Dans l'habitat agricole aux conditions homogènes du chapitre 3, nous avons vu que la taille des plants d'ambrosie à une date précise (1<sup>er</sup> aout 2013) et en l'absence de compétition, variait entre 35 et 115 cm.

La production de graines variables peut permettre la survie de l'espèce dans une plus large gamme de conditions environnementales (Fenner and Thompson 2005). Cette caractéristique joue probablement un rôle dans le succès de l'invasion à travers une stratégie de minimisation des risques (*bet-hedging strategy* ; Venable & Brown 1988; Philippi 1993). Cette stratégie mise sur le fait qu'une espèce peut avoir une meilleure valeur sélective en diversifiant les phénotypes produits (par exemple, produire des petites et des grosses graines) qu'en produisant uniquement un phénotype « moyen » (dans notre exemple, des graines de taille moyenne ; Philippi 1993). Elle augmente donc sa probabilité de préadaptation à un environnement dont les conditions sont variables ou imprédictibles (Venable and Brown 1988). Cultures de printemps, bords de route, berges de cours d'eau, ballasts de chemins de fer : la variabilité des conditions environnementales des habitats que l'espèce est capable d'envahir n'est pas commune à toutes les espèces invasives, et cela est peut être dû à cette grande variabilité phénotypique.

La variation phénotypique est souvent structurée par les conditions environnementales (Venable 1992, Tautenhahn *et al.* 2008), qu'elles soient abiotiques (Kollmann and Bañuelos 2004, Moles *et al.* 2007, Monty and Mahy 2009) ou biotiques (Brown *et al.* 1996, Ricklefs and Miller 2005, Sexton and *et al.* 2009). Toutefois, dans nos études successives, la variation phénotypique de l'espèce n'était ni corrélée à la latitude, ni au climat local, ni aux niveaux de compétition observés (Chapitre 2). Par ailleurs, les traits de la graine n'avaient qu'un impact modéré sur le développement des plantules. Nous n'avons donc pas pu mettre en lumière les facteurs principaux structurant la variation phénotypique de l'espèce. Cette variation vient probablement de la grande variabilité génétique, typique à l'invasion de l'espèce basée sur de nombreuses sources d'introduction (Genton *et al.* 2005, Chun *et al.* 2010). Toutefois, cette variabilité de l'espèce n'est pas unique dans le domaine des invasions végétales. D'autres études ont montré de fortes variations phénotypiques chez des espèces invasives (Sultan 2001, Niinemets *et al.* 2003, Monty 2009, Davidson *et al.* 2011).

Malgré l'importance d'étudier l'espèce du fait des problèmes sociétaux qu'elle engendre, sa très grande variabilité peut gommer l'influence de certains facteurs et rendre difficile l'émergence de patron (Leiblein-Wild and Tackenberg 2014).

### ***Un modèle à la dynamique d'introduction particulière***

Nombre d'auteurs se sont intéressés à la dynamique d'introduction et de colonisation chez l'ambrosie (Genton *et al.* 2005, Brandes and Nitzsche 2006, Chauvel *et al.* 2006, Chauvel and Cadet 2011, Gladieux *et al.* 2011). L'invasion bénéficie d'une pression de propagules très importante, assurée par diverses activités humaines (voir la partie «L'invasion de l'ambrosie en Europe de l'Ouest»), qui propagent les graines à très longue distance. De ce fait, des auteurs ont mis en évidence différentes sources d'introduction menant à une grande diversité génétique au sein du territoire envahi (Genton *et al.* 2005), ainsi qu'un grand brassage génétique (Chun *et al.* 2010), créant de nouvelles combinaisons génétiques par rapport à l'aire d'indigénat (Chun *et al.* 2010, Hodgins and Rieseberg 2011). Cet état de fait peut mener à de fausses interprétations : deux populations proches géographiquement ne sont pas forcément proches génétiquement, puisqu'elles sont peut-être issues de parents très éloignés. La propagation de l'espèce le long d'une structure linéaire anthropique comme un bord de route peut être le fait de la dispersion naturelle de l'espèce, comme celui d'introductions successives par les activités anthropiques (par exemple, via des graines coincées dans des pneus depuis des centaines de kilomètres et subitement libérées). De la même manière, une population présente en un endroit donné depuis des dizaines d'années peut être naturalisée et établie (*sensu* Richardson *et al.* 2000) ou à l'inverse une population fugace qui ne se maintient que grâce à l'introduction constante de nouvelles propagules (par exemple, une population au pied d'une usine traitant des lots de graines de tournesol contaminées). L'étude de la dynamique des populations et de celle de l'invasion exige donc une réflexion et une prudence accrue.

### ***Un modèle dangereux***

Au vu de la dangerosité de son pollen, des précautions particulières doivent être observées lors de la manipulation de la plante et doivent être prévues lors du design expérimental. Ces précautions comprennent le port d'un équipement adapté au pollen (masque, gants, combinaison...), mais également des mesures sanitaires comme la construction de structure pollen proof autour d'une expérience en plein air, ou l'aération/nettoyage régulier d'une serre lors de la floraison. Ces précautions rendent certaines études plus coûteuses et plus pénibles à réaliser pour l'expérimentateur. Certaines études deviennent même impossibles à mener en toute sécurité, par exemple dans des situations trop confinées telles qu'un laboratoire ou une chambre

de culture. Le bon déroulement de l'étude peut également être compromis par la peur que suscite la plante : vandalisme, interdiction de cultiver la plante, etc.

Nous pouvons donc observer quelques réticences à la recommandation de l'ambroisie en tant que modèle d'étude. Par la nature idiosyncratique des invasions biologiques (Arim *et al.* 2006, Richardson and Pyšek 2012), il est à la fois intéressant d'étudier chaque cas d'invasion, et difficile d'en tirer des généralités. Dans le cas de l'ambroisie, ces remarques sont particulièrement vraies. La variabilité que peut montrer l'espèce est fascinante et, bien que complexe, la dynamique d'introduction et de colonisation des habitats est tout à fait intéressante. Cependant, ces traits rendent difficiles le test d'hypothèse et l'émergence de patrons théoriques sur base desquels l'ambroisie pourrait être comparée à d'autres espèces invasives. De plus, sa dangerosité de manipulation rend clairement son choix en tant que modèle d'étude discutable, en tous cas pour certaines expériences. Ce choix doit donc se faire en connaissance de cause, et en adéquation avec l'objectif poursuivi.

## **UN FUTUR INCERTAIN**

Dans ce travail, nous avons tenté de mettre en évidence des facteurs qui pourraient limiter l'extension de l'aire d'invasion actuelle vers le Nord, et en particulier, vers la Belgique. Les résultats n'ont indiqué aucun effet limitant du climat local sur le développement de l'espèce dans les zones considérées (Chapitre 2). De plus, l'espèce apparaît tout à fait capable de se reproduire sans intervention de l'homme dans la zone où elle était précédemment décrite comme non-naturalisée (Figure 6). Ces résultats vont dans le même sens que les observations d'experts réalisées sur le terrain, tel que Verloove (2016). Ce travail permet donc d'objectiver les informations présentes dans la littérature grise, et d'affirmer que l'espèce est effectivement capable d'assurer le maintien de ses populations sans un apport anthropique de propagules en Belgique (Chapitre 2). L'espèce a donc terminé sa phase de naturalisation (*sensu* Richardson *et al.* 2000), et son statut devrait donc être mis à jour dans les flores et autres documents officiels.

