



HAL
open science

Importance of an evolutive approach for the study of biological invasions. The example of ragweed invasion in the Rhone valley

Benjamin Genton

► **To cite this version:**

Benjamin Genton. Importance of an evolutive approach for the study of biological invasions. The example of ragweed invasion in the Rhone valley. Life Sciences [q-bio]. ENGREF (AgroParisTech), 2005. English. NNT: . pastel-00001764

HAL Id: pastel-00001764

<https://pastel.hal.science/pastel-00001764>

Submitted on 27 Jun 2006

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



ECOLE NATIONALE DU GENIE RURAL, DES EAUX ET DES FORÊTS

THESE

pour obtenir le grade de
Docteur de l'ENGREF
Spécialité : Sciences de l'environnement

présentée par
Benjamin GENTON

le 31 mai 2005

Intérêt d'une approche évolutive pour l'étude
des invasions biologiques

L'invasion d'*Ambrosia artemisiifolia* dans la vallée du Rhône

devant le jury suivant :

Claude MILLIER	Président
Christophe THEBAUD	Rapporteur
Montserrat VILA	Rapporteur
Patrice DAVID	Examineur
Pierre-Henri GOUYON	Directeur de thèse
Jacqui SHYKOFF	Directrice de thèse

*A mes parents,
A tous les lapins,*

Remerciements

Le jury

Je tiens tout d'abord à remercier Claude Millier, Christophe Thébaud, Montserrat Vilà et Patrice David d'avoir accepté de participer à mon jury de thèse et d'être rapporteurs.

L'encadrement

Je remercie Pierre-Henri Gouyon qui m'a donné le goût des sciences de l'Evolution, et m'a accueilli dans son laboratoire. Nous n'avons finalement que très peu travaillé ensemble, la thèse ayant pris une tournure différente de ce que nous avions initialement prévu. L'idée était pourtant originale.

Merci à Jacqui Shykoff qui a accepté de co-diriger mon travail de DEA, puis de thèse et en a finalement assumé seule les directions. Merci aussi de m'avoir appris la rigueur scientifique, tout en me laissant une grande liberté.

Je remercie aussi vivement Tatiana Giraud pour son aide et notre collaboration. De la bonne humeur, de la gentillesse, de la disponibilité et de l'efficacité. Quel plaisir ! Je ne peux que recommander à d'autres de travailler avec toi.

L'encadrement, ce fut aussi un comité de thèse. Merci donc à Nathalie Frascaria-Lacoste, qui m'a par ailleurs beaucoup suivi, à Isabelle Chuine, Denis Bourguet et Arnaud Estoup. Les discussions furent très productives. Vous avez formé une super équipe !

Les collaborations

Je remercie très chaleureusement Kamel Elias qui s'est rapidement montré intéressé par ma thèse (ce qui fut très encourageant), disponible et qui m'a beaucoup aidé sur le terrain, comme dans mes réflexions.

Merci aussi à Odile Jonot qui a passé beaucoup de temps en compagnie de l'ADN de l'ambrosie. Sans toi, nous n'aurions pu « génotyper » autant d'individus. Des PCR à la relecture des gels en passant par le scanner, tu as fait preuve de beaucoup de patience et de persévérance.

Je remercie aussi nos collaborateurs canadiens et montpelliérains qui ont assuré le suivi des sites expérimentaux. Merci donc à Peter Kotanen, Deborah Manners, Pierre-Olivier Cheptou et Cindy Adolphe (la « mordue » d'ambrosie).

Au cours de cette thèse, j'ai aussi eu la chance de travailler avec Arnaud Estoup, Benoit Facon, Patrice David et Philippe Jarne. Nos échanges m'ont permis de prendre beaucoup de recul et d'aborder autrement les invasions biologiques. Merci !

Les étudiants

Cette thèse fut aussi l'occasion de côtoyer de nombreux étudiants. J'ai une pensée pour tous ceux que j'ai eu en cours, notamment de DEUG2.

Je remercie vivement pour leur aide Violaine, Séverine, Johana, Véronique, Florence et enfin Delphine, qui ont travaillé avec nous sur l'ambrosie. Merci pour votre enthousiasme !

Les coups de pouce

Cette thèse est aussi le résultat d'une série de petits coups de pouce. Merci à Lionel Saunois (ah le broyage !), Christian Raquin, Laure Bassignot, Vincent Abt et à tous ceux qui ont collectés des feuilles ou des graines d'ambrosie.

Le laboratoire

L'environnement que crée le laboratoire ESE, et particulièrement le département « Evolution et Systématique », est un élément important dans la réussite de cette thèse. Je remercie donc tout le personnel du laboratoire, tous contribuent à cette ambiance si chaleureuse.

Je tiens à remercier particulièrement, pour leurs conseils et leur soutien, Claire Lavigne (ce fut un plaisir de partager ton bureau !), Etienne Klein, Jane Lecomte, Bernard Lejeune, Frédéric Austerlitz, Paola Bertolino et bien sûr Nathalie Frascaria-Lacoste, Tatiana Giraud et Jacqui Shykoff.

J'ai une pensée particulière pour tous les doctorants et post-docs avec qui j'ai créé de forts liens d'amitié. Je remercie particulièrement Céline, qui m'a supporté neuf ans durant, Manuela, qui m'a donné l'occasion de bosser avec elle, Emmanuelle, qui a relu activement cette thèse, malgré la distance, Roxana et Marie-Elise, toujours de bonne humeur, Pierre, Yann, Thomas et Philippe (on s'en est bien sorti au milieu de toutes ces filles !), Virginie, Naoko (« watachiwa butakusaho kenkiu shite imasu »), Juan, Ana, Michael... et bien sûr Elodie, Ramiro, Pablo, Karim, Jeoren, Benoit. Merci pour tous les bons moments que nous avons passé ensemble.

Les clins d'oeil

A toute ma famille, bien sûr. Mille mercis Maman, Papa !

A tous les petits bouts de choux qui sont nés durant cette thèse : Antoine, Sarah, Juliette, Sebastiàn, Malena, Irene, Léo, Maxime, Matéo, Mila, Fantin, Ladislav, Eugénie, Eléonore, Anna, Tristan, Isaac...

Merci à toi, Anne, pour ton soutien et ton amour. Nous avons tant partagé.

Table des matières

Avant-propos	6
1. Biologie évolutive et écologie des invasions biologiques	7
A. Comment se répartit la biodiversité ?	9
A.1. Répartition géographique des espèces	9
A.2. Facteurs écologiques limitant l'aire de répartition des espèces	10
A.3. Facteurs historiques limitant l'aire de répartition des espèces	10
B. Ampleur du phénomène des bioinvasions	12
B.1. Historique du phénomène des bioinvasions	12
B.2. Impacts écologiques	14
B.3. Impacts économiques et sanitaires	18
B.4. Contrôle des populations indésirables	18
C. Processus écologiques et évolutifs	20
C.1. Introduction dans un nouvel environnement	21
C.2. Etablissement de populations viables	22
C.3. Prolifération	25
D. Comprendre les bioinvasions	29
D.1. Caractéristiques des espèces envahissantes	29
D.2. Caractéristiques des écosystèmes et communautés envahis	32
D.3. Paradoxes « évolutifs »	34
2. L'invasion de l'ambroisie dans la vallée du Rhône	43
A. <i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	45
A.1. Description	45
A.2. Une plante envahissante	45
A.3. Allergies	46
B. Relâchement de la pression d'herbivorie	48
C. Plusieurs sources d'introduction	60
D. Synthèse	72
D.1. <i>Ambrosia artemisiifolia</i> et le premier paradoxe évolutif	72
D.2. <i>Ambrosia artemisiifolia</i> et le deuxième paradoxe évolutif	75
3. Discussion : développer l'approche évolutive	77
A. Un cadre théorique « éco-évolutif »	78
B. Conclusion et perspectives	85
Bibliographie	88
Annexe	99

Avant-propos

Le terme « invasion » fut utilisé pour la première fois dans un contexte écologique par Goeze (1882, cité dans Rejmanek *et al.* 2002). Il faisait référence à la prolifération d'organismes étrangers dans de nouveaux environnements. Mais l'étude scientifique des invasions biologiques prit réellement son essor sous l'impulsion de Charles Sutherland Elton, un des fondateurs de l'écologie moderne, qui s'y intéressa dès les années 1930 (Southwood & Clarke 1999, Simberloff 2000, Davis *et al.* 2001). Son livre, « The Ecology of Invasions by Animals and Plants », publié en 1958, est le premier ouvrage scientifique d'importance traitant des invasions biologiques. Depuis, leur étude a pris de plus en plus d'ampleur dans la littérature scientifique internationale, notamment en Ecologie, et plus récemment en Evolution (Fig. 1).

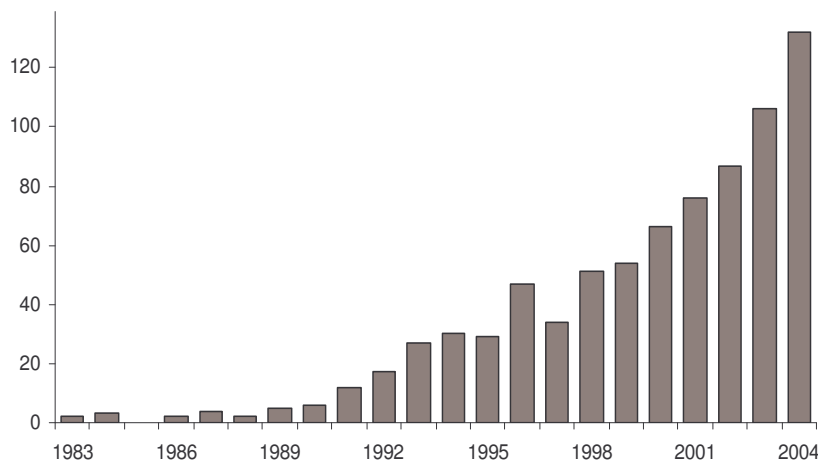


Figure 1. Nombre de publications dans les journaux scientifiques d'Ecologie et d'Evolution où les mots « invasion » ou « invasive » font partie du titre, du résumé, ou des mots clés.

Source : ISI Web of Knowledge / Web of Science. Formule utilisée pour la recherche :

TS=(invasi*) AND SO=(ecolog* OR oikos OR oecologia OR oecologica OR evoluti* OR natural* OR botan* OR zoolog*)

Les définitions d'« invasions biologiques » ou de « bioinvasions » sont nombreuses et diffèrent les unes des autres (Elton 1958, di Castri 1990, Williamson 1996, Richardson *et al.* 2000b, Simberloff 2000, Davis & Thompson 2001, Davis *et al.* 2001, Sakai *et al.* 2001, Rejmanek *et al.* 2002, Colautti & MacIsaac 2004). Par exemple, certains considèrent qu'il ne faut pas distinguer la soudaine prolifération d'espèces indigènes de celle d'espèces allogènes (Davis *et al.* 2001). D'autres pensent qu'il faut se concentrer sur les espèces ayant un impact négatif sur l'environnement (Davis & Thompson 2001, mais voir Rejmanek *et al.* 2002). Pour notre part, nous avons choisi de nous limiter aux espèces exotiques. Les processus liés à leur invasion diffèrent en effet, à certains égards, de ceux liés à la prolifération d'espèces indigènes. Considérant en revanche toutes les espèces allogènes, qu'elles aient ou non un impact négatif, nous utilisons la définition suivante (di Castri 1990).

Une espèce envahissante est une espèce végétale, animale ou microbienne qui colonise un nouvel environnement et y prolifère, loin de son aire d'origine, après avoir, la plupart du temps, été transportée par l'homme, intentionnellement ou non.

1 Biologie évolutive et écologie des invasions biologiques

Résumé

La répartition des espèces à la surface du globe est en constante évolution sous l'effet des changements climatiques et tectoniques et des dispersions d'espèces. L'anthropisation de la planète a particulièrement augmenté le nombre de ces déplacements. Une fois introduites, des populations allogènes peuvent s'établir et devenir envahissantes, perturbant parfois fortement les écosystèmes envahis. Les conséquences écologiques et économiques de ces invasions sont considérables, notamment en termes de réduction de la biodiversité. Chaque invasion peut être décomposée en trois phases : l'introduction, l'établissement de populations viables et la prolifération dans le nouvel environnement. Les mécanismes démographiques, écologiques et génétiques qui interviennent au cours de ces différentes étapes sont bien connus. Il est cependant difficile de prédire quelles sont les populations capables d'envahir un écosystème donné. La première approche permettant de comprendre les bioinvasions est fondée sur une étude des caractéristiques écologiques des espèces envahissantes. Une deuxième s'attache à rechercher les caractéristiques des écosystèmes envahis. Enfin, l'approche que nous encourageons s'intéresse au couple espèce envahissante – écosystème envahi. La compréhension des phénomènes d'invasion nécessite alors de résoudre deux paradoxes « évolutifs » permettant de comprendre (1) pourquoi une espèce « étrangère » réussit à s'établir et à envahir un écosystème auquel elle n'est pas adaptée, surpassant parfois des espèces locales et (2) pourquoi les populations envahissantes réussissent ensuite à s'adapter si rapidement à leur nouvel environnement.

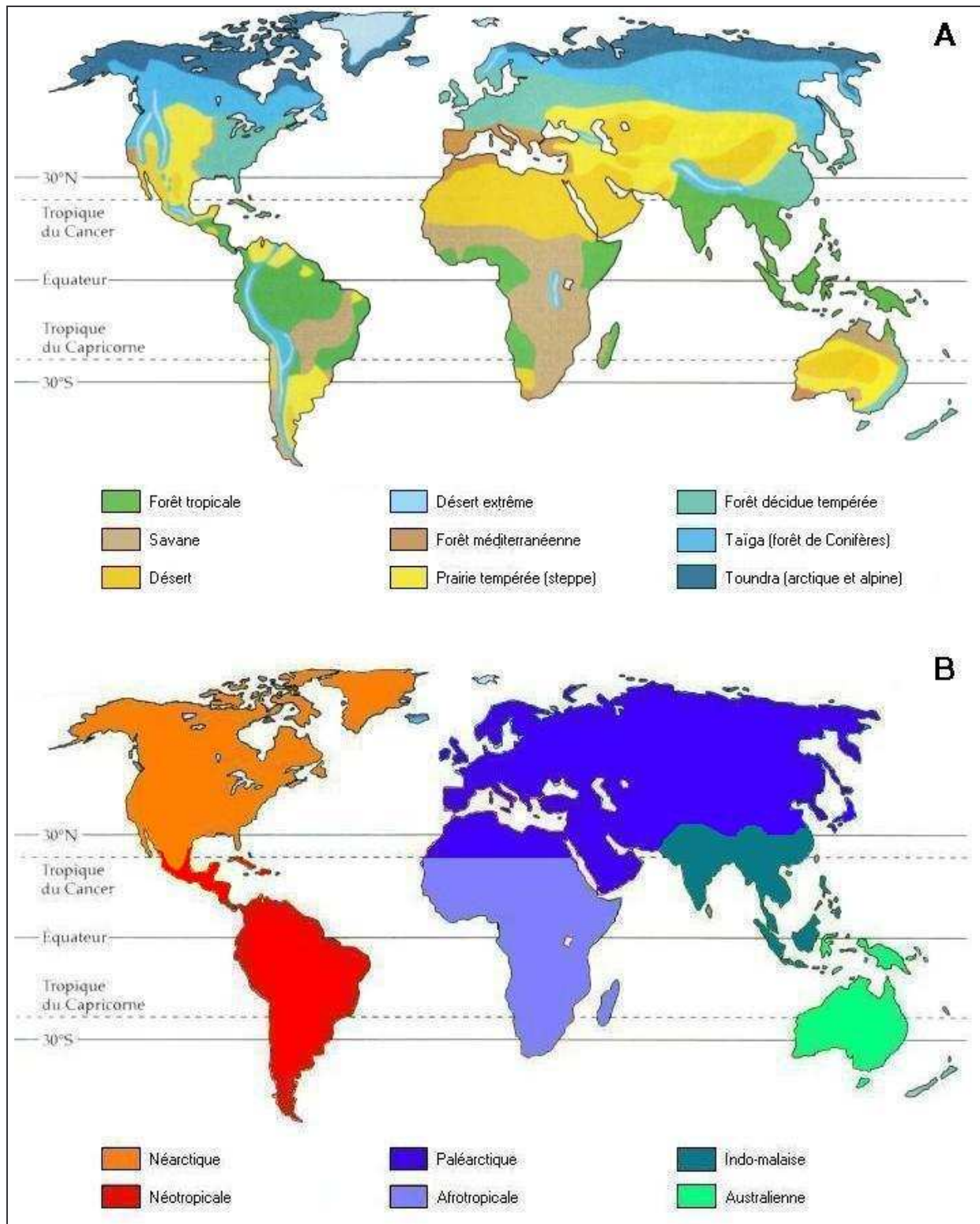


Figure 2.A. Distribution des biomes à la surface de la Terre. **B.** Grandes régions biogéographiques du globe définies par P. L. Sclater (1858).

A. Comment se répartit la biodiversité ?

Nous présentons dans cette partie quelques concepts de biogéographie qui décrivent la répartition actuelle des espèces et les mécanismes qui en sont à l'origine. Cette répartition est depuis quelques centaines d'années bouleversée par l'anthropisation des milieux et en particulier par les phénomènes d'invasions biologiques qui tendent à homogénéiser la biodiversité à la surface de la Terre (McKinney & Lockwood 1999, Sax & Gaines 2003).

A.1. Répartition géographique des espèces

A.1.a. suivant celle des climats

Alexander von Humboldt (1805), dont les travaux sont considérés comme fondateurs de l'écologie, étudia les relations entre espèces et climats : il décrit notamment la distribution des espèces végétales le long des versants d'une montagne. Par la suite, Alphonse de Candolle (1855) remarqua que la répartition des espèces à l'échelle de la planète suit celle des températures. Nous distinguons actuellement de vastes ensembles écologiques d'apparence uniforme, définis d'après les formes végétales dominantes qui les composent, les biomes, qui se succèdent du pôle à l'équateur selon les différences climatiques (Fig. 2A). Le climat est effectivement une composante importante de l'environnement physique des organismes vivants qui s'y adaptent par sélection naturelle (Darwin 1859). La variabilité et la distribution des climats expliquent donc en partie la diversité et la répartition des espèces à l'échelle de la planète, comme aux échelles régionales et locales. Les différences édaphiques jouent aussi un rôle important dans la distribution des espèces, les caractéristiques physiques du sol étant une autre composante de l'environnement physique des organismes vivants.

Cependant, comme le notait Charles Darwin (1859), bien qu'il existe des conditions physiques équivalentes sur la plupart des continents, les espèces qui s'y sont adaptées sont très différentes d'un continent à l'autre, voire d'une région à l'autre.

A.1.b. suivant celle des barrières géographiques

En étudiant les distributions de plusieurs espèces d'oiseaux sur la Terre, Philip L. Sclater (1858) mit en évidence six grandes régions, circonscrites par des barrières naturelles (chaînes de montagnes, déserts et océans) au sein desquelles les mêmes espèces sont observables et entre lesquelles les espèces diffèrent (Fig. 2B). Alfred R. Wallace (1876) généralisa ces régions à d'autres groupes d'animaux, notamment aux mammifères. Bien que la répartition des plantes fût surtout étudiée à travers celle des climats, certains botanistes décrivirent aussi des régions biogéographiques limitées par des barrières naturelles. Le premier, Augustin-Pyramus de Candolle (1820) définit 20 aires d'endémisme caractérisées par la présence de nombreuses espèces de plantes endémiques. Suite à plusieurs autres travaux, notamment ceux d'Adolf Engler (1879, 1882), six zones floristiques majeures furent définies (Good 1974, Takhtajan 1986). Récemment remaniées, elles concordent avec les régions zoogéographiques (Cox 2001). Aux échelles régionales et locales, cette répartition des espèces selon les barrières géographiques s'observe aussi.

Ces deux modèles de répartition de la biodiversité sont le reflet des deux types de facteurs, écologiques et historiques, qui délimitent l'aire de répartition de chaque espèce. Ces facteurs sont étudiés dans le cadre de deux disciplines, les biogéographies écologique et historique (ou évolutive).

A.2. Facteurs écologiques limitant l'aire de répartition des espèces

Chaque espèce est capable de tolérer une gamme plus ou moins importante de conditions environnementales, auxquelles les populations se sont adaptées par sélection naturelle (Darwin 1859). Ces capacités de tolérance sont limitées par l'existence de compromis (ou « trade-off ») : un trait d'histoire de vie avantageux dans certaines conditions environnementales peut être désavantageux dans d'autres conditions. En outre, les flux de gènes entre individus d'une même espèce limitent l'adaptation des populations qui se trouvent dans des conditions aux limites des capacités de tolérance de l'espèce (Kirkpatrick & Barton 1997). L'ensemble des conditions environnementales tolérées par une espèce peut être modélisé par un volume – la niche écologique de l'espèce – dans un espace où chaque dimension représente un facteur environnemental (température, humidité, luminosité...). On distingue en fait la niche fondamentale de l'espèce, le volume que pourrait théoriquement occuper l'espèce, de la niche réalisée, la part de la niche fondamentale réellement occupée par l'espèce. Les relations interspécifiques, de type compétition ou prédation, sont à l'origine de cette restriction de la niche fondamentale en niche réalisée (Hutchinson 1958).

La répartition des espèces suivant celle des climats et des sols s'explique donc par le fait que les niches écologiques, définies principalement par les facteurs climatiques et édaphiques, sont limitées par les capacités d'adaptation des populations et les relations interspécifiques. La distribution des espèces ne peut cependant s'expliquer uniquement à l'aide de facteurs écologiques ; il est nécessaire de prendre en compte l'histoire des espèces et de leur environnement.

A.3. Facteurs historiques limitant l'aire de répartition des espèces

A.3.a. la dispersion

Tant que l'hypothèse de l'immobilisme des continents prévalut, jusqu'à la fin des années 1950, seule l'histoire des événements de dispersion permettaient d'expliquer les schémas de répartition des espèces non liés à des conditions environnementales. La recolonisation de l'île Krakatau par de nombreuses espèces de plantes et d'oiseaux, 50 ans après l'éruption volcanique de 1883 qui engendra la disparition de toute faune et flore, illustre l'importance des capacités de dispersion de nombreuses espèces (MacArthur & Wilson 1963, Cain et al. 2000).

A.3.b. la vicariance

Alfred Wegener proposa en 1912 la théorie de la dérive des continents qui ne fut acceptée que dans les années 1960-1970, une fois les plaques lithosphériques délimitées et leur tectonique clairement établie. La biogéographie connut alors un extraordinaire renouveau, notamment avec la création du concept de vicariance qui décrit la séparation d'un groupe d'organismes suite à la formation d'une barrière géographique, telle une montagne ou une étendue d'eau, puis sa différenciation en de nouvelles variétés ou espèces (Croizat 1962). L'histoire des continents – avec à la fin du Permien la création d'un continent unique, la Pangée, puis sa séparation il y a 230 million d'années en Laurasia au nord et Gondwana au sud qui se fragmentèrent à leur tour au cours des 100 derniers million d'années – est à l'origine de plusieurs de ces événements de vicariance.

S'il est possible d'expliquer la distribution de certains groupes d'espèces tels les dipneustes (Blondel 1986) ou les ratites (van Tuinen et al. 1998), grâce à une succession d'épisodes de vicariance, l'histoire de la plupart des groupes d'espèces est plus complexe et fait intervenir une combinaison d'événements de vicariance et de dispersion, comme dans le cas des mammifères (Cox 2001). Ces événements ainsi que les spéciations qui suivirent sont à l'origine des différences faunistiques et floristiques entre les grandes régions biogéographiques. Ainsi, la séparation de l'Australie et de la

Nouvelle Guinée du reste du Gondwana, puis leur isolement, ont-ils permis une diversification des marsupiaux alors que la plupart de ceux qui étaient présents en Amérique du Sud ont disparu lors de la création de l'isthme de Panama, probablement à cause de la compétition des placentaires d'Amérique du Nord adaptés à des niches écologiques similaires (Stehli & Webb 1985). L'existence de convergences évolutives illustre d'ailleurs la similitude de certaines niches écologiques entre les différentes zones biogéographiques, expliquant que certaines espèces semblent être « préadaptées » à des environnements dans lesquels elles n'ont pourtant pas évolué. Les convergences les plus remarquables sont celles issues de l'adaptation « parallèle » des marsupiaux et des placentaires à des niches écologiques similaires (Fig. 3). Sans les barrières géographiques qui limitent leur dispersion, ces espèces seraient vraisemblablement en compétition.













Niches	Placentaires	Marsupiaux
Carnivores de type « loup »	Loup (<i>Canis</i>) 	Loup de Tasmanie (<i>Thylacinus</i>) 
Carnivores de type « félin »	Ocelot (<i>Felis</i>) 	Chat marsupial (<i>Dasyurus</i>) 
Planeurs	Ecureuil volant (<i>Glaucomys</i>) 	Phalanger volant (<i>Petaurus</i>) 
Herbivores Fousseurs	Marmotte (<i>Marmota</i>) 	Wombat (<i>Vombatus</i>) 
Fourmiliers	Tamanoir (<i>Myrmecophaga</i>) 	Numbat (<i>Myrmecobius</i>) 
Insectivores souterrains	Taupe (<i>Talpa</i>) 	Taupe marsupiale (<i>Notoryctes</i>) 

Figure 3. Mammifères placentaires et marsupiaux occupant des niches similaires.

La distribution des espèces à la surface du globe est en constante évolution, accompagnant (1) les changements climatiques, tectoniques et eustatiques à la surface de la Terre, (2) les dispersions et (3) l'évolution des espèces. Cependant, de nos jours, cette répartition est particulièrement rapidement bouleversée par l'anthropisation de la planète et ces nombreuses conséquences : destruction de nombreux habitats, réchauffement climatique et déplacements, volontaires ou non, d'espèces sur de longues distances, au-delà des barrières géographiques. Nous nous intéressons particulièrement aux phénomènes d'invasions biologiques, ou bioinvasions, parfois observées suite à l'introduction d'espèces allogènes dans de nouvelles régions biogéographiques.

B. Ampleur du phénomène des bioinvasions

Les événements de dispersions sont naturellement peu fréquents à longue distance, même s'ils ont joué un rôle clé dans l'histoire de la répartition des espèces. Actuellement, les activités humaines, principalement les échanges commerciaux à l'échelle planétaire, sont à l'origine de nombreux déplacements d'espèces au-delà des barrières géographiques naturelles. Ces introductions sont, dans la plupart des cas, sans conséquence sur la répartition de la biodiversité, les espèces exotiques n'établissant pas de populations viables. Cependant, certaines espèces allogènes prolifèrent et modifient les écosystèmes envahis.

B.1. Historique du phénomène des bioinvasions

Dès la Préhistoire, certaines espèces suivirent les migrations humaines. Le rat (*Rattus rattus*) originaire d'Indochine, et la souris (*Mus musculus domesticus*) originaire du Moyen-Orient, s'établirent ainsi dans toute l'Eurasie (Auffray *et al.* 1990). De même, certains restes trouvés dans d'anciennes tombes indiquent que des plantes adventices s'installèrent en Egypte avec le développement de l'agriculture (Kosinova 1974, cité dans Guillerm *et al.* 1989). Dans le Bassin Méditerranéen, les Romains déplacèrent de nombreuses espèces, tel le lapin *Oryctolagus cuniculus* qui fut introduit intentionnellement en France, en Italie et en Afrique du Nord (Encadré I). Mais les déplacements d'espèces s'intensifièrent surtout au XVI^{ième} siècle avec la découverte de nouveaux territoires et de nouvelles espèces. Certaines plantes furent à cette époque importées en Europe pour y être acclimatées et cultivées (pomme de terre, haricot, tomate...), parfois accompagnées de leurs adventices, parasites et prédateurs. Parallèlement, entre les XVI^{ième} et XIX^{ième} siècle, nombre d'espèces européennes furent importées dans les nouvelles régions découvertes, en particulier dans le Nouveau Monde. Enfin, les espèces ne furent pas seulement déplacées depuis et vers l'Europe, mais aussi entre les territoires récemment découverts, notamment entre zones tropicales. Beaucoup d'espèces furent ainsi transportées, par bateau au-delà des océans. Ces dispersions étaient auparavant fortement limitées. Les deux guerres mondiales marquent de nouvelles étapes avec le développement du transport aérien. Enfin, ces dernières décennies, le transport d'espèces allogènes dans de nouveaux environnements aurait fortement augmenté avec l'intensification du commerce international et des transports humains (Lodge 1993, Williamson 1996, Hodkinson & Thompson 1997, Vitousek *et al.* 1997, Mack & Lonsdale 2001). Aujourd'hui quelques réglementations internationales existent pour limiter ces introductions, mais les mesures prises semblent encore insuffisantes. La première convention internationale de ce type s'est tenue à Berne en 1881 sur la régulation du commerce de la vigne, pour limiter l'expansion du *Phylloxera*. En 1951 fut signée la Convention internationale pour la protection des végétaux, maintenant ratifiée par 115 pays. Elle fournit des normes phytosanitaires internationales sur les moyens de prévenir la dissémination et l'introduction des organismes nuisibles aux végétaux. Enfin, l'article 8h de la Convention internationale sur la diversité biologique, approuvée au sommet de Rio de Janeiro en 1992, prévoit que « chaque partie contractante doit, autant que possible, empêcher l'introduction, contrôler et éradiquer les populations d'espèces allogènes qui menacent les écosystèmes, les habitats et d'autres espèces ».



Encadré I. - L'invasion du lapin en Australie

Historique

Le lapin européen, *Oryctolagus cuniculus*, est originaire de la péninsule ibérique (Monnerot *et al.* 1994). Son aire de répartition inclue de nombreux pays d'Europe, le Chili, l'Australie et plus de 800 îles à travers le monde (Flux 1994). Introduit dans tout le Bassin Méditerranéen par les Romains, le lapin ne fut domestiqué qu'au Moyen-Âge (Rogers *et al.* 1994). Elevé pour sa chair et sa fourrure, cet herbivore permet une bonne valorisation des sols pauvres. Mais c'est surtout parce que l'Eglise autorisait la consommation des nouveaux nés pendant le Carême que les moines l'élevèrent (Rogers *et al.* 1994). En Europe, les lapins de Garenne sont aussi un gibier pour la chasse.

L'introduction de lapins en Australie fut encouragée par le gouvernement à la fin du XVIII^{ème} siècle (Myers *et al.* 1994). Les cinq premiers lapins domestiques auraient été introduits en 1788 avec la « Première Flotte ». D'autres individus furent introduits plusieurs fois au cours du XIX^{ème} siècle. Cependant, aucune population naturelle n'a pu s'établir à partir de ces premières introductions. Il fallut attendre l'introduction de 24 individus, mi-domestiqués mi-sauvages, importés d'Angleterre en 1859 et relâchés à Barwon Park pour que des populations s'installent. *Oryctolagus cuniculus* s'est ensuite rapidement répandu à la fin du XIX^{ème} siècle dans l'état de Victoria, puis dans ceux de Nouvelle-Galles du Sud et d'Australie Méridionale (Fig. 5A). Au XX^{ème} siècle, son expansion semble liée au développement de l'agriculture dans les années 1960-1970 (Williamson 1996).

Evolution

Bien qu'issues d'un nombre très faible d'individus, les populations australiennes présentent une diversité génétique, mesurée sur sept marqueurs microsatellites, semblable à celle de populations de France et de Grande Bretagne. L'expansion rapide des populations aurait limité les effets de la dérive génétique (Zenger *et al.* 2003).

Une fois établies, les différentes populations se sont adaptées à des conditions locales très variées. Elles diffèrent en termes de fécondité, pour laquelle une interaction entre le génotype et l'environnement a été mise en évidence (Williams & Moore 1989a), ainsi que sur la forme du corps et la longueur des oreilles. Les lapins des zones arides ont en effet un corps plus fin et des oreilles plus longues (Williams & Moore 1989b).

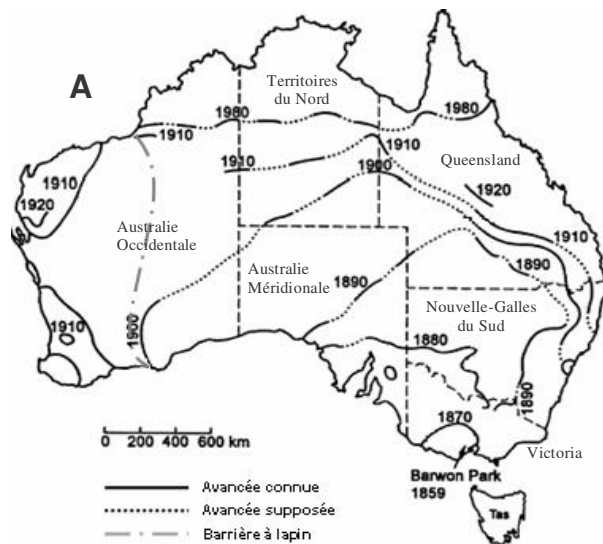


Figure 5. A. Expansion du lapin en Australie depuis son introduction en 1859 à Barwon Park (modifiée de Stodart & Parrer 1988). B. *Macrotis lagotis*

Impacts

Le lapin fut rapidement considéré comme nuisible (promulgation du « South Australian Rabbit Destruction Act » en 1875), après avoir été protégé pour la chasse par le « Games Act » de 1864. S'attaquant aux cultures, il a obligé plusieurs fermiers à abandonner leurs terres dès 1881. L'impact économique du lapin en Australie était tel que plusieurs barrières furent construites pour limiter son expansion (Williamson 1996). Ainsi, la plus grande barrière du monde fut construite dans l'état d'Australie Occidentale. Achevée en 1907, elle s'étendait sur 1833 km (Fig. 5A).