Ces résultats dénoncent un potentiel d'invasion dans les zones au nord de l'aire actuellement envahie. En effet, une fois introduite dans cette zone, l'espèce est capable de produire un grand nombre de graines (Chapitre 2) et de descendants (Chapitre 3). Comment expliquer que l'espèce, qui apparaît s'être naturalisée dans la zone considérée (Belgique, sud des Pays-Bas, ouest de l'Allemagne), ne devient pas invasive comme dans les régions plus au sud dans l'aire d'invasion (Figure 6) ? La réponse pourrait résider dans une limitation de la dispersion au nord de l'aire d'invasion. La dispersion est principalement effectuée par l'homme et ses activités dans l'aire d'invasion française. En effet, les graines sont colportées par les machines agricoles, par des semences ou des graines pour oiseaux contaminées, etc. (Bohren

2006, Brandes and Nitzsche 2006, 2007, Chauvel *et al.* 2006). Des différences de pratiques agricoles, de réglementation, ou de gestion des espaces naturels en Belgique pourraient être la cause de cette limitation. D'autre part, les cultures que l'on rencontre en Belgique ne sont pas les mêmes que dans le centre de la France. Par exemple, la culture du tournesol, qui est la plus envahie par l'ambrosie, devient beaucoup plus rare au nord de la Bourgogne (AGRESTE - Ministère de l'agriculture 2010). La diminution des habitats favorables au développement de l'espèce peut également limiter sa dispersion (Pulliam 2000, Cunze *et al.* 2013).

Quelle influence pouvons-nous attendre du changement climatique dans le futur de l'invasion ? Cette question a été régulièrement posée ces dernières années par différents auteurs (consulter par exemple Bullock *et al.* 2012; Chapman *et al.* 2014; Cunze *et al.* 2013; Petitpierre *et al.* 2012). Leurs études modélisant la distribution future de l'ambrosie sous l'influence du changement climatique, prédisent que les étés plus chauds et les gelées automnales plus tardives vont permettre l'extension de l'aire envahie vers le Nord. D'un point de vue climatique, ces modèles montrent que les territoires pouvant être envahis par l'espèce en Europe s'étendront jusqu'au sud de la Scandinavie. À l'inverse, les territoires les plus au sud de l'aire d'invasion actuelle deviendront trop chauds et trop secs en été pour permettre la survie de l'espèce (une revue de la littérature synthétisant ces remarques est disponible dans Essl *et al.* 2015). Nos résultats sont cohérents avec ces observations. En 2014, lors de la deuxième saison de végétation dans le jardin expérimental, une année exceptionnellement chaude a été observée, et ces conditions de température anormales n'ont pas empêché une croissance importante de l'espèce (Chapitre 3). Dans un avenir sous l'influence du changement climatique, il est donc probable que l'extension de l'aire d'invasion sera favorisée vers le Nord.

## **LES PERSPECTIVES D'ÉTUDE**

Nous l'avons déjà introduit : l'invasion de l'ambrosie à feuilles d'armoïse a fait, et fait encore, l'objet d'un effort de recherche important. Bien que nous ayons discuté de la pertinence du choix de l'espèce comme modèle lors d'études fondamentales, différents axes de recherches aux ambitions variées pourraient encore être judicieusement développés.

Nous avons montré dans ce travail que dans certaines zones de l'aire d'introduction, le processus d'invasion était plus avancé en termes de dépassement de barrières que ce qu'il était documenté dans la littérature. Il serait intéressant de comparer la dynamique de populations disposées sur un gradient latitudinal en Europe de l'Ouest, afin de déterminer jusqu'où l'espèce est actuellement naturalisée. De telles études de la dynamique des populations au sein de l'aire d'invasion sont d'ailleurs déjà en cours au sein d'autres équipes du réseau COST-SMARTER. Néanmoins, il serait peut-être

intéressant de combiner ces études avec une transplantation réciproque comprenant des sites installés dans des zones non-envahies plus nordiques, telles qu'au Danemark. Nous pourrions ainsi tenter de déterminer quelle(s) variable(s) climatique limite(nt) l'espèce et à quel(s) stade(s) de son développement. En effet, bien que quelques études ont déjà abordé le sujet (Chapman *et al.* 2014, Leiblein-Wild *et al.* 2014), il n'est pas encore bien établi à quelle température la plante arrête son développement, ou meurt. Nous pourrions également imaginer échanger des graines avec d'autres scientifiques, afin d'étudier si des graines venant d'Europe de l'Est, d'Allemagne, ou encore du Canada, sont plus à même à envahir les régions plus nordiques que des graines provenant du foyer d'invasion français.

Dans le chapitre 4, nous avons montré que l'espèce produisait des graines à la morphologie très variable. Nous avons également observé que les plus grosses graines germaient plus tôt en conditions froides, et donnaient des plantules qui se développaient plus rapidement que les graines plus petites. Un effet de priorité pourrait donc s'appliquer de manière différente en fonction de la taille de la graine et des conditions de température. L'hypothèse d'une interaction entre un effet maternel environnemental et l'effet de priorité n'a encore jamais été testée dans la littérature et pourrait être une piste de recherche intéressante chez l'ambrosie. Une expérimentation pourrait par exemple placer des graines d'ambrosie de tailles différentes au sein d'une communauté rudérale perturbée, enregistrer la vitesse de germination, ainsi que le gain procuré par l'effet de priorité en fonction de la taille de la graine.

Les conditions de levée de la dormance ont été étudiées par de nombreux auteurs (Willemsen 1972, Baskin and Baskin 1980, Fumanal *et al.* 2006, Guillemin and Chauvel 2011, Fenesi *et al.* 2014), probablement dans le but de comprendre pourquoi la banque de graines est si persistante, mais également pour faciliter les expérimentations sur la plante. Toutefois, assez peu d'études ont étudié la dynamique de la banque de graines dans la nature (sauf par exemple Fumanal *et al.* 2008a) et on ne sait pas quelles sont exactement les conditions de levée de la dormance, ni s'il existe des zones où le climat local ne permet pas une bonne stratification. Des réponses à ces questions pourraient facilement être obtenues lors de manipulations en chambres contrôlées.

Le patron d'invasion observé en Europe de l'Ouest pourrait être expliqué par une limitation de la dispersion dans les populations au nord de l'aire d'invasion (Figure 6). Une étude comparative de la dynamique de dispersion des graines d'ambrosie en fonction du type d'habitat envahi, en France, en Europe de l'Est (par exemple, en Hongrie), et en Belgique pourrait mettre en lumière des différences de pratiques agricoles ou de gestion des espaces naturels, limitant la dispersion en Belgique. Une

telle étude pourrait être mise en place en sollicitant la participation de scientifiques de ces régions, par exemple des membres du réseau COST-SMARTER. Il pourrait être envisageable d'établir un protocole commun, qui consisterait en un monitoring de populations « gérées » (en champs ou en bordure de route).

Dans ce travail, nous avons observé une forte plasticité de la morphologie de l'espèce en réponse au climat et à la compétition. La plasticité phénotypique chez les espèces invasives a fait l'objet de beaucoup de recherches (Sultan 2001, Richards *et al.* 2006, Geng *et al.* 2007, Palacio-López and Gianoli 2011, Monty *et al.* 2013), et des auteurs ont décrit que la plasticité phénotypique pouvait jouer un rôle différent dans l'invasion en fonction de l'espèce considérée (Richards *et al.* 2006, Ghalambor *et al.* 2007). Malgré le grand intérêt que suscite l'étude de cette caractéristique, aucun auteur n'a, à notre connaissance, testé ses effets dans le cas de l'ambrosie. Les designs expérimentaux que nous avons choisis dans le cadre de nos différentes expériences n'ont malheureusement pas permis l'étude précise de cet aspect. Toutefois, il serait très intéressant de mettre en place une expérience avec un contrôle rigoureux des niveaux de compétition, afin d'en apprendre davantage sur la stratégie de la plante face à ses compétiteurs. Une telle expérience ne demanderait pas beaucoup de matériel, et pourrait être facilement mise en place, par exemple dans de larges pots disposés en extérieur.

## **QUELLES OPTIONS POUR LA GESTION ?**

Notre travail montre qu'il existe au nord de l'aire actuellement envahie un fort potentiel d'invasion. En Belgique, l'espèce est à l'heure actuelle tout à fait inconnue du grand public. Vu le potentiel d'invasion dans notre région, il apparaît important de réaliser un effort de sensibilisation, afin d'éviter qu'une augmentation des occurrences de l'espèce ne passe inaperçue à l'avenir, et que des mesures de gestion efficaces puissent être prises à temps.

En fonction de l'état d'invasion d'un territoire, différentes mesures sont à préconiser. Lorsqu'un territoire est fortement envahi, l'éradication de l'espèce est souvent impossible, et les mesures de contrôle sont très coûteuses. À l'inverse, lors des premières introductions d'une espèce exotique potentiellement invasive, l'éradication est souvent faisable si le territoire considéré est de taille raisonnable (Myers *et al.* 2000). Dans le cas de l'invasion de l'ambrosie en Europe de l'Ouest, la pression de propagules très importante rend l'éradication totale de l'espèce impossible. Toutefois, un système de détection précoce permettant de détruire de nouvelles populations dans des zones définies où l'espèce n'est pas encore présente, est envisageable.

Concernant les populations d'ambrosie connues depuis des années en Belgique (situées à Hermalle-sous-Argenteau, Merksem, et Izegem; Chapitre 2; Tiébré & Mahy

2007; Verloove 2016), il serait sans doute temps d'entreprendre des actions visant leur éradication. Ces populations grandissent sur des bords de route, ou en bordure de canal, et sont fauchées par les ouvriers communaux indifféremment du reste de la végétation. Comme l'ont montré différents auteurs (Simard and Benoit 2011, Milakovic *et al.* 2014a, 2014b), l'ambrosie supporte très bien un régime normal de fauche, et lui permet même de produire et de disperser plus de graines. Il est donc improbable que le problème se résolve de lui-même. Diverses stratégies de lutte pourraient être envisagées au sein de ces populations qui ne couvrent pas de grandes surfaces (le plus grand transect que l'on peut tracer au sein de ces populations est inférieur à 500 mètres) et ne comportent que quelques centaines d'individus. Il serait, par exemple, possible de facilement affaiblir ces populations avec un régime de fauche fréquent durant la période de floraison (suivre par exemple la méthode décrite dans Milakovic *et al.* 2014b). Par la suite, ensemercer la zone avec des espèces rudérales compétitrices pourrait drastiquement diminuer les performances de l'espèce, comme montré dans le chapitre 5 ou par d'autres auteurs (Gentili *et al.* 2015). Si les perturbations de la végétation sont évitées, où qu'une végétation compétitrice est ressemée rapidement en cas de perturbation, il est possible que l'espèce disparaisse du milieu. En fonction des moyens disponibles, une ou plusieurs campagnes d'arrachage de la plante peuvent constituer de bons compléments aux autres méthodes. De bons conseils de gestion à destination du grand public sont par ailleurs disponibles sur le site de l'observatoire des ambrosies (<http://www.ambrosie.info/>).

L'invasion ne touche pas encore les cultures de Belgique, peut-être grâce à des pratiques agricoles différentes, résultant d'une différence dans les espèces cultivées. Il pourrait être pertinent de mettre en place des mesures de détection spécifique dans le système agricole. Lorsqu'une nouvelle population d'ambrosie serait détectée, une éradication de la population s'en suivrait, et de bonnes pratiques visant le confinement/la destruction du foyer pourraient être mises en place, par exemple un nettoyage précautionneux des engins agricoles, l'utilisation de cultures moins à risque dans la rotation, et la réalisation d'un déchaumage et de faux semis (consulter le site de l'Observatoire des Ambrosies et Infloweb).

Ces mesures de prévention pourraient permettre de garder sous contrôle l'invasion de l'ambrosie en Belgique. Pour une espèce ayant de tels impacts sur la santé humaine (Thibaudon *et al.* 2004, Martin *et al.* 2008), et dont l'éradication est si difficile du fait de sa banque de graines, il apparaît crucial d'intervenir tant qu'il est encore temps. Si malgré notre connaissance du problème et de ses effets sur la santé humaine, nous ne parvenons pas à agir efficacement contre l'invasion, nous risquons de nous retrouver dans la même situation que nos voisins, à subir année après année des vagues de pollen allergisant, qu'aucune mesure ne parvient efficacement à endiguer.







## **Littérature citée**



- AGRESTE - Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt. 2010. Enquête sur les principales grandes cultures Available from URL: [http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/file/dossier8\\_cultures\\_panorama.pdf](http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/file/dossier8_cultures_panorama.pdf).
- Albright, T.P., Chen, H., Chen, L. & Guo, Q. 2010. The ecological niche and reciprocal prediction of the disjunct distribution of an invasive species: The example of *Ailanthus altissima*. *Biol. Invasions*. 12, 2413–2427.
- Alexander, J.M. & Edwards, P.J. 2010. Limits to the niche and range margins of alien species. *Oikos*. 119, 1377–1386.
- Allee, W.C. 1931. Animal aggregations. University of Chicago Press, Chicago.
- Alpert, P., Bone, E. & Holzapfel, C. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 3, 52–66.
- Anderson, R.P., Gómez-Laverde, M. & Peterson, A.T. 2002. Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: Insights from predictive models. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 11, 131–141.
- Arim, M., Abades, S.R., Neill, P.E., Lima, M. & Marquet, P.A. 2006. Spread dynamics of invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103, 374–378.
- Austin, M. 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecol. Modell.* 200, 1–19.
- Baillie, J., Hilton-Taylor, C. & Stuart, S.N. 2004. 2004 IUCN red list of threatened species: a global species assessment. *IUCN*.
- Baker, H.G. 1965. Characteristics and Modes of Origin of Weeds. In *Genetics of Colonizing Species*. Academic Press, New York, 147–172.
- Baskin, J. & Baskin, C. 1980. Ecophysiology of secondary dormancy in seeds of *Ambrosia artemisiifolia*. *Ecology*. 61, 475–480.
- Bassett, I.J. & Crompton, C.W. 1975. The biology of Canadian weeds: 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Can. J. Plant Sci.* 55, 463–476.
- Bazzaz, F.A. 1974. Ecophysiology of *Ambrosia artemisiifolia*: a successful dominant. *Ecology*. 55, 112–119.
- Bazzaz, F.A. 1986. Life history of colonizing plants: some demographic, genetic, and physiological features. In Mooney, H.A. & Drake, J.A., eds. *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. Springer Verlag, 96–110.
- Bazzaz, F.A. 1979. The Physiological Ecology of Plant Succession. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10, 351–371.
- Beaumont, L.J., Gallagher, R. V., Thuiller, W., Downey, P.O., Leishman, M.R. & Hughes, L. 2009. Different climatic envelopes among invasive populations may lead to underestimations of current and future biological invasions. *Divers. Distrib.* 15, 409–420.
- Beerling, D.J., Bailey, J.P. & Conolly, A.P. 1994. *Fallopia Japonica* (Houtt.) Ronse Decraene. *Ecology*. 82, 959–979.
- Blackburn, T.M., Pysek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarosik, V., *et al.* 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol. Evol.* 26, 333–339.
- Blumenthal, D. & Jordan, N. 2001. Weeds in field margins: a spatially explicit simulation analysis of Canada thistle population dynamics. *Weed Sci.* 49, 509–519.
- Bohren, C. 2006. *Ambrosia artemisiifolia* L. - in Switzerland: concerted action to prevent further spreading. *Nachrichtenblatt des Dtsch. Pflanzenschutzdienstes*. 58, 1–15.
- Brandes, D. & Nitzsche, J. 2006. Biology, introduction, dispersal, and distribution of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) with special regard to. *Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd.* 58, 286–291.
- Brandes, D. & Nitzsche, J. 2007. Ecology, distribution and phytosociology of *Ambrosia artemisiifolia* L. in Central Europe. *Tuexenia*. 27, 167–194.
- Brown, J., Stevens, G. & Kaufman, D. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 27, 597–623.
- Bullock, J.M., Chapman, D., Schafer, S., Roy, D., Haynes, T., Beal, S., *et al.* 2012. Assessing and controlling the spread and the effects of common ragweed in Europe.
- Bullock, J.M. & Clarke, R.T. 2000. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia*. 124, 506–521.
- Cano, L., Escarre, J. & Sans, F.X. 2007. Factors affecting the invasion success of *Senecio inaequidens* and *S-pterophorus* in Mediterranean plant communities. *J. Veg. Sci.* 18, 281–288.
- Cetiom. 2013. Cultiver du tournesol / Techniques d'implantation et réalisation du semis Available from URL: [www.cetiom.fr](http://www.cetiom.fr). Accessed 1 January 2016.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., *et al.* 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*. 405, 234–242.
- Chapman, D.S., Haynes, T., Beal, S., Essl, F. & Bullock, J.M. 2014. Phenology predicts the native and invasive range limits of common ragweed. *Glob. Chang. Biol.* 20, 192–202.
- Chauvel, B. & Cadet, E. 2011. Introduction and spread of an invasive species: *Ambrosia artemisiifolia* in France. *Acta Bot. Gall.* 158, 309–327.
- 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., Mircovich, C. & Pilorge, E. 1998. La lutte contre l'ambrosie dans les cultures de tournesol. *Phytoma-La Défense des Végétaux*. 504, 30–32.