Le lapin est responsable d'importantes pertes de biodiversité, par la prédation d'espèces végétales (Fenner & Fantini 1999) et par la compétition avec les herbivores locaux (Short 1985). Certains marsupiaux, comme *Macrotis lagotis* (Fig. 5B), et certains rongeurs de la tribu des Conilurini (les seuls placentaires terrestres originaires d'Australie) sont maintenant des espèces menacées (Smith & Quin 1996, Moritz *et al.* 1997). En outre, la pression d'herbivorie imposée par le lapin intensifia l'érosion et l'aridification de nombreux milieux, causant indirectement la disparition d'autres populations (Fenner & Fantini 1999).

Contrôle

Le virus *Myxoma* est un pathogène des lapins américains du genre *Sylvilagus*. Il est transmis par des moustiques et cause des tumeurs de la peau. La myxomatose a été détectée pour la première fois chez *O. cuniculus* en 1896 dans un laboratoire uruguayen (Angulo & Cooke 2002). L'utilisation de ce virus pour contrôler les populations de lapins en Australie fut proposée à la fin des années 1910. Après plusieurs échecs dans les années 1930 et 1940, l'introduction du virus fut à l'origine en 1950 d'une épidémie qui affecta fortement les populations australiennes. Des résistances furent rapidement sélectionnées, ainsi que des souches du virus moins virulentes (Williamson 1996). Par la suite, ce virus fut introduit en Europe, menaçant les populations autochtones (Angulo & Cooke 2002).

Il est très difficile d'estimer l'ampleur réelle des bioinvasions. Quelques études ont mis en évidence une augmentation, depuis le XIX^{ième} siècle, du nombre d'espèces allogènes établies dans de nouvelles régions. Dans les Grands Lacs nord-américains, le nombre d'espèces exotiques installées chaque décennie est ainsi en augmentation depuis 1810 (Fig. 4). L'accroissement des échanges commerciaux et un effet « boule de neige » (l'établissement d'espèces exotiques perturbant le milieu pourrait favoriser l'établissement d'autres) sont évoqués pour expliquer cette hausse (Ricciardi 2001). En outre, une autre étude semble indiquer une tendance actuelle à la stabilisation du nombre d'espèces introduites dans les forêts canadiennes (Hendrickson 2002) qui sont peut être ainsi saturées. Des estimations récentes dénombrent, pour seuls les Etats-Unis, environ 50 000 espèces allogènes (Pimentel *et al.* 2005). Nous ne disposons malheureusement actuellement pas d'estimations plus globales. Une étude statistique réalisée sur différents jeux de données (Faune et flore de Grande-Bretagne, oiseaux introduits sur Hawaii, insectes utilisés pour le contrôle biologique...) indique qu'environ 10% des espèces envahissantes (« 10's rule ») auraient un impact négatif sur les écosystèmes envahis (Williamson & Fitter 1996a). L'impact global, écologique comme économique, des invasions biologiques est donc potentiellement très important.

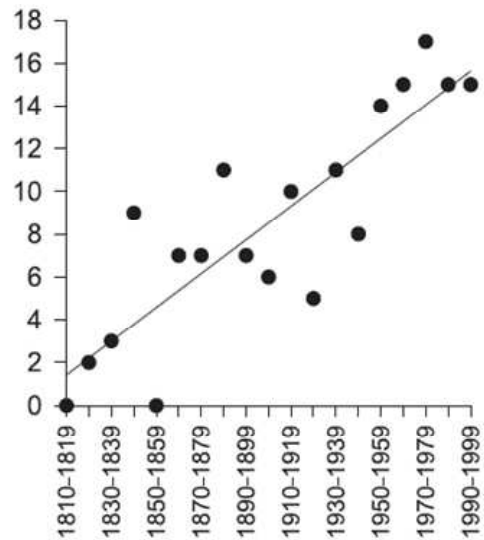


Figure 4. Nombre d'espèces allogènes établies dans les Grands Lacs par décennie depuis 1810 (issu de Ricciardi 2001).

B.2. Impacts écologiques

Les invasions biologiques sont considérées comme la deuxième cause d'érosion de la biodiversité après la destruction des habitats et comme une composante importante des changements globaux provoqués par l'activité humaine (Vitousek *et al.* 1997).

Les espèces envahissantes perturbent tout d'abord les communautés envahies par les interactions directes créées avec les espèces locales. En Australie, le lapin (*Oryctolagus cuniculus*) est directement responsable de la diminution de densité des populations végétales qu'il broute (Encadré I). De même, la couleuvre *Boiga irregularis* a fortement modifié l'avifaune de l'île de Guam principalement par prédation des nids (Encadré II). Mais l'exemple le plus flagrant concerne l'introduction de la perche du Nil, *Lates niloticus*, dans le lac Victoria. Elle y serait responsable de la disparition, par prédation, de plus de 50% des 600 espèces endémiques de Cichlidés (Kaufman 1992, Schofield & Chapman 1999, Balirwa *et al.* 2003). L'introduction de mammifères prédateurs, principalement le rat et le chat, sur de nombreuses îles, est responsable de fortes pertes de biodiversité (Courchamp *et al.* 2003), notamment d'espèces d'oiseaux (Blackburn *et al.* 2004). Les espèces envahissantes ont aussi un impact direct sur les populations de leurs compétiteurs (Levine *et al.* 2003). L'introduction du lapin en Australie est ainsi associée au déclin de nombreuses populations indigènes de mammifères en compétition pour les terriers et la nourriture (Encadré I). De même, l'algue *Caulerpa taxifolia* a diminué la diversité de certaines communautés algales méditerranéennes, compétitrices pour la lumière et l'espace (Encadré III). Enfin, l'introduction de parasites altère aussi certaines populations locales. *Myxoma*, pathogène responsable de la myxomatose, introduit en Europe, menace fortement les populations indigènes de lapins (Encadré I).



Encadré II. - L'invasion du serpent brun arboricole sur l'île de Guam

Historique

Le serpent arboricole brun, *Boiga irregularis*, est une couleuvre originaire d'Australie, de Nouvelle-Guinée et des Iles Salomon (Fig. 6, Encadré II2). Il fut introduit sur l'île de Guam (Océan Pacifique) pendant la seconde guerre mondiale, ou au début des années 1950, dans des conteneurs de l'armée américaine (Savidge 1987). Cette couleuvre, à la fois arboricole et terrestre, est un prédateur nocturne d'oiseaux, de lézards et de petits mammifères (Savidge 1988). Elle n'a pas de compétiteur direct sur l'île (Fritts & Rodda 1998). Ses populations se développèrent rapidement et atteignirent de fortes densités dans le sud de l'île, près de l'aire supposée d'introduction, dès les années 1960, puis dans les zones du nord après s'être progressivement étendues (en moyenne 1,6 km/an) dans les années 1970 et 1980 (Wiles *et al.* 2003). La surpopulation entraîna une surexploitation des ressources de l'île et finalement, dans ces conditions de stress, une baisse importante de la condition physique des serpents. Les populations pourraient être actuellement en déclin (Moore *et al.* 2005).

Evolution

Des analyses morphologiques semblent indiquer que la variabilité présente au sein des populations de Guam est plus faible que celle des populations de l'aire d'origine (Australie, Nouvelle-Guinée et îles Salomon). Malgré des similitudes entre les serpents de Guam et ceux de Nouvelle-Guinée, la population de Guam semble avoir subi des changements morphologiques depuis son introduction. (Whittier *et al.* 2000). Un comportement plus diurne aurait aussi été sélectionné chez *B. irregularis* sur Guam suite à la disparition de nombreuses populations de proies vertébrées (Fritts & Rodda 1998).

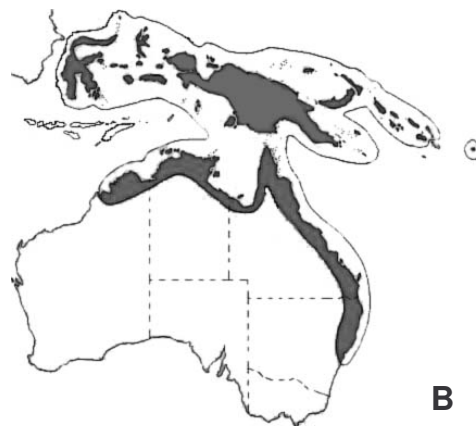


Figure 6. A. *Boiga irregularis*. B. Aire originelle de répartition (Célèbes, Nouvelle-Guinée, Nord-Ouest de l'Australie et îles Salomon).

Impacts

La forte pression de prédation imposée par *B. irregularis*, principalement sur les nids (Conry 1988), a fortement perturbé l'avifaune de l'île (Savidge 1987). Douze des 25 espèces d'oiseaux présentes avant son introduction ont disparu, huit autres ont subi une réduction de plus de 90% de leur effectif et enfin deux espèces sont considérées en danger. Ainsi, 17 des 18 espèces d'oiseaux autochtones de l'île sont en déclin (Wiles *et al.* 2003). En outre, onze espèces indigènes de lézards sont menacées (Rodda & Fritts 1992). Ces pertes s'expliquent par l'absence de comportement de fuite des proies, non adaptées à la présence d'un prédateur (Fritts & Rodda 1998).

Les dégâts occasionnés par *B. irregularis* sont aussi, dans une moindre mesure, d'ordre économique et social. En effet, la prédation d'animaux domestiques, principalement de volailles, et les coupures de courant occasionnées par l'altération de lignes électriques engendrent quelques pertes économiques (Fritts *et al.* 1987, Fritts & McCoid 1991). Enfin, cette couleuvre, qui s'introduit régulièrement dans les habitations, est légèrement venimeuse et représente ainsi un danger pour les jeunes enfants (Fritts *et al.* 1990).

Les espèces envahissantes ont également des impacts plus indirects sur les communautés envahies, via des cascades de réactions dans les réseaux trophiques. Le phénomène de compétition apparente (interaction négative réciproque entre deux espèces partageant un même prédateur, parasite ou mutualiste) est un exemple de relation indirecte complexe entre espèces (Holt 1977). En Nouvelle Zélande, des populations indigènes de limaces prédatrices proliférèrent suite à l'introduction d'une nouvelle ressource, la graminée *Agrotis capillaris*, et furent à l'origine de la réduction des populations autochtones de fougère *Botrychium australe*, préférentiellement consommée (Sessions & Kelly 2002).

Ce phénomène d'hyperprédation (compétition apparente entretenue via la prédation, Courchamp *et al.* 2000) est aussi à l'origine du déclin de populations indigènes de renards, proies d'aigles dont l'installation sur des îles au large de la Californie a été permise par la prolifération de cochons sauvages introduits (Roemer *et al.* 2002). La compétition apparente passe aussi par le parasitisme (Prenter *et al.* 2004). L'introduction d'une nouvelle espèce sensible à un parasite (ou un parasitoïde) indigène permet l'augmentation de la densité de population du parasite, auparavant limitée. La population du parasite peut dans ce cas dépasser le seuil d'« invasion » (Dérédec & Courchamp 2003) et fortement affecter la population de l'hôte indigène (Settle & Wilson 1990, Hoogendoorn & Heimpel 2002). Les parasites impliqués dans ces mécanismes de compétition apparente peuvent aussi être allogènes, introduits avec leurs hôtes. Le « remplacement » de l'écureuil roux indigène en Grande-Bretagne par l'écureuil gris nord-américain s'explique par l'introduction (avec l'écureuil gris) d'un parapoxvirus, particulièrement virulent pour l'écureuil roux (Tompkins *et al.* 2003). La pollinisation peut aussi être à l'origine d'un phénomène de compétition apparente : *Impatiens glandulifera*, introduite, attire beaucoup plus les pollinisateurs locaux que les espèces indigènes dont la production de graines diminue (Chittka & Schurkens 2001).

Les espèces envahissantes perturbent parfois le fonctionnement complet de certains écosystèmes (Levine *et al.* 2003) en modifiant les cycles de certains composés du sol (Ehrenfeld 2003), les rythmes de sédimentation (Klerks *et al.* 1996, Poizat & Boudouresque 1996), les régimes hydrologiques de certains cours d'eau (Donaldson 1997) ou les fréquences et l'intensité des feux (Mack & D'Antonio 1998). Les successions végétales sont elles aussi modifiées suite à l'introduction d'espèces exotiques (Yurkonis & Meiners 2004). Enfin, les climats sont aussi bouleversés par certaines invasions. Le lapin a par exemple fortement intensifié l'aridification de régions complètes en Australie (Encadré I).



Encadré III.a. - L'invasion de la caulerpe en Méditerranée

Historique

La caulerpe, *Caulerpa taxifolia* (Fig. 7A), est une algue verte de la classe des Ulvophyceae dont les colonies, éparées, étaient réparties originellement dans les régions tropicales et subtropicales des océans Atlantique, Indien et Pacifique (Phillips & Price 2002). Cette algue, très utilisée en aquariophilie, a vraisemblablement été accidentellement introduite en Méditerranée par le Musée Océanographique de Monaco. Des études comparatives morphologiques (Meinesz & Hesse 1991) ainsi que, plus récemment, des études génétiques (Jousson *et al.* 2000, Meusnier *et al.* 2001, Wiedenmann *et al.* 2001, Famà *et al.* 2002, Meusnier *et al.* 2002, Schaffelke *et al.* 2002) confirment que la souche présente en Méditerranée est celle utilisée en aquariophilie, probablement originaire de Moreton Bay en Australie. Cette souche est particulièrement vigoureuse (gigantisme du thalle et densité élevée de frondes) et surtout résistante au froid, contrairement aux autres souches qui ne tolèrent pas les eaux tempérées (Phillips & Price 2002). Cependant, elle ne se reproduit dans de telles conditions que végétativement (Lévi 2004).

La souche méditerranéenne de *C. taxifolia* a montré une incroyable capacité à coloniser de nouvelles surfaces. D'abord limitée aux alentours de Monaco (1984), elle s'est répandue dans différentes zones en Provence-Alpes-Côte-d'Azur et en Ligurie (Italie), puis en Languedoc-Roussillon, à proximité de la frontière espagnole. L'algue est maintenant aussi présente dans les Baléares, en Sicile, Toscane et Calabrie (Italie), ainsi que sur les côtes croate et tunisienne (Meinesz *et al.* 2001, Fig. 7B). L'expansion est due à la dispersion des boutures par les courants marins, par l'action involontaire de l'homme (ancres, filets de pêche, ballasts), ou par la commercialisation pour l'aquariophilie (Thibaut 2001). L'établissement des boutures se fait sur tout type de substrat, vase ou roche, et à des profondeurs très variables, de quelques mètres jusqu'à une centaine (Lévi 2004).

Cette souche de *C. taxifolia* a colonisé d'autres régions tempérées : la Californie (Jousson *et al.* 2000) et l'état australien de la Nouvelle-Galles du Sud (Schaffelke *et al.* 2002). Elle a aussi été signalée dans les eaux au large du Japon, mais ne s'y est pas encore installée durablement (Komatsu *et al.* 2003).

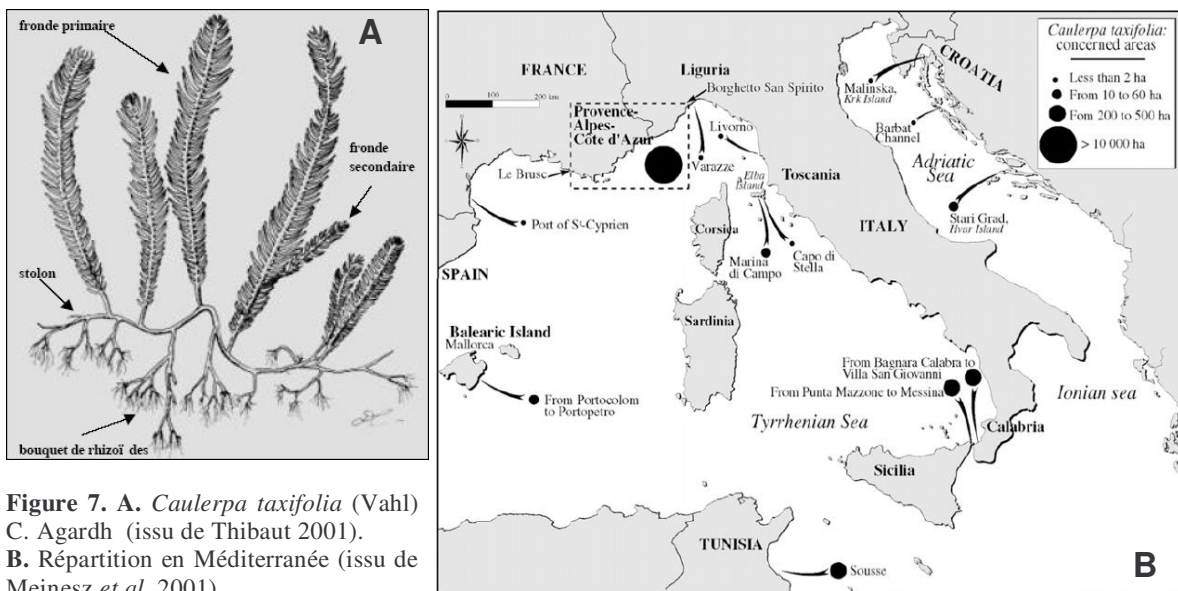


Encadré III.b. - L'invasion de la caulerpe en Méditerranée

Impacts

L'invasion de *C. taxifolia* a été particulièrement médiatisée à cause de son impact possible sur les herbiers de Posidonie (*Posidonia oceanica*) qui constituent l'écosystème littoral de Méditerranée le plus répandu. Cependant, l'impact de l'invasion de *C. taxifolia* sur les herbiers est fortement controversé. Si elle en colonise certains, comme ceux de *Cymodocea nodosa*, aucune étude n'a clairement démontré l'élimination d'herbiers de Posidonie par *C. taxifolia* (Thibaut 2001). Par contre, un appauvrissement drastique de la communauté algale des zones envahies a été observé (Verlaque & Fritayre 1994). *Caulerpa taxifolia*, qui semble favoriser la sédimentation, modifie aussi complètement la méiofaune au profit des nématodes, németertes et polychètes, et au détriment des copépodes (Poizat & Boudouresque 1996). La macrofaune benthique est également affectée : la richesse spécifique en amphipodes et mollusques est plus faible en présence de *C. taxifolia* (Thibaut 2001). De même, une réduction de la densité d'oursins *Paracentrotus lividus* a été mise en évidence (Ruiton & Boudouresque 1994). Enfin, des diminutions significatives de la richesse spécifique, de la densité et de la biomasse moyennes des communautés de poisson ont été observées au cours de 10 années de suivi de populations dans la région de Menton (Harmelin-Vivien *et al.* 2001). La production de toxines par *C. taxifolia*, notamment de terpènes, contribuerait à expliquer ces changements importants dans les communautés d'algues et d'animaux. En effet, ces toxines limiteraient la croissance de compétiteurs pour l'espace (algues et éponges), et dissuaderaient les prédateurs (Thibaut 2001).

Les comportements des animaux sont aussi changés au contact de l'algue. Certains poissons, comme *Mullus surmuletus*, le rouget-barbet de roche, ont adopté d'autres stratégies de recherche de proies (Longepierre *et al.* 2003, Lévi & Francour 2004). Si l'on ne sait pas encore si ces changements ont une base génétique, certains changements adaptatifs ont été observés de façon plus certaine : une plus grande proportion de phénotypes de couleur verte chez trois (*Symphodus ocellatus*, *S. roissali* et *Coris julis*) des quatre espèces de poissons suivis (Arigoni *et al.* 2002).



Contrôle

La sensibilisation et l'interdiction de la commercialisation de *C. taxifolia*, bien que nécessaires, ne sont pas suffisantes pour limiter l'expansion de cette algue. Ses capacités de dissémination étant très élevées, son contrôle en Méditerranée ne peut se faire sans éradication (arrachage manuel, ultrasons, électrolyse par le cuivre, Lévi 2004).

En outre, différentes méthodes de contrôle biologique ont été envisagées. Tout d'abord, certains mollusques gastéropodes autochtones (des sacoglosses : *Oxynoe olivacea* et *Lobiger serradifalci*) semblent peu sensibles aux toxines de *C. taxifolia*. Cependant, ces prédateurs de *C. prolifera* (caulerpe autochtone du bassin Méditerranéen) se sont avérés être de mauvais agents de contrôle étant donnés les faibles taux de prédation et de recrutement naturel (Thibaut & Meinesz 2000). *Lobiger serradifalci* contribuerait même à la dissémination de l'algue (Zuljevic *et al.* 2001). *Elysia subornata*, un gastéropode originaire des Caraïbes qui se nourrit exclusivement d'algues du genre *Caulerpa*, semble en revanche plus prometteur (Thibaut *et al.* 2001). Deux problèmes subsistent : les températures hivernales en Méditerranée sont mortelles pour cette espèce et les risques associés à son introduction ne sont pas encore bien connus. En effet, cette limace pourrait se nourrir de caulerpes autochtones en Méditerranée, comme *C. prolifera*, entrer en compétition avec des limaces indigènes, et enfin, certains de ses pathogènes naturels, s'ils sont introduits, pourraient parasiter d'autres mollusques (Thibaut *et al.* 2001).

Tous les mécanismes écologiques que nous venons de décrire contribuent fortement à homogénéiser et diminuer la diversité biologique à la surface de la Terre (Lodge 1993, McKinney & Lockwood 1999, Mack *et al.* 2000), même si, comme certains auteurs l'ont remarqué, la diversité peut être localement accrue, notamment sur certaines îles, suite à l'introduction d'espèces allogènes (Sax *et al.* 2002, Sax & Gaines 2003). Les invasions biologiques participent à ce que l'on suppose maintenant être une des crises de la biodiversité les plus graves qu'ait connues la Terre (Chapin III *et al.* 2000).

L'impact des espèces envahissantes sur les communautés autochtones n'est pas uniquement écologique. L'introduction de la caulerpe en Méditerranée a par exemple entraîné des modifications, parfois adaptatives, du comportement et de la morphologie de certains poissons (Encadré III). Les changements évolutifs peuvent être très rapides en réponse à l'introduction de nouvelles espèces (Mooney & Cleland 2001, Reznick & Ghalambor 2001, Stockwell *et al.* 2003). D'autre part, des hybridations entre espèces introduites et locales peuvent être à l'origine d'introgessions, qui modifient le devenir évolutif des espèces (Mooney & Cleland 2001). Nous ne disposons cependant pas d'un recul suffisant pour appréhender l'impact global des bioinvasions sur les processus évolutifs.

B.3. Impacts économiques et sanitaires

La plupart des changements écologiques majeurs sont aussi accompagnés de changements sociaux et économiques. Dans le cas des invasions biologiques, les conséquences économiques et sociales semblent colossales même, si elles sont difficiles à estimer. En 2001, les pertes de rendement en agriculture (Hoddle *et al.* 2003) et foresterie, ainsi que les moyens de lutte mis en œuvre contre les organismes nuisibles, sont à l'origine de coûts annuels estimés, pour les Etats-Unis, l'Inde, le Brésil, l'Australie, l'Afrique du Sud et le Royaume-Uni, à plus de 28 milliards de dollars. Les coûts totaux engendrés directement par les espèces envahissantes ou par leur contrôle atteindraient 314 milliards de dollars par an pour ces six pays (Pimentel *et al.* 2001). Une étude plus récente estime ces coûts à 120 milliards de dollars par an pour les seuls Etats-Unis (Pimentel *et al.* 2005, Tab. 1). Certaines espèces causent à elles seules des dégâts économiques considérables. La moule zébrée, *Dreissena polymorpha*, introduite dans les Grands Lacs depuis l'Europe causerait en moyenne des dégâts de l'ordre d'un milliard de dollars par an (Pimentel *et al.* 2000, Tab. 1).

Les espèces envahissantes ont aussi parfois des conséquences importantes en terme de santé publique. L'introduction massive de microorganismes pathogènes dans les ballasts des bateaux à travers le monde est ainsi fort inquiétante (McCarthy & Khambaty 1994, Hallegraeff 1998, Ruiz *et al.* 2000). Les populations humaines peuvent aussi développer des allergies au contact d'envahisseurs comme les chenilles processionnaires ou certaines plantes. D'importantes pertes de rendement agricole mettent également en danger les populations humaines. En Irlande, le mildiou de la pomme de terre introduit en 1845 est en partie responsable de la famine qui débuta en 1846 et entraîna la mort d'un million de personnes et des migrations de masse vers les Etats-Unis (O'Grada 1992).

B.4. Contrôle des populations indésirables

Nous avons choisi de ne pas développer les différentes méthodes de lutte contre les envahisseurs indésirables. Néanmoins, il faut noter que leur étude, tout comme celle des conséquences écologiques des bioinvasions, constitue un apport important dans la compréhension des mécanismes d'invasion. Notamment, le suivi des populations introduites lors de tentatives de contrôle biologique est essentiel (Roderick & Navajas 2003). En effet, ces populations sont elles-mêmes allogènes et deviennent parfois envahissantes. Elles offrent alors la possibilité d'étudier l'établissement de populations exotiques, occasions rares, les espèces étant souvent choisies comme modèles d'étude alors qu'elles

ont déjà proliféré. Les échecs de ses tentatives de contrôle biologique, tout comme les réussites, permettent d'appréhender les mécanismes clés de l'établissement ou de la prolifération de populations introduites. Cependant, les risques écologiques associés à l'introduction d'espèces pour assurer le contrôle de populations indésirables restent méconnus et sont potentiellement importants (Simberloff & Stiling 1996, Pearson & Callaway 2003), notamment à cause de changements possibles de cible (Louda *et al.* 1997, Encadré III) ou de stimulations involontaires de systèmes de défense, favorisant la compétition avec les espèces locales (Callaway *et al.* 1999).

Espèces (nombre)	Pertes	Contrôle	Total
Plantes (25 000)			
<i>Lythrum salicaria</i>	-	-	45
aquatiques	10	100	110
<i>Melaleuca quinquenervia</i>	ND	3-6	3-6
adventices des cultures	24 000	3 000	27 000
adventices des prés	1 000	5 000	6 000
adventices – autres	ND	1 500	1 500
Mammifères (20)			
chevaux sauvages	5	ND	5
cochons sauvages	800	0.5	800.5
mangoustes	50	ND	50
rats	19 000	ND	19 000
chats	17 000	ND	17 000
chiens	620	ND	620
Oiseaux (97)			
pigeons	1 100	ND	1 100
étourneaux	800	ND	800
Autres tétrapodes (53)			
<i>Boiga irregularis</i>	1	11	12

Espèces (nombre)	Pertes	Contrôle	Total
Poissons (138)	5 400	ND	5 400
Arthropodes (4 500)			
<i>Solenopsis invicta</i>	600	400	1 000
<i>Coptotermes formosanus</i>	1 000	ND	1 000
<i>Carcinus maenas</i>	44	ND	44
<i>Lymantria dispar</i>	ND	11	11
ravageurs des cultures	13 900	500	14 400
ravageurs des forêts	2 100	ND	2 100
ravageurs – autres	ND	1 500	1 500
Mollusques (88)			
<i>Dreissena polymorpha</i>	-	-	1 000
<i>Corbicula fluminea</i>	1 000	ND	1 000
<i>Teredo navalis</i>	205	ND	205
Pathogènes (20 000)			
de l'homme	ND	7 500	7 500
du bétail	14 000	ND	14 000
des cultures	21 000	500	21 500
des forêts	2 200	ND	2 200
autres	ND	2 100	2 100

Tableau 1. Coûts annuels (en millions de dollars) des bioinvasions aux Etats-Unis (d'après Pimentel *et al.* 2005).

Le phénomène des bioinvasions représente actuellement un enjeu majeur. Même si le nombre d'espèces envahissantes n'est pas connu exactement, il semble très élevé (estimé à plus de 500 000 espèces pour les seuls Etats-Unis). De plus, les mesures réglementaires adoptées sont toujours insuffisantes pour contrebalancer l'augmentation des transports d'espèces au-delà des barrières géographiques qui limitent leur aire naturelle de répartition. Les impacts étant potentiellement importants en termes économiques, mais surtout écologiques, il devient urgent d'investir davantage dans la recherche autour de cette problématique, comme l'ont récemment souligné de nombreux chercheurs et politiques lors de la conférence « Biodiversité, Science et Gouvernance » qui s'est tenu au siège de l'UNESCO à Paris du 22 au 28 janvier. Il faut non seulement développer la recherche appliquée, nécessaire pour mettre au point des moyens de lutte efficaces qui ne présentent aucun danger pour l'environnement et la santé publique, mais aussi une recherche fondamentale visant à comprendre les mécanismes qui interviennent au cours des bioinvasions. En outre, les bioinvasions représentent une opportunité unique pour étudier les processus écologiques et évolutifs à une courte échelle de temps.

C. Processus écologiques et évolutifs

L'étude comparée de l'histoire des bioinvasions précédemment détaillées (Encadrés I, II et III) permet de distinguer trois étapes dans leur dynamique : l'introduction, l'établissement de populations viables et la prolifération, chacune de ces phases pouvant elle-même être divisée en différentes étapes, comme nous le verrons par la suite (Fig. 8). Ces trois phases décrivent la dynamique de toute invasion (Richardson *et al.* 2000b, Colautti & MacIsaac 2004). A chacune d'elle le processus d'invasion peut être interrompu. En effet, il semblerait que la plupart des espèces introduites dans un nouvel environnement disparaissent sans avoir proliféré (Lodge 1993). La compréhension des phénomènes d'invasion passe donc par l'étude des mécanismes démographiques, écologiques et évolutifs qui limitent ou facilitent l'introduction, l'établissement et la prolifération des espèces exotiques.

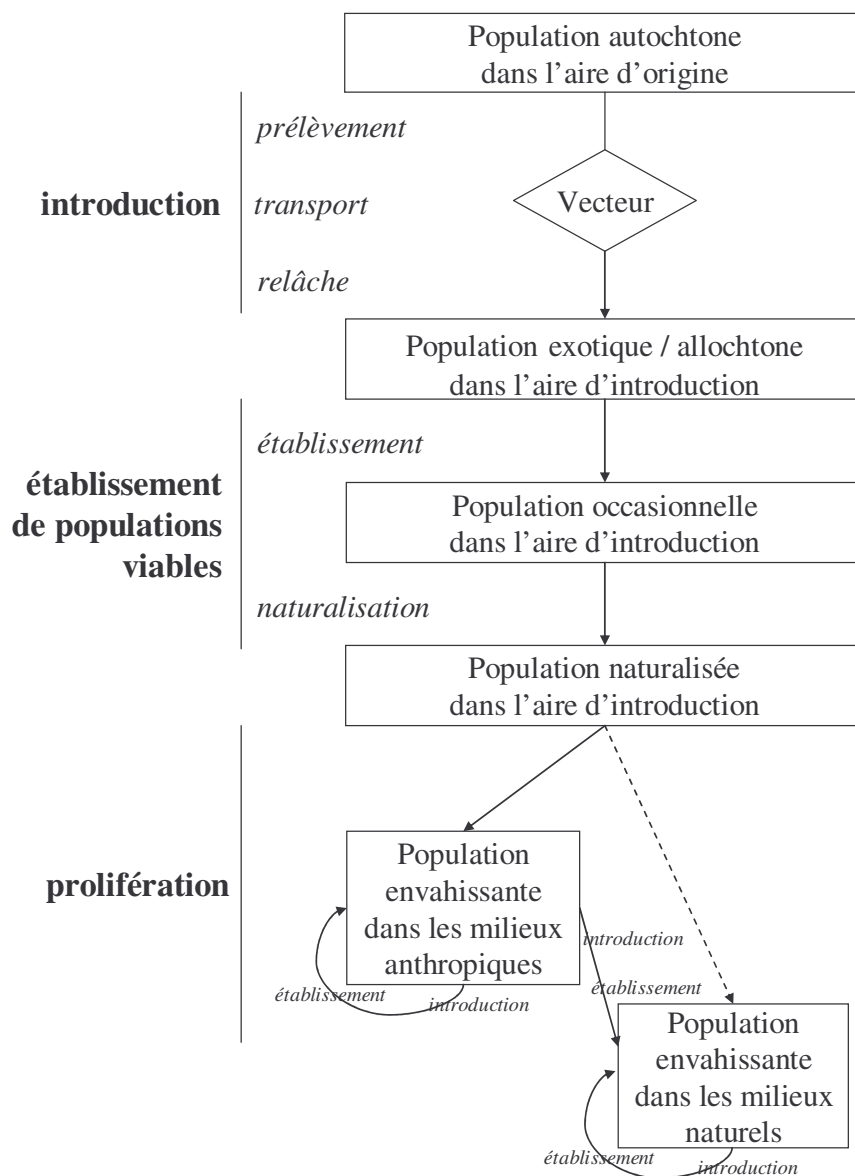


Figure 8. Schéma des différentes étapes d'une bioinvasion.