- Chun, Y.J., Fumanal, B., Laitung, B. & Bretagnolle, F. 2010. Gene flow and population admixture as the primary post-invasion processes in common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations in France. *New Phytol.* 185, 1100–1107.
- Clay, S.A., Kreutner, B., Clay, D.E., Reese, C., Kleinjan, J. & Forcella, F. 2006. Spatial distribution, temporal stability, and yield loss estimates for annual grasses and common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in a corn/soybean production field over nine years. *Weed Sci.* 54, 380–390.
- Colautti, R.I., Eckert, C.G. & Barrett, S.C.H. 2010. Evolutionary constraints on adaptive evolution during range expansion in an invasive plant. *Proc. Biol. Sci.* 277, 1799–1806.
- Colautti, R.I. & Macassa, H.J. 2004. A neutral terminology to define “invasive” species. *Divers. Distrib.* 10, 135–141.
- Colautti, R.I., Ricciardi, A., Grigorovich, I.A. & MacIsaac, H.J. 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecol. Lett.* 7, 721–733.
- Cronk, Q.C.B. & Fuller, J.L. 1995. *Plant invaders: The threat to natural ecosystems.* Chapman and Hall, London, 241 pp.
- Csontos, P., Vitalos, M., Barina, Z. & Kiss, L. 2010. Early distribution and spread of *Ambrosia artemisiifolia* in Central and Eastern Europe. *Bot. Helv.* 120, 75–78.
- Cunze, S., Leiblein, M.C. & Tackenberg, O. 2013. Range Expansion of *Ambrosia artemisiifolia* in Europe Is Promoted by Climate Change. *ISRN Ecol.* 2013, 1–9.
- D’Amato, G., Cecchi, L., Bonini, S., Nunes, C., Annesi-Maesano, I., Behrendt, H., *et al.* 2007. Allergenic pollen and pollen allergy in Europe. *Allergy Eur. J. Allergy Clin. Immunol.* 62, 976–990.
- D’Antonio, C.M., Dudley, T.I. & Mack, M. 1999. Disturbance and biological invasions: direct effects and feedbacks. *Ecosyst. world.* 413–452.
- Dahl, Å., Strandhede, S.-O. & Wihl, J.-Å. 1999. Ragweed—An allergy risk in Sweden? *Aerobiologia.* 15, 293–297.
- Dahl, Å., Strandhede, S.O. & Wihl, J.Å. 1999. Ragweed - An allergy risk in Sweden? *Aerobiologia.* 15, 293–297.
- Daszak, P. 1999. Emerging Infectious Diseases and Amphibian Population Declines. *Emerg. Infect. Dis.* 5, 735–748.
- Davidson, A.M., Jennions, M. & Nicotra, A.B. 2011. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecol. Lett.* 14, 419–431.
- Davis, M. a, Grime, J.P. & Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Ecology.* 88, 528–534.
- de Weger, L. a, van der Linden, A.C., Terreehorst, I., van der Slikke, W.J., van Vliet, A.J.H. & Hiemstra, P.S. 2009. Ambrosia in the Netherlands. Allergic sensitisation and the distribution of plants and pollen. *Ned. Tijdschr. Geneesk.* 153, 798–803.
- Déchamp, C., Méon, H. & Reznik, S. 2009. *Ambrosia artemisiifolia* L. an invasive weed in Europe and adjacent countries: the geographical distribution (except France) before 2009. *Ambrosie first Int. ragweed Rev. Saint-Priest, Fr. AFEDA.*
- Deen, W., Hunt, T. & Swanton, J. 1998. Influence of temperature, photoperiod, and irradiance on the phenological development of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Weed Sci.* 46, 555–560.
- Delabays, N., Bohren, C., Mermillod, G., Baker, A. & Vertenten, J. 2008. Breaking life cycle of Common Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) to exhaust seed bank. II. Efficiency of herbicides, used singly or in combination with mowing. *Lutte contre l’ambrosie (Ambrosia artemisiifolia L.) briser le cycle la plante pour épuiser son Stock semencier dans les sites infestés II. Effic. des Herbic. seuls ou en Assoc. avec une fauche.* 40, 191–198.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F.S. & Tilman, D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol.* 4, 1300–1305.
- Dietz, H., Edwards, P.J. & Dletz, H. a N.S.J.R.G. 2006. Recognition that causal processes change during plant invasion helps explain conflicts in evidence. *Ecology.* 87, 1359–1367.
- DiTomaso, J.M. 2000. Invasive weeds in rangelands: Species, impacts, and management. *Weed Sci.* 48, 255–265.
- DiTommaso, A. 2004. Germination behavior of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations across a range of salinities. *Weed Sci.* 52, 1002–1009.
- Dolan, R.W. 1984. The effect of seed size and maternal source on individual size in a population of *Ludwigia leptocarpa* (Onagraceae). *Am. J. Bot.* 71, 1302–1307.
- Drake, J.M. & Lodge, D.M. 2006. Allee effects, propagule pressure and the probability of establishment: Risk analysis for biological invasions. *Biol. Invasions.* 8, 365–375.
- Dukes, J.S. & Mooney, H.A. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends Ecol. Evol.* 14, 135–139.
- Elton, C.S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants.* Methuen, London, 181 pp.
- Essl, F., Bir, K., Brandes, D., Broennimann, O., Bullock, J.M., Chapman, D.S., *et al.* 2015. Biological Flora of the British Isles: *Ambrosia artemisiifolia*. *J. Ecol.* 103, 1069–1098.
- Essl, F., Dullinger, S. & Kleinbauer, I. 2009. Changes in the spatio-temporal patterns and habitat preferences of *Ambrosia artemisiifolia* during its invasion of Austria. *Preslia.* 81, 119–133.
- European Aeroallergen Network. 2013. European Aeroallergen Network database Available from URL: <https://ean.polleninfo.eu/Ean/>. Accessed 19 December 2015.
- European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO). 2013. PQR database Version 5.3.1. Available from URL: <http://www.eppo.int>. Accessed 25 April 2016.

- Fenesi, a., Albert, Á.J. & Ruprecht, E. 2014. Fine-tuned ability to predict future competitive environment in *Ambrosia artemisiifolia* seeds. *Weed Res.* 54, 58–69.
- Fenner, M. & Thompson, K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 151-152 pp.
- Friedman, J. & Barrett, S.C.H. 2008. High outcrossing in the annual colonizing species *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). *Ann. Bot.* 101, 1303–1309.
- Fumanal, B., Chauvel, B. & Bretagnolle, F. 2007a. Estimation of pollen and seed production of common ragweed in France. *Ann. Agric. Environ. Med.* 14, 233–236.
- Fumanal, B., Chauvel, B., Sabatier, A. & Bretagnolle, F. 2007b. Variability and cryptic heteromorphism of *Ambrosia artemisiifolia* seeds: What consequences for its invasion in France? *Ann. Bot.* 100, 305–313.
- Fumanal, B., Gaudot, I. & Bretagnolle, F. 2008a. Seed-bank dynamics in the invasive plant, *Ambrosia artemisiifolia* L. *Seed Sci. Res.* 18, 101–114.
- Fumanal, B., Girod, C., Fried, G., Bretagnolle, F. & Chauvel, B. 2008b. Can the large ecological amplitude of *Ambrosia artemisiifolia* explain its invasive success in France? *Weed Res.* 48, 349–359.
- 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.
- Gallien, L., Münkemüller, T., Albert, C.H., Boulangeat, I. & Thuiller, W. 2010. Predicting potential distributions of invasive species: Where to go from here? *Divers. Distrib.* 16, 331–342.
- Gard, B., Bretagnolle, F., Dessaint, F. & Laitung, B. 2013. Invasive and native populations of common ragweed exhibit strong tolerance to foliar damage. *Basic Appl. Ecol.* 14, 28–35.
- Geiger, R. 1965. *The Climate near the Ground*. Harvard University Press, Cambridge, 611 pp.
- Geng, Y.-P., Pan, X.-Y., Xu, C.-Y., Zhang, W.-J., Li, B., Chen, J.-K., et al. 2007. Phenotypic plasticity rather than locally adapted ecotypes allows the invasive alligator weed to colonize a wide range of habitats. *Biol. Invasions*. 9, 245–256.
- Gentili, R., Gilardelli, F., Ciappetta, S., Ghiani, A. & Citterio, S. 2015. Inducing competition: Intensive grassland seeding to control *Ambrosia artemisiifolia*. *Weed Res.* 55, 278–288.
- Genton, B. 2005. Intérêt d'une approche évolutive pour l'étude des invasions biologiques L'invasion d'*Ambrosia artemisiifolia* dans la vallée du Rhône. 104 pp pp.
- Genton, B.J., Shykoff, J.A. & Giraud, T. 2005. High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction. *Mol. Ecol.* 14, 4275–4285.
- Ghalambor, C.K., McKay, J.K., Carroll, S.P. & Reznick, D.N. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Funct. Ecol.* 21, 394–407.
- Gioria, M., Pyšek, P. & Moravcová, L. 2012. Soil seed banks in plant invasions: Promoting species invasiveness and long-term impact on plant community dynamics. *Preslia*. 84, 327–350.
- Gladieux, P., Giraud, T., Kiss, L., Genton, B.J., Jonot, O. & Shykoff, J. a. 2011. Distinct invasion sources of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in Eastern and Western Europe. *Biol. Invasions*. 13, 933–944.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *Am. Nat.* 111, 1169–1194.
- Gross, K.L. 1984. Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Ecology*. 72, 369.
- Guillemin, J.P. & Chauvel, B. 2011. Effects of the seed weight and burial depth on the seed behavior of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Weed Biol. Manag.* 11, 217–223.
- Guo, J.-Y., Zhou, Z.-S., Zheng, X.-W., Chen, H.-S., Wan, F.-H. & Luo, Y.-H. 2011. Control efficiency of leaf beetle, *Ophraella communa*, on the invasive common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, at different growing stages. *Biocontrol Sci. Technol.* 21, 1049–1063.
- Hargreaves, A.L., Samis, K.E. & Eckert, C.G. 2014. Are species' range limits simply niche limits writ large? A review of transplant experiments beyond the range. *Am. Nat.* 183, 157–173.
- Harper, J.L., Lovell, P.H. & Moore, K.G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1, 327–356.
- Heger, T. & Jürgen Böhmer, H. 2005. The Invasion of Central Europe by *Senecio Inaequidens* DC. - A Complex Biogeographical Problem. *Erdkunde*. 59, 34–49.
- Hijmans, R.J. & Graham, C.H. 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Glob. Chang. Biol.* 12, 2272–2281.
- Hodge, S., Arthur, W. & Mitchell, P. 1996. Effects of temporal priority on interspecific interactions and community development. *Oikos*. 350–358.
- Hodgins, K.A. & Rieseberg, L. 2011. Genetic differentiation in life-history traits of introduced and native common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations. *Evol. Biol.* 24, 2731–2749.
- Holt, R.D., Knight, T.M. & Barfield, M. 2004. Allee effects, immigration, and the evolution of species' niches. *Am. Nat.* 163, 253–262.
- Hotchkiss, E.E., DiTommaso, A., Brainard, D.C. & Mohler, C.L. 2008. Survival and performance of the invasive vine *Vincetoxicum rossicum* (Apocynaceae) from seeds of different embryo number under two light environments. *Am. J. Bot.* 95, 447–453.

- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 22, 415–427.
- Infloweb. 2016. L'ambrosie à feuilles d'armoise Available from URL: <http://www.infloweb.fr/ambrosie-a-feuilles-darmoise>. Accessed 8 August 2016.
- IPCC. 2001. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Climate change 2001: Synthesis report. Summary for policy makers. Contributions of working groups I, II and III to the third Assessment Report of the IPCC. Cambridge University Press.
- Jäger, S. 2000. Ragweed (*Ambrosia*) sensitisation rates correlate with the amount of inhaled airborne pollen. A 14-year study in Vienna, Austria. *Aerobiologia*. 16, 149–153.
- Jarnevich, C.S. & Stohlgren, T.J. 2009. Near term climate projections for invasive species distributions. *Biol. Invasions*. 11, 1373–1379.
- Johnstone, I.M. 1986. Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. *Biol. Rev.* 61, 369–394.
- Just, A. 2014. Carte du nombre d'observations d'ambrosies par maille de 10x10 km, remontées en avril 2014.
- Kazinczi, G., Béres, I., Novák, R., Bíró, K. & Pathy, Z. 2008. Common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*): a review with special regards to the results in Hungary. I. Taxonomy, origin and distribution, morphology, life cycle and reproduction strategy. *Herbologia*. 9, 55–91.
- Kliber, A. & Eckert, C.G. 2005. Interaction between founder effect and selection during biological invasion in an aquatic plant. *Evolution* (N. Y.). 59, 1900–1913.
- Kollmann, J. & Bañuelos, M.J. 2004. Latitudinal trends in growth and phenology of the invasive alien plant *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae). *Divers. Distrib.* 10, 377–385.
- Körner, C., Stöcklin, J., Reuther-Thiébaud, L. & Pelaez-Riedl, S. 2008. Small differences in arrival time influence composition and productivity of plant communities. *New Phytol.* 177, 698–705.
- Kowarik, I. 1995. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. Pysek, P., Prach, K., Rejmanek, M. & Wade, M.J., eds. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Lachmuth, S., Durka, W. & Schurr, F.M. 2010. The making of a rapid plant invader: genetic diversity and differentiation in the native and invaded range of *Senecio inaequidens*. *Mol. Ecol.* 19, 3952–3967.
- 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. 5ème édit. Jardin botanique national de Belgique, Meise.
- Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545–556.
- Lavorel, S., Prieur-Richard, A.H. & Grigulis, K. 1999. Invasibility and diversity of plant communities: from patterns to processes. *Divers. Distrib.* 5, 41–49.
- Lawton, J.H. & May, R.M. 1995. Extinction Rates. Oxford University Press, 246 pp.
- Lehoczy, É., Reisinger, P., Komíves, T. & Szalai, T. 2006. Study on the early competition between sunflower and weeds in field experiments. *J. Plant Dis. Proctectio, Suppl.* 940, 935–940.
- Leiblein-Wild, M.C., Kaviani, R. & Tackenberg, O. 2014. Germination and seedling frost tolerance differ between the native and invasive range in common ragweed. *Oecologia*. 174, 739–750.
- Leiblein-Wild, M.C. & Tackenberg, O. 2014. Phenotypic variation of 38 European *Ambrosia artemisiifolia* populations measured in a common garden experiment. *Biol. Invasions*. 16, 2003–2015.
- Leskovšek, R., Eler, K., Batič, F. & Simončič, A. 2012. The influence of nitrogen, water and competition on the vegetative and reproductive growth of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.). *Plant Ecol.* 213, 769–781.
- Levine, J.M., Adler, P.B. & Yelenik, S.G. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol. Lett.* 7, 975–989.
- Levine, J.M. & D'Antonio, C.M. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*. 87, 15–26.
- Li, X.M., Liao, W.J., Wolfe, L.M. & Zhang, D.Y. 2012. No evolutionary shift in the mating system of north american *ambrosia artemisiifolia* (asteraceae) following its introduction to china. *PLoS One*. 7, 1–6.
- Lockwood, J.L., Cassey, P. & Blackburn, T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends Ecol. Evol.* 20, 223–228.
- MacArthur, R.H. 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Princeton University Press.
- MacDonald, A.M.A. 2009. The effects of biotic interactions on *Ambrosia artemisiifolia* L. MS Ecol. Evol. Biol. Univ. Toronto. 1–110.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* 10, 689–710.
- MacKay, J. & Kotanen, P.M. 2008. Local escape of an invasive plant, common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.), from above-ground and below-ground enemies in its native area. *J. Ecol.* 96, 1152–1161.
- Martin, P., Lambinon, J., P. M. & J. L. 2008. *Ambrosia artemisiifolia* L., l'ambrosie annuelle, en Belgique. Emergence d'une xénophyte et incidence potentielle en santé publique. *Nat. Mosana*. 61, 31–46.
- McCarthy, M. a. 1997. The Allee effect, finding mates and theoretical models. *Ecol. Modell.* 103, 99–102.
- Meteo France. 2014. Climat France - Informations, normales et statistiques sur le climat en France -