C.1. Introduction dans un nouvel environnement

Cette première étape du processus d'invasion correspond au franchissement de la barrière géographique qui limitait auparavant la dispersion. L'introduction est la phase certainement la plus liée à l'activité humaine. En effet, les dispersions à longue distance sont naturellement très limitées au-delà des barrières géographiques. Il est possible de distinguer trois étapes au sein de cette phase (Fig. 8) : (1) le prélèvement d'individus dans leur aire d'origine, (2) le transport et (3) le relâchement des migrants dans leur nouvel environnement.

C.1.a. le transport : une étape-clé ?

Le transport des espèces au-delà des barrières géographiques est parfois long. Seules les espèces résistantes à ce transport seront introduites dans de nouveaux environnements. L'introduction d'espèces possédant des formes de résistance dans leur cycle de vie, comme les graines des plantes, est donc ainsi facilitée. De même, dans les ballasts des bateaux, les poissons adaptés à la recherche de nourriture dans l'obscurité seraient favorisés (Kolar & Lodge 2001). En outre, la taille des populations transportées étant souvent très limitée, plusieurs mécanismes démographiques et génétiques, associés aux populations de petite taille et détaillés dans la partie suivante, peuvent les fragiliser. Le transport semble donc être une étape clé, très sensible, du processus d'invasion (Lockwood 1999). Peu de populations prélevées doivent y survivre ; cependant il est très difficile d'obtenir des données sur cette étape.

Enfin, si le transport est suffisamment long pour permettre à plusieurs générations de se succéder, certains traits d'histoire de vie qui permettent aux espèces de survivre dans l'environnement du transport (bateau par exemple) peuvent être sélectionnés. Encore une fois, l'absence de données ne permet actuellement pas de confirmer l'existence d'un tel processus.

C.1.b. effet de fondation

Le prélèvement de peu d'individus et la survie souvent faible pendant le transport expliquent que les populations introduites dans de nouveaux environnements soient de petite taille. L'échantillonnage des individus peut engendrer des différences marquées de composition génétique entre populations introduites et populations de l'aire d'origine (effet de fondation). La diversité génétique subit alors un fort goulot d'étranglement (Nei *et al.* 1975). De telles pertes de diversité ont été mises en évidence chez différentes espèces introduites à partir de plusieurs marqueurs génétiques dont le polymorphisme est supposé neutre (Glover & Barrett 1987, Barrett & Husband 1990, Husband & Barrett 1991, Villablanca *et al.* 1998, Amsellem *et al.* 2000, Tsutsui *et al.* 2000, Baumel *et al.* 2001, Novak & Mack 2001, Tsutsui *et al.* 2001). Les introductions de *Rubus alceifolius* à Madagascar puis à Mayotte, la Réunion, Maurice et en Australie furent chacune accompagnées d'une forte diminution de la diversité génétique neutre, confirmant l'existence de forts effets de fondation dans les environnements d'introduction (Amsellem *et al.* 2000). Certaines études, malheureusement trop rares, ont aussi détecté une perte de variabilité génétique des caractères soumis à des pressions de sélection (Eckert *et al.* 1996, Giraud *et al.* 2002). Toutefois, l'introduction d'un grand nombre d'individus, en un seul relâchement ou en plusieurs, peut limiter les effets de fondation (Barrett & Husband 1990).

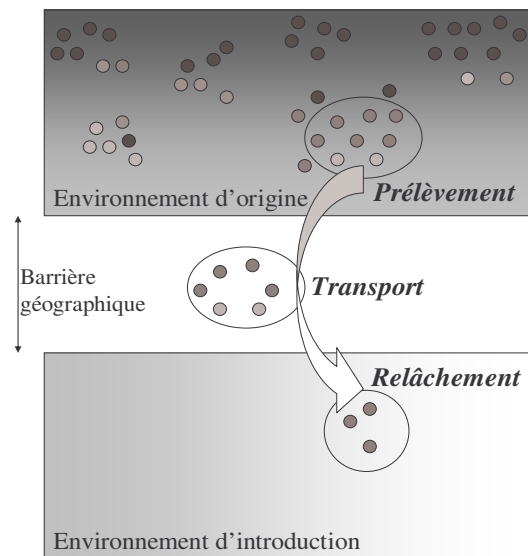


Figure 9. Schéma de la phase d'introduction.

Ainsi, deux mécanismes semblent importants dans la phase d'introduction. La survie pendant le transport, qui n'a pas encore été étudiée à notre connaissance, serait une étape fortement limitante. Certains types d'organismes, les plantes à graines par exemple, seraient favorisés. L'étude approfondie de cette étape apporterait à la compréhension des mécanismes d'invasion et à l'évaluation des risques liés aux transports. En outre, les effets de fondation qui limitent fortement la variabilité génétique initiale dans le nouvel environnement jouent un rôle important dans la phase d'établissement détaillée ci-après, pendant laquelle les espèces introduites font face à de nouvelles pressions de sélection.

C.2. Etablissement de populations viables

Cette deuxième phase du processus d'invasion biologique peut elle-même être divisée en deux étapes : l'établissement (*sensus stricto*) et la naturalisation des migrants. L'établissement *s.s.* correspond au franchissement d'une barrière, non plus géographique, mais écologique, celle de l'environnement local (Richardson *et al.* 2000b) dans lequel les individus introduits doivent survivre. Plusieurs mécanismes démographiques qui fragilisent les populations de petite taille interviennent au cours de cette étape. Pour établir des populations viables, la survie des individus introduits n'est pas suffisante, il faut aussi qu'ils soient capables de se reproduire naturellement. La barrière de la reproduction est franchie pendant l'étape de naturalisation (Richardson *et al.* 2000b). Une population naturalisée est en effet constituée d'individus capables de se reproduire normalement et d'assurer le maintien durable de la population.

La phase d'établissement de populations viables est très sensible, peu d'espèces introduites la franchissent. Williamson et Fitter (1996) estiment que la probabilité d'établissement des populations introduites est comprise entre 5 et 20% (« 10's rule »). Ainsi fallut-il de nombreuses tentatives d'introduction en Australie avant que ne s'établissent des populations de lapins (Myers *et al.* 1994). De même, à Hawaii, ainsi qu'en Nouvelle-Zélande, « seulement » 30 et respectivement 36 des 150 et 145 espèces d'oiseaux introduites réussirent à s'établir (Roots 1976, Veitch & Bell 1990, cités dans Courchamp *et al.* 2003). S'il n'échoue pas, l'établissement peut en outre être très long ; une période de latence est souvent observée entre l'introduction et la prolifération (Kowarik 1995).

C.2.a. survie aux conditions physiques et biotiques de l'environnement local

Une grande proportion des espèces introduites échoue à établir des populations viables car elles ne sont pas du tout adaptées aux conditions physiques ou biotiques du nouvel environnement. Une espèce tropicale aura des difficultés à s'établir dans un environnement tempéré et inversement. Cependant, comme le montre l'exemple de *Caulerpa taxifolia* (Encadré III), certaines espèces envahissent parfois des biomes différents de celui de leur environnement originel. En outre, même si les conditions physiques de l'environnement d'introduction sont semblables à celles de l'environnement d'origine, les espèces introduites sont confrontées à des environnements biotiques très différents du leur, tant au niveau des compétiteurs et des prédateurs, que des parasites ou même des mutualistes. La compétition et la prédation par des espèces indigènes, auxquelles l'espèce introduite n'est pas habituée, vont fortement limiter les capacités d'établissement (Maron & Vilà 2001, Prieur-Richard *et al.* 2002, Shea & Chesson 2002). De même, la présence de mutualistes semble être un facteur déterminant dans l'établissement des populations allogènes (Richardson *et al.* 2000a, Chittka & Schurkens 2001, Olesen 2002). L'établissement dans l'hémisphère sud de nombreuses espèces du genre *Pinus* fut ainsi limité par l'absence de mycorhizes convenables, l'invasion ne devint possible qu'une fois les mycorhizes introduites (Richardson *et al.* 1994). L'absence de pollinisateurs pourrait aussi limiter l'établissement de populations exotiques (Parker 1997, Parker & Haubensak 2002, Davis *et al.* 2004).

C.2.b. démographie des petites populations

Pendant la phase d'établissement, les populations introduites sont de petite taille et/ou de faible densité. Elles sont donc particulièrement sensibles à certains phénomènes démographiques ou écologiques, notamment les stochasticités démographique et environnementale. Les populations introduites s'éteignent ainsi souvent avant d'avoir eu l'opportunité de s'accroître suffisamment pour ne plus être affectées par ces phénomènes. Grevstad (1999) énumère trois facteurs qui limitent les probabilités d'établissement des populations introduites pour le contrôle biologique : la stochasticité démographique, la variabilité environnementale et l'effet Allee. Ces trois facteurs interviennent bien entendu aussi dans la phase d'établissement de toute population introduite. La stochasticité démographique correspond aux fluctuations aléatoires de la taille de la population résultant de variations individuelles et aléatoires de la survie et de la fécondité (Lande *et al.* 2003). Elle affecte particulièrement les populations réduites à un faible effectif (Gabriel & Bürger 1992). La variabilité environnementale limite aussi l'installation des petites populations. Les fluctuations aléatoires de l'environnement induisent en effet des variations stochastiques des taux de croissance des populations (Lande *et al.* 2003). Enfin, l'effet Allee est un phénomène démographique qui se caractérise par une réduction du taux de croissance des populations à faible densité, menant dans des cas extrêmes, mais fréquents, à une décroissance de ces populations (Allee *et al.* 1949). Cet effet peut être causé, entre autres, par la difficulté à trouver un partenaire ou des pollinisateurs quand la densité est faible (Dérédec & Courchamp 2003). Son importance a été mise en évidence dans le cas des invasions biologiques, théoriquement (Keitt *et al.* 2001, Drake 2004, Taylor *et al.* 2004 mais voir Petrovskii *et al.* 2002) et expérimentalement (Cappuccino 2004, Davis *et al.* 2004, Davis *et al.* 2004). Cependant, la plupart de ces études se réfèrent à l'étape d'expansion (voir ci-dessous). L'impact de l'effet Allee sur l'établissement des populations est pourtant certainement très important ; il aurait pu contribuer grandement à l'échec de nombreuses tentatives de contrôle biologique (Grevstad 1999). Le temps de latence observé lors de l'introduction du roselin familier (*Carpodacus mexicanus*) en Amérique du Nord serait la conséquence d'un effet Allee causé par la difficulté à trouver un partenaire à faible densité (Veit & Lewis 1996).

C.2.c. génétique des petites populations

Des processus génétiques fragilisent aussi les populations pendant la phase d'établissement. L'accumulation de mutations délétères qui entraîne une baisse de valeur sélective est particulièrement accrue dans les populations de petite taille. L'effet de fondation et la dérive génétique qui s'ensuit augmentent en effet la probabilité de fixation des mutations délétères (Lynch *et al.* 1995). En outre, la reproduction entre individus apparentés (y compris l'autofécondation) est accrue à faible densité, révélant ainsi l'effet des mutations délétères récessives (dépression de consanguinité). Si la population ne s'éteint pas sous l'effet du fardeau de ces mutations délétères (Newman & Pilson 1997, Nieminen *et al.* 2001), une phase de purge permet de les éliminer. Cette purge pourrait expliquer dans certains cas la période de latence des invasions (Sakai *et al.* 2001).

La dérive génétique accentue la perte de variabilité génétique causée par l'effet de fondation. Ainsi la plupart des pertes de diversité observées entre les populations sources et introduites sont en fait le résultat de deux effets d'échantillonnage combinés : dans la population source lors de l'introduction (effet de fondation) et lors de la succession des générations dans l'environnement d'introduction (dérive génétique). Sans une connaissance précise de l'historique de l'invasion, il est impossible de différencier ces deux phénomènes.

C.2.d. adaptation au nouvel environnement

Une fois introduites, les populations qui ont survécu à la première étape de l'établissement et qui sont capables de se reproduire, au moins occasionnellement, vont alors progressivement s'adapter à leur nouvel environnement. Ce processus d'adaptation pourrait jouer un rôle non négligeable, même si encore peu de travaux mentionnent son importance (Lee 2002). Les établissements d'espèces allochtones dans de nouveaux environnements constitueraient les principaux exemples d'adaptation observée sur de courtes périodes (Reznick & Ghalambor 2001, Stockwell *et al.* 2003). L'environnement d'introduction impose une forte pression de sélection qui va rapidement permettre l'évolution de nouveaux caractères, plus adaptés à cet environnement. Des populations d'*Eurytemora affinis* (copépode des milieux salins, Fig. 10) se sont par exemple, plusieurs fois indépendamment, adaptées à des milieux d'eau douce suite à leur introduction (Lee 1999). Cet exemple n'est pas isolé : 17 autres invasions de milieux d'eau douce par différentes espèces marines (arthropodes, mollusques, annélides et cnidaires, souvent introduits involontairement par l'homme), ont été répertoriées jusqu'à présent (Lee & Bell 1999). Ces adaptations ne sont pas uniquement induites par des changements d'environnement physique, elles peuvent aussi résulter de changements biotiques. Ainsi, le comportement de fuite des guppies *Poecilia reticulata* a-t-il été perdu dans des populations introduites dans des environnements où leur taux de prédation est très faible (O'Steen *et al.* 2002).

Ces adaptations aux conditions locales pendant la phase d'établissement se détectent aussi en comparant plusieurs populations issues d'une même source et introduites indépendamment dans des habitats différents (Stockwell & Weeks 1999, Hendry *et al.* 2000, Quinn *et al.* 2000, Weinig 2000, Kinnison *et al.* 2001, Moczek *et al.* 2002). L'âge à maturité sexuelle et la quantité de graisse ont par exemple évolué différemment dans des populations de *Gambusia affinis* (poissons utilisés pour le contrôle des populations de moustiques) introduites dans des lacs de températures très variées (Stockwell & Weeks 1999). De même, en réponse à la compétition pour la lumière, *Abutilon theophrasti* (Malvaceae, Fig. 11), une plante adventice asiatique introduite aux Etats-Unis, a développé des traits d'histoire de vie très différents dans les champs de soja et de maïs (Weinig 2000).

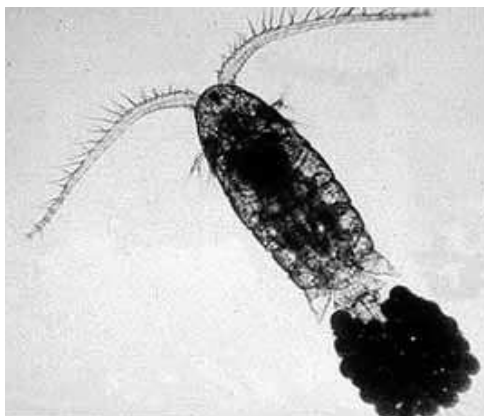


Figure 10. *Eurytemora affinis*.



Figure 11. *Abutilon theophrasti*.

Le temps de latence observé pendant la phase d'établissement, qui s'explique entre autres par les processus démographiques et génétiques précédemment décrits, pourrait aussi correspondre au temps nécessaire à l'acquisition de nouveaux caractères mieux adaptés au nouvel environnement (Ellstrand & Schierenbeck 2000, Mack *et al.* 2000). En fait, si l'adaptation des populations introduites n'est pas remise en cause, son rôle dans l'invasion, plus particulièrement dans la naturalisation, est contesté.

L'adaptation est parfois considérée comme un processus trop lent. Par exemple, les espèces introduites qui occupent une niche préalablement vide n'auraient peut être pas besoin d'adaptation pour devenir envahissantes, même si elles s'adaptent bien sûr à leur nouvel environnement au cours des générations (Encadré II).

C.2.e. hybridation

L'évolution de caractères adaptés à l'environnement d'introduction peut aussi se faire par hybridation avec des espèces locales et par l'introgression de gènes à forte valeur sélective (Abbott *et al.* 2003). Plusieurs populations envahissantes de plantes sont issues de l'hybridation d'une espèce indigène et d'une espèce introduite (Vilà & D'Antonio 1998, Vilà *et al.* 1998, Ayres *et al.* 1999, Weber & D'Antonio 1999, Bleeker 2003) ou de deux espèces allogènes (O'Hanlon *et al.* 1999, Milne & Abbott 2000). Certains de ces hybrides sont maintenant considérés comme de nouvelles espèces : *Spartina anglica* est issue de l'hybridation entre une espèce indigène en Angleterre (*S. maritima*) et une espèce allogène nord-américaine (*S. alterniflora*, Fig. 12A). Cet hybride originaire d'Angleterre est d'ailleurs maintenant envahissant en Bretagne où il fut introduit au début du XX^{ième} siècle (Baumel *et al.* 2001). Ces phénomènes d'hybridation s'observent aussi chez les algues (Durand *et al.* 2002) et les animaux (Pfenninger *et al.* 2002, Facon *et al.* 2005).

La phase d'établissement de populations indigènes viables dans leur environnement d'introduction est la phase la plus sensible du processus d'invasion. La population, une fois introduite, subit en effet de fortes pressions. La première est démographique, les populations de petite taille sont en effet très fragiles. La deuxième est écologique, les populations introduites sont confrontées à un environnement physique et biotique différent de leur environnement d'origine. Enfin, la pression de sélection exercée par l'environnement d'introduction explique que la naturalisation de ces populations s'accompagne d'une adaptation parfois rapide, facilitée par l'hybridation avec les espèces locales.

C.3. Prolifération

La dernière phase du processus d'invasion biologique est caractérisée non seulement par une explosion démographique des populations naturalisées, mais aussi par une expansion géographique, souvent très rapide (Encadrés I, II et III). Les habitats envahis peuvent se limiter aux milieux anthropiques (milieux agricoles, par exemple). Cependant, on observe souvent, après une première phase de colonisation de milieux anthropiques, une deuxième phase d'invasion des milieux naturels (Williamson 1996, Richardson *et al.* 2000b). La prolifération nécessite que l'espèce naturalisée soit capable de se disperser, mais aussi qu'elle soit capable d'établir des populations viables dans de nouveaux milieux, parfois différents du milieu d'introduction.

C.3.a. capacités de dispersion

Les capacités de dispersion des espèces influencent fortement les vitesses d'expansion démographique et géographique. Une espèce capable de se disperser à longue distance colonisera plus rapidement de nouveaux milieux (Shigesada & Kawasaki 2002). Il semblerait en fait que la plupart des expansions géographiques ne se produisent pas selon un modèle simple de diffusion spatiale, mais plus vraisemblablement selon un modèle combinant de l'expansion par diffusion simple et des événements plus rares de dispersion à longue distance (Shigesada & Kawasaki 1997, Shigesada & Kawasaki 2002, Hastings *et al.* 2005).

En outre, l'augmentation des capacités de dispersion des espèces naturalisées pourrait être sélectionnée, favorisant ainsi leur prolifération. L'évolution de la morphologie des ailes de trois

espèces de papillons et de deux espèces de criquets a par exemple permis l'expansion récente des aires de répartition de ces espèces en Angleterre (Hill 1999, Thomas *et al.* 2001).

C.3.b. expansion et établissement de nouvelles populations

Les événements de dispersion à longue distance sont à l'origine de la fondation de petites populations dans de nouveaux milieux de l'aire d'introduction. Les mécanismes précédemment décrits liés à l'introduction – notamment les effets de fondation – et à l'établissement interviennent donc aussi pendant la phase de prolifération. Nous ne les détaillons pas à nouveau ici, mais précisons comment ils participent au processus de prolifération. L'effet Allee, par exemple, réduit la vitesse d'expansion des populations introduites (Garrett & Bowden 2002), comme c'est le cas pour *Spartina alterniflora* (Poaceae) dans la baie de Willapa (Davis *et al.* 2004, Taylor *et al.* 2004, Fig. 12). La dépression de consanguinité réduirait les capacités de colonisation de *S. alterniflora* dans la baie de San Francisco en limitant la production de graines (Daehler 1999). De même, sans prise en compte de la stochasticité démographique, les modèles d'expansion des populations envahissantes surestiment les vitesses de propagation (Snyder 2003).

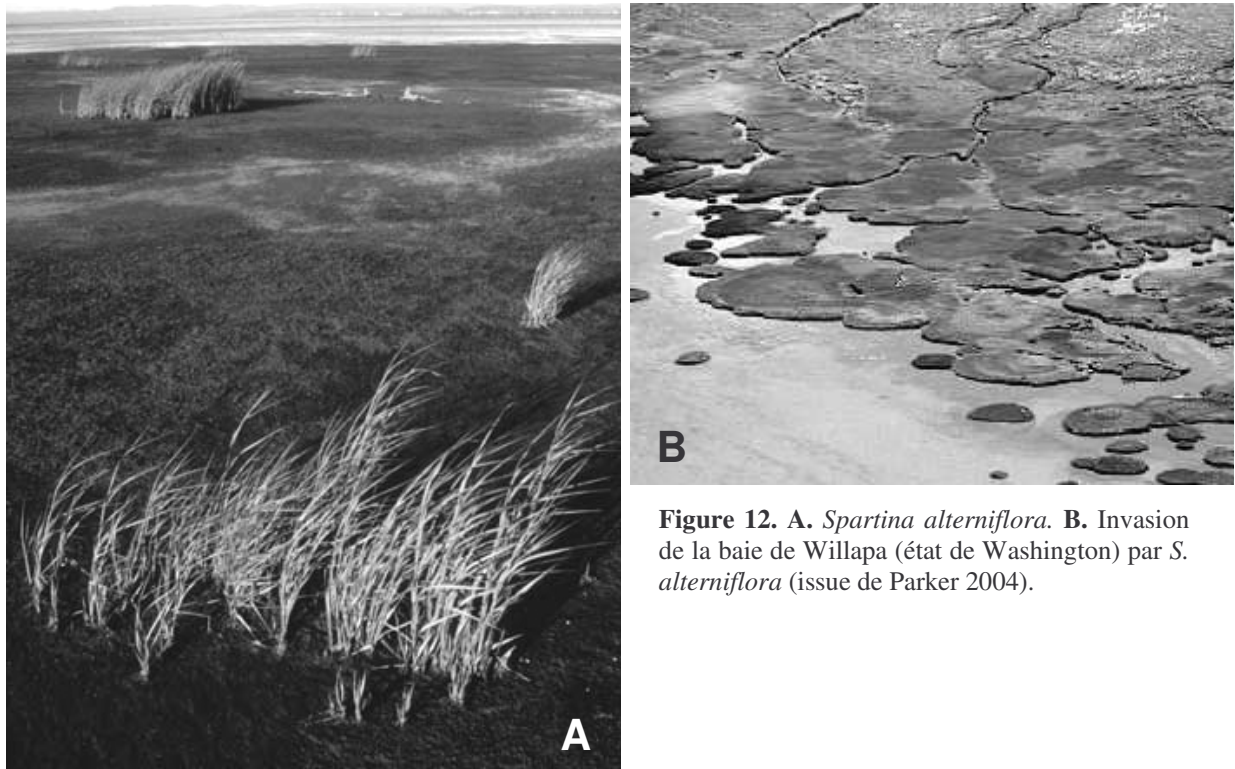


Figure 12. A. *Spartina alterniflora*. B. Invasion de la baie de Willapa (état de Washington) par *S. alterniflora* (issue de Parker 2004).

Par ailleurs, si la prolifération d'une espèce envahissante dans l'environnement d'introduction se fait par une succession d'événements de dispersion à longue distance, les populations subissent une série de goulots d'étranglement qui peuvent très fortement réduire la diversité génétique, bien plus qu'un seul événement de fondation (Estoup *et al.* 2001, Clegg *et al.* 2002, Estoup & Clegg 2003, Walker *et al.* 2003, Estoup *et al.* 2004). *A contrario*, l'expansion rapide des populations introduites limite fortement les pertes de diversité génétique par dérive génétique (Zeisset & Beebee 2003, Zenger *et al.* 2003).

C.3.c. plasticité et adaptation locale

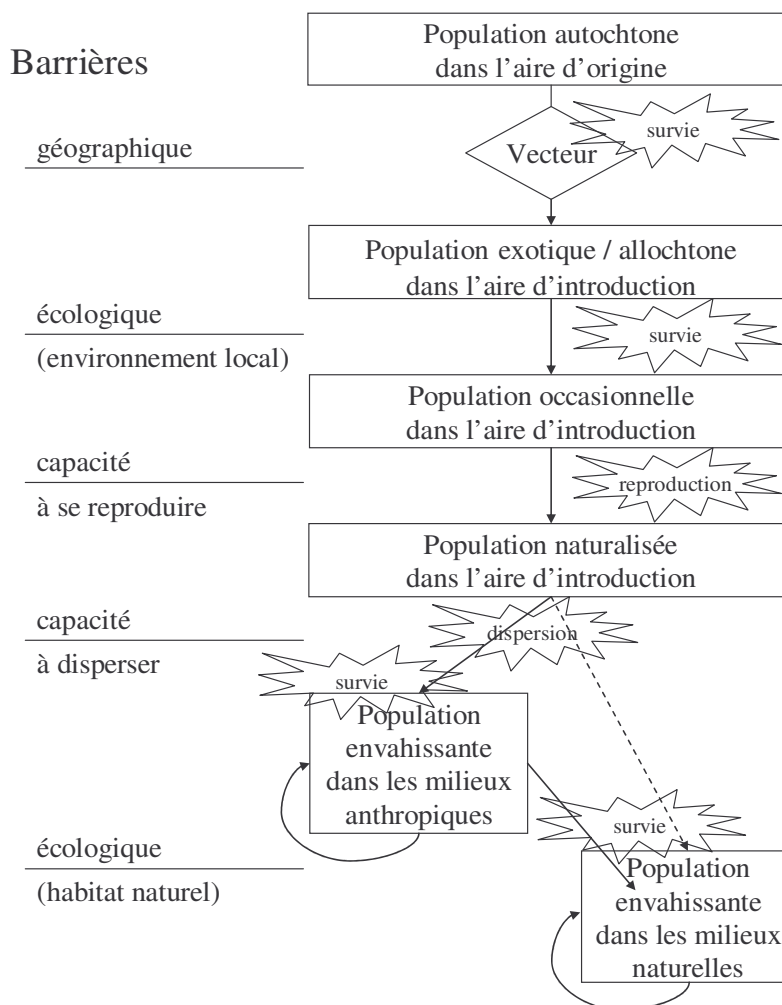
Les environnements d'introduction sont souvent très hétérogènes, surtout lorsqu'ils correspondent à de grandes régions géographiques, voire à des continents entiers. Le lapin *O. cuniculus* a par exemple envahi toute l'Australie (à l'exception des zones tropicales) où il est confronté à des climats très variés : tempérés et désertiques (Encadré I). L'hétérogénéité des habitats est aussi la conséquence de différences latitudinale, édaphique (caractéristiques du sol) ou d'anthropisation (agro-écosystèmes). L'espèce envahissante doit alors être suffisamment plastique (Baker 1974, Parker *et al.* 2003), ou capable de s'adapter rapidement à différentes conditions locales (Lambrinos 2004 et Hastings *et al.* 2005 insistent sur le rôle que pourrait jouer l'adaptation locale dans l'expansion). Sexton *et al.* (2002) proposent même un modèle conceptuel dans lequel la combinaison de la plasticité phénotypique et de l'adaptation locale augmenterait les capacités d'invasion. La plasticité phénotypique permettrait à l'espèce de s'établir dans de nouveaux milieux et la sélection favoriserait l'adaptation locale et augmenterait les capacités d'invasion locale. Une augmentation de la plasticité phénotypique peut d'ailleurs être sélectionnée au cours de l'expansion géographique, comme dans le cas du lapin en Australie (Williams & Moore 1989b).

Plusieurs études ont permis de détecter des adaptations aux conditions locales. Par exemple, la taille des oreilles et la longueur du corps des lapins varient suivant les climats en Australie (Williams & Moore 1989b, Encadré I). Certains gradients génétiques se créent ainsi au cours de l'expansion géographique suivant des gradients environnementaux. Par exemple, la taille des ailes de drosophiles allogènes augmente avec la latitude en Amérique du Nord (Huey *et al.* 2000). Plusieurs exemples d'adaptation locale des plantes à la latitude sont aussi à l'origine de gradients génétiques dans l'aire d'introduction (Weber & Schmid 1998, Maron *et al.* 2004b). De même, les populations canadiennes de panic pied-de-coq (*Echinochloa crusgalli*, Poaceae), adaptées à des climats très froids, sont issues de populations allogènes nord-américaines situées plus au sud (Roy *et al.* 2000).

C.3.d. flux de gènes et adaptation locale

Il a été démontré théoriquement que les flux de gènes depuis le foyer d'introduction vers les limites de l'aire de répartition de l'espèce introduite limitent l'adaptation locale en important des gènes issus d'un environnement local différent (le foyer) et donc « mal adaptés » (Kirkpatrick & Barton 1997, García-Ramos & Rodríguez 2002, Lenormand 2002). Ces flux de gènes, en limitant l'adaptation locale des populations, limiteraient la vitesse de prolifération (García-Ramos & Rodríguez 2002). L'importance de ce mécanisme n'a pas encore été démontrée expérimentalement, mais nous pouvons supposer que les événements rares de dispersion à longue distance qui permettent la fondation de populations isolées favorisent l'adaptation locale, contrairement à des événements de dispersion à courte distance plus fréquents. Ces événements pourraient donc jouer un rôle important dans l'expansion géographique des populations envahissantes.

Figure 13. Les différentes barrières franchies au cours de l'invasion.



Le succès d'une espèce introduite peut se résumer par sa capacité à franchir différentes « barrières » dans le nouvel environnement (Richardson et al. 2000b, Fig. 13). Plusieurs mécanismes démographiques, écologiques et évolutifs interviennent à chacune de ces étapes.

(1) La première barrière est géographique. Pour la franchir, la population prélevée dans l'environnement d'origine doit survivre au transport.

(2) La deuxième barrière est écologique. Divers mécanismes démographiques (effet Allee et stochasticités) interviennent durant cette étape très sensible et fragilisent la population introduite. Les relations que développe l'espèce allogène avec son nouvel environnement sont cruciales pour sa survie.

(3) La troisième barrière est celle de la reproduction. Elle est limitée, entre autres, par la dépression de consanguinité, élevée dans les populations de petite taille. L'adaptation des populations dans le nouvel environnement qui améliore les capacités de survie et de reproduction jouerait un rôle central dans de nombreux cas (Lee 2002).

(4) Enfin, une espèce envahissante est capable de franchir la barrière de la dispersion et d'établir de nouvelles populations dans des milieux variés. La capacité de dispersion d'une espèce détermine en partie la vitesse d'invasion. Plasticité et adaptation locale favorisent aussi l'expansion géographique des populations introduites.

D. Comprendre les invasions biologiques

Nous avons présenté dans la partie précédente les mécanismes associés aux différentes étapes d'une invasion biologique, chacune de ces étapes correspondant au franchissement d'une barrière (Fig. 13). Dans cette partie, nous proposons, en nous fondant sur les mécanismes précédemment décrits, d'expliquer pourquoi une population donnée envahit un écosystème précis. En d'autres termes, il s'agit de comprendre pourquoi certaines populations réussissent à franchir les différentes barrières alors que d'autres n'y parviennent pas. Historiquement, la première approche utilisée pour répondre à cette question fut la recherche des caractéristiques écologiques ou génétiques des populations envahissantes. Après avoir présenté ces recherches, nous exposons dans une deuxième partie l'étude des caractéristiques des écosystèmes qui favoriseraient l'invasion par des populations allogènes. Enfin, nous présentons une approche plus évolutive, fondée sur l'étude de l'association entre l'espèce exotique et l'écosystème d'introduction.

D.1. Caractéristiques des espèces envahissantes

En cherchant à prédire quelles espèces sont des envahisseurs potentiels, nombre de chercheurs ont étudié les caractéristiques écologiques ou génétiques des espèces envahissantes (Kolar & Lodge 2001). L'approche la plus informative consiste à comparer les caractéristiques des espèces qui franchissent une étape donnée à celles des espèces introduites qui n'ont pas réussi à franchir cette même étape. Malheureusement, peu de données sont disponibles sur les espèces introduites ou établies mais non envahissantes. Les caractéristiques facilitant le franchissement d'une étape ont donc parfois été confondues avec celles de l'étape suivante. Les traits favorisant l'introduction ont en effet souvent été associés, à tort, à l'établissement (Blackburn & Duncan 2001b). Une autre approche, beaucoup moins satisfaisante, consiste à comparer dans une même région géographique les caractéristiques des espèces envahissantes (ou des espèces naturalisées) à celles des espèces compétitrices indigènes (Sutherland 2004). En outre, la non indépendance phylogénétique des données (Harvey & Pagel 1991) a longtemps été négligée (par exemple Moulton & Pimm 1983, Veltman *et al.* 1996). La plupart des comparaisons qui sont actuellement réalisées en biologie des invasions sont des analyses comparatives (Fisher & Owens 2004).

Beaucoup de données historiques sont disponibles sur les introductions d'oiseaux (Duncan *et al.* 2003). Ce groupe a donc été particulièrement étudié pour déterminer les caractéristiques qui permettent aux espèces de franchir les différentes étapes des bioinvasions (Kolar & Lodge 2001, Fisher & Owens 2004). Nous avons enregistré une trentaine d'études de ce type. Beaucoup de ces études sont limitées à l'invasion d'îles (Cassey 2003), notamment la Grande Bretagne (O'Connor 1986), la Nouvelle Zélande (Veltman *et al.* 1996, Duncan 1997, Sorci *et al.* 1998, Duncan *et al.* 1999, Sol & Lefebvre 2000, Cassey 2001) ou Hawaii (Moulton & Pimm 1983, Moulton 1993). Cependant, des études plus récentes utilisent des jeux de données plus complets, à l'échelle de la planète (Blackburn & Duncan 2001a, Cassey 2002, Cassey *et al.* 2004, Cassey *et al.* 2004, Møller & Cassey 2004). La plupart de ces études ne s'attachent malheureusement qu'aux caractéristiques qui permettent l'établissement des espèces introduites (Veltman *et al.* 1996, Sorci *et al.* 1998, Blackburn & Duncan 2001a, Cassey 2002, Cassey 2003, Cassey *et al.* 2004, Møller & Cassey 2004).

Les données sur les plantes sont en revanche beaucoup plus rares. Certaines études comparent les caractéristiques d'espèces envahissantes avec celles d'espèces sœurs originaires du même

environnement mais non envahissantes (Rejmanek 1996, Rejmanek & Richardson 1996, Goodwin *et al.* 1998). Il est alors impossible de savoir à quelle étape ces caractéristiques sont associées (Kolar & Lodge 2001). Cependant, quelques études ont été entreprises entre espèces introduites non envahissantes et espèces envahissantes, confondant ainsi seulement les étapes de l'établissement et de la prolifération (Reichard & Hamilton 1997, Smith & Knapp 2001).

D.1.a. caractéristiques associées à l'introduction des espèces

En ce qui concerne l'étape d'introduction, nous ne disposons que d'une étude récente sur les Psittaciformes (perroquets, Cassey *et al.* 2004). La probabilité de franchir l'étape de l'introduction, c'est-à-dire la barrière géographique, semble liée à la "disponibilité" d'individus pour le prélèvement et le transport. Les espèces rares et menacées ou celles dont l'aire de répartition est restreinte ont peu de chance d'être prélevées accidentellement pour être transportées puis introduites dans de nouveaux environnements. *A contrario*, les espèces dont l'aire originelle de répartition est étendue, celles se situant dans des régions géographiques où le trafic commercial est intense, celles qui sont déjà envahissantes dans certaines régions du globe ou celles qui sont vendues comme animaux de compagnie sont plus fréquemment transportées dans de nouveaux milieux (Cassey *et al.* 2004).

Aucune étude ne teste spécifiquement les caractéristiques associées à l'étape d'introduction chez les plantes. La superficie de l'aire d'origine semble pourtant corrélée avec la probabilité d'invasion dans une étude comparant les caractéristiques des espèces européennes envahissantes en Amérique du Nord avec celles de leurs espèces sœurs européennes non envahissantes (comparaison par paire d'espèces sœurs pour s'affranchir des problèmes de non indépendance : Goodwin *et al.* 1998). Comme dans le cas des oiseaux, cette corrélation peut s'expliquer par une plus grande chance de prélèvement de ces espèces ; cependant elle pourrait aussi être le résultat d'une plus grande plasticité ou d'une plus grande capacité d'adaptation locale de ces populations, favorisant la prolifération et non l'introduction.

L'introduction d'espèces est en outre fortement dépendante des activités humaines, notamment l'agriculture ou la pêche. Les espèces qui y sont associées sont donc préférentiellement transportées : végétaux d'ornementation, animaux de compagnie, espèces forestières et piscicoles productives, espèces utilisées pour le contrôle biologique, parasites et adventices des végétaux commercialisés...

D.1.b. caractéristiques associées à l'établissement des espèces

La première des caractéristiques qui affecte la probabilité d'établissement des espèces d'oiseaux introduites est la pression d'introduction, c'est-à-dire le nombre d'individus relâchés lors d'une introduction et le nombre d'introductions indépendantes d'individus de cette espèce (Veltman *et al.* 1996, Cassey *et al.* 2004, Fig. 14). En effet, plus la population introduite est grande, moins elle est sujette aux mécanismes démographiques (stochasticités démographique et environnementale et effet Allee) et génétiques (dépression de consanguinité et dérive) qui tendent à la fragiliser (Partie 1.C2).



Figure 14. Etourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris* L.). Introduit d'Europe dans l'état de New York au XIX^{ème} siècle, il est l'un des oiseaux les plus répandus en Amérique du Nord. Son établissement ne fut cependant observé qu'après huit introductions (Sax & Brown 2000).

La proximité écologique des aires d'origine et d'introduction contribue aussi à l'établissement (Blackburn & Duncan 2001a). Une espèce s'installera plus facilement dans un environnement situé dans la même région biogéographique que celle d'origine (Cassey 2003).

La taille corporelle des individus et les plasticités écologiques et comportementales, notamment au niveau du régime alimentaire, facilitent la survie des adultes introduits et leur reproduction, et sont corrélées au succès de l'établissement des espèces introduites d'oiseaux (Sol & Lefebvre 2000, Cassey 2002, Cassey *et al.* 2004). Les espèces sédentaires implantent plus facilement des populations dans l'environnement d'introduction que les espèces migratrices (Veltman *et al.* 1996, Duncan *et al.* 1999, Cassey 2002, Cassey *et al.* 2004). De même, les espèces monochromatiques (mâles et femelles de couleurs semblables) ont plus de chance d'établir des populations viables (Sorci *et al.* 1998, Cassey 2002, Cassey *et al.* 2004). En effet, les femelles des espèces monochromatiques ont en moyenne un succès reproducteur plus fort que celles des espèces dichromatiques (Legendre *et al.* 1999). La sélection sexuelle limite les possibilités d'appariements entre partenaires, créant ainsi un effet Allee (Møller & Legendre 2001) qui fragilise les populations introduites.

La taille des plantes ainsi que la longueur de la période de floraison sont significativement plus grandes pour les espèces de plantes envahissantes. Ces deux caractéristiques favorisent certainement l'établissement de populations viables en augmentant la survie des adultes et les capacités de reproduction des populations introduites (Goodwin *et al.* 1998). Une petite taille de graines et une période juvénile courte sont des caractéristiques associées à la production de nombreuses graines et le développement rapide des individus qui favorisent aussi l'établissement et certainement la prolifération (Richardson *et al.* 1990, Rejmanek 1996, Rejmanek & Richardson 1996, Reichard & Hamilton 1997).

En outre, le mode de reproduction des plantes semble être un facteur important intervenant dans l'établissement des plantes allogènes (Barrett & Richardson 1986, Barrett & Husband 1990, Barrett 1992). L'autofécondation et l'apomixie favoriseraient l'établissement d'un petit nombre d'individus lors de l'introduction (Barrett & Richardson 1986, Barrett & Husband 1990, Barrett 1992) alors que les plantes allogames seraient sujettes à un effet Allee et aux stochasticités environnementales et démographiques. Ces observations sont à mettre en relation avec la loi de Baker (Baker 1955, Baker 1962) qui stipule que la plupart des espèces de plantes qui se sont installées sur les îles éloignées des continents sont auto-compatibles. La reproduction végétative favoriserait de la même façon l'invasion des plantes (Richardson *et al.* 1990, Rejmanek 1996, Reichard & Hamilton 1997).

D'autre part, dans une étude de la distribution des plantes envahissantes dans les différents clades phylogénétiques, Daehler (1998) a remarqué que très peu d'espèces d'Orchidées sont envahissantes (Fig. 15). Il explique ce fait par la nécessité qu'ont ces plantes de s'associer avec des insectes pollinisateurs ou avec des mycorhizes du sol pour se développer. Ainsi, la dépendance trop grande de certaines plantes à des mutualistes (mycorhizes, pollinisateurs ou animaux dispersant les graines) réduirait les chances d'établissement des espèces envahissantes.



Figure 15. *Spathoglottis plicata*, une des deux seules Orchidées envahissantes au monde. Introduite à Hawaii, elle s'est associée à des mycorhizes dont on ne sait si elles sont indigènes ou allogènes (Richardson *et al.* 2000a).

Des études s'intéressant à d'autres groupes phylogénétiques que les oiseaux et les plantes à graines ont confirmé certaines corrélations avec le succès d'établissement, comme l'effort d'introduction chez les mammifères ongulés (Forsyth & Duncan 2001) ou la taille corporelle chez les mollusques bivalves (Roy *et al.* 2001, Roy *et al.* 2002).

D.1.c. caractéristiques associées à la prolifération

Les espèces dont l'aire de répartition d'origine est étendue semblent plus aptes à franchir l'étape de la prolifération (Williamson & Fitter 1996b, Duncan *et al.* 2001). Cette corrélation s'explique par le fait que ces espèces présentent une grande plasticité phénotypique, ou une grande variabilité génétique, qui leur permet de répondre à différentes conditions environnementales, dans leurs aires d'origine et d'introduction (Gray 1986).

Les capacités et les modes de dispersion des espèces déterminent aussi l'étape de prolifération (Kolar & Lodge 2001). Par exemple, la dispersion biotique des graines semble liée au caractère envahissant des arbres (Reichard & Hamilton 1997), notamment des pins (Richardson *et al.* 1990).

Plusieurs problèmes persistent cependant dans les études qui cherchent à déterminer les caractéristiques qui prédisposent une espèce à devenir envahissante. Comme nous l'avons vu, la distinction entre les différentes étapes de l'invasion a malheureusement rarement été faite, rendant difficile la détection de certaines caractéristiques (Kolar & Lodge 2001). Les stratégies permettant le franchissement d'une des barrières à l'invasion (Fig. 13) sont en effet parfois contradictoires avec celles permettant à l'espèce de franchir une autre barrière. Par exemple, le comportement migratoire des oiseaux semble constituer un handicap à l'établissement de populations locales mais, une fois l'espèce établie, il assure une bonne dispersion et donc une meilleure prolifération (Kolar & Lodge 2001). De même, les stratégies *r* et *K* sont associées à deux étapes de l'invasion. La stratégie *K* favoriserait l'établissement des espèces face à leurs nouveaux compétiteurs (Petren & Case 1996, Byers 2000, Davis 2003, Duyck *et al.* 2004) alors que la stratégie *r* faciliterait la prolifération (Lodge 1993). En outre, les caractéristiques écologiques que nous avons précédemment détaillées sont parfois corrélées entre elles, perturbant l'interprétation des résultats en termes de compréhension du phénomène des invasions. Les caractéristiques écologiques sont d'ailleurs parfois aussi associées à des caractéristiques génétiques. Ainsi, le niveau de ploïdie, qui semble corrélé à la plasticité phénotypique, est-il une caractéristique fréquente des plantes envahissantes (Gray 1986, Amsellem *et al.* 2001a, Lafuma *et al.* 2003).

En conclusion, de nombreuses caractéristiques écologiques, voire génétiques, sont associées aux capacités qu'ont les espèces à franchir les barrières à l'invasion. L'ensemble de ces caractéristiques est utile pour définir les risques associés à l'invasion possible d'une espèce (Kolar & Lodge 2001). Il semble cependant difficile de déterminer une stratégie générale permettant l'invasion du fait de l'existence de trop d'exceptions (Roy 1990, Mack 1996).

D.2. Caractéristiques des écosystèmes et communautés envahis

Les caractéristiques des communautés et des écosystèmes interviennent aussi dans le processus d'invasion. Certains écosystèmes semblent en effet plus sensibles à l'invasion que d'autres, notamment les écosystèmes insulaires. Les écosystèmes tempérés seraient, en outre, plus atteints par les bioinvasions que les écosystèmes tropicaux (Hewitt 2002). Charles S. Elton (1958) supposa que les écosystèmes les plus riches en nombre d'espèces sont certainement les moins sensibles aux invasions biologiques. Cette hypothèse, la résistance biotique des écosystèmes, est actuellement à l'origine de

nombreux travaux. Le débat sur l'existence d'un lien entre la diversité d'une communauté et sa stabilité (Tilman & Downing 1994) a récemment stimulé les recherches dans ce domaine (Prieur-Richard & Lavorel 2000).

D.2.a. diversités spécifique et fonctionnelle des communautés

L'importance de la diversité d'une communauté pour la productivité et la stabilité de l'écosystème a récemment été beaucoup débattue. Plus la communauté est diverse, plus elle serait productive et stable (McCann 2000). La stabilité est généralement définie comme la résistance à des perturbations, notamment à l'introduction d'espèces exotiques. Les communautés les plus diverses seraient ainsi les plus résistantes à l'invasion, et les moins diverses, les moins résistantes. Des expériences de terrain ont en effet montré que la diversité spécifique réduit le nombre d'espèces allogènes qui s'établissent ainsi que le nombre de celles qui prolifèrent. La plupart de ces expériences ont été menées sur des communautés de plantes (Tilman 1997, Knops *et al.* 1999, Naeem *et al.* 2000, Prieur-Richard *et al.* 2000, Levine 2001, Kennedy *et al.* 2002, mais voir Dukes 2001). Des résultats semblables ont cependant été observés dans des communautés de zooplanctons (Shurin 2000) et d'invertébrés marins sessiles (Stachowicz *et al.* 1999), plus précisément de tuniciers (Stachowicz *et al.* 2002).

Des observations de terrain semblent cependant révéler, à une plus grande échelle spatiale, une corrélation positive entre les diversités spécifiques des communautés indigènes et allogènes de plantes (Planty-Tabacchi *et al.* 1996, Lonsdale 1999, Smith & Knapp 1999, Stohlgren *et al.* 1999, Sax 2002, Bruno *et al.* 2004). Cette relation semble simplement refléter les différences, entre milieux, de ressources et de lumière disponibles (Foster *et al.* 2002). Les milieux "riches" comportent beaucoup d'espèces indigènes et exotiques, contrairement aux milieux "pauvres" qui ne peuvent supporter que peu d'espèces. Cette corrélation positive à l'échelle du paysage ne remet donc pas en cause la corrélation négative observée à l'échelle de la communauté (Byers & Noonburg 2003, Fridley *et al.* 2004, Knight & Reich 2005).

La relation entre diversité spécifique et résistance à l'invasion s'explique en partie par une meilleure utilisation des ressources, l'espace entre autres, dans les communautés riches en espèces, en laissant peu de disponibles pour les espèces introduites (Stachowicz *et al.* 2002, Levine *et al.* 2004). Cette hypothèse est d'ailleurs confirmée par le fait que la composition fonctionnelle est corrélée à la résistance à l'invasion (Prieur-Richard *et al.* 2002a), parfois plus fortement que ne l'est la diversité spécifique (Crawley *et al.* 1999).

D.2.b. relations interspécifiques

Comme nous l'avons vu dans la partie 1.C2, les relations interspécifiques que développe l'espèce introduite dans la nouvelle communauté jouent un rôle important. La présence de certains mutualistes, mycorhizes ou pollinisateurs, par exemple (Richardson *et al.* 2000a, Olesen *et al.* 2002), favorise l'établissement et la prolifération des espèces introduites ("facilitation", Bruno *et al.* 2003), tandis que la présence de certains compétiteurs (Thébaud *et al.* 1996, Erneberg 1999, Hamilton *et al.* 1999, Levine 2001, Mazia *et al.* 2001, Lambrinos 2002, Seabloom *et al.* 2003), parasites (Torchin & Mitchell 2004) ou prédateurs (Erneberg 1999, Case & Crawley 2000, Lambrinos 2002, Prieur-Richard *et al.* 2002b) les limite. Une récente méta-analyse a permis de confirmer le rôle de ces différentes interactions dans la résistance biotique à l'invasion de plantes (Levine *et al.* 2004). En outre, compétiteurs, prédateurs, parasites et mutualistes ont des effets combinés. Les capacités compétitives de deux espèces de *Centaurea* introduites en Amérique du nord augmentent, ou diminuent, selon l'espèce indigène compétitrice considérée, avec la présence d'une communauté fongique du sol

(Callaway *et al.* 2003, Callaway *et al.* 2004a, Fig. 16). Par ailleurs, la pression d'herbivorie sur deux espèces introduites de *Conyza* (Asteraceae) augmente avec la diversité spécifique de la communauté végétale méditerranéenne indigène (Prieur-Richard *et al.* 2002b). Enfin, les phénomènes de compétition apparente (décrits dans la partie 1.B2) participent aussi à faciliter ou limiter l'invasion des espèces introduites.

L'hypothèse de la "niche vide" est très liée à la notion de résistance biotique des communautés. Si l'espèce introduite n'a pas de compétiteurs, elle occupe alors une niche qui était auparavant vide. En outre, la présence de prédateurs ou de parasites est parfois considérée comme une des dimensions de la niche écologique. L'absence de prédateurs ou de parasites spécialistes dans le nouvel environnement, souvent évoquée comme une cause des bioinvasions (hypothèse du relâchement de la pression des bioagresseurs, voir la partie 1.D3b), peut donc aussi être liée à l'hypothèse de la "niche vide" (Shea & Chesson 2002).



Figure 16. *Centaurea maculosa* Lam. introduite d'Europe en Amérique du nord au début du XX^{ème} siècle.

D.2.c. le cas des îles

Nombre d'invasions se produisent sur des îles, qui semblent plus sensibles aux introductions (Simberloff 1995, Courchamp *et al.* 2003, O'Dowd *et al.* 2003, Blackburn *et al.* 2004). La sensibilité des environnements insulaires a beaucoup été discutée (Simberloff 1995, Sax & Brown 2000). Il semble que plus une île est isolée plus la richesse spécifique qu'elle renferme est faible, laissant de nombreuses niches écologiques vides, potentiellement exploitables par des espèces allogènes (Simberloff 1995, Sax & Brown 2000, Shea & Chesson 2002). Les espèces insulaires, moins nombreuses, sont par ailleurs sujettes à moins de compétition pour une même ressource et seraient donc moins spécialisées que les espèces continentales. Une fois introduites, la compétition serait alors souvent à la faveur des espèces originaires du continent (Sax & Brown 2000). Enfin, les espèces insulaires sont moins adaptées à la présence de prédateurs et sont donc, en cas d'introduction de l'un d'eux, désavantagées face à des compétitrices allogènes.

Les caractéristiques des écosystèmes, principalement les diversités spécifique et fonctionnelle, permettent de comprendre en partie pourquoi certains d'entre eux sont plus touchés par les bioinvasions que d'autres. L'étude de ces caractéristiques, comme de celles des espèces envahissantes, a donc permis de définir quelques généralités (par exemple la résistance biotique des communautés). Cependant, les exceptions sont nombreuses. Tous les écosystèmes sont en effet susceptibles d'être envahis (Lodge 1993, Williamson 1996), mais pas par n'importe quelle espèce. De même, toute espèce est potentiellement envahissante, mais pas dans tous les écosystèmes. Nous proposons donc d'étudier le couple formé par l'espèce allogène et son écosystème d'introduction.

D.3. Paradoxes « évolutifs »

L'association entre une espèce et un écosystème correspond au degré d'adaptation de l'espèce à cet écosystème ou à ses capacités à s'y adapter. Étudier l'association entre une espèce et un écosystème permet donc d'appréhender les bioinvasions, et notamment certaines des caractéristiques précédemment évoquées (parties 1.D1 et 1.D2), sous un nouvel angle, évolutif.

Les caractéristiques de l'espèce introduite sont le résultat de son histoire évolutive dans l'écosystème d'origine. Le degré d'adaptation de l'espèce exotique à son nouvel environnement est donc fortement lié à la proximité écologique des écosystèmes d'origine et d'introduction. Si ces deux écosystèmes sont très proches, on parle alors de « préadaptation » de l'espèce introduite. La proximité des écosystèmes d'introduction et d'origine a en effet été mise en évidence comme un facteur influençant la réussite de l'établissement d'une espèce allogène (partie 1.D1b, Blackburn & Duncan 2001a). De même, la plasticité phénotypique, et particulièrement comportementale, est liée à la capacité d'une espèce à s'établir dans un nouvel environnement (partie 1.D1b, Sol & Lefebvre 2000, Cassey 2002, Cassey *et al.* 2004), puisqu'elle permet l'acclimatation de l'espèce à une gamme plus large d'environnements d'introduction.

En outre, les capacités d'une espèce introduite à s'adapter rapidement à son nouvel environnement sont liées à la quantité de variance génétique disponible, comme le montre la formule du sélectionneur : $R = h^2 \cdot S$, où R est la réponse à la sélection, c'est-à-dire les changements évolutifs adaptatifs, S , la force de sélection et h^2 , l'héritabilité, qui correspond à la part de variance génétique additive de la variance totale des caractères. L'introduction d'un petit nombre de fondateurs limite la quantité de variance présente dans le nouvel environnement, et restreint donc les capacités d'adaptation de l'espèce. La faible probabilité d'établissement des populations introduites de petite taille (partie 1.D1b, Veltman *et al.* 1996, Cassey *et al.* 2004) pourrait ainsi s'expliquer, outre les phénomènes purement démographiques (stochasticités, effet Allee) et les problèmes d'accumulation de mutations délétères (partie 1.C2c), par de faibles potentiels adaptatifs.

La capacité d'une espèce à envahir un nouvel écosystème dépend ainsi de son degré d'adaptation à cet environnement ou de sa capacité à s'y adapter rapidement. Les invasions biologiques soulèvent alors deux paradoxes évolutifs. Pourquoi des populations qui sont adaptées aux conditions environnementales de leur écosystème d'origine sont-elles parfois capables d'envahir un nouvel écosystème où les conditions sont différentes, surpassant parfois en compétition les populations locales (Sax & Brown 2000) ? Par ailleurs, pourquoi les populations introduites qui subissent *a priori* un fort effet de fondation et une forte dérive – et qui présentent donc une faible variance génétique – arrivent-elles à s'adapter à leur nouvel environnement (Allendorf & Lundquist 2003, Frankham 2005) ? Nous pensons que la résolution de ces paradoxes apportera beaucoup à la compréhension des phénomènes d'invasions biologiques.

D.3.a. 1^{er} paradoxe : la contingence

Une réponse au premier paradoxe est simple et nous l'avons déjà évoquée : l'existence de niches vides dans l'environnement d'introduction, particulièrement dans le cas sur les îles. En effet, les îles, pour une même gamme de ressources, possèdent moins d'espèces que les continents ; certaines niches écologiques y sont certainement vides (Sax & Brown 2000). Des espèces venues des continents peuvent alors s'établir, même si elles sont peu adaptées à l'environnement insulaire d'introduction, puisqu'elles n'ont pas de compétiteurs et disposent de ressources pour se développer. Par la suite, la sélection permettra une meilleure adaptation de l'espèce introduite à son nouvel environnement. La prolifération de la couleuvre *B. irregularis* sur l'île de Guam où la ressource « oiseaux » n'était exploitée par aucun prédateur en est un exemple (Encadré II). Certaines niches écologiques sont peut-être aussi inoccupées sur les continents, mais elles sont certainement plus rares.

La contingence historique explique aussi que certains clades allogènes soient plus aptes à exploiter une ressource, sur un continent ou sur une île, que les clades indigènes. Ainsi, les marsupiaux d'Amérique du Sud auraient-ils été de moins bons compétiteurs que la plupart des placentaires qui

occupaient des niches similaires en Amérique du Nord. Lors de la création de l'isthme de Panama, les marsupiaux sud américains, à l'exception des opossums, auraient progressivement disparu sous l'effet de la compétition des placentaires nord-américains (Stehli & Webb 1985). En outre, si moins d'espèces sont présentes sur les îles pour une même gamme de ressources que sur les continents, et si aucune des ressources n'est inexploitée (contrairement à ce qui est supposé dans le paragraphe précédent), alors les espèces insulaires sont plus généralistes, exploitant plusieurs ressources, que les espèces continentales, plus spécialisées. Une fois introduites, ces dernières seraient alors plus compétitives que certaines espèces indigènes insulaires (Sax & Brown 2000).

D.3.b. 1^{er} paradoxe : les perturbations de l'environnement d'introduction

La perturbation des écosystèmes, notamment sous l'action de l'homme, favoriserait l'installation d'espèces allogènes (Lodge 1993, Lozon & MacIsaac 1997, mais voir Kotanen *et al.* 1998). En effet, si l'environnement est perturbé, les espèces locales ne sont plus nécessairement mieux adaptées que les espèces exotiques. Il se peut même que les espèces introduites soient mieux adaptées à l'environnement perturbé, anthropisé. De nombreuses espèces commensales de l'homme, comme le rat, ou plus généralement les espèces adaptées aux écosystèmes transformés par l'homme (adventices des cultures, etc.), prolifèrent ainsi à travers le globe (Vermeij 1991, Lodge 1993, McKinney & Lockwood 1999). De même, la présence d'espèces envahissantes, perturbant l'écosystème envahi,



Figure 17. L'établissement de la grenouille *Rana catesbeiana* en Amérique de l'ouest ne fut possible qu'après l'introduction du poisson exotique *Lepomis macrochirus* (Adams *et al.* 2003).

faciliterait l'établissement d'autres populations introduites (Simberloff & Von Holle 1999, Adams *et al.* 2003, O'Dowd *et al.* 2003, Grosholz 2005). L'introduction de *Lepomis macrochirus*, une espèce allogène de poisson, a ainsi permis l'établissement en Oregon de la grenouille-taureau originaire d'Amérique de l'est (*Rana catesbeiana*, Fig. 17) en réduisant la densité de nymphes de libellules prédatrices des têtards. La facilitation de l'établissement d'espèces allogènes par la présence d'autres espèces exotiques expliquerait pourquoi certaines régions sont particulièrement touchées par le phénomène des bioinvasions (Cohen & Carlton 1998, Ricciardi & MacIsaac 2000).

D.3.c. 1^{er} paradoxe : l'« avantage de l'étranger »

Enfin, déplacées hors de leur écosystème d'origine, certaines populations introduites dans un nouvel environnement seraient avantagées par le changement de communauté. En effet, les espèces d'une même communauté « co-évoluent », développant des mécanismes d'agression, de défense ou de coopération très spécifiques. Introduite dans un nouvel environnement, la population déplacée se trouve alors confrontée à de nouveaux prédateurs, parasites, compétiteurs ou proies qui n'ont développé aucun mécanisme spécifique. Comme nous l'avons vu, les espèces introduites souffrent en partie de ce changement, principalement à cause du manque de mutualistes spécifiques (Richardson *et al.* 2000a). Cependant, les changements de prédateurs, parasites, proies, hôtes ou compétiteurs sont vraisemblablement parfois avantageux. Nous proposons de réunir sous l'appellation « avantage de

l'étranger » plusieurs hypothèses formulées depuis une dizaine d'années qui se réfèrent à divers avantages liés au transfert dans une nouvelle communauté.

L'hypothèse du relâchement de la pression des bioagresseurs (« enemy release », Keane & Crawley 2002 ou « escape from enemy », Wolfe 2002) suggère que la plupart des bioagresseurs – c'est-à-dire les prédateurs, les herbivores et les parasites – d'une population ne sont pas introduits avec elle dans le nouvel environnement. Ainsi débarrassée des agresseurs qui la régulaient, la population introduite est avantagée par rapport aux populations indigènes compétitrices. La population introduite ne doit plus faire face qu'aux prédateurs et parasites généralistes qui se trouvent dans le nouvel environnement, alors que les populations indigènes subissent non seulement la pression de ces généralistes, mais aussi celle de spécialistes (Maron & Vilà 2001, Keane & Crawley 2002, Colautti *et al.* 2004). Il a en effet été mis en évidence que certaines populations végétales allogènes subissent moins d'agression de pathogènes (Wolfe 2002, Beckstead & Parker 2003, Mitchell & Power 2003, Callaway *et al.* 2004b, Torchin & Mitchell 2004) ou d'herbivores (Fenner & Lee 2001, Wolfe 2002, DeWalt *et al.* 2004, Vilà *et al.* 2005) que des populations de la même espèce dans leur aire d'origine, principalement à cause d'une différence du nombre d'espèces d'agresseurs spécialistes (Memmott *et al.* 2000, Wolfe 2002). Des résultats similaires ont été observés pour des populations animales envahissantes (Torchin *et al.* 2001, Torchin *et al.* 2003, Torchin & Mitchell 2004, Fig. 18). Ces différences suggèrent un avantage à être transféré dans une nouvelle communauté, celui de perdre des prédateurs et des pathogènes spécifiques.

Cependant, pour que cette perte permette d'expliquer, en partie au moins, l'invasion, il faut que la diminution des dommages causés par les bioagresseurs se traduise par des avantages au niveau de l'individu, de la population ou de la communauté (Keane & Crawley 2002). Peu de travaux ont étudié ces aspects et les résultats sont encore contrastés. Les individus de l'aire d'invasion seraient en moyenne plus grands et plus vigoureux que ceux de l'aire d'origine (Crawley 1987, Buckley *et al.* 2003, Grosholz & Ruiz 2003, Leger & Rice 2003). Torchin et Mitchell (2004) ont proposé que cette augmentation de taille ou de vigueur résulte du relâchement de la pression des bioagresseurs (Fig. 18). Certaines études semblent le confirmer (Torchin *et al.* 2001, Jakobs *et al.* 2004). Cependant, l'augmentation de taille des individus dans l'aire d'introduction n'est pas une règle générale (Thébaud & Simberloff 2001, Vilà *et al.* 2005 mais voir Grosholz & Ruiz 2003).

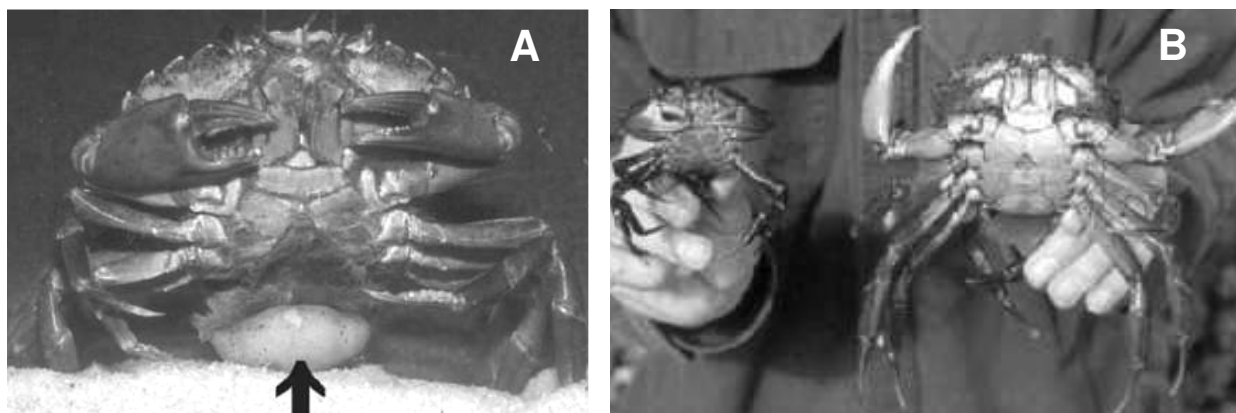


Figure 18. A. Crabe vert européen (*Carcinus maenas*) parasité par un parasite stérilisateur présent sous l'abdomen, la sacculine (*Sacculina carcini*). B. Crabes issus, à gauche, d'une population parasitée de l'aire d'origine, et à droite, d'une population de l'aire d'introduction.

Les populations ne sont pas uniquement régulées par les pressions exercées par les prédateurs et les parasites (contrôle de type « top-down »), elles sont aussi contrôlées par la disponibilité des ressources (contrôle « bottom-up »). Ainsi, si les ressources sont limitantes dans le nouvel environnement, la population introduite ne pourra pas profiter du relâchement de la pression des bioagresseurs (Keane & Crawley 2002). L'utilisation de d'insecticides ou de fongicides permet de tester si les populations de l'aire d'origine sont bien régulées par les agresseurs (DeWalt *et al.* 2004). Trop peu d'études ont pour l'instant comparé les tailles ou les densités des populations introduites par rapport aux populations de l'aire d'origine, mais certaines confirment une augmentation de densité qui pourrait être liée à la diminution de la pression des bioagresseurs (Jakobs *et al.* 2004, Vilà *et al.* 2005).