- Météo France Worldline, ed. 2014 Available from URL: <http://www.meteofrance.com/climat/france>.
- Milakovic, I., Fiedler, K. & Karrer, G. 2014a. Fine-tuning of a mowing regime, a method for the management of the invasive plant, *Ambrosia artemisiifolia*, at different population densities. *Weed Biol. Manag.* 14, 232–241.
- Milakovic, I., Fiedler, K. & Karrer, G. 2014b. Management of roadside populations of invasive *Ambrosia artemisiifolia* by mowing. *Weed Res.* 54, 256–264.
- Moles, A.T., Ackerly, D.D., Tweddle, J.C., Dickie, J.B., Smith, R., Leishman, M.R., et al. 2007. Global patterns in seed size. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16, 109–116.
- Monty, A. 2009. Sources de variation phénotypique des traits d'histoire de vie d'une espèce invasive, *Senecio inaequidens* DC. (Asteraceae). 120 pp.
- Monty, A., Bizoux, J.P., Escarré, J. & Mahy, G. 2013. Rapid plant invasion in distinct climates involves different sources of phenotypic variation. *PLoS One.* 8, e55627.
- Monty, A. & Mahy, G. 2009. Clinal differentiation during invasion: *Senecio inaequidens* along altitudinal gradients in Europe. *Oecologia.* 159, 305–315.
- Müller-Schärer, H., Lommen, S.T.E., Rossinelli, M., Bonini, M., Boriani, M., Bosio, G. & Schaffner, U. 2014. *Ophraella communa*, the ragweed leaf beetle, has successfully landed in Europe: Fortunate coincidence or threat? *Weed Res.* 54, 109–119.
- Mutch, D.R., Martin, T.E. & Kosola, K.R. 2003. Red clover (*Trifolium pratense*) suppression of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in winter wheat (*Triticum aestivum*). *Weed Technol.* 17, 181–185.
- Myers, J.H., Simberloff, D., Kuris, A.M. & Carey, J.R. 2000. Eradication revisited: dealing with exotic species. *Trends Ecol. Evol.* 15, 316–320.
- Niinemets, Ü., Valladares, F. & Ceulemans, R. 2003. Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites. *Plant. Cell Environ.* 26, 941–956.
- Observatoire des Ambrosies. 2016. L'ambrosie Available from URL: <http://www.ambrosie.info/>. Accessed 11 August 2016.
- Organisation des Nations unies. 2008. Régions géographiques et composition des régions Available from URL: [unstats.un.org](http://unstats.un.org). Accessed 28 May 2016.
- Ozaslan, C., Onen, H., Farooq, S., Gunal, H. & Akyol, N. 2016. Common ragweed: An emerging threat for sunflower production and human health in Turkey. *Weed Biol. Manag.* n/a – n/a.
- Palacio-López, K. & Gianoli, E. 2011. Invasive plants do not display greater phenotypic plasticity than their native or non-invasive counterparts: a meta-analysis. *Oikos.* 120, 1393–1401.
- Parker, I.M., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Goodell, K., Wonham, M., Kareiva, P.M., et al. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biol. Invasions.* 1, 3–19.
- Pattison, R.R. & Mack, R.N. 2009. Environmental constraints on the invasion of *Triadica sebifera* in the eastern United States: An experimental field assessment. *Oecologia.* 158, 591–602.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L. & McMahon, T. a. 2006. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Meteorol. Zeitschrift.* 15, 259–263.
- Peterson, A.T. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Q. Rev. Biol.* 78, 419–433.
- Petitpierre, B., Kueffer, C., Broennimann, O., Randin, C., Daehler, C. & Guisan, A. 2012. Climatic Niche Shifts Are Rare Among Terrestrial Plant Invaders. *Science.* 335, 1344–1348.
- Philippi, T. 1993. Bet-hedging germination of desert annuals - variation among populations and maternal effects in *Lepidium Lasiocarpum*. *Am. Nat.* 142, 488–507.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. & Morrison, D. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience.* 50, 53–65.
- Pimentel, D., Zuniga, R. & Morrison, D. 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecol. Econ.* 52, 273–288.
- Pinke, G., Karácsony, P., Botta-Dukát, Z. & Czúcz, B. 2013. Relating *Ambrosia artemisiifolia* and other weeds to the management of Hungarian sunflower crops. *J. Pest Sci.* (2004). 86, 621–631.
- Poulin, J., Sakai, A.K., Weller, S.G. & Nguyen, T. 2007. Phenotypic plasticity, precipitation, and invasiveness in the fire-promoting grass *Pennisetum setaceum* (poaceae). *Am. J. Bot.* 94, 533–541.
- Pulliam, H.R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecol. Lett.* 3, 349–361.
- Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *Am. Nat.* 132, 652–661.
- Pyšek, P. & Prach, K. 1993. Plant invasions and the role of riparian habitats: A comparison of four species alien to central Europe. *J. Biogeogr.* 20, 413–420.
- Pyšek, P. & Richardson, D.M. 2007. Traits Associated with Invasiveness in Alien Plants: Where Do we Stand? In Nentwig, W., ed. *Biological Invasions*. Springer - Verlag, Berlin, 97–125.
- Radford, I.J. & Cousens, R.D. 2000. Invasiveness and comparative life-history traits of exotic and indigenous *Senecio* species in Australia. *Oecologia.* 125, 531–542.
- Radkowsch, A. 1997. *Senecio inaequidens* DC - ein Beitrag zur Verbreitung in Deutschland unter besonderer Berücksichtigung von Bayern. *Hoppea.* 58, 389–404.