Au niveau de la communauté, le rôle du relâchement de la pression des agresseurs n'est pas encore clairement démontré comme un avantage compétitif. Les résultats sont pour l'instant contrastés. Certaines études montrent que les espèces introduites souffrent moins des dommages causés par les bioagresseurs que les espèces indigènes, leur conférant ainsi un avantage compétitif (Schierenbeck *et al.* 1994, Siemann & Rogers 2003). *A contrario*, d'autres études comparant dans un même environnement plusieurs espèces de plantes indigènes et introduites ne révèlent pas de différence d'attaques par des herbivores ou des pathogènes (Blaney & Kotanen 2001a, Blaney & Kotanen 2001b, Agrawal & Kotanen 2003).

Une hypothèse intéressante suggère que des individus possédant des mécanismes de défense moins efficaces vont être sélectionnés dans la population introduite en réponse au relâchement de la pression des agresseurs. Ces défenses qui ne sont plus utiles sont en effet coûteuses (Strauss *et al.* 2002). Cette perte de défenses serait donc sélectionnée si une réallocation des ressources vers la reproduction ou les capacités compétitives est possible. Cette hypothèse de l'accroissement évolutif des capacités compétitives (« Evolution of Increased Competitive Ability », EICA), proposée par Blossey et Nötzold (1995), n'a été examinée à notre connaissance que chez les plantes envahissantes. Elle est actuellement fortement débattue, comme lors de la dernière réunion de l'« Ecological Society of America » qui se déroula à Portland du 1^{er} au 6 août 2004 (Withgott 2004). Certaines études ont mis en évidence une plus faible production de défenses contre les herbivores dans les populations introduites en comparaison avec celles de l'aire d'origine. Les individus des populations envahissantes de certaines espèces de plantes arborent en effet moins de trichomes (Blair & Wolfe 2004) ou présentent des niveaux de concentration en divers composés chimiques toxiques plus faibles (Siemann & Rogers 2001, Maron *et al.* 2004a). D'autres études se sont attachées à comparer la résistance aux herbivores ou aux parasites des plantes de l'aire d'introduction et de l'aire d'origine. Les individus des populations introduites seraient moins résistants que ceux des populations de l'aire d'origine aux attaques de spécialistes (Daehler & Strong 1997, Bossdorf *et al.* 2004b, Maron *et al.* 2004a, Wolfe *et al.* 2004) voire de généralistes (Siemann & Rogers 2003). Certaines de ces diminutions de résistance semblent associées à des augmentations de taille ou de production de graines (Siemann and Rogers 2001, Wolfe *et al.* 2004), laissant supposer une réallocation des ressources de la résistance vers la croissance ou la reproduction. De nombreuses autres études n'ont cependant pas détecté de différence de taille, de production de graines ou de capacité de compétition entre populations indigènes et introduites (Willis *et al.* 1999, Willis *et al.* 2000, van Kleunen & Schmid 2003, Vilà *et al.* 2003, Bossdorf *et al.* 2004a, Maron *et al.* 2004a, Maron *et al.* 2004b). En outre, une étude récente a détecté chez les individus des populations envahissantes de *Senecio jacobaea* (Asteraceae) une augmentation de vigueur et de production de graines, ainsi, en contradiction avec l'hypothèse EICA, qu'une plus grande production de composés chimiques de défense, (Stastny *et al.* 2005). Il est donc actuellement difficile d'évaluer le rôle du mécanisme EICA dans les processus d'invasion. D'autre part, les tests de

cette hypothèse doivent être affinés pour prendre en compte non seulement la résistance, mais aussi la tolérance aux agresseurs. Il semble important de faire aussi la différence entre les mécanismes de défense contre les spécialistes et les généralistes (Müller-Schärer *et al.* 2004). Une augmentation de la tolérance ou de la résistance aux généralistes pourrait en effet être sélectionnée aux dépens des mécanismes de défense contre les spécialistes.

L'hypothèse du relâchement de la pression des bioagresseurs (ou celle de l'accroissement évolutif des capacités de compétition) sont liées à l'avantage qu'auraient acquis (ou développé) les populations envahissantes suite à un changement de communautés de prédateurs ou de parasites. Il semble que les populations introduites tireraient aussi avantage des changements de compétiteurs. Plusieurs études montrent en effet que les plantes envahissantes sont allélopathiques (Callaway & Aschehoug 2000, Bais *et al.* 2003, Hierro & Callaway 2003, Callaway & Ridenour 2004, Prati & Bossdorf 2004), c'est-à-dire qu'elles libèrent dans le sol des substances limitant la germination et la croissance d'autres plantes. Ces substances produites ne sont cependant que très peu néfastes pour les plantes compétitrices originaires de la même région, puisqu'elles y sont adaptées (Mallik & Pellissier 2000). En revanche, dans l'environnement d'introduction, les « nouvelles » plantes en compétition avec l'espèce exotique ne sont pas adaptées à ces substances, qui peuvent alors devenir néfastes. Dans les populations envahissantes, une augmentation de production de ces substances seraient alors sélectionnée (« Novel Weapons hypothesis », Callaway & Ridenour 2004).

Transplantée dans un nouvel écosystème, une espèce introduite change aussi la communauté des espèces avec lesquelles elle développe des relations mutualistes (mycorhizes, pollinisateurs, etc). Il est cependant difficile d'imaginer qu'une espèce puisse être avantagée par un changement de mutualistes. En effet, les bénéfices réciproques des mutualistes sont le résultat d'une longue co-évolution. Privée de ses mutualistes, une population introduite a des difficultés à s'établir dans un nouvel environnement (Partie 1.C2a). Certaines études montrent cependant que des plantes introduites profitent plus des mycorhizes du sol que les indigènes (Callaway *et al.* 2001, Callaway *et al.* 2003, Callaway *et al.* 2004a), ou que des plantes exotiques attirent davantage les pollinisateurs que les autochtones (Chittka & Schurkens 2001, Brown *et al.* 2002). S'il existe un mécanisme commun à tous ces exemples permettant d'expliquer qu'une espèce introduite est avantagée par un changement de mutualistes, il est pour l'instant inconnu. Chacun des exemples précédemment cités pourrait n'être qu'un cas particulier. Il est cependant possible d'envisager une sorte d'« avantage du rare » qui expliquerait qu'une espèce introduite puisse davantage bénéficier des mutualistes que les espèces locales.

Le phénomène de compétition apparente (Partie 1.B2) explique également en partie les phénomènes d'invasion. Comme nous l'avons vu, l'espèce introduite est avantagée face à ses compétiteurs par l'intermédiaire des relations de parasitisme, de prédation, voire de mutualisme, qu'elle développe dans son nouvel écosystème. L'histoire adaptative des espèces explique que les parasites ou les prédateurs choisissent d'agresser préférentiellement les espèces indigènes plutôt que les exotiques, engendrant ainsi une compétition apparente. Le mécanisme du choix préférentiel de l'espèce introduite par rapport à l'espèce locale dans le cas des relations mutualistes est, comme précisé dans le paragraphe précédent, inconnu. Et il semble au contraire plus vraisemblable que dans la majorité des cas la compétition apparente par mutualisme soit à la faveur des espèces indigènes.

En conclusion, les hypothèses actuellement proposées dans la littérature scientifique (« enemy release », EICA, « novel weapons ») peuvent être regroupées sous le terme d'« avantage de l'étranger » (Tab. 2). Tous les mécanismes sous-jacents à ces hypothèses dérivent en effet de l'avantage à être introduit dans une nouvelle communauté où les espèces locales n'ont pas évolué en la présence de l'espèce introduite.

<i>Changement de</i>	Avantage direct écologique	Avantage après adaptation
<i>prédateurs et parasites</i>	« enemy-release »	« EICA »
<i>compétiteurs</i>	« Novel weapon »	
<i>mutualistes</i>		?

Tableau 2. Différentes hypothèses proposées et regroupées dans celle de l'avantage de l'étranger.

D.3.d. 2^{ème} paradoxe : sources diverses et hybridation

Si elles réussissent à s'établir, les espèces introduites s'adaptent, souvent rapidement, à leur nouvel environnement (Reznick & Ghalambor 2001, Stockwell *et al.* 2003). Or, comme nous l'avons mentionné, la population introduite subit généralement un effet de fondation et une forte dérive qui limitent la variance génétique présente. Comment expliquer alors que ces populations puissent s'adapter si rapidement à leur nouvel environnement (Allendorf & Lundquist 2003, Frankham 2005) ?

Peu d'études se sont attachées à comparer les diversités génétiques neutres entre populations d'origine et introduites, et encore moins se sont intéressées aux variances génétiques associées à des caractères quantitatifs potentiellement sélectionnés (Eckert *et al.* 1996, Giraud *et al.* 2002). Certaines études démontrent clairement une perte de diversité génétique associée à l'effet de fondation et à la dérive qui s'ensuit (Glover & Barrett 1987, Villablanca *et al.* 1998, Amsellem *et al.* 2000, Baumel *et al.* 2001, Estoup *et al.* 2001). Ces pertes sont particulièrement accentuées après une succession d'événements d'introduction (Leblois *et al.* 2000, Clegg *et al.* 2002, Estoup & Clegg 2003, Walker *et al.* 2003, Estoup *et al.* 2004). Cependant, et assez étonnamment, certaines études ne détectent aucune perte de diversité (Neuffer & Hurka 1999, Stepien *et al.* 2002, Maron *et al.* 2004b) voire révèlent une plus grande diversité génétique dans les populations introduites que dans les populations de l'aire d'origine (Squirell *et al.* 2001, Kolbe *et al.* 2004). Si un grand nombre de fondateurs permet d'expliquer qu'aucune perte de diversité ne soit détectée, il est cependant difficile de comprendre une augmentation de la diversité génétique au sein des populations envahissantes. Des introductions multiples de groupes d'individus originaires de plusieurs populations sources génétiquement distinctes permettraient d'expliquer ce phénomène. Ces introductions multiples ont en effet été mises en évidence dans de nombreux cas (Husband & Barrett 1991, Novak & Mack 1995, Bastrop *et al.* 1998, Neuffer & Hurka 1999, McIvor *et al.* 2001, Novak & Mack 2001, Durand *et al.* 2002, Pfenninger *et al.* 2002, Stepien *et al.* 2002, Facon *et al.* 2003, Walker *et al.* 2003, Kolbe *et al.* 2004, Maron *et al.* 2004b). Elles permettent de transformer de la diversité génétique interpopulationnelle en diversité génétique intrapopulationnelle, comme le confirment les résultats de certaines analyses de variances moléculaires (Husband & Barrett 1991, Kolbe *et al.* 2004).

Ces introductions multiples permettent de résoudre le deuxième paradoxe. Les effets de fondation seraient compensés par des introductions successives de diversité génétique en provenance de populations sources variées. Le nombre d'introductions indépendantes est d'ailleurs un facteur associé au succès de l'établissement des oiseaux (Partie 1.D1b).

En outre, même dans le cas d'une introduction unique, l'expansion rapide de la population exotique peut limiter les effets de la dérive. Aucune différence de diversité génétique n'a en effet été détectée en comparant des populations européennes et australiennes de lapins à l'aide de plusieurs marqueurs microsatellites (Zenger *et al.* 2003). En Australie, l'adaptation des populations de lapin à des conditions climatiques locales (Encadré I) pourrait avoir été facilitée par le maintien d'un polymorphisme génétique. La prolifération rapide en Grande-Bretagne de la grenouille *Rana ridibunda* originaire de Hongrie semble de même avoir limité les effets de la dérive (Zeisset & Beebee 2003).

L'hybridation des espèces introduites avec des espèces locales permet aussi un apport important de diversité génétique. Comme nous l'avons vu dans la partie 1.C2e, les hybridations entre espèces introduites et locales sont fréquentes (Vilà & D'Antonio 1998, Vilà *et al.* 1998, Ayres *et al.* 1999, O'Hanlon *et al.* 1999, Weber & D'Antonio 1999, Milne & Abbott 2000, Baumel *et al.* 2001, Durand *et al.* 2002, Abbott *et al.* 2003, Bleeker 2003). Outre l'avantage direct de la « vigueur hybride », l'introgression d'allèles d'espèces indigènes (ou d'autres espèces envahissantes) par recombinaison permet d'enrichir le pool génétique des populations exotiques en allèles d'adaptation aux conditions locales. Ainsi des introgressions de marqueurs génétiques et morphologiques de *Rhododendron catawbiense* (une espèce nord-américaine) ont-elles été mises en évidence dans les populations de *Rhododendron ponticum* (une espèce originaire de la péninsule ibérique) récemment établies en Grande-Bretagne. Ces introgressions seraient plus nombreuses pour les populations établies dans les régions les plus froides de l'aire d'invasion, en Ecosse, suggérant que l'hybridation a permis aux populations de cette espèce méditerranéenne d'acquérir une résistance au froid (Milne & Abbott 2000). De même, le séneçon *Senecio vulgaris hibernicus*, envahissant en Angleterre, est un hybride entre l'espèce locale *S. vulgaris* et une espèce sicilienne introduite *S. squalidus*. L'hybride possède au locus RAY l'allèle de *S. squalidus* qui induit la production de capitules ligulés. Ces capitules attirent plus les pollinisateurs et s'autofécondent moins que les capitules discoïdes de *S. vulgaris* (Abbott *et al.* 2003).

D.3.e. 2^{ème} paradoxe : évolution des taux de mutation et de recombinaison

Enfin, d'autres mécanismes moins connus et moins étudiés permettraient d'expliquer les capacités des espèces envahissantes à engendrer particulièrement rapidement de la diversité génétique. Chez certaines bactéries, des allèles « mutateurs » permettent d'augmenter fortement (de 100 à 1 000 fois plus) les taux de mutations (LeClerc *et al.* 1996). Ces allèles arborent des mutations sur des gènes codant des protéines de réparation de l'ADN. Une fois modifiées, ces enzymes seraient alors moins efficaces pour réparer l'ADN, le taux de mutation en serait ainsi augmenté (Miller 1996). La plupart des mutations engendrées étant délétères, on a longtemps considéré que de tels allèles mutateurs ne pouvaient qu'être contre-sélectionnés (Liberman & Feldman 1986). Cependant, dans de nouveaux environnements, les allèles mutateurs peuvent être sélectionnés (Sniegowski *et al.* 1997) dans une première phase, par auto-stop avec les allèles d'adaptation qu'ils engendrent (Taddei *et al.* 1997). On parle alors de sélection de second ordre (Tenailon *et al.* 2001). La présence de mutateurs faciliterait ainsi l'adaptation d'espèces introduites dans de nouveaux environnements (phase d'établissement). En outre, puisqu'ils sont sélectionnés par auto-stop, la fréquence de ces mutateurs est supposée être élevée dans les populations introduites. L'expansion de ces populations dans un environnement hétérogène serait alors accélérée par la présence des allèles mutateurs qui permettraient une adaptation locale rapide pendant la phase de prolifération. En retour, le changement constant des pressions de sélection aux marges de l'aire de répartition (en expansion) maintiendrait une fréquence élevée des mutateurs

(B. Genton, données non publiées, présentées à Halle en Allemagne lors de l'atelier de travail de l'ESF « Evolutionary perspective of biological invasions in terrestrial ecosystems », 30/09-03/10/2002, voir Hanfling & Kollmann 2002).

Si ces mécanismes semblent plausibles dans le cas d'invasions d'espèces unicellulaires, comme des bactéries ou des levures, il semble difficile d'imaginer qu'ils puissent participer à l'invasion d'espèces pluricellulaires. De tels allèles mutateurs seraient en effet responsables chez l'homme de tumeurs cancéreuses (Tomlinson *et al.* 1996).

Par contre, il semble que le taux de recombinaison puisse augmenter chez les espèces sexuées (Otto & Barton 1997) par un mécanisme de sélection de second ordre (Tenaillon *et al.* 2001). Des travaux théoriques montrent en effet qu'une augmentation des taux de recombinaison est favorisée dans des environnements qui varient dans le temps (Otto & Michalakis 1998) ou dans l'espace (Lenormand & Otto 2000), ou dans de petites populations (Otto & Barton 2001). Des allèles « recombinateurs » pourraient alors être sélectionnés lors des processus d'invasion biologique puisqu'ils engendreraient des combinaisons bénéfiques d'allèles.

La compréhension des processus d'invasion biologiques, d'abord axée sur la recherche des caractéristiques des espèces envahissantes ou des communautés et des écosystèmes envahis, semble maintenant s'orienter vers la compréhension de deux paradoxes évolutifs : (1) pourquoi une espèce « étrangère » réussit à s'établir dans un écosystème auquel elle n'est pas adaptée et à l'envahir, surpassant parfois des espèces locales et (2) pourquoi les populations envahissantes réussissent ensuite à s'adapter si rapidement à leur nouvel environnement. L'hypothèse de la niche vide, les perturbations mais aussi les avantages résultant du changement d'environnement (notamment la perte des prédateurs et des parasites) permettent de résoudre le premier de ces paradoxes. Les phénomènes d'hybridation intraspécifique entre plusieurs populations sources ou interspécifiques avec des espèces locales ou d'autres espèces introduites permettraient de comprendre le deuxième paradoxe.

*Dans la suite de ce document, nous nous intéressons à *Ambrosia artemisiifolia* L., l'ambrosie à feuille d'armoise, une Asteraceae d'origine nord-américaine envahissante en France dans les vallées du Rhône et de la Saône. Nous proposons de tester les hypothèses du relâchement de la pression des bioagresseurs et de l'accroissement évolutif des capacités de compétition en comparant des populations de l'aire d'origine et de l'aire d'introduction dans des jardins communs, dans l'aire d'introduction, comme dans l'aire d'origine (expérience de transplantation réciproque). Nous proposons aussi, après avoir développé des marqueurs microsatellites, de comparer les diversités et les structures de populations d'origine et d'invasion.*

2

L' invasion de l'ambrosie dans la vallée du Rhône

Résumé

L'ambrosie commune est une Asteraceae d'origine nord-américaine. Introduite aux XVIII^{ième} et XIX^{ième} siècles en Europe, elle est maintenant envahissante dans de nombreux pays d'Europe (France, Italie, Hongrie, Croatie, Ukraine, Russie,...), mais aussi d'Asie (Chine, Japon,...), d'Amérique du Sud et d'Océanie. En France, les vallées du Rhône et de la Saône sont les principaux foyers d'infestation. Cette plante adventice (principalement des champs de tournesol et de maïs) pose des problèmes économiques, mais surtout de santé publique puisque son pollen est très allergène. Nous avons mené des études comparant des populations envahissantes françaises avec des populations nord-américaines de l'aire d'origine dans le but de résoudre les deux paradoxes évolutifs décrits dans la partie précédente. Nous avons tout d'abord suivi des populations sur les deux continents afin de tester l'hypothèse du relâchement de la pression des bioagresseurs. Cette première approche nous a permis de mettre en évidence une importante diminution de la pression d'herbivorie entre les aires d'origine et d'introduction. Une expérience de transplantation réciproque entre le Canada et la France ne nous a en revanche pas permis de détecter de perte de défense, suggérant que l'hypothèse de l'accroissement évolutif des capacités compétitives ne permet pas d'expliquer l'invasion de cette plante en France. En revanche, il se peut que les défenses chimiques, principalement des sesquiterpènes, confèrent un avantage compétitif à l'ambrosie par allélopathie. Nous avons aussi développé des marqueurs microsatellites spécifiques de cette plante afin de comparer diversités et structures en France et en Amérique du Nord. Cette étude révèle que les diversités génétiques des populations françaises sont très importantes et même plus élevées que celles des populations nord-américaines, certainement car les individus introduits en Rhône-Alpes provenaient de plusieurs populations sources.

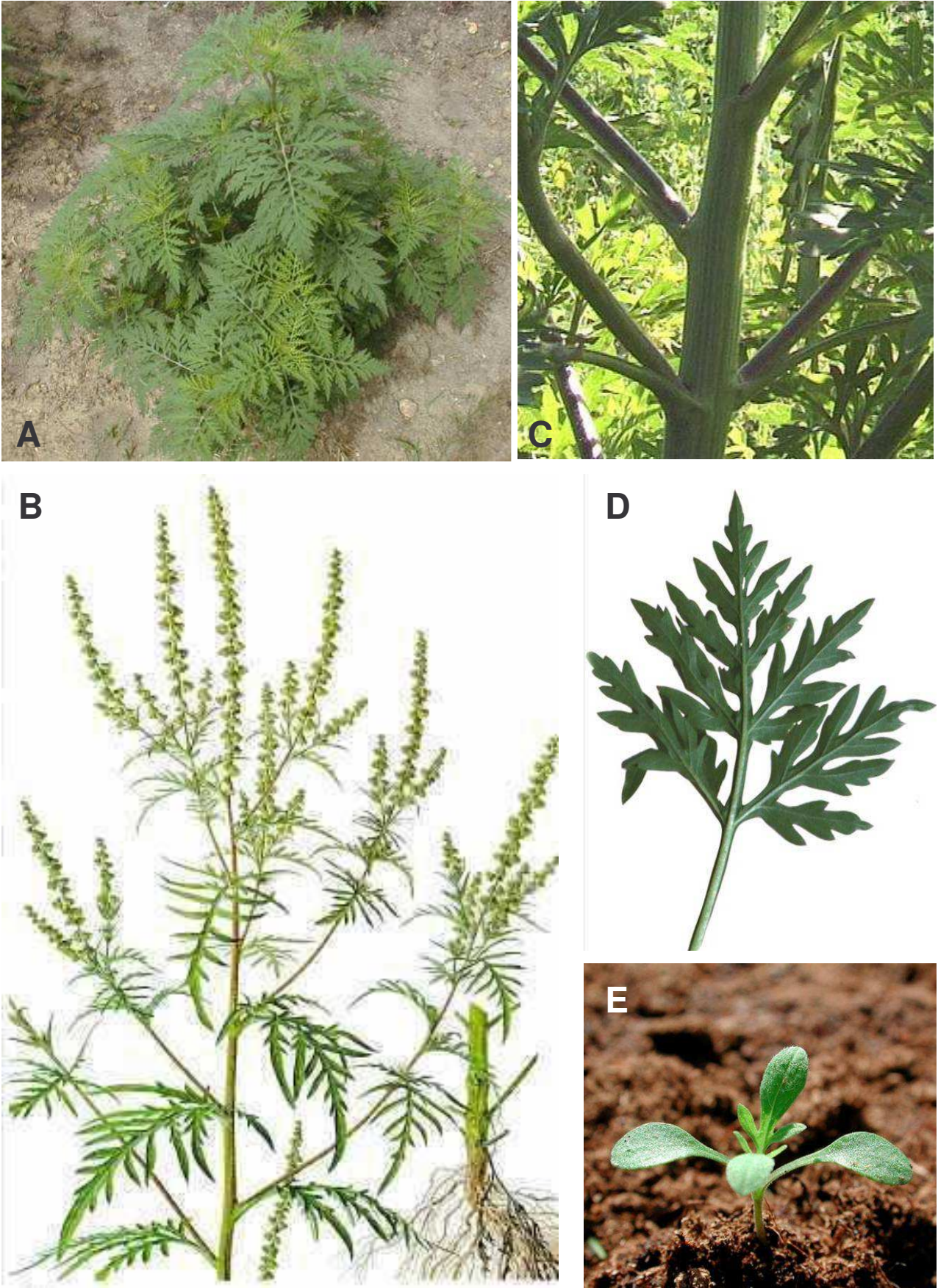


Figure 19. *Ambrosia artemisiifolia* L. A. Pied. B. Planche. C. Tige. D. Feuille. E. Jeune plant avec cotylédons.

A. *Ambrosia artemisiifolia* L.

Les ambrosies (*Ambrosia*) sont des Asteraceae de la tribu des Heliantheae (incluant le tournesol et de nombreuses plantes ornementales : *Cosmos*, *Dahlia*, *Rudbeckia*...) originaires d'Amérique, à l'exception d'*A. maritima*, méditerranéenne. Il semble que l'histoire des ambrosies soit liée à celle de l'agriculture humaine, la plupart de ces espèces étant adventices dans les cultures de maïs et de tournesol. Le pollen d'ambrosie est d'ailleurs utilisé pour détecter les peuplements précolombiens. Le genre *Ambrosia* est maintenant présent sur tous les continents. En France, trois espèces exotiques de ce genre sont connues : *A. trifida*, *A. psyllostachia* et *A. artemisiifolia*. Cette dernière, l'ambrosie commune ou ambrosie à feuilles d'armoise, est l'objet de notre étude. Deux espèces, *A. artemisiifolia* L. et *A. elatior* L., étaient autrefois différenciées au sein de ce qui est aujourd'hui considéré comme une seule espèce ; les deux groupes sont parfois encore mentionnés comme des variétés.

A.1. Description

Ambrosia artemisiifolia L. est une plante annuelle à port buissonnant, dont la hauteur moyenne est comprise entre 60 cm et 1,2 m et le poids sec entre 500 et 800 g (Fig. 19A). La racine est grêle mais dense (Fig. 19B). Les tiges sont robustes, ramifiées, velues, légèrement rougeâtres et ligneuses à la base. Les feuilles sont opposées décussées à la base de la plante, puis après décalage, alternes (Fig. 19C). Elles sont très vertes, pubescentes ou glabres. Les limbes, triangulaires, sont très découpés (Fig. 19D, Bassett & Crompton 1975).

Comme pour toutes les Asteraceae, les fleurs d'*A. artemisiifolia* sont rassemblées en de petits réceptacles, les capitules. Les fleurs et les capitules sont unisexués. Certains individus, rares, ne portent que des fleurs femelles. Cette espèce est donc gynomonioïque, même si elle est communément considérée comme monoïque (Bassett & Crompton 1975). Les capitules mâles sont de petite taille (entre 3 et 5 mm) et forment des petites « clochettes » situées sur les parties supérieures de la plante, à l'extrémité des ramifications (Fig. 20B et C). Au contraire, les capitules femelles ne portent qu'une seule fleur, solidement enfermée dans un involucre de bractées. Elles se situent à la base de l'inflorescence, sous les capitules mâles, et à l'aisselle des feuilles (Fig. 20A). L'ambrosie est anémophile et protandre (les fleurs mâles se développent avant les fleurs femelles). Les fruits sont des akènes munis de 5 à 6 épines qui ne contiennent qu'une seule graine (Fig. 20D et E).

La graine d'ambrosie germe au printemps, les premières plantules sont observées fin avril (Fig. 19E). La plante grandit jusqu'à l'apparition des hampes florales fin juillet. Les fleurs mâles commencent à émettre du pollen en août. La production de pollen s'accroît régulièrement pour atteindre son maximum (le pic pollinique) en septembre. L'émission décroît ensuite jusqu'en octobre. Les graines matures tombent au sol en octobre et novembre.

A.2. Une plante envahissante

Ambrosia artemisiifolia a été introduite pour la première fois en France au XVII^{ème} siècle comme le suggère une planche de l'herbier de Montpellier où figure une nomenclature pré Linnéenne (C. Adolphe com. pers.). Au cours du XVIII^{ème} siècle, la plante fut cultivée en France dans plusieurs jardins botaniques (Paris, Lyon, Montpellier...). Au XIX^{ème} siècle, des plants d'ambrosie furent signalés dans différents ports, notamment Bordeaux, et dans différentes régions rurales (F. Bretonnolle

com. pers. et K. Elias com. pers.). Ces indications suggèrent de possibles introductions par bateaux et dans des lots de semences. Jusqu'à la seconde guerre mondiale, où elle devint commune, l'ambrosie était une plante occasionnelle, limitée à de petites zones (Bonnot 1967). Pendant la seconde guerre mondiale, les transports de troupes et de matériels ont facilité les déplacements d'espèces. L'aéroport de Bron (à l'est de Lyon), utilisé par l'armée américaine, pourrait avoir été le lieu de nouvelles introductions de graines d'ambrosie. Aucune étude ne confirme cette hypothèse, mais le foyer de l'invasion actuelle correspondrait à cette zone. Après la seconde guerre mondiale, l'augmentation des terres mises en culture de maïs et de tournesol, ainsi que la reconstruction de la France ont offert à l'ambrosie de nombreuses surfaces propices à son développement. De même, la mise en place de la Politique Agricole Commune (PAC) de l'Europe, encourageant la mise en jachère, a été proposée comme un des facteurs responsables de la prolifération de l'ambrosie.

Ambrosia artemisiifolia est non seulement présente en France dans la vallée du Rhône et de la Saône, mais aussi en Italie du Nord et dans l'Europe de l'Est, de la Hongrie à la Russie (Song & Prots 1998). Elle est occasionnellement signalée dans des pays plus nordiques comme l'Angleterre (Rich 1994), la Pologne (Stepalska *et al.* 2002), les Etats Baltes (Saar *et al.* 2000) et même la Suède (Dahl *et al.* 1999), où elle semble encore échouer à établir des populations pérennes. L'ambrosie commune est aussi envahissante en Asie : Japon (N. Miyamoto com. pers.), Chine (Ma & Liu 2003) et Corée (Y. Won com. pers.), tout comme en Australie (Bass *et al.* 2000).

Les mécanismes de dispersion des graines (Fig. 20E) ne sont pas connus. Leur forme ne permet pas une dissémination par le vent. Quant aux petites épines, elles ne semblent pas suffisantes pour leur permettre de s'accrocher au pelage des animaux. Par contre, elles peuvent être entraînées par l'eau (l'infestation de certains cours d'eau en est la preuve) et sont certainement transportées avec la terre sous les semelles de chaussures, les pneus d'engins agricoles ou de voitures. L'homme joue donc un grand rôle dans la dissémination de cette plante. Les transports de terre pour la construction de bâtiments, de terreau ou de graines de tournesol utilisées pour l'alimentation des oiseaux (Chauvel *et al.* 2004) participeraient aussi à la dissémination de l'ambrosie.

A.3. Allergies

Le pollen d'*A. artemisiifolia* (Fig. 20F), tout comme celui des autres espèces du genre *Ambrosia*, est responsable de très fortes allergies du type "rhume des foins" de la fin de l'été et de l'automne (*catarrhus autumnalis*). Il contient de nombreux allergènes très puissants : 22 d'entre eux sont maintenant bien décrits et 6 sont majeurs (Pilyavskaya *et al.* 1995, Bagarozzi & Travis 1998). Les personnes allergiques développent de graves rhinites, conjonctivites et trachéites, voire de l'asthme, principalement en août et septembre, mois où les concentrations en pollen d'ambrosie dans l'air sont les plus élevées (Laaidi *et al.* 2003). Des réactions cutanées sont aussi parfois observées : urticaire et eczéma. Le contact avec la plante développe aussi des dermatites (Möller *et al.* 2002).

La prévalence de l'allergie à l'ambrosie varie, dans la région Lyonnaise, selon les zones, de 3 à 8% (CAREPS 2000). Une autre étude l'a estimée à 5,4% dans la vallée du Rhône (Harf *et al.* 1992). Les personnes malades, souvent fortement indisposées, ont recours à des médecins et traitements et sont parfois obligées d'arrêter momentanément leurs activités. Les coûts occasionnés par l'ambrosie sont ainsi très élevés : de 3 à 4 millions d'euros pour la région Lyonnaise en 1999 (en incluant les coûts directs associés aux visites médicales, traitements et tests, ainsi que les ceux indirects causés par les arrêts de travail, CAREPS 2000). A ces frais, il faut ajouter les dépenses d'éradication qui sont estimés à 270 000 euros pour l'année 2003 (Anonyme 2003) et les pertes de rendement agricole (principalement dans les champs de tournesol et de maïs) pour lesquelles aucune estimation n'est disponible à notre connaissance.

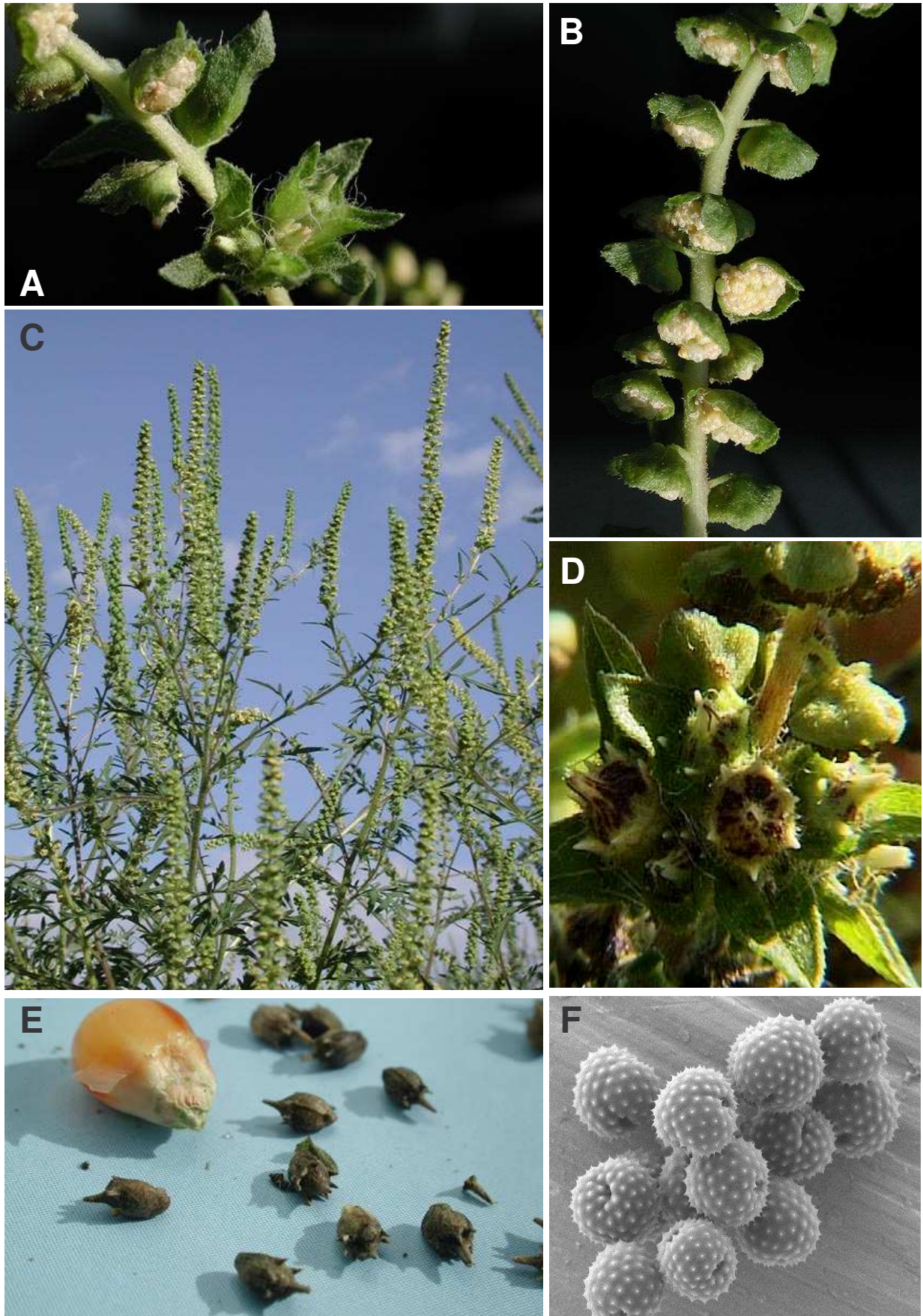


Figure 20. *Ambrosia artemisiifolia* L. A. Fleurs femelles B. Capitules mâles C. Inflorescences. D. Fruits en formation. E. Fruits (et graine de maïs). F. Grains de pollen.

B. Relâchement de la pression d'herbivorie

Ce chapitre fait l'objet d'un article accepté pour publication dans la revue « *Oecologia* ». Nous ne présentons en français que le résumé de cet article.

Résumé

En envahissant de nouvelles régions, les populations exotiques peuvent échapper au contrôle de certains de leurs ennemis naturels. La diminution de la pression exercée par les prédateurs et parasites (relâchement de la pression des bioagresseurs) est souvent proposée pour expliquer l'explosion démographique des populations envahissantes. La diminution des dommages causés par les herbivores altère aussi le régime de sélection ; une réallocation de ressources auparavant allouées à la défense vers d'autres fonctions telles que la croissance ou la reproduction peut alors être sélectionnée. Cette réallocation peut conduire à un accroissement évolutif des capacités compétitives des espèces envahissantes par rapport aux espèces indigènes qui doivent se défendre contre leurs propres agresseurs. Nous avons choisi de tester ces deux hypothèses avec *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) qui envahit actuellement la France. Nous avons effectivement mis en évidence un relâchement de la pression des bioagresseurs en comparant les dommages occasionnés par des herbivores dans des populations naturelles des aires d'invasion et d'origine. D'autre part, nous avons entrepris une expérience de transplantation réciproque en comparant, dans quatre jardins communs sur chacun des deux continents, plusieurs traits d'histoire de vie de plantes issues de deux populations nord-américaines (Ontario et Caroline du sud) et d'une population française. Les plantes françaises et canadiennes ont fleuri partout plus tôt que les plantes de Caroline du Sud. Deux explications permettent d'expliquer ce décalage : (1) la population française étudiée peut être originaire d'une région de même latitude que celle de la population canadienne ; (2) les plantes françaises ont pu s'adapter à la latitude locale, qui est similaire à celle de la population canadienne. Nous avons aussi détecté dans cette expérience de transplantation significativement plus de dommages d'herbivores en France qu'en Ontario. Cette différence se traduit par une croissance plus rapide des plantes en France, mais non par une augmentation de taille ou de vigueur. Nous n'avons en outre pas détecté de différence de résistance aux herbivores entre génotypes et ce quelque soit le site expérimental, suggérant qu'aucune perte de défenses ne s'est produite chez les plantes françaises.

Benjamin J. Genton · Peter M. Kotanen
Pierre-Olivier Cheptou · Cindy Adolphe
Jacqui A. Shykoff

Enemy release but no evolutionary loss of defence in a plant invasion: an inter-continental reciprocal transplant experiment

Received: 15 December 2004 / Accepted: 9 August 2005 / Published online: 30 September 2005
© Springer-Verlag 2005

Abstract When invading new regions exotic species may escape from some of their natural enemies. Reduced top-down control (“enemy release”) following this escape is often invoked to explain demographic expansion of invasive species and also may alter the selective regime for invasive species: reduced damage can allow resources previously allocated to defence to be reallocated to other functions like growth and reproduction. This reallocation may provide invaders with an “evolution of increased competitive ability” over natives that defend themselves against specialist enemies. We tested for enemy release and the evolution of increased competitive ability in the North American native ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*: Asteraceae), which currently is invading France. We found evidence of enemy release in natural field populations from the invaded and native ranges. Further we carried out a reciprocal transplant experiment, comparing several life history traits of plants from two North American (Ontario and South Carolina) and one French population in four common gardens on both continents. French and Canadian plants had similar flowering phenologies, flowering earlier than plants from further south in the native range. This may suggest that invasive French plants

originated from similar latitudes to the Canadian population sampled. As with natural populations, experimental plants suffered far less herbivore damage in France than in Ontario. This difference in herbivory translated into increased growth but not into increased size or vigour. Moreover, we found that native genotypes were as damaged as invading ones in all experimental sites, suggesting no evolutionary loss of defence against herbivores.

Keywords *Ambrosia artemisiifolia* · Bioinvasion · Herbivory · Plant defence · Weed

Introduction

Worldwide trade, agriculture and many other human activities promote displacements of species beyond their native ranges. Although most of these introduced species probably fail to establish, some become invasive (Williamson 1996). They can then threaten local biodiversity, disrupt important ecosystem functions and have major economic consequences (Vitousek et al. 1997). Understanding biological invasions, with an ultimate goal of predicting and preventing them, is therefore of great importance. One hypothesis, which has gained popularity is the “enemy release” (ER) hypothesis: species escape many of their natural enemies in moving to new areas, giving them an advantage over natives, and leading to their spread (Elton 1958; Crawley 1987; Maron and Vilà 2001; Keane and Crawley 2002). Escape from control by enemies may also explain the increased vigour and size of some invasive plants (Crawley 1987 but see Thébaud and Simberloff 2001).

Invasive species may adapt to their new environments, as suggested by genetic differences between native and introduced populations (e.g. Maron et al. 2004). Indeed, many of the best examples of rapid evolution involve invasive species (Reznick and Ghalambor 2001). Not only are the migrants introduced into a new environment generally few in number, resulting in founder

Communicated by Christian Koerner

B. J. Genton · J. A. Shykoff (✉)
Laboratoire Ecologie, Systématique et Evolution,
UMR CNRS-UPS-ENGREF 8079, Université Paris-Sud,
bâtiment 360, 91 405 Orsay cedex, France
E-mail: jacqui.shykoff@ese.u-psud.fr
Tel.: +33-1-69155666
Fax: +33-1-69154697

P. M. Kotanen
Department of Botany, University of Toronto at Mississauga,
3359 Mississauga Road North, Mississauga,
ON, L5L 1C6, Canada

P.-O. Cheptou · C. Adolphe
UMR 5175 CEFE - Centre d'Ecologie Fonctionnelle
et Evolutive (CNRS), 1919, route de Mende,
34 293 Montpellier cedex 05, France

effects and increased genetic drift (e.g. Eckert et al. 1996; Amsellem et al. 2000), but they also face changes in the selective regime (e.g. Weber and Schmid 1998; Maron et al. 2004). One example of a selective change may be the relaxation in enemy pressure predicted by the ER hypothesis. It has been suggested that natural selection could favour individuals that reallocate resources from defence to other functions, resulting in better growth and competitive ability of invaders in their new ranges (the evolution of increased competitive ability, or EICA hypothesis: Blossey and Nötzold 1995). To date, good evidence exists for escape of some invaders from natural enemies (Memmott et al. 2000; Wolfe 2002; Torchin and Mitchell 2004 but see Agrawal and Kotanen 2003). Evidence for the EICA hypothesis is more equivocal. There is an evidence for reduced allocation to defence by *Spartina alterniflora* (Daehler and Strong 1997) and by *Lythrum salicaria*, though in the latter case no increase in susceptibility to herbivores results (Willis et al. 1999). In *Sapium sebiferum*, an Asian native tree invasive in the US, invasive populations produce less herbivore defence, are larger and flower more than those from the native range (Siemann and Rogers 2001) and are preferentially consumed by generalist herbivores (Siemann and Rogers 2003). Similarly, North American introduced *Silene latifolia* populations were more susceptible to fungal attack, fruit predation and aphid infestation and had a higher reproductive potential than native European ones (Wolfe et al. 2004). However, other studies have provided evidence suggesting that exotic populations do not contain larger or more competitive individuals than the native ones (Willis et al. 2000; Thébaud and Simberloff 2001; Maron et al. 2004). For example, invasive populations of *Alliaria petiolata* are more damaged than native ones by a specialist herbivore when tested in the native range (Bossdorf et al. 2004b), but are less competitive in the absence of herbivores (Bossdorf et al. 2004a). Thus although the ER and the EICA hypotheses are logical and appealing, no clear picture yet exists regarding their contribution to plant invasions.

To investigate the role of ER and EICA in the invasion of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) in France, we combine field surveys in 29 natural populations and transplant experiments in four common gardens in the native and in the introduced range. *A. artemisiifolia* is a North American native weed currently invading the valleys of the Rhône and Saône rivers. This species presents an interesting subject for testing these hypotheses. Indeed, it possesses elaborate systems of chemical (e.g. sesquiterpene lactones: David et al. 1999) and structural defence, which could be modified during the invasion. In addition, no other species of *Ambrosia* is native in the invaded area, making it unlikely that specialist herbivores or pathogens could shift from close relatives to this species. *A. maritima*, the only congener native to Europe, grows in the Mediterranean region.

We addressed the following questions to investigate the role of natural enemies in the invasion of this plant: (1) Are ragweed plants less damaged by herbivores and

parasites in the introduced area as the ER hypothesis predicts? (2) Is there evidence for loss of genetically determined defences against natural enemies in this plant, a basic assumption of the EICA hypothesis? Because many characters are likely to evolve over the course of an invasion, we also compared other life history traits, asking: (3) Are there genetic differences in plant life history characteristics, such as growth, final biomass and age at flowering, between the native and introduced ranges? Our experimental design allowed us to test for genetic differences among populations of origin, ecological differences among sites of the different experimental gardens and non-parallel reaction norms for plastic responses by comparing plants from the same populations of origin across the different experimental common gardens (origin \times continent of experimental site interaction effect).

Material and methods

Study species

A. artemisiifolia (Asteraceae) is a common annual native to North America. This anemophilous species is protandrous and monoecious (Bassett and Crompton 1975). It flowers in summer and starts producing mature seeds in September, which germinate from April to July (Bazzaz 1968). During the eighteenth century, the plant was cultivated in numerous botanical gardens in France (Paris, Lyon and Montpellier). The first French records of this plant in natural habitats include a species list of the Beaujolais region near Lyon from 1863 and a written record of its presence in a *Trifolium pratense* field about 150 km to the northwest of Lyon from 1865 (Anonymous 1876). Subsequently, the plant was sporadically recorded until the Second World War after which it became far more common on species lists and in herbarium collections (Bonnot 1967). More recently *A. artemisiifolia* has spread to the north into Burgundy (Carvin et al. 2003) and south into Provence (BJG, personal observation, Fig. 1). In parallel, and probably independently, this plant also invaded other parts of Europe, from Northern Italy to Russia, and parts of Asia and Australia (Igrc et al. 1995).

Ragweed is an aggressive weed causing yield losses to many crops (Clewley et al. 2001), and is particularly common and abundant in disturbed sites such as abandoned or fallow fields (Bazzaz 1968), road verges (Bassett and Crompton 1975) and construction areas. Besides its economic importance as a weed, this plant represents an important public health concern, for its pollen is highly allergenic (Harf et al. 1992).

Field survey

We compared enemy damage in introduced and native populations of *A. artemisiifolia* in the summer of 2003. We sampled 14 populations in France and 15

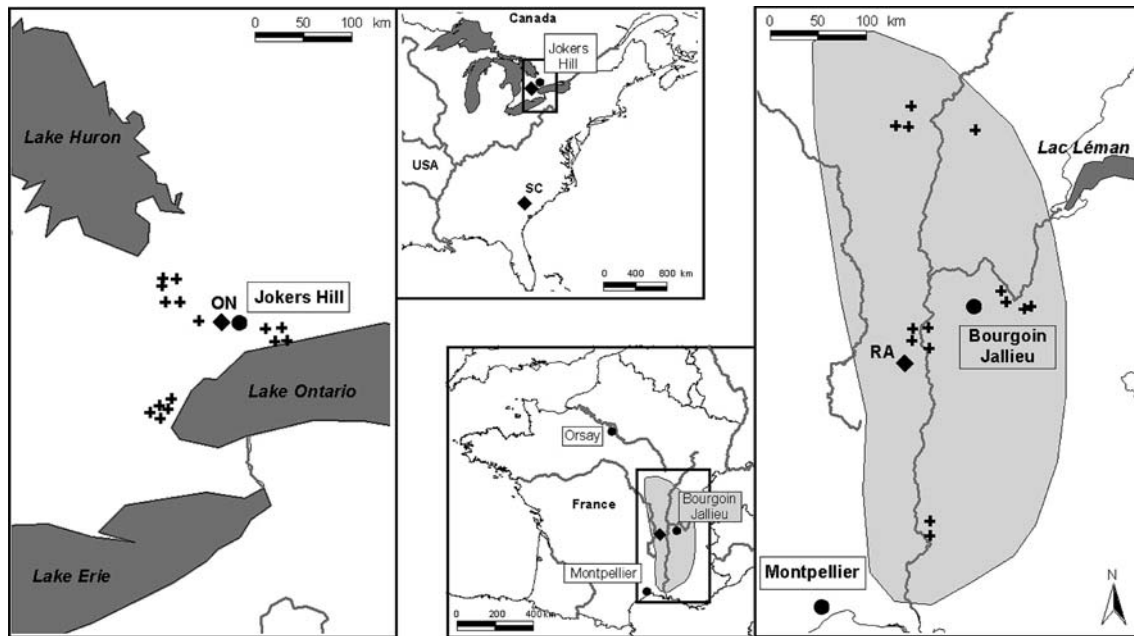


Fig. 1 Locations of natural populations surveyed (+), seed source populations in France (RA, filled diamond) and North America (SC, filled diamond and ON, filled diamond), and experimental sites

for the reciprocal transplant experiment (filled circle). Common ragweed distribution area in France is indicated in grey

populations in Ontario (Fig. 1), along rural roads and river banks. In each population 15 individuals were randomly chosen and assessed for damage. Because plants commonly reached over a metre in height with several hundreds of leaves by mid August, estimating the proportion of damaged leaves was unfeasible for such a large number of populations. Therefore we inspected each plant, selected the five most damaged leaves and noted their damage type: herbivore effects including chewing, perforation, scraping and leaf mines, and pathogen effects including a “white rust” fungus (probably *Albugo tragopogonis* [Pers.] S.F. Gray) and discolouration, which could be due to pathogen infection or perhaps abiotic stresses. From preliminary measures we knew that there was a little damage in French populations, so sampling the most damaged leaves was a conservative method for detecting a difference among the continents.

Reciprocal transplant experiment

In 2003, we conducted an intercontinental reciprocal transplant experiment with four common gardens to investigate possible evolutionary change between native and invasive populations in genetically determined defence, vigour and life history. Since French population sources are unknown and seem to be multiple (Genton et al. 2005) we used plants collected from two North American sites from the north (Ontario) and the centre (South Carolina) of its North American distribution, and plants from one site within the Rhône-Alpes region in France (Fig. 1). At each of these three sites we

collected seeds from at least ten plants. We soaked seeds from each of these mother plants in a solution of 1 mg GA3 gibberelic acid per l for 24 h and sowed them in pots filled with potting compost. Pots were placed in greenhouses at the Université Paris-Sud at Orsay and the Centre d’Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE) at Montpellier in France, and the University of Toronto at Mississauga, Ontario, Canada. At the two to six-leaf stage, two or three seedlings per mother plant, depending on germination success, were transplanted directly to a randomly assigned point on a grid, with 1 m space between each point, at each of the four following experimental fields (Fig. 1): (1) the Koffler Scientific Reserve at Jokers Hill, near Newmarket, Ontario, where in total we planted 63 plants between 2 June and 9 July, (2) Bourgoin-Jallieu, France, with 73 plants planted between 30 May and 25 June, (3) CEFE, Montpellier, France, 61 plants between 11 June and 24 June and (4) Université Paris-Sud, Orsay, France, 57 plants between 13 June and 7 July.

The plants were watered once a week for 4 weeks. Each week, size, flowering status and herbivore damage were recorded for each plant. Because chewing and perforation damage were the most frequent types of damage recorded in natural populations on both continents (see *Results* that follow), we concentrated only on these in the reciprocal transplant experiment. On each plant we selected the five most chewed and perforated leaves and scored their level of chewing or perforation on a scale ranging from 0 (no damage) to 3 (more than half the leaf surface affected). These weekly leaf scores were summed within plants to generate weekly chewing and perforation scores. All invertebrate herbivores

present on the plants were collected and identified. The sites at Orsay and Bourgoin-Jallieu were managed by the same person but different observers collected data at each of the other sites. The use of transplant experiments in the study of invasions, though necessary for understanding their mechanisms, is rife with ethical problems. Translocations may reinforce or alter the genetic composition of introduced as well as native populations through genetic pollution. Here we reduced these risks by destructively sampling this annual plant before it completed its reproductive cycle. Although this approach somewhat restricts the scope of our experiments, we believe it was required for ethical and environmental reasons. Plants were thus harvested just before flowering in Bourgoin-Jallieu where naturalised populations exist around our field site. In Orsay and Montpellier, where no wild populations are known within the immediate vicinity, the plants were allowed to flower, but were harvested before the seed setting to prevent seed contamination. Plants were harvested on 1 October 2003 in Montpellier and on 3 September 2003 in Orsay. In Ontario plants were harvested on 6 September 2003, also before seed set. Because these are annuals that store no resources for survival or subsequent growth, only above-ground biomass were assessed, drying and weighing aerial plant parts after harvest.

Analyses

To compare the intensity of damage between natural populations on the two continents generalised linear mixed models were used as implemented by the GLIMMIX macro (Wolfinger 1998) in SAS version 8 (SAS Institute 2000). A binomial distribution and a logit link function were used since data represent number of damaged leaves out of five. Of the explanatory variables, continent was considered as a fixed effect and population (nested within continent) as a random effect. To analyse data from the transplant experiment, mixed models were also employed, with origin of the seeds and continent of the experimental field as fixed effects, and mother plants (nested within origins) and experimental field sites (nested within continents) as random effects. This last effect was only relevant for the French sites. Because weekly measures (damage scores and plant height) are not independent, the plant was treated as a repeated measurement factor and the age of the plant (in days since germination for the analysis of height and in days since transplantation for the analysis of damage scores) as a covariate. Growth data were only considered until flowering. To investigate whether damage influenced plant growth we also included a total damage score (sum of chewing and perforation scores) as a covariate in the analysis of plant height. To compare final biomass, age of the plant at harvest (in days since germination) was also considered as a covariate. We tested for all possible interactions between fixed effects with stepwise elimination of non-significant interactions.

Chewing damage was analysed with a Poisson distribution and a log link function, whereas for perforation damage a binomial distribution with a logit link function fit the data better (GLIMMIX macro). Since height and biomass data were continuous we assume a normal error distribution (general linear mixed models, PROC MIXED, SAS Institute 2000). To stabilise the variance of the residuals, heights and biomasses were square-root transformed. For age at male flowering (in days since germination), we compared origins, continents of the experimental field, their interaction and sites (nested within continent—only relevant for the French sites). Since plants originating from South Carolina did not flower at two of the sites they were not included in this analysis. A few plants from other origins had not flowered by harvest date, so we used survival analyses that are designed for time—truncated data by fitting models with the PROC LIFEREG in SAS version 8 (SAS Institute 2000) considering a Weibull distribution. However, it is not possible with such models to stipulate that an effect is random. Age at female flowering was only available for the plants growing at Jokers Hill and Montpellier because these completed flowering before harvest. This was analysed as earlier but without the continent term.

Results

Herbivore and pathogen damage

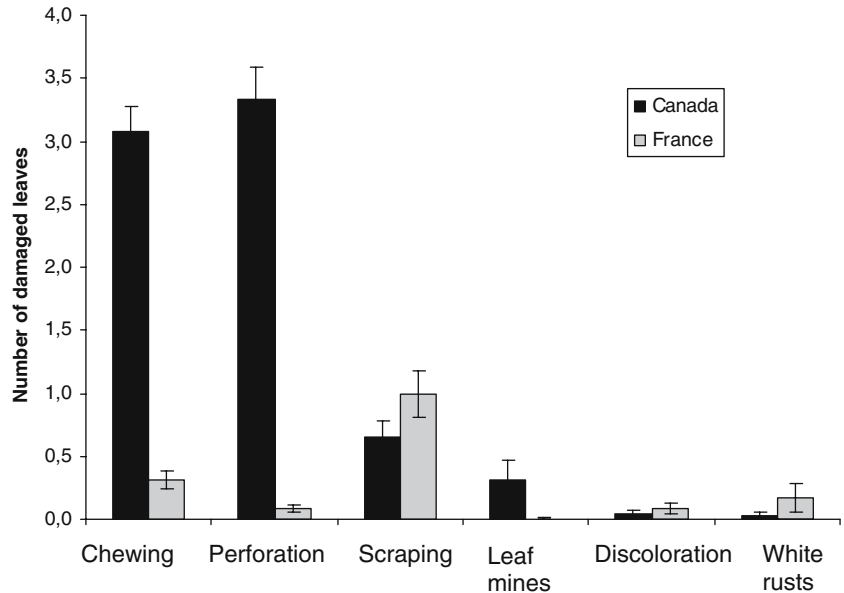
Our surveys of natural enemy damage revealed that natural populations in Canada suffered more damage than those in France. Canadian populations were far more attacked by herbivores than were French populations, whereas no differences were found for pathogen damage. Chewing and perforation were by far the most common forms of damage observed in Canada, greatly exceeding any other type of damage at any location. These types of damage as well as leaf mines were much more common in Canada than in France, while frequencies of other types of damage (scraping, discolouration and white rust) were not significantly different between the two continents. Populations varied for all measures of damage (Table 1, Fig. 2).

Damage levels for chewing and perforation in the transplant experiment were also far greater at the Canadian site than at the French ones. Chewing damage was more frequent in Canada than in France but did not significantly differ among seed origins, sites or mother plants. No interaction between origin and continent was found (Table 2, Fig. 3). Data clearly showed more perforation damage in Canada than France, though this effect was marginally non-significant (Table 2), likely because of a significant interaction between continent and origin. Comparisons of least square mean estimates (lsmeans option in SAS) revealed that, no difference was significant in France whereas, there was a difference among origins in

Table 1 Differences in damage caused by herbivores and pathogens in natural populations of France and Canada

Response variables	<i>df</i>	<i>F</i> value	<i>P</i> value	Direction of difference
Chewing damage	1,27	116.04	<.0001	C > F
Perforation	1,27	114.37	<.0001	C > F
Scraping damage	1,27	2.26	0.14	
Leaf mines	1,27	8.28	0.0077	C > F
Discoloration	1,27	1.51	0.2	
White rust	1,27	0.27	0.6	

Presence of herbivore damage on five leaves was analysed using generalised linear mixed models with logit link function and binomial distribution (GLIMMIX macro in SAS). Populations, defined as a random effect in the models, were heterogeneous for all damage types (all *P* values < 0.01). *C* Canada, *F* France

Fig. 2 Mean (\pm SE) number of damaged leaves, separated by type of damage, recorded on the five most damaged leaves in natural populations in France and Canada**Table 2** Differences in chewing and perforation damage caused by herbivores in the reciprocal transplant experiment

Variables and fixed effects	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	Direction of difference (least square means)
Chewing score				
Origin	2,26	0.46	0.6	
Continent	1,2	44.89	0.022	C > F
Origin \times Continent	2,224	0.08	0.9	
Age (in days since transplantation)	1,600	34.92	<.0001	+
Perforation score				
Origin	2,26	1.64	0.2	
Continent	1,2	13.40	0.067	C > F
Origin \times Continent	2,224	7.20	0.0009	F: No diff; C: SC > (ON, RA)
Age (in days since transplantation)	1,600	234.8	<.0001	+

Data were analysed using generalised linear mixed models (GLIMMIX macro in SAS) with log link function and Poisson distribution for chewing damage and with logit link function and binomial distribution for perforations; plant was defined as a repeated factor. The random site effect was not significant (*P* values > 0.2) while mother plant as a random effect was significant for perforation (*P* = 0.015), but not for chewing (*P* = 0.28).

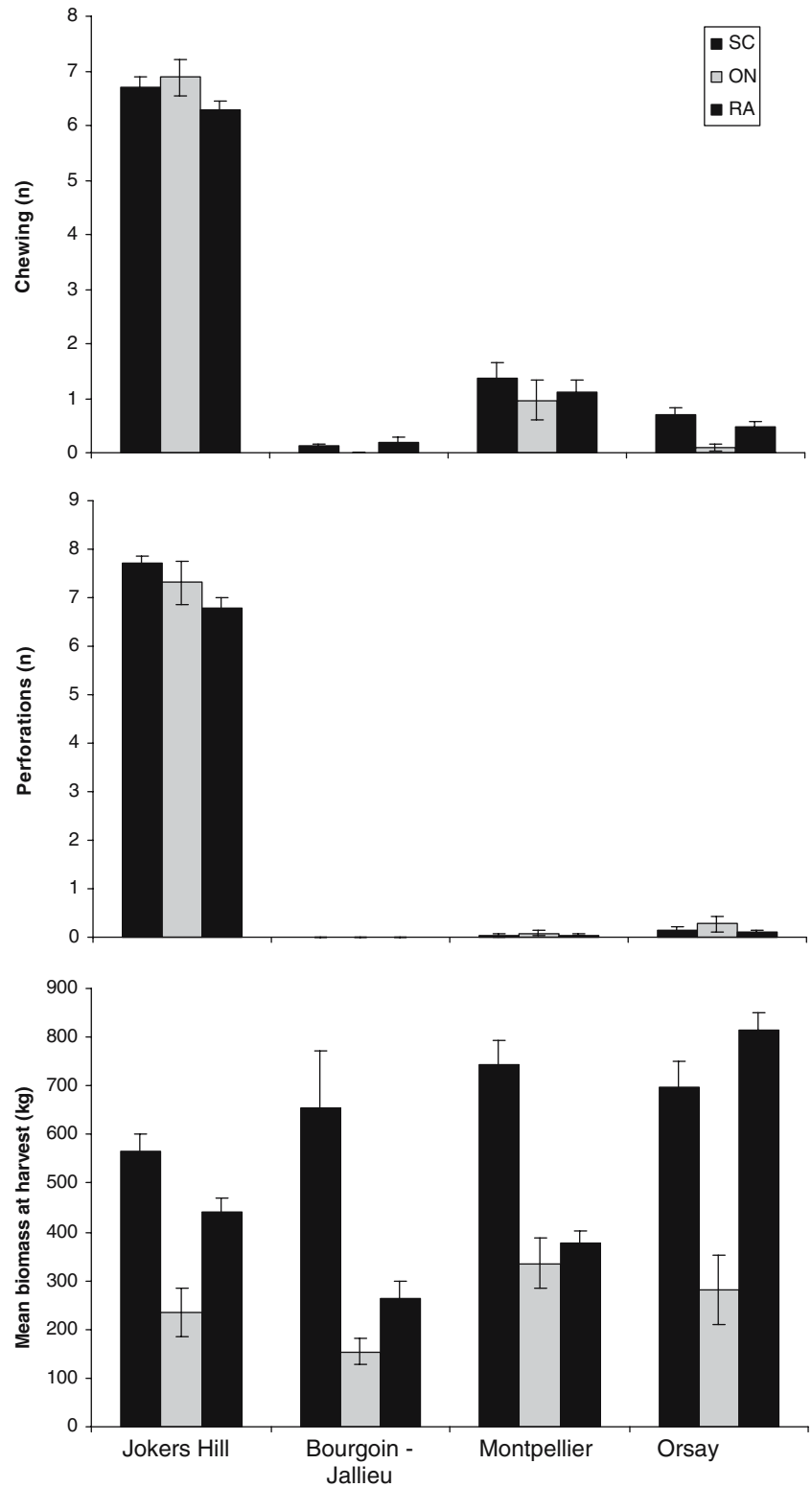
C Canada, *F* France, *SC* South Carolina, *ON* Ontario, *RA* Rhône-Alpes, *No diff* No difference

Canada: plants from South Carolina were more perforated than plants from Ontario or Rhône-Alpes. Perforation level differed significantly among mother plants, but not among sites. Finally, chewing and

perforation damage increased with time from transplantation (Table 2).

In the transplant experiment, a limited variety of insects, mostly aphids and grasshoppers, were found on

Fig. 3 Mean (\pm SE) over all weeks of (a) chewing and (b) perforation scores (potentially ranging from 0 to 15). (c) Mean (\pm SE) of biomass of plants originated from South Carolina (SC), Ontario (ON) and Rhône-Alpes (RA) in the four sites of the reciprocal transplant experiment: Jokers Hill in Canada, Bourgoin-Jallieu, Montpellier and Orsay in three different regions of France



the plants at the French sites, whereas, at the Canadian site, we recorded the presence of many herbivores known to attack ragweed including *Systema blanda* (Coleoptera: Chrysomelidae), *Corythucha* (Heteroptera: Tingidae) and *Tarachidia* (Lepidoptera: Noctuidae).

Life history characters

Table 3 and Fig. 3 summarise results on plant size. Briefly, plants grown in France did not differ in size from plants grown in Ontario but plant size varied with

Table 3 Differences in height/growth and final biomass in the reciprocal transplant experiment

Variables and fixed effects	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	Direction of difference (least square means)
Square root (Height)				
Origin	2,27	4.87	0.016	SC > RA > ON
Continent	1,2	8.01	0.11	
Origin × Continent	2,253	3.37	0.036	F: No diff; C: SC > (RA, ON)
Total damage score	1,1323	6.24	0.013	–
Age (in days since germination)	1,1323	4076	< .0001	+
Age × Origin	2,1323	15.87	< .0001	SC > RA > ON
Age × Continent	1,1323	134	< .0001	F > C
Square root (Biomass)				
Origin	2,27	14.92	< .0001	SC > RA > ON
Continent	1,2	0.03	0.9	
Origin × Continent	2,201	4.94	0.008	F: RA > ON; C: SC > RA > ON
Age (in days since germination)	1,201	125	< .0001	+
Age × Origin	2,201	15.71	< .0001	SC > ON > RA

Data were analysed using general linear mixed models (proc MIXED in SAS), with site and mother as random effects, and plant as a repeated factor. Site was not significant (P values > 0.16), while mother was significant for height ($P = 0.002$), but not estimable for biomass.

C Canada, F France, SC South-Carolina, ON Ontario, RA Rhône-Alpes

site of origin, with plants from South Carolina being tallest and with greatest biomass at harvest and those from Ontario smallest. We found a significant interaction between continent and origin, with plants from Rhône-Alpes being smallest when grown in Ontario but largest when grown in France. Overall there was a negative relationship between height and intensity of damage. The rate of increasing height and biomass with plant age differed among the populations of origin, with plants from South Carolina showing most rapid growth rate for both characters. Rate of increase in plant height also differed between continents, being more rapid in France than Canada (Table 3, Fig. 3).