- Reichard, S.H. & White, P. 2001. Horticulture as a pathway of invasive plant introductions in the United States. *Bioscience*. 51, 103–113.
- Rejmanek, M., Richardson, D.M., Higgins, S.I., Pitcairn, M.J. & Grotkopp, E. 2005. Ecology of invasive plants: state of the art. *SCOPE-SCIENTIFIC Comm. Probl. Environ. Int. Counc. Sci. UNIONS*. 63, 104.
- Richards, C.L., Bossdorf, O., Muth, N.Z., Gurevitch, J. & Pigliucci, M. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecol. Lett.* 9, 981–993.
- Richardson, D.M. & Pyšek, P. 2012. Naturalization of introduced plants: Ecological drivers of biogeographical patterns. *New Phytol.* 196, 383–396.
- Richardson, D.M. & Pyšek, P. 2006. Plant invasions: Merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Prog. Phys. Geogr.* 30, 409–431.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Dane Panetta, F. & West, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Divers. Distrib.* 6, 93–107.
- Ricklefs, R.E. & Miller, G.L. 2005. *Écologie*. De Boeck S. Laecier, D.B., ed. De Boeck Supérieur, Bruxelles, 858 pp.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., *et al.* 2001. The Population Biology of Invasive Species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32, 305–332.
- Sala, A., Verdaguer, D. & Vilà, M. 2007. Sensitivity of the invasive geophyte *Oxalis pes-caprae* to nutrient availability and competition. *Ann. Bot.* 99, 637–645.
- Sexton, J.P. & *et al.* 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 415–436.
- Shrestha, A., Roman, E.S., Thomas, A.G. & Swanton, C.J. 1999. Modeling Germination and Shoot-Radicle Elongation of *Ambrosia artemisiifolia*. *Weed Sci.* 47, 557–562.
- Sibly, R.M. & Hone, J. 2002. Population growth rate and its determinants: an overview. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 357, 1153–1170.
- Simard, M.J. & Benoit, D.L. 2011. Effect of repetitive mowing on common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) pollen and seed production. *Ann. Agric. Environ. Med.* 18, 55–62.
- Simberloff, D. 2009. The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 81–102.
- Simons, A.M. & Johnston, M.O. 2000. Variation in seed traits of *Lobelia inflata* (Campanulaceae): Sources and fitness consequences. *Am. J. Bot.* 87, 124–132.
- Skálová, H., Havlíčková, V. & Pyšek, P. 2012. Seedling traits, plasticity and local differentiation as strategies of invasive species of *Impatiens* in central Europe. *Ann. Bot.* 110, 1429–1438.
- Skjøth, C. a., Smith, M., Šikoparija, B., Stach, A., Myszowska, D., Kasprzyk, I., *et al.* 2010. A method for producing airborne pollen source inventories: An example of *Ambrosia* (ragweed) on the Pannonian Plain. *Agric. For. Meteorol.* 150, 1203–1210.
- Skjøth, C.A., Sikoparija, B., Jäger, S. & EAN. 2013. Pollen sources. In Sofiev, M. & Bergmann, K.-C., eds. *Allergenic pollen*. Springer Netherlands, 9–27.
- Smith, M., Cecchi, L., Skjøth, C.A., Karrer, G. & Šikoparija, B. 2013. Common ragweed: A threat to environmental health in Europe. *Environ. Int.* 61, 115–126.
- Smith, M.D. & Knapp, A.K. 1999. Exotic plant species in a C4-dominated grassland: invasibility, disturbance, and community structure. *120*, 605–612.
- Sosnoskie, L.M., Luschei, E.C. & Fanning, M.A. 2007. Field margin weed-species diversity in relation to landscape attributes and adjacent land use. *Weed Sci.* 55, 129–136.
- Stanton, M.L. 1984. Seed variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology*. 65, 1105–1112.
- Stanton, M.L., Roy, B. a & Thiede, D. a. 2000. Evolution in stressful environments. I. Phenotypic variability, phenotypic selection, and response to selection in five distinct environmental stresses. *Evolution*. 54, 93–111.
- Stanton-Geddes, J., Tiffin, P. & Shaw, R.G. 2012. Role of climate and competitors in limiting fitness across range edges of an annual plant. *Ecology*. 93, 1604–1613.
- Stocker, T.F., Qin, D., Plattner, G.K., Tignor, M., Allen, S.K., Boschung, J., *et al.* 2013. IPCC, 2013: climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Stohlgren, T.J., Bull, K.A., Otsuki, Y., Villa, C.A. & Lee, M. 1998. Riparian zones as havens for exotic plant species in the central grasslands. *Plant Ecol.* 138, 113–125.
- Sultan, S.E. 2001. Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology*. 82, 328–343.
- Sultan, S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sci.* 5, 537–542.
- Symons, C.C. & Arnott, S.E. 2014. Timing is everything: priority effects alter community invasibility after disturbance. *Ecol. Evol.* 4, 397–407.
- Tautenhahn, S., Heilmeier, H., Go, L., Klotz, S. & Wirth, C. 2008. On the biogeography of seed mass in Germany - distribution patterns and environmental correlates. *Europe*. 31, 457–468.
- Theoharides, K.A. & Dukes, J.D. 2007. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytol.* 176, 256–273.

- Thibaudon, M., Elias, K. & Besancenot, J.P. 2004. Ragweed and allergy in France. *Environnement, Risques et Sante*. 3, 353–367.
- Thompson, K., Bakker, J.P. & Bekker, R.M. 1997. The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge university press.
- Tickner, D.P., Angold, P.G., Gurnell, A.M. & Mountford, J.O. 2001. Riparian plant invasions: hydrogeomorphological control and ecological impacts. *Prog. Phys. Geogr.* 25, 22–52.
- Tiébré, M.-S. & Mahy, G. 2007. Rapport PRAVEG concernant *Ambrosia artemisiifolia*. Gembloux, 18 pp.
- Tiley, G.E.D., Doddt, F.S. & Wade, P.M. 2016. *Heracleum Mantegazzianum* Sommier & Levier. *Ecology*. 84, 297–319.
- Tilman, D. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*. 277, 1300–1302.
- Valladares, F., Gianoli, E. & Gomez, J.M. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytol.* 176, 749–763.
- Van Ruijven, J., De Deyn, G.B. & Berendse, F. 2003. Diversity reduces invasibility in experimental plant communities: The role of plant species. *Ecol. Lett.* 6, 910–918.
- Vange, V., Heuch, I. & Vandvik, V. 2004. Do seed mass and family affect germination and juvenile performance in *Knautia arvensis*? A study using failure-time methods. *Acta Oecologica*. 25, 169–178.
- Venable, D.L. 1992. Size-Number Trade-Offs and the Variation of Seed Size with Plant Resource Status. *Am. Nat.* 140, 287–304.
- Venable, D.L. & Brown, J.S. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *Am. Nat.* 131, 360–384.
- Verloove, F. 2016. [*Ambrosia artemisiifolia* L.]. Man. Alien Plants Belgium. Bot. Gard. Meise, Belgium,. Available from URL: [alienplantsbelgium.be/content/ambrosia-artemisiifolia](http://alienplantsbelgium.be/content/ambrosia-artemisiifolia). Accessed 8 August 2016.
- Verloove, F. 2006. Catalogue of neophytes in Belgium. National Botanic Garden of Belgium, Meise, 1-89 pp.
- Viers, G. & Vigneau, J.-P. 2001. *Eléments de climatologie*. Nathan/HER, Paris.
- Vitousek, P.M. 1994. Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology*. 75, 1861–1876.
- Vitousek, P.M. 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecol.* 75, 1861–1876.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science*. 277, 494–499.
- Walker, B., Kinzig, A. & Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*. 2, 95–113.
- Warren, R.J., Ursell, T., Keiser, A.D. & Bradford, M. a. 2013. Habitat, dispersal and propagule pressure control exotic infilling within an invaded range. *Ecosphere*. 4, 1–12.
- Whitney, K.D. & Gabler, C.A. 2008. Rapid evolution in introduced species, “invasive traits” and recipient communities: Challenges for predicting invasive potential. *Divers. Distrib.* 14, 569–580.
- Willemsen, R.W. 1972. Mechanism of seed dormancy in *Ambrosia artemisiifolia*. *Am. J. Bot.* 59, 248–257.
- Williamson, M.H. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.
- Williamson, M.H. & Fitter, A. 1996. The characters of successful invaders. *Biol. Conserv.* 78, 163–170.
- Willis, S.G. & Hulme, P.E. 2002. Does temperature limit the invasion of *Impatiens glandulifera* and *Heracleum mantegazzianum* in the UK? *Funct. Ecol.* 16, 530–539.
- Wulff, R.D. 1986. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*: I. Factors affecting seed size. *Ecology*. 74, 87–97.
- Young, T.P., Chase, J.M. & Huddleston, R.T. 2001. Community Succession and Assembly Comparing , Contrasting and Combining Paradigms in the Context of EcolNcal Restoration. *Ecol. Restor.* 19, 5–18.
- Ziska, L., Knowlton, K., Rogers, C., Dalan, D., Tierney, N., Elder, M.A., *et al.* 2011. Recent warming by latitude associated with increased length of ragweed pollen season in central North America. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 108, 4248–4251.
- Ziska, L.H. 2002. Sensitivity of ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) growth to urban ozone concentrations. *Funct. Plant Biol.* 29, 1365–1369.