Plants from South Carolina flowered much later than those of French and Canadian origin. Indeed they failed to flower at the Jokers Hill and Orsay sites before these were harvested (Fig. 4). Survival analyses on plants of French and Canadian origin revealed no difference between continents of experimental fields or seed origins in age at first flowering (first male inflorescences). Plants flowered at about the same age at the Jokers Hill and the Montpellier sites, whereas plants at Bourgoin-Jallieu and Orsay flowered somewhat later (significant site effect; Table 4, Fig. 4). Further, female flowering occurred at a more advanced age for plants of French origin than those of Canadian origin, and for plants in Montpellier than in Canada (Table 4, Fig. 4).

Discussion

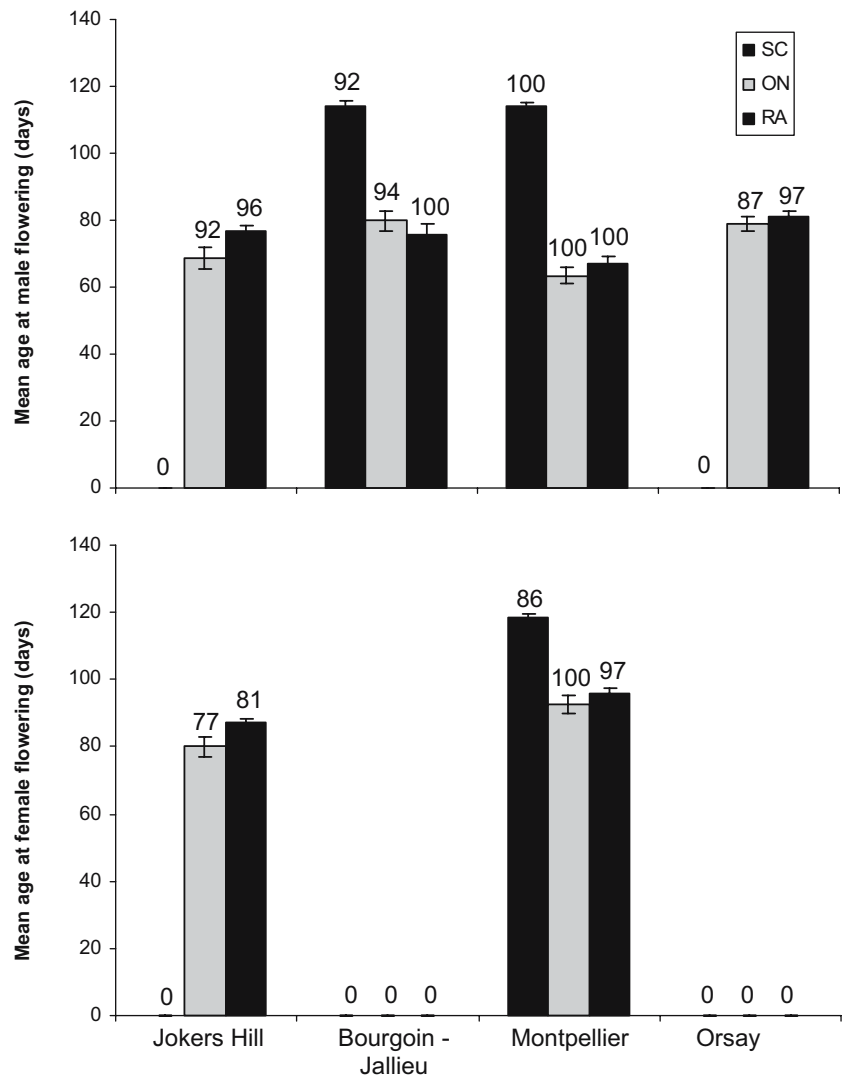
Evidence for enemy release

Damage caused by leaf herbivores in both natural and experimental populations was far greater in Canada, the native range, than in France, an introduced area for this plant (Figs. 2, 3). We recorded numerous individuals of

several North American herbivore species that are known to prefer ragweed (primarily *Systema blanda* and *Tarachidia* sp.) at the Canadian experimental site, whereas fewer species of herbivores were observed at the French sites. Thus it appears that the introduced populations of ragweed in France have indeed escaped from oligophagous herbivores, as has been noted for other plant invasions (Memmott et al. 2000; Wolfe 2002; DeWalt et al. 2004). However, in contrast to general patterns observed for both plants and animals (Torchin and Mitchell 2004), pathogen damage was overall very low and did not differ between France and Canada (Fig. 2). This could be explained by (1) presence of generalist pathogens able to infect *A. artemisiifolia* in France, (2) transport of systemic pathogens in ragweed seeds, or (3) a switch of specialist pathogens from European relatives such as *Artemisia* or other Asteraceae (e.g. *Albugo tragopogonis* attacks numerous other Asteraceae).

The greatly reduced rates of herbivore attack suggest that ER could play a role in invasion of France. Although reductions in damage do not necessarily translate directly into individual, population or community-level consequences (Keane and Crawley 2002), it was indeed found that invading individuals gained an advantage by escaping herbivores. Indeed, severely damaged plants were shorter overall, and herbivore escape may explain why plants gained height faster at experimental sites in France than in Canada. However, this benefit in growth rate in France did not translate into an increase in biomass, which we expect to be a good predictor of seed production in this annual plant. Moreover, populations must be “top-down”-regulated for ER to result in population increase (Maron and Vilà 2001). Although classical biological control does not provide a rigorous test of the ER hypothesis (Keane and Crawley 2002; Colautti et al. 2004), it is still suggestive

Fig. 4 Mean (\pm SE) (a) male and (b) female flowering age (time from germination to flowering) of plants from South Carolina (SC), Ontario (ON) and Rhône-Alpes region (RA) in the four experimental sites: Jokers Hill in Canada, Bourgoin-Jallieu, Montpellier and Orsay in France. Numbers represent the percentage of plants that flowered before harvest



that control attempts of *A. artemisiifolia* by the beetle *Zygogramma suturalis* F. in Russia, Croatia and China failed (Reznik 2000), despite optimistic beginnings (Igrc et al. 1995).

Differences in vigour

Two findings on plant growth and vigour are noteworthy. First, South Carolina plants grew faster and

Table 4 Age at male and female flowering in the reciprocal transplant experiment

Variables and sources of variation	df	χ^2	P	Direction of difference
Age at male flowering				
Origin	1	1.44	0.23	
Continent	1	0.078	0.8	
Origin \times Continent	1	0.072	0.8	
Site (Continent).	2	39.72	< .0001	
Age at female flowering				
Origin	1	10.54	0.0012	RA > ON
Site	1	10.22	0.0014	Montp > JH
Origin \times Site	1	1.36	0.2	

Data were analysed using PROC LIFEREG with a Weibull distribution for the error term (survival analyses). Data for plants of SC origin were excluded because they failed to flower at two sites. Age at female flowering was compared only between Montpellier and Jokers Hill because plants were harvested before female flowering at the two other sites. C Canada, F France, SC South Carolina, ON Ontario, RA Rhône Alpes, Montp Montpellier, JH Jokers Hill (Ontario)

attained greater height and biomass than either the French or Canadian plants, especially when grown in Canada. These differences are probably due to life history differences, with South Carolina plants inducing flowering significantly later and thereby growing for an additional month before diverting meristems to flowering. Second, considering French and Canadian plants that flowered at approximately the same age, French plants grew faster and achieved significantly greater biomass than the Canadian plants, consistent with the common finding that invasive plants are larger than plants from their native area (Siemann and Rogers 2001; Wolfe et al. 2004; but see Willis et al. 2000).

No evidence for evolution in defence against leaf herbivores

Invasive species can lose defences as predicted by the EICA hypothesis (Siemann and Rogers 2001; Wolfe et al. 2004). This is consistent with optimal defence theory, which predicts that exotic plants should diminish their allocation to costly resistance (Strauss et al. 2002). Since few ragweed herbivores were found in France we expected French populations to have lost resistance, which would have shown up as a significant origin by continent of experimental site interaction in the reciprocal transplant experiment. No such interaction was detected, however. French plants did not suffer more damage than North American plants in the Canadian experimental site (Fig. 2), indicating no decrease in defence against herbivores (Willis et al. 1999; Maron et al. 2004). The EICA mechanism, with resource reallocation from defence to growth or reproduction, is thus unlikely to have contributed greatly to the successful invasion of France. Loss of defence may not be selected if (1) defences are not costly, or (2) other selective pressures maintain these mechanisms in the invaded environment. Indeed, *A. artemisiifolia* produces toxic secondary plant metabolites (sesquiterpene lactones: David et al. 1999) whose direct associated costs have only been shown in few studies (see qualitative defence in Müller-Schärer et al. 2004). If these toxins deter generalists, they might be maintained or even increase (if they also act as attractants for specialists) in new areas where specialists are lacking but generalists are present (Müller-Schärer et al. 2004). No differences in herbivore damage between plants from different origins were detected in the French sites of the reciprocal transplant experiment, suggesting that invasive French plants maintained defence against generalists (but also that they were not better defended). Finally, sesquiterpene lactones that have phytotoxic properties (Kelsey and Locken 1987) are also involved in ragweed allelopathy (Béres et al. 1998). For all of these reasons reallocation of resources from at least this class of defences to growth and reproduction may not have been selected in *A. artemisiifolia*. Furthermore, even though *A. artemisiifolia* was sporadically recorded from France for over 100 years most populations may derive

from recent introductions and thus may not have had sufficient time to lose defence (Keane and Crawley 2002).

Tolerance is also an important response to attack by herbivores (Rosenthal and Kotanen 1994; Strauss and Agrawal 1999). In the reciprocal transplant experiment, we detected no significant interaction between damage and origin in explaining variation in plant height, suggesting that tolerance has not decreased during the invasion process. Abiotic stress and disturbance factors can lead to the maintenance of tolerance (Rosenthal and Kotanen 1994; Müller-Schärer et al. 2004) and tolerance traits may also directly increase competitive ability of plants even in the absence of herbivory (Strauss and Agrawal 1999). Moreover, costs associated with tolerance are difficult to estimate; to date there is no clear evidence that tolerance is actually a costly strategy (Strauss and Agrawal 1999).

Phenological adaptation to local conditions

A. artemisiifolia is a short-day species (Deen et al. 1998), initiating flowering with decreasing day length in July in the northern hemisphere. Site effects are consistent with the idea that flowering induction is associated with a threshold day length, with flowering occurring earlier at the two southernmost sites (Jokers Hill and Montpellier) and significantly later at the more northern sites (Bourgoin-Jallieu and Orsay). Furthermore, plants differed in behaviour across site of origin, with plants from South Carolina producing male and female flowers when older than plants from Canada or France. Adaptation to local conditions could explain the timing of flowering of South Carolina plants. Day length in summer is much shorter in South Carolina than at our experimental sites in Canada and France. South Carolina plants should thus be adapted to induce flowering at a shorter day length, and therefore wait until this short day threshold has been reached when they are grown under northern conditions.

Similar flowering behaviour of plants from French and Canadian origins could be due to adaptation to similar latitudinal and hence photoperiodic conditions as has been observed in other invasive species (Maron et al. 2004; Weber and Schmid 1998). Alternatively, the current French populations may have originated from populations at similar latitudes in southern Canada or the northern US, and appropriate flowering behaviour may have been a prerequisite for successful invasion.

Conclusion

In summary, common ragweed was far less attacked by herbivores in France than in Canada. Lower rates of attack partly explain the higher growth rate of plants in France, though they may not translate into an advantage at the population level. Despite reduced enemy

pressure in France no evidence for loss of defence was found in introduced French *A. artemisiifolia* populations. Differences in height or biomass detected in common gardens between plants of different origins were mainly due to phenological patterns. However, French plants produced higher biomass than the Canadian plants did even though they were phenologically similar. Similar phenologies may suggest that the source of the French invasion was from the same geographic region that supplied the Canadian seeds (Genton et al. 2005). In this case, the Canadian population that provided seeds for the common garden experiment would represent the appropriate comparison for post invasion populations, which then appear to have increased in vigour without accompanying loss of defence. Alternatively, French populations of *A. artemisiifolia* may have multiple origins, as suggested by the pattern of genetic variation of *A. artemisiifolia* in France (Genton et al. 2005). In this case, phenological similarity between French and Canadian populations may suggest post-invasion evolution in France.

Acknowledgements We are grateful to K. Elias without whom this work would not have been possible, D. O Hanlon-Manners for invaluable assistance in the field, D. Prati and O. Bossdorf for providing useful suggestions and V. Abt for designing maps. We thank L. Cosson and C. Aulbach for seed collections, L. Bassignot, S. Bioux, O. Jonot, J. Moreau and L. Saunois for help in the field, and I. Chuine, A. Dérédec, C. Devaux, T. Giraud, P.H. Gouyon, E.K. Klein, C. Lavigne, M. López-Villavicencio, Y. Martineau, M.-E. Morand-Prieur and E. Porcher for discussions. Finally, we thank the city of Bourgoin-Jallieu and their gardening staff. The first author acknowledges an FCPR grant from the French Ministry of Agriculture and Alimentation (MAAPAR). P.M. Kotanen was supported by an NSERC Discovery Grant, the Embassy of France Séjour Scientifique de Haut Niveau program and a Visiting Professorship at the University of Paris Sud, Orsay. This is a publication of the Koffler Scientific Reserve at Jokers Hill.

References

- Agrawal AA, Kotanen PM (2003) Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment. *Ecol Lett* 6:712–715
- Amsellem L, Noyer JL, Le Bourgeois T, Hossaert-McKey M (2000) Comparison of genetic diversity of the invasive weed *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction, using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Mol Ecol* 9:443–455
- Anonymous (1876) Société Botanique de France. Session Extraordinaire à Lyon: XLI–XLII Bassett IJ, Crompton CW (1975) The biology of Canadian weeds. 11. *Ambrosia artemisiifolia* L and *A psilostachya* DC. *Can J Plant Sci* 55:463–476
- Bazzaz FA (1968) Succession on abandoned fields in the Shawnee hills, southern Illinois. *Ecology* 49:924–936
- Béres I, Sárdi K, Kámán S (1998) Allelopathic effects of *Ambrosia artemisiifolia* L. on germination and seedlings growth of field crops. In: 6th EWRS Mediterranean Symposium, 446 Montpellier, France, pp 89–90
- Blossey B, Nötzold R (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *J Ecol* 83:887–889
- Bonnot EJ (1967) *Ambrosia artemisiifolia* L. *Bull Mens Soc Linn Lyon* 8:348–359
- Bossdorf O, Prati D, Auge H, Schmid B (2004a) Reduced competitive ability in an invasive plant. *Ecol Lett* 7:346–353
- Bossdorf O, Schröder S, Prati D, Auge H (2004b) Palatability and tolerance to simulated herbivory in native and introduced populations of *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *Am J Bot* 91:856–862
- Carvin C, Chauvel B, Bretagnolle F, Cunot E (2003) Mise au point sur la présence de l'espèce 456 *Ambrosia artemisiifolia* L. dans les départements de Côte d'Or et de Saône et Loire. *Bull Sci Bourg* 51:18–23
- Clewis SB, Askew SD, Wilcut JW (2001) Common ragweed interference in peanut. *Weed Sci* 49:768–772
- Colautti RI, Ricciardi A, Grigorovich IA, MacIsaac HJ (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis?. *Ecol Lett* 7:721–733
- Crawley MJ (1987) What makes a community invisible?. In: Gray AJ, Crawley MJ, Edwards PJ (eds) Colonization, succession, and stability. Blackwell, Oxford, pp 429–453
- Daehler CC, Strong DR (1997) Reduced herbivore resistance in introduced smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) after a century of herbivore free growth. *Oecologia* 110:99–108
- David JP, Santos AJD, Guedes MLD, David JM, Chai HB, Pezzuto JM, Angerhofer CK, Cordell GA (1999) Sesquiterpene lactones from *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). *Pharm Biol* 37:165–168
- Deen W, Hunt T, Swanton CJ (1998) Influence of temperature, photoperiod, and irradiance on the phenological development of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Weed Sci* 46:555–560
- DeWalt SJ, Denslow JS, Ickes K (2004) Natural enemy release facilitates habitat expansion of the invasive tropical shrub *Clidemia hirta*. *Ecology* 85:471–483
- Eckert CG, Manicacci D, Barrett SCH (1996) Genetic drift and founder effect in native versus 473 introduced population of an invading plant, *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *Evolution* 50:1512–1519
- Elton CS (1958) The ecology of invasions by animals and plants. The University of Chicago Press, Chicago
- Genton BJ, Shykoff JA, Giraud T (2005) High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction. *Mol Ecol* (in press)
- Harf R, Contassot JC, Déchamp C, Despres B, Deviller P, Diter P, Garcier Y, Liard R, Neukirch F, Quelin P, Sarrazin G (1992) Prévalence biologique et clinique de la pollinose due aux Ambrosiées dans la vallée supérieure du couloir rhodanien. *Allerg Immunol* 480 24:95–97
- Igrc J, DeLoach CJ, Zlof V (1995) Release and establishment of *Zygogramma suturalis* F (Coleoptera: Chrysomelidae) in Croatia for control of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L). *Biol Control* 5:203–208
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol Evol* 17:164–170
- Kelsey RG, Locken LJ (1987) Phytotoxic properties of cnicin, a sesquiterpene lactone from *Centaurea maculosa* (spotted knapweed). *J Chem Ecol* 13:19–33
- Maron JL, Vilà M (2001) When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95:361–373
- Maron JL, Vilà M, Bommarco R, Elmendorf S, Beardsley P (2004) Rapid evolution of an invasive plant. *Ecol Mon* 74:261–280
- Memmott J, Fowler SV, Paynter Q, Sheppard AW, Syrett P (2000) The invertebrate fauna on broom, *Cytisus scoparius*, in two native and two exotic habitats. *Acta Oecol* 21:213–222
- Müller-Schärer H, Schaffner U, Steinger T (2004) Evolution in invasive plants: implications for biological control. *Trends Ecol Evol* 19:417–422
- Reznick DN, Ghalambor CK (2001) The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica* 112–113:183–198
- Reznick SY (2000) What we learned from the failure of the ragweed leaf beetle in Russia. In: Spencer NR (ed) X International symposium on biological control of weeds. Bozeman, Montana, pp 195–196

- Rosenthal JP, Kotanen PM (1994) Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol Evol* 9:145–48
- SAS Institute (2000) SAS/STAT user's guide, Cary
- Siemann E, Rogers WE (2001) Genetic differences in growth of an invasive tree species. *Ecol Lett* 4:514–518
- Siemann E, Rogers WE (2003) Reduced resistance of invasive varieties of the alien tree *Sapium sebiferum* to a generalist herbivore. *Oecologia* 135:451–457
- Strauss SY, Agrawal AA (1999) The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol Evol* 14:179–185
- Strauss SY, Rudgers JA, Lau JA, Irwin RE (2002) Direct and ecological costs of resistance to 512 herbivory. *Trends Ecol Evol* 17:278–285
- Thébaud C, Simberloff D (2001) Are plants really larger in their introduced ranges? *Am Nat* 157:231–236
- Torchin ME, Mitchell CE (2004) Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. *Front Ecol Env* 2:183–190
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Rejmanek M, Westbrooks R (1997) Introduced species: a significant component of human-caused global change. *N Z J Ecol* 21:1–16
- Weber E, Schmid B (1998) Latitudinal population differentiation in two species of *Solidago* (Asteraceae) introduced into Europe. *Am J Bot* 85:1110–1121
- Williamson M (1996) *Biological invasions*. Chapman & Hall, London
- Willis AJ, Thomas MB, Lawton JH (1999) Is the increased vigour of invasive weeds explained by a trade-off between growth and herbivore resistance? *Oecologia* 120:632–640
- Willis AJ, Memmott J, Forrester RI (2000) Is there evidence for the post-invasion evolution of increased size among invasive plant species? *Ecol Lett* 3:275–283
- Wolfe LM (2002) Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. *Am Nat* 160:705–711
- Wolfe LM, Elzinga JA, Biere A (2004) Increased susceptibility to enemies following introduction in the invasive plant *Silene latifolia*. *Ecol Lett* 7:813–820
- Wolfinger R (1998) GLIMMIX: a SAS macro for fitting generalized linear mixed models using Proc Mixed and the Output Delivery System (ODS). SAS Institute, Cary

C. Plusieurs sources d'introduction

Ce chapitre fait l'objet de deux articles. Le premier, qui détaille les techniques et résultats de la construction de la banque enrichie en microsatellites, a été accepté pour publication dans « *Molecular Ecology Notes* » (Annexe 1). Le deuxième est accepté pour publication dans la revue « *Molecular Ecology* ». Nous ne présentons en français que le résumé de ce deuxième article.

Résumé

Ambrosia artemisiifolia est une plante annuelle nord-américaine adventice des cultures de maïs et de tournesol. Outre les baisses de rendement dans les champs infestés, cette plante engendre d'importants problèmes de santé publique puisque son pollen est fortement allergène. L'ambrosie a été importée en Europe pour la première fois au XVIII^{ème} siècle et est actuellement envahissante dans de nombreuses régions, notamment dans la vallée du Rhône en France. Son aire de répartition s'est récemment étendue dans les régions de la Bourgogne et de Provence-Alpes-Côte-d'Azur. Nous avons comparé les structures et diversités génétiques de populations françaises et nord-américaines en utilisant des marqueurs microsatellites spécifiquement développés pour cette étude. Les diversités génétiques totales en Amérique du Nord et en France sont semblables, alors que la diversité génétique intra populationnelle est étonnamment plus faible dans l'aire d'origine que dans l'aire d'invasion. Par contre, les populations françaises sont moins différenciées que les populations nord-américaines. Nous avons en outre détecté un isolement par la distance en Amérique du Nord, mais pas en France. Des tests d'assignation des populations françaises dans les populations nord-américaines n'ont pas permis de trouver une seule population source. En fait, au sein de chaque population française, les individus sont assignés avec des probabilités équivalentes aux diverses populations d'Amérique du Nord. Tous ces résultats suggèrent que les populations françaises sont issues d'un mélange de différentes populations nord-américaines et ne sont pas à l'équilibre migration-dérive, contrairement aux populations de l'aire d'origine. Enfin, la plus faible diversité génétique des populations françaises les plus récentes et les plus éloignées du foyer d'introduction (Bourgogne et PACA) semblent indiquer que l'expansion géographique se fait via une succession d'effets de fondation depuis le foyer d'introduction, et non par de nouvelles introductions.

High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction

B. J. GENTON, J. A. SHYKOFF and T. GIRAUD

Laboratoire Ecologie, Systématique et Evolution, UMR CNRS-UPS-ENGREF 8079, Université Paris-Sud, Bâtiment 360, 91 405 Orsay cedex, France

Abstract

Ambrosia artemisiifolia is an aggressive North American annual weed, found particularly in sunflower and corn fields. Besides its economic impact on crop yield, it represents a major health problem because of its strongly allergenic pollen. Ragweed was imported inadvertently to Europe in the 18th century and has become invasive in several countries, notably in the Rhône Valley of France. It has recently expanded in both the Provence-Alpes-Côte-d'Azur and Bourgogne regions. As first steps towards understanding the causes and mechanisms of ragweed invasion, genetic variability of French and North American populations was analysed using microsatellites. Overall genetic variability was similar in North America and in the Rhône-Alpes region, but within-population levels of genetic variability were surprisingly lower in native than in invasive French populations. French populations also exhibited lower among-population differentiation. A significant pattern of isolation by distance was detected among North American populations but not among French populations. Assignment tests and distribution of rare alleles did not point to a single origin for all French populations, nor for all individuals within populations and private alleles from different North American populations were found in the same French populations. Indeed, within all French populations, individual plants were roughly equally assigned to the different North American populations. Altogether, these results suggest that the French invasive populations include plants from a mixture of sources. Reduced diversity in populations distant from the original area of introduction indicated that ragweed range expansion probably occurred through sequential bottlenecks from the original populations, and not from subsequent new introductions.

Keywords: bio-invasion, microsatellite, plant, population structure

Received 23 April 2005; revision accepted 24 August 2005

Introduction

Biological invasions are now recognized as part of human-induced global change. They pose major threats to global and local biodiversity, ecosystem functioning, agriculture, fisheries and public health (Vitousek *et al.* 1997). Human activities promote bio-invasions by being worldwide efficient dispersal agents, and they may also facilitate establishment of introduced species by altering native habitats, making them more prone to invasions

(Williamson 1996). Although understanding of bio-invasions requires interdisciplinary studies, they have been studied mainly by population and community ecologists, receiving little attention from evolutionary biologists (Lee 2002). This is particularly astonishing considering that introduced species experience drastic changes in their selective regime. Even if they may occur in similar abiotic (e.g. climatic or edaphic) conditions in their native and introduced ranges, introduced species at least face new biotic environments (Williamson 1996). The success of invasive species may therefore depend on their ability to evolve in response to their new environments. For example, the Evolution of Increased Competitive

Correspondence: Tatiana Giraud, Fax: +33 1 69 15 46 97; E-mail: tatiana.giraud@ese.u-psud.fr

Ability hypothesis stipulates that because introduced species escape many of their specialist enemies in moving to new areas (Keane & Crawley 2002; Maron *et al.* 2004), they can then reallocate resources saved from defence to growth or reproduction (Blossey & Nötzold 1995; but see Müller-Schärer *et al.* 2004; Genton *et al.* in press).

Genetic variability is required to permit an adaptive response of the introduced species to the new selective regime imposed by the invaded environment. However, introductions usually consist of a small number of founders, resulting in lower genetic variability in introduced populations compared to native ones (Nei *et al.* 1975). Losses of genetic diversity have indeed been detected both at selectively neutral markers (e.g. Villablanca *et al.* 1998; Amsellem *et al.* 2000; Estoup *et al.* 2001) and at loci under selective pressures (e.g. Eckert *et al.* 1996; Giraud *et al.* 2002). Colonization following introduction can involve sequential bottlenecks that would further reduce genetic diversity (Amsellem *et al.* 2000; Clegg *et al.* 2002; Estoup & Clegg 2003; Estoup *et al.* 2004). Loss of genetic diversity during introduction and subsequent range expansion should limit local adaptation possibilities in the new colonized areas (Lambrinos 2004). Nevertheless, invasive species seem to be able to rapidly adapt to the new conditions they face (reviewed in Reznick & Ghalambor 2001; Stockwell *et al.* 2003) when introduced (e.g. Lee 1999; Kinnison *et al.* 2001) as well as when expanding their range, leading to clinal and regional variation in the invaded range. For instance, plant vigour shows clinal variation with latitude in introduced *Solidago* sp. in Europe (Weber & Schmid 1998) and in introduced *Hypericum perforatum* in North America (Maron *et al.* 2004).

Several different explanations, depending on the characteristics of the introduced species, the invaded environment and the invasion history, have been invoked to resolve this apparent paradox (Frankham 2005). First, adaptation may not always be a prerequisite for successful establishment of introduced populations (e.g. *Caulerpa taxifolia* in the Mediterranean Sea, Phillips & Price 2002). Second, rapid population expansion sometimes occurs just after introduction, retaining genetic diversity (e.g. Zenger *et al.* 2003) and facilitating later adaptation to local environment. Third, polyploidization and hybridization phenomena may rapidly produce novel diversity in the introduced area (Ellstrand & Schierenbeck 2000). Finally, multiple introductions may generate high level of genetic diversity in the introduced range (Neuffer & Hurka 1999; Maron *et al.* 2004), sometimes higher than in the native range (Kolbe *et al.* 2004).

Despite their importance for investigating evolutionary dynamics of bio-invasions, few studies to date have assessed the genetic diversity and structure in introduced populations and compared them to those in their native range (but see Giraud *et al.* 2002; Kolbe *et al.* 2004; Maron *et al.* 2004). Here, we compare genetic diversity between

North American native and French introduced populations of common ragweed to elucidate whether French populations of the Rhône Valley have a single or multiple North American source(s) and where is/are the source population(s). *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) is an aggressive North American annual weed, found particularly in sunflower and corn fields (Bassett & Crompton 1975). Besides its economic impact on crop yield, this wind-pollinated plant represents a major health problem since its pollen is a strong allergen and one of the main causes of hay fever. This plant was imported to Europe in the 18th century, probably in ballast or in seed lots. It became invasive in the Rhône Valley (France) in the middle of the 20th century, possibly after the Second World War (Bonnot 1967). It has recently expanded into both the Provence-Alpes-Côte-d'Azur (PACA) and Bourgogne (Burgundy) regions (Carvin *et al.* 2003). This species is also an invasive weed in other European countries such as Italy, Croatia, Hungary, Ukraine and Russia, in Asia (Japan, China) and even in Australia (Bass *et al.* 2000). However, it has not yet been studied using ecological and genetic approaches.

As first steps towards understanding the causes and mechanisms of ragweed invasion, we addressed more specifically the following questions: (i) Are there differences in neutral genetic diversity between France and North America, both within and among populations? (ii) Do French populations originate from a single or multiple North American sources? (iii) Where was (were) the source population(s) in North America? (iv) Do most recently established French populations (i.e. in the Bourgogne and PACA regions) exhibit lower genetic variability than older ones (i.e. in the Rhône-Alpes region), implying sequential bottlenecks during colonization?

Materials and methods

Sampling and DNA extractions

The distributions of *Ambrosia artemisiifolia* in North America and in France are shown in Fig. 1, together with sampling sites for the present study. Leaf tissue was collected in 2002 from 30 individuals in each of 10 French populations and 12 North American populations. Population sizes normally far exceed 100 individuals; however, recently established populations can be smaller. In the few populations with fewer than 30 individuals, all the plants were sampled. Five of the 10 French populations are located in the Rhône-Alpes region (Fig. 1) where *A. artemisiifolia* has been present for more than 30 years (Bonnot 1967). The other five French populations (3 in the PACA region and 2 in Bourgogne, Fig. 1) are thought to be more recently established (Carvin *et al.* 2003). North American populations were sampled on the East Coast and in the Great Lakes region of the USA and Canada (Fig. 1). These regions have a long history of

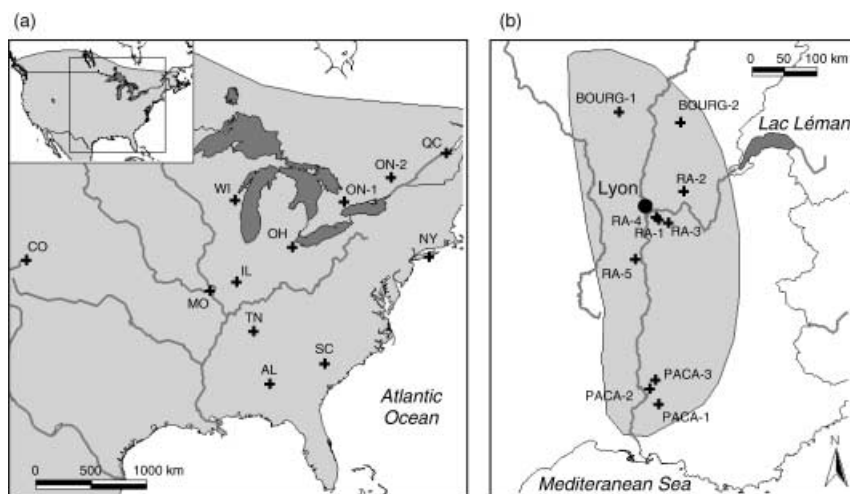


Fig. 1 Distribution of *Ambrosia artemisiifolia* in grey in North America (a) and in France (b) and sampling sites for the present study with their labels.

commercial exchanges with France. Leaf tissues were preserved in silica gel. DNA was extracted with QIAGEN plant DNA extraction kits and were then stored at -20°C .

Microsatellite analyses

We used the five nuclear microsatellite loci recently developed for *A. artemisiifolia* (Amb12, Amb15, Amb16, Amb30 and Amb82; Genton *et al.* 2005). Polymerase chain reaction (PCR) and allele resolution were carried out according to Genton *et al.* (2005). Using the FSTAT version 2.9.3.2 freeware (Goudet 1995), we estimated (i) the means \pm SD over all loci of the following genetic diversity indices: allelic richness (R_S , El Mousadik & Petit 1996), observed heterozygosities and expected heterozygosities, respectively, H_O and H_E (Nei 1987), H_E being also called Nei's gene diversity, per population as well as over all populations; (ii) F -statistics (Weir & Cockerham 1984); (iii) the Goodman's estimator of R_{ST} (Goodman 1997), i.e. genetic differentiation accounting for variance in allele size and defined for genetic markers undergoing a stepwise-mutation model (Slatkin 1995). Deviations from Hardy-Weinberg proportions were assessed using FSTAT (Goudet 1995) with P values being corrected for table-wide significance levels ($\alpha = 0.05$) using the sequential Bonferroni method (Rice 1989). We also computed the means over all loci of (i) the number of alleles (A), (ii) the number of rare alleles (A_R), i.e. with allelic frequencies below 0.1, (iii) allele size variance (V), and (iv) the M ratio, i.e. the ratio of the number of alleles to the range in allele size (Garza & Williamson 2001). Allele size variance provides a valid estimate of genetic diversity if microsatellite systems conform to a stepwise-mutation model (Slatkin 1995). The M ratio is used to detect bottlenecks since it decreases after a population has undergone a size reduction (Garza & Williamson 2001). Indeed, as population size declines, number of alleles and

the range in allele size are diminished but not at equal rates for all alleles: rare alleles are most likely to be lost during episodes of genetic drift, decreasing total allele number while not necessarily decreasing the range in allele sizes. Finally, we tested for linkage disequilibria using Fisher exact tests in FSTAT (Goudet 1995) with P values being corrected for table-wide significance levels ($\alpha = 0.05$) using the sequential Bonferroni method (Rice 1989).