# **Appendix**

**Première page des articles publiés**





## Performance variation of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) across invasion levels in Western Europe



William Ortmans<sup>a,\*</sup>, Grégory Mahy<sup>a</sup>, Bruno Chauvel<sup>b</sup>, Arnaud Monty<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Biodiversity and Landscape Unit, Gembloux Agro-Bio Tech, University of Liege, Passage des Déportés n° 2, 5030 Gembloux, Belgium  
<sup>b</sup> Inra UMR1347 Agroécologie, 21000 Dijon, France

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 24 September 2015  
 Received in revised form 2 March 2016  
 Accepted 4 March 2016  
 Edited by Fei-Hai Yu  
 Available online 7 March 2016

#### Keywords:

Invasion status  
 Casual population  
 Northward expansion  
 Invasion front  
 Life history traits

### ABSTRACT

The occurrence of an invasive plant across a continent is generally not homogeneous; typically, some areas are highly invaded whereas others show moderate or low invasion levels. This situation might be a snapshot of an ongoing spread, but it could also remain stable under the pressure of factors that constrain the invasion. Among those factors, plant performance variation among invasion levels can explain an invasion slowdown. However, few studies have investigated the large-scale variation of invasive plant performance in the field. *Ambrosia artemisiifolia* L. in Western Europe represents a good opportunity to address this issue, with areas of high, moderate and low invasion levels being documented across a ca. 1000 km transect. In this study, we compared in situ plant performance-related traits in 12 populations from areas of contrasting invasion levels. We also tested whether performance-related traits were influenced by the intra- and inter-specific competition, by the local climatic conditions or by latitude (a proxy for growing season length). Overall, we did not find differences in performance-related traits across invasion levels, and intra- and inter-specific competition had low effects on plant performance. This study highlights the fact that *A. artemisiifolia* individuals express similar performance across invasion levels, even beyond what can be considered the present invasion front. Further research has to expand this study northwards, and assess other factors that could constrain the invasion in order to highlight if the species invasion northward is constrained or if it has the potential to invade new areas.

© 2016 Elsevier GmbH. All rights reserved.

### 1. Introduction

The occurrence of an invasive plant in a range where it has been introduced can vary greatly (Hengeveld and Haeck, 1982; Lawton, 1993), and this is true at the landscape (Bradley and Mustard, 2006), regional (Guillerm et al., 1990; Müller, 2004) and continent (Weik, 2004) levels. The reasons for the variations in patterns can be multiple, including the dynamic of introduction and the invasion pathways; the human actions to control the spread; and the spatial variation in environmental conditions. Typically, at the continent level, such variations are common, with areas of i) high invasion levels characterized by high population occurrences (Orivel et al., 2009) and often situated in the relative vicinity of the initial introductions (see e.g. Allard, 1943); ii) moderate invasion

levels, such as at invasion fronts and/or in areas of recent colonization (Eckert et al., 2008; Lawton, 1993); and iii) low invasion levels, where populations are scarce and often considered casual or recently naturalized. This situation might present a snapshot of an ongoing process of invasion, i.e., an inexorable colonization of the whole continent. In this case, the pattern of population dispersion across the continent would mainly be explained by the dynamic of introduction and the invasion pathways (Guillerm et al., 1990; Lachmuth et al., 2010; Monty and Mahy, 2010). However, this situation could persist over time if it can be explained by environmental conditions and/or demographic processes that constrain invasion (Arim et al., 2006). This latter case corresponds to what is generally observed in native plant species that have reached their distribution equilibrium (Villemas et al., 2013), which is governed by different ecological and evolutionary processes (reviewed in Sexton et al., 2009). In the case of invasive species, the invaded range expansion could be limited by genetic constraints that impeded local adaptation, dispersal limitations to suitable sites, or a too harsh environment to allow survival beyond the species range

\* Corresponding author.

E-mail addresses: [w.ortmans@ulg.ac.be](mailto:w.ortmans@ulg.ac.be) (W. Ortmans), [g.mahy@ulg.ac.be](mailto:g.mahy@ulg.ac.be) (G. Mahy), [bruno.chauvel@diijon.inra.fr](mailto:bruno.chauvel@diijon.inra.fr) (B. Chauvel), [arnaud.monty@ulg.ac.be](mailto:arnaud.monty@ulg.ac.be) (A. Monty).







## Original article

Effects of seed traits variation on seedling performance of the invasive weed, *Ambrosia artemisiifolia* L.William Ortmans<sup>a</sup>, Grégory Mahy, Arnaud Monty<sup>a</sup>Biodiversity and Landscape Unit, Gembloux Agro-Bio Tech, University of Liege, Passage des Déportés 2, 5030 Gembloux, Belgium

## ARTICLE INFO

## Article history:

Received 19 November 2015  
 Received in revised form  
 14 January 2016  
 Accepted 15 January 2016  
 Available online xxx

## Keywords:

Achene variability  
 Competitive ability  
 Cotyledon area  
 Phenotypic plasticity  
 Seed colour  
 Seed mass

## ABSTRACT

Seedling performance can determine the survival of a juvenile plant and impact adult plant performance. Understanding the factors that may impact seedling performance is thus critical, especially for annuals, opportunists or invasive plant species. Seedling performance can vary among mothers or populations in response to environmental conditions or under the influence of seed traits. However, very few studies have investigated seed traits variations and their consequences on seedling performance. Specifically, the following questions have been addressed by this work: 1) How the seed traits of the invasive *Ambrosia artemisiifolia* L. vary among mothers and populations, as well as along the latitude; 2) How do seed traits influence seedling performance; 3) Is the influence on seedlings temperature dependent. With seeds from nine Western Europe ruderal populations, seed traits that can influence seedling development were measured. The seeds were sown into growth chambers with warmer or colder temperature treatments. During seedling growth, performance-related traits were measured. A high variability in seed traits was highlighted. Variation was determined by the mother identity and population, but not latitude. Together, the temperature, population and the identity of the mother had an effect on seedling performance. Seed traits had a relative impact on seedling performance, but this did not appear to be temperature dependent. Seedling performance exhibited a strong plastic response to the temperature, was shaped by the identity of the mother and the population, and was influenced by a number of seed traits.

© 2016 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

## 1. Introduction

The juvenile stage represents the most vulnerable period in a plant's life cycle (Simons and Johnston, 2000; Vange et al., 2004). During this time, seedling performance is crucial and can have an impact on later life stages, and therefore affect the overall fitness of the parents (Gross, 1984; Renata D Wulff, 1986). The successful development of a seedling increases the chances for effective establishment of opportunist species or plant invaders in new areas (Fenesi et al., 2014; Skálová et al., 2012). It is therefore very important to understand what the factors are that can influence seedling performance. Variation in such performance may result from genetic variation (Biere, 1991), have a plastic origin in response to environmental conditions (Hotchkiss et al., 2008), or be caused by seed trait variation (Dolan, 1984; Harper et al., 1970; Monty et al., 2013; Roach and Wulff, 1987; Stanton, 1984).

Seed traits, e.g., seed mass, seed size, seed colour, are known to vary considerably within various species, even among populations or individuals (Harper et al., 1970; López et al., 2008; Roach and Wulff, 1987; Simons and Johnston, 2000; Stanton, 1984; Susko and Lovett-Doust, 2000). This phenotypic variation often comes about from environmental constraints. For example, evidence has been found of clinal variations in seed traits as a consequence of local climatic conditions (Moles et al., 2007; Monty and Mahy, 2009). When the resources become limiting, a variation may appear because of trade-offs in resource allocation between seed size and seed number (Smith and Fretwell, 1974; Venable, 1992). This differential resource allocation is known as the "bet-hedging" strategy.

A large intraspecific variation in seed traits can also be an adaptive response of the plant to environmental conditions, e.g. to habitat characteristics (Tautenhahn et al., 2008), to the competition intensity (Kleunen et al., 2001), or to predation (Moegenburg, 1996). Selection can also directly promote seed variation in order to enhance the ability of a plant to survive in a wider range of environmental conditions (Fenner and Thompson, 2005). The

\* Corresponding author.

E-mail addresses: [w.ortmans@ulg.ac.be](mailto:w.ortmans@ulg.ac.be) (W. Ortmans), [g.mahy@ulg.ac.be](mailto:g.mahy@ulg.ac.be) (G. Mahy), [arnaud.monty@ulg.ac.be](mailto:arnaud.monty@ulg.ac.be) (A. Monty).<http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2016.01.008>

1146-609X/© 2016 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.