Comparison of genetic diversity and population differentiation between native and introduced ranges

To compare the values of within-population diversity indices (R_S , H_E , H_O , F_{IS}) and population differentiation (F_{ST}) between native and introduced ranges, we used the FSTAT freeware (Goudet 1995). For each index, FSTAT computes the average over loci and populations for North American and French samples and then the squared difference between these two averages. Significance of this difference is then assessed using a permutation test: the whole sample is allocated at random to the two groups, keeping the number of populations constant in each group. Since FSTAT did not allow comparisons of the M ratio nor of the Goodman's estimator of R_{ST} among groups of populations, we implemented similar tests in MATLAB version 4.1 (Wolfram Research, Inc.) using the J. F. Fernandez-Manjarres' files available at www.mathworks.com/matlabcentral/fileexchange. Because we wanted to get insights into introduction mechanisms, only data from French populations assumed to be near the original introduction site (i.e. of the Rhône-Alpes region) were used in these analyses.

AMOVA (analyses of molecular variance) were performed on the Rhône-Alpes and North American data using the ARLEQUIN version 2001 freeware package (Scheider *et al.*

2000; available at <http://anthropologie.unige.ch/arlequin>). These hierarchical analyses of variance divide the total variance into components due to interindividual differences and to interpopulation differences. AMOVA were run without the Amb15 locus and without two North American populations (AI and IL) because more than 5% of the data was missing for this locus and these populations.

Patterns of isolation by distance in France and North America were tested separately by computing Mantel tests between the half-matrices of pairwise genetic distances, estimated either as $F_{ST}/(1 - F_{ST})$ values or as $R_{ST}/(1 - R_{ST})$, and pairwise geographical distances (logarithm of the true geographical distances, Rousset 1997). Tests were performed using the GENETOP freeware (Raymond & Rousset 1995).

Diversity patterns within the invaded range

To test if the common ragweed populations that are located at the margin of the invaded area exhibit reduced genetic diversity, we compared within-population diversity indices (i.e. A , A_R , R_S , V , M , H_E , H_O , F_{IS}) between French populations from the Rhône-Alpes region and from the more recently invaded Bourgogne and PACA regions. We used similar permutation tests as described above to compare diversity indices between North America and the Rhône-Alpes region.

Population assignment tests and distribution of private alleles

To identify the source populations of French invasive populations, we assigned all sampled French individuals to North American sampled populations. We used methods based on the likelihood of multilocus genotypes (reviewed in Cornuet *et al.* 1999): methods of Paetkau *et al.* (1995) and of Rannala & Mountain (1997) that, respectively, use frequency and Bayesian criteria for likelihood estimation. These tests were performed using the GENECLASS2 software (Piry *et al.* 2004). We tested the ability of this software to discriminate source populations by assigning North American individuals to North American populations.

Because rare alleles can be powerful in identifying source populations of invasions, we also examined the distribution of private alleles, i.e. alleles unique to a single population or a region. Because there were very few alleles unique to single populations, we considered all alleles present in only one or two North American populations as private alleles from North American populations. We then examined in which French populations these private alleles were found. We also recorded the number of French private alleles as the number of alleles found in only one or two French populations but absent from all North American populations.

Results

Overall genetic diversity, F-statistics and Hardy–Weinberg equilibrium

The five nuclear microsatellite loci had a total of 105 alleles in the 22 populations analysed. Among these 105 alleles, 90 were present in North America and 96 in France (92 in Rhône-Alpes region and 85 in Bourgogne and PACA regions), few alleles being private between continents. Diversity indices, F -statistics estimates, results of exact Hardy–Weinberg tests and number of private alleles are presented in Table 1. Significant heterozygote deficiencies were detected in all populations, yielding significant positive F_{IS} values. These values were the same for both French and North American populations. Tests for linkage disequilibria were all nonsignificant. Overall genetic diversities were similar in France and in North America.

Comparison of variability distribution among populations between the introduced and the native ranges

We compared here North America with the single Rhône-Alpes region, because it is assumed to host the first introduced French populations. The number of alleles (A), allelic richness (R_S) and variance of allelic size (V) were significantly greater within Rhône-Alpes populations than within North American ones (P values < 0.03 , Table 1). There were more rare alleles, i.e. with allelic frequencies below 0.1, per population in Rhône-Alpes than in North America, whereas no difference in the number of common alleles was detected. The M index, i.e. the ratio of the number of alleles to the range in allele size, was significantly greater in the North American populations than in the French ones. No significant differences in observed and expected heterozygosities were detected between French and North American populations.

Analyses of molecular variance (AMOVA; Table 2) indicated that genetic variation was poorly structured geographically both in the native and in the introduced range, with most genetic variation being within, rather than among, populations. This was however, particularly exacerbated in the introduced range: 85% of the genetic variance was found within population in the native North American range whereas 97% of the genetic variance was within populations in the Rhône-Alpes region. The same pattern, although less accentuated, was recovered from AMOVA using F_{ST} (not shown).

Permutation tests also showed that among-population differentiation measured as R_{ST} was significantly higher in North America than in France, whereas among-population differentiation measured as F_{ST} did not differ between France and North America (Table 1).

Table 1 Diversity indices (A , mean number of alleles per locus, A_R mean number of rare alleles per locus, i.e. with allelic frequencies below 0.1, R_S allelic richness, V allele size variance, M ratio of the number of alleles to the range in allele size, H_E expected heterozygosity, H_O observed heterozygosity), results of exact Hardy–Weinberg tests, Weir & Cockerham's F -statistics estimates and the Goodman's estimator of R_{ST} , i.e. genetic differentiation accounting for variance in allele size and number of private alleles. For each of the indices, values per population and mean \pm SD for North America, France and the whole sample (France and North America) are given

Populations	A	A_R	R_S	V	M	H_E	H_O	F_{IS}	HW test†	F_{ST}	R_{ST}	Private alleles‡	French populations with N. Am. private alleles
North America													
NA-AL	6.3	3.5	4.90	54.0	0.485	0.74	0.32	0.56	***			0	
NA-CO	9.6	6.8	6.51	69.2	0.462	0.79	0.44	0.44	***			9	F-RA-1, F-RA-2, F-RA-3, F-RA-4, F-RA-5, F-PACA-1, F-PACA-3
NA-IL	8.8	5.5	6.04	38.2	0.476	0.79	0.57	0.28	***			3	F-RA-1
NA-MO	9.4	6.4	5.94	66.3	0.408	0.75	0.45	0.40	***			5	F-RA-2, F-RA-4, F-PACA-2, F-PACA-3, F-BOURG-1
NA-NY	9.4	6.6	5.57	40.0	0.443	0.71	0.39	0.46	***			4	F-RA-1, F-RA-2, F-RA-3, F-RA-4, F-RA-5, F-PACA-1
NA-OH	8.6	5.8	5.62	29.8	0.456	0.71	0.32	0.55	***			3	F-RA-4, F-PACA-1, F-BOURG-1
NA-ON-1	8.8	5.6	5.75	44.0	0.438	0.76	0.38	0.50	***			1	F-RA-1, F-RA-3, F-RA-5
NA-ON-2	9.4	6.2	5.79	43.5	0.434	0.76	0.42	0.45	***			5	F-RA-1, F-RA-2, F-RA-3, F-RA-4, F-RA-5, F-PACA-3
NA-QC	9.8	7.0	5.97	40.1	0.538	0.74	0.43	0.41	***			1	F-RA-2, F-RA-5
NA-SC	7.0	3.2	5.05	48.6	0.497	0.73	0.54	0.26	***			5	F-RA-4, F-PACA-1
NA-TN	10.4	7.0	6.66	118.8	0.397	0.83	0.40	0.52	***			10	F-RA-1, F-RA-3, F-RA-4, F-RA-5, F-PACA-1, F-PACA-3
NA-WI	10.4	7.0	6.33	54.3	0.495	0.77	0.36	0.54	***			3	F-RA-1
Mean \pm SD	9.0	5.9	5.85	53.9	0.461	0.756	0.42	0.45				4.1	
North America	(\pm 0.36)	(\pm 0.38)	(\pm 0.15)	(\pm 6.8)	(\pm 0.012)	(\pm 0.011)	(\pm 0.022)	(\pm 0.028)				(\pm 3.0)	
Total													
North America	18.4	15.6	6.64	60.5	0.534	0.76	0.41	0.47		0.052	0.080	10	

Table 1 Continued

Populations	<i>A</i>	<i>A_R</i>	<i>R_S</i>	<i>V</i>	<i>M</i>	<i>H_E</i>	<i>H_O</i>	<i>F_{IS}</i>	HW test†	<i>F_{ST}</i>	<i>R_{ST}</i>	Private alleles‡
France												
Rhône-Alpes												
F-RA-1	10.0	6.6	6.49	69.7	0.442	0.80	0.37	0.55	***			2
F-RA-2	11.0	8.0	6.62	69.8	0.399	0.80	0.48	0.40	***			2
F-RA-3	11.4	8.4	6.89	103.2	0.421	0.83	0.36	0.56	***			2
F-RA-4	10.8	8.0	6.53	57.6	0.435	0.77	0.40	0.48	***			1
F-RA-5	10.6	8.2	5.83	91.9	0.448	0.70	0.41	0.41	***			1
Mean ± SD	10.8	7.8	6.47	78.4	0.429	0.780	0.403	0.48				1.6
Rhône-Alpes	(± 0.23)	(± 0.32)	(± 0.17)	(± 8.3)	(± 0.009)	(± 0.022)	(± 0.021)	(± 0.033)				(± 0.5)
Total												
Rhône-Alpes	17.8	15.2	7.05	79.8	0.519	0.780	0.40	0.51		0.042	0.018	11
Bourgogne-PACA												
F-BOURG-1	7.0	4.5	4.83	71.7	0.438	0.67	0.31	0.54	***			2
F-BOURG-2	5.3	2.5	4.43	41.0	0.502	0.70	0.27	0.61	***			2
F-PACA-1	6.6	3.4	4.54	47.0	0.392	0.71	0.28	0.61	***			0
F-PACA-2	5.5	2.0	4.96	42.2	0.434	0.69	0.60	0.13	.			0
F-PACA-3	6.8	3.3	5.78	53.9	0.515	0.80	0.33	0.58	***			0
Mean ± SD	6.2	3.1	4.91	51.2	0.456	0.711	0.358	0.49				0.8
Bourgogne-PACA	(± 0.35)	(± 0.43)	(± 0.24)	(± 5.6)	(± 0.023)	(± 0.023)	(± 0.062)	(± 0.092)				(± 1.1)
Total	11.8	2.8	5.51	50.7	0.453	0.715	0.37	0.55		0.070	0.063	3
Bourgogne-PACA												
Mean ± SD	8.5	5.5	5.69	64.8	0.442	0.746	0.380	0.49				1.2
France	(± 0.78)	(± 0.82)	(± 0.30)	(± 6.6)	(± 0.012)	(± 0.019)	(± 0.032)	(± 0.046)				(± 0.9)
Total France	19.2	16.6	6.75	71.0	0.528	0.753	0.365	0.55		0.058	0.043	15
Mean ± SD												
Total sample												
(France + North America)	8.8	5.5	5.77	58.9	0.452	0.751	0.401	0.47				
	(± 0.40)	(± 0.42)	(± 0.15)	(± 4.8)	(± 0.008)	(± 0.010)	(± 0.019)	(± 0.026)				
Total*												
Total sample												
(France + North America)	21.0	18.4	2.6	6.77	64.9	0.538	0.76	0.50		0.054	0.064	

*The values in the 'Total' rows were calculated pooling all the populations from North America, from France, or all populations from France and North America.

†For the Hardy–Weinberg test, the *P*-values are indicated as : < 0.1; *; < 0.05; **; < 0.01; ***: < 0.001.

‡For North American populations we indicate the number of private alleles, i.e. those found in only one or two North American populations and those French populations that sharing private alleles with that North American population. For French populations private alleles we indicate the number of private alleles, i.e. those found in only one or two French populations and in none of the North American populations. In the 'Total' rows, private alleles correspond to alleles unique to a region or to a continent.

Table 2 Results of the analyses of molecular variance (AMOVA) using R_{ST} . (A) North American populations; (B) French populations from the Rhône-Alpes region

A

Source of variation	d.f.	Sum of squares	Percentage of variation	P value
Among populations	9	20 975.969	14.24	< 0.000001
Within populations	550	124 498.024	85.76	< 0.000001
Total	559	145 473.99		

B

Source of variation	d.f.	Sum of squares	Percentage of variation	P value
Among populations	4	18.137	3.33	< 0.000001
Within populations	295	435.817	96.67	< 0.000001
Total	299	453.953		

Isolation by distance and diversity pattern within continents

A significant pattern of isolation by distance was detected among North American populations when using R_{ST} ($r = 0.51$, $P = 0.012$), but not among French populations ($r = 0.20$, $P = 0.179$).

Permutation tests revealed significant decreases in the number of alleles (A), allelic richness (R_S) and variance of allelic size (V) between French populations from the Rhône-Alpes region and more recent French populations from Bourgogne and PACA regions (P values < 0.03). The lower number of alleles in populations far from Lyon was mainly due to the presence of fewer rare alleles. In particular, there were more private alleles in the Rhône-Alpes region than in the two other French regions (Table 1). In

contrast, no significant differences were detected between the core region of the introduction and later colonized regions in observed heterozygosities (H_O , $P = 0.09$), gene diversity (H_E , $P = 0.09$) and M index (Table 1).

Population assignment tests

Although population differentiation was not very high in North America, control assignment tests placed American plants in their correct North American populations for 65% of the individuals using the method of Rannala & Mountain (1997) and for 58% of the individuals using the method of Paetkau *et al.* (1995). French individual plants were assigned roughly equally to the different North American populations sampled (Fig. 2). Some plants from within each single French population were assigned to different North American populations that were not the closest geographically (Fig. 2). The two assignment methods (Paetkau *et al.* 1995; Rannala & Mountain 1997) gave similar results.

Distribution of total numbers of alleles and of private alleles

There were several private alleles in North America, i.e. alleles unique to one or two North American populations (Table 1). Alleles unique to different North American populations were found in the same French populations and there were only 10 alleles found exclusively in North America. These observations indicate that French populations result from a mixture of several North American sources.

The mean number of alleles per locus in Rhone-Alpes (17.8) was much higher than in any single North American populations (maximum of 10.4), also indicating that the French invasion did not originate from a single or a few North American sources. Some private alleles were found in France, i.e. were present in only one or two French populations and not in North American populations.

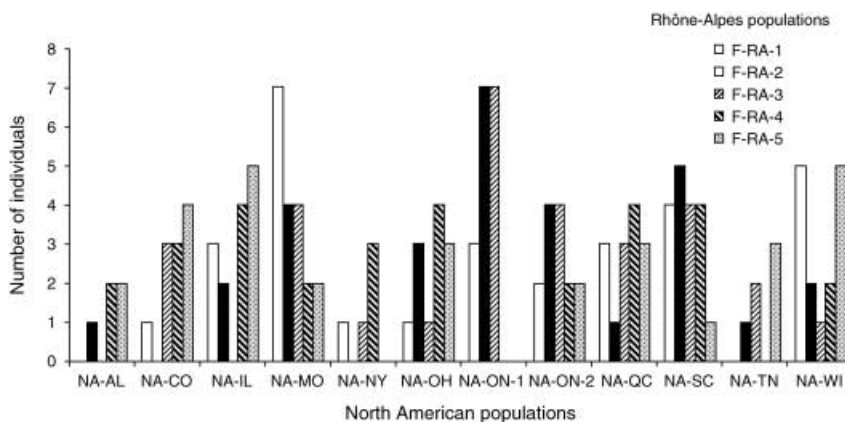


Fig. 2 Results of assignment tests of French populations of *Ambrosia artemisiifolia* to North American populations, following the method of Rannala & Mountain (1997): number of individuals from each of the five populations sampled in the Rhône-Alpes region that were assigned to the different North American populations.

These alleles were mostly in the Rhône-Alpes populations, a few were in the Bourgogne region and none in the PACA region.

Discussion

Multiple sources for the introduction of common ragweed in France

Overall population genetic variability of *Ambrosia artemisiifolia* was found to be similar in North America and in the Rhône-Alpes region. However, our results indicated that within-population levels of genetic variability were lower in native than in invasive French populations. No significant difference could be detected in Nei's gene diversity, but the number of alleles and the variance of allele size were greater within French populations of the Rhône-Alpes region than within North American ones, due to a larger number of rare alleles within French populations. These results contrast with most previous plant invasion studies that detected a reduced genetic diversity within introduced populations (e.g. Husband & Barrett 1991; Amsellem *et al.* 2000) or found no clear differences (e.g. Neuffer & Hurka 1999; Maron *et al.* 2004). A few studies on plant invasions however, also demonstrated an increase in genetic variability in the introduced range (Squirell *et al.* 2001; DeWalt & Hamrick 2004; Bossdorf *et al.* 2005).

If French populations had come from a single source population in North America, one would have expected a reduced number of alleles in France compared to native populations. Introduced populations indeed generally lose some rare alleles because of the genetic bottleneck occurring at introduction (Nei *et al.* 1975). French populations should also, then, have exhibited a lower variance of allele size than North American ones (e.g. Estoup *et al.* 2001). The higher number of alleles and variance of allele size observed in the Rhône-Alpes region suggest in contrast the existence of multiple sources for invasive populations of common ragweed in France.

The origin of French populations as a mixture from several North American sources is further supported by the approximately twofold higher mean number of alleles per locus in the total French sample than in any single North American population. Clearly, the combined French sample contains more individuals than any one North American population, which can explain part of this allelic richness. Nonetheless no single source population could account for this high number of alleles, with as many found in France (96) or even only in the Rhône-Alpes region (92) as in North America (90).

The M index was however, lower in French populations than in North American ones, as is actually expected after a bottleneck from a single source population, because the

number of alleles then decreases more than the size range (Garza & Williamson 2001). The finding that M has decreased after introduction of ragweed in France despite the lack of bottleneck can be explained by a larger increase of the range of allele size than of the number of alleles in introduced populations. The French populations have indeed more rare alleles, coming from different North American populations, and it is likely that these rare alleles span a larger size range than the most common ones.

Analyses of the distribution of genetic variability brought additional insights into the history of ragweed invasion in France. R_{ST} comparisons between North America and the Rhône-Alpes region revealed a greater among-population differentiation in North America than in France. Results of the AMOVA also pointed to genetic variation being more geographically structured in the native range than in the French introduced range. Moreover, there was a significant pattern of isolation by distance among North American populations but not among French populations. The higher within-population diversity of French introduced populations of *A. artemisiifolia* together with their lower among-population differentiation and lack of isolation by distance suggest that the French introduced populations result from a mixture of different native populations and that they may not be at migration–drift equilibrium, in contrast to the North American populations. The low among-population differentiation of introduced French populations further suggests that all of them together were founded by genetically similar sources, either by a single introduction of mixed propagules followed by dissemination or by multiple introductions coming from similar mixtures of sources. Such a transformation of among-population genetic variation into within-population genetic variation due to several introductions from the same multiple sources has also been reported in Cuban lizard invasions (Kolbe *et al.* 2004).

The finding that the originally introduced populations of *A. artemisiifolia* were founded by multiple, similar North American sources is further supported by the distribution of private alleles and assignment tests. Private alleles from different North American populations were found within the same French populations and assignment tests placed individual plants from each French population roughly equally across the different North American populations. These assignment tests appeared to be valid because American plants were most often assigned to their populations of origin. The significant differentiation among population and pattern of isolation by distance in North America provide ideal conditions for assignment tests. Isolation by distance should indeed allow assignment of individuals to the correct region, even if the exact population of origin had not been sampled.

We predominantly sampled eastern populations from North America, considering that the traffic between eastern

North America and Europe was greater than that for western North America. Of course, we cannot exclude that our inability to assign populations to a North American source stems from our failing to have sampled the appropriate region, but we consider it most likely that the ragweed invasion was indeed sourced in the east. The finding of French private alleles suggests either that we did not sample all the North American sources of the French populations or that new and unique alleles have arisen *de novo* within the French populations.

Range expansion of common ragweed in France

We observed reduced allelic richness and variance of allele size in populations distant from the putative original area of introduction, the east of Lyon. However, since these reductions were due to losses of rare alleles, no decrease in Nei's gene diversity was detected. This pattern, together with the distribution of allelic richness, with 92 alleles and 11 private alleles found in the Rhône-Alpes region but only 85 and 3 private alleles in the combined Bourgogne and PACA regions, supports the east of Lyon as being the original area of introduction of common ragweed populations present in France. This pattern of allelic diversity indicates that the ragweed range expansion probably occurred through sequential bottlenecks from the original populations, and not from subsequent new introductions. Contrary to expectations (Garza & Williamson 2001), the *M* index was, however, not lower in these recent invasive populations that have been subjected to bottlenecks. This may be due to French populations from the Rhône-Alpes region being a mixture of different North American populations not yet at equilibrium, thus resulting in a non-normal allele size distribution.

Heterozygote deficiency

All populations deviated from Hardy–Weinberg equilibrium at all loci, presenting heterozygote deficiencies. These may be due to the presence of null alleles (Genton *et al.* 2005) or to some degree of selfing since *A. artemisiifolia* is a self-compatible species (Bassett & Crompton 1975). A Wahlund effect (i.e. reduction in observed heterozygosity because of pooling discrete subpopulations with different allele frequencies that do not interbreed as a single randomly mating unit) is not likely because plants were sampled very close to each other within populations and because *A. artemisiifolia* is wind pollinated with an extended flowering period so that temporal isolation is highly unlikely. Although the French populations could possibly still represent mixtures from different source populations that had not yet attained genotypic equilibrium, generating a kind of Wahlund effect, this is unlikely given their presence in at least the Rhône-Alpes region for several decades. Further,

such nonequilibrium mixtures cannot be the explanation for the heterozygote deficiencies in North American populations. On the other hand, the distribution of genetic variation, with most variation found within, rather than among populations, particularly for the invasive French populations, and low values of F_{ST} and R_{ST} , points to an outcrossing wind-pollinated species (Loveless & Hamrick 1984).

Further, French populations did not show higher heterozygote deficiencies than North American ones, which would indicate a shift towards increased levels of self-fertilization in invasive populations of *A. artemisiifolia*, in contrast to what has been observed in some other invasive plant species (Baker 1955; Husband & Barrett 1991). This may not be surprising because selfing rate is expected to increase after invasion only if plants are at low density in the introduction range, which may not have been the case for common ragweed invasion in Europe. Indeed, the high level of genetic diversity found in France suggests that many individuals were introduced. Alternatively, the French invasion may be old enough that plants have evolved back to lower levels of selfing from a post-introduction high. No direct estimates of reproductive system parameters for this species are available to date but measures of selfing and outcrossing rates from progeny arrays would allow us to refine hypotheses for reconciling the inconsistent patterns of the distribution of genetic variation within (heterozygote deficit) vs. among individuals and populations.

Conclusion

Our results are consistent with a scenario of multiple sources for the introduction of common ragweed in the Rhône-Alpes region, followed by colonization of new areas to the north (Bourgogne region) and south (PACA region) from this initial introduction, through sequential bottlenecks. Further, our study provides an interesting solution to the paradox outlined by Frankham (2005), that introduced species are able to invade their new environment despite expected reduced genetic diversity. In the case of the invasion of *Ambrosia artemisiifolia* in France, no actual loss of genetic diversity has been detected. In contrast, within-population diversity is even higher in introduced populations than in source populations. More studies comparing genetic characteristics of native and introduced populations of invasive species are needed to get more insights into the genetic changes that accompany bio-invasions (Hierro *et al.* 2005).

Acknowledgements

We thank O. Jonot, D. Thévenet, V. Llaurens, F. Ytournel and V. Noël for their help with genotyping and L. Bassignot, J. Brodeur, K. Elias, M. H. Gromko, A. Halverson, G. Hill, P. M. Kotanen, S. Laval, D. McCauley, H. J. Michaels, J. B. Nelson, M. Putman,

P. Renner, S. Renner, R. E. Ricklefs, A. Ritchie, G. Sutcliffe and E. Treadway for sample collections. We thank Patrice David and three anonymous referees for their useful comments on the manuscript. Benjamin Genton acknowledges an FCPR grant from the French Ministry of Agriculture and Alimentation and Tatiana Giraud a grant 'ACI Jeunes Chercheurs' from the French Ministry of Research. We also thank V. Abt for designing Fig. 1.

References

- Amsellem L, Noyer JL, Le Bourgeois T, Hossaert-McKey M (2000) Comparison of genetic diversity of the invasive weed *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction, using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Molecular Ecology*, **9**, 443–455.
- Baker HG (1955) Self-compatibility and establishment after 'long distance' dispersal. *Evolution*, **9**, 347–349.
- Bass DJ, Delpech V, Beard J, Bass P, Walls RS (2000) Ragweed in Australia. *Aerobiologia*, **16**, 107–111.
- Bassett IJ, Crompton CW (1975) The biology of Canadian weeds. 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Canadian Journal of Plant Science*, **55**, 463–476.
- Blossey B, Nötzold R (1995) Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology*, **83**, 887–889.
- Bonnot EJ (1967) *Ambrosia artemisiifolia* L. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **8**, 348–359.
- Bossdorf O, Auge H, Lafuma L, Rogers WE, Siemann E, Prati D (2005) Phenotypic and genetic differentiation in native versus introduced plant populations. *Oecologia*, **144**, 1–11.
- Carvin C, Chauvel B, Bretagnolle F, Cunot E (2003) Mise au point sur la présence de l'espèce *Ambrosia artemisiifolia* L. dans les départements de Côte d'Or et de Saône et Loire. *Bulletin Scientifique de Bourgogne*, **51**, 18–23.
- Clegg SM, Degnan SM, Kikkawa J, Moritz C, Estoup A, Owens IPF (2002) Genetic consequences of sequential founder events by an island-colonizing bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **99**, 8127–8132.
- Cornuet J-M, Piry S, Luikart G, Estoup A, Solignac M (1999) New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. *Genetics*, **153**, 1989–2000.
- DeWalt SJ, Hamrick JL (2004) Genetic variation of introduced Hawaiian and native Costa Rican populations of an invasive tropical shrub, *Clidemia hirta* (Melastomataceae). *American Journal of Botany*, **91**, 1155–1162.
- Eckert CG, Manicacci D, Barrett SCH (1996) Genetic drift and founder effect in native versus introduced population of an invading plant, *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *Evolution*, **50**, 1512–1519.
- El Mousadik A, Petit R (1996) High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco. *Theoretical and Applied Genetics*, **92**, 832–839.
- Ellstrand NC, Schierenbeck KA (2000) Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **97**, 7043–7050.
- Estoup A, Beaumont M, Sennedot F, Moritz C, Cornuet J-M (2004) Genetic analysis of complex demographic scenarios: spatially expanding populations of the cane toad, *Bufo marinus*. *Evolution*, **58**, 2021–2036.
- Estoup A, Clegg SM (2003) Bayesian inferences on the recent island colonization history by the bird *Zosterops lateralis lateralis*. *Molecular Ecology*, **12**, 657–674.
- Estoup A, Wilson IJ, Sullivan C, Cornuet J-M, Moritz C (2001) Inferring population history from microsatellite and enzyme data in serially introduced cane toads, *Bufo marinus*. *Genetics*, **159**, 1671–1687.
- Frankham R (2005) Resolving the genetic paradox in invasive species. *Heredity*, **94**, 385.
- Garza JC, Williamson EG (2001) Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci. *Molecular Ecology*, **10**, 305–318.
- Genton BJ, Jonot O, Thévenet D *et al.* (2005) Isolation of five polymorphic microsatellite loci, using an enrichment protocol, in the invasive weed *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). *Molecular Ecology Notes*, **5**, 381–383.
- Genton BJ, Kotanen PE, Cheptou P-O, Adolphe C, Shykoff JA (in press) Enemy release but no evolutionary loss of defence in a plant invasion: an inter-continental reciprocal transplant experiment. *Oecologia*, (in press).
- Giraud T, Pedersen JS, Keller L (2002) Evolution of supercolonies: the Argentine ants of southern Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **99**, 6075–6079.
- Goodman SJ (1997) R_{ST} CALC: a collection of computer programs for calculating estimates of genetic differentiation from microsatellite data and a determining their significance. *Molecular Ecology*, **6**, 881–885.
- Goudet J (1995) FSTAT (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity*, **86**, 485–486.
- Hierro JL, Maron JL, Callaway RM (2005) A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, **93**, 5–15.
- Husband BC, Barrett SCH (1991) Colonization history and population genetic structure of *Eichhornia paniculata* in Jamaica. *Heredity*, **66**, 287–296.
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 164–170.
- Kinnison MT, Unwin MJ, Hendry AP, Quinn TP (2001) Migratory costs and the evolution of egg size and number in introduced and indigenous salmon populations. *Evolution*, **55**, 1656–1667.
- Kolbe JJ, Glor RE, Rodriguez-Schettino L, Chamizo-Lara A, Larson A, Losos JB (2004) Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature*, **431**, 177–181.
- Lambrinos JG (2004) How interactions between ecology and evolution influence contemporary invasion dynamics. *Ecology*, **85**, 2061–2070.
- Lee CE (1999) Rapid and repeated invasions of fresh water by the copepod *Eurytemora affinis*. *Evolution*, **53**, 1423–1434.
- Lee CE (2002) Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 386–391.
- Loveless MD, Hamrick JL (1984) Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 65–95.
- Maron JL, Vilà M, Bommarco R, Elmendorf S, Beardsley P (2004) Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs*, **74**, 261–280.
- Müller-Schärer H, Schaffner U, Steinger T (2004) Evolution in invasive plants: implications for biological control. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 417–422.
- Nei M (1987) *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.

- Nei M, Maruyama T, Chakraborty R (1975) Bottleneck effect and genetic-variability in populations. *Evolution*, **29**, 1–10.
- Neuffer B, Hurka H (1999) Colonization and introduction dynamics of *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae) in North America: isozymes and quantitative traits. *Molecular Ecology*, **8**, 1667–1681.
- Paetkau D, Calvert W, Stirling I, Strobeck C (1995) Microsatellite analysis of population structure in Canadian polar bears. *Molecular Ecology*, **4**, 347–354.
- Phillips JA, Price IR (2002) How different is Mediterranean *Caulerpa taxifolia* (Caulerpaceae: Chlorophyta) to other populations of the species? *Marine Ecology Progress Series*, **238**, 61–71.
- Piry S, Alapetite A, Cornuet J-M, Paetkau D, Baudouin L, Estoup A (2004) GENECLASS2: a software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *Journal of Heredity*, **95**, 536–539.
- Rannala B, Mountain JL (1997) Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **94**, 9197–9201.
- Raymond M, Rousset F (1995) GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity*, **86**, 248–249.
- Reznick DN, Ghalambor CK (2001) The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica*, **112–113**, 183–198.
- Rice WR (1989) Analyzing tables of statistical tests. *Evolution*, **43**, 223–225.
- Rousset F (1997) Genetic differentiation and estimation of gene flow from *F*-statistics under isolation by distance. *Genetics*, **145**, 1219–1228.
- Scheider S, Roessli D, Excoffier L (2000) *ARLEQUIN version 2.000: A software for population genetics data analysis*. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Geneva, Switzerland.
- Slatkin M (1995) A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequency. *Genetics*, **139**, 457–462.
- Squirell J, Hollingsworth PM, Bateman RM *et al.* (2001) Partitioning and diversity of nuclear and organelle markers in native and introduced populations of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, **88**, 1409–1418.
- Stockwell CA, Hendry AP, Kinnison MT (2003) Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 94–101.
- Villablanca FX, Roderick GK, Palumbi SR (1998) Invasion genetics of the Mediterranean fruit fly: variation in multiple nuclear introns. *Molecular Ecology*, **7**, 547–560.
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Rejmanek M, Westbrooks R (1997) Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*, **21**, 1–16.
- Weber E, Schmid B (1998) Latitudinal population differentiation in two species of *Solidago* (Asteraceae) introduced into Europe. *American Journal of Botany*, **85**, 1110–1121.
- Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, **38**, 1358–1370.
- Williamson M (1996) *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London.
- Zenger KR, Richardson BJ, Vachot-Griffin A-M (2003) A rapid population expansion retains genetic diversity within European rabbits in Australia. *Molecular Ecology*, **12**, 789–794.

This study is part of the PhD thesis of Benjamin Genton on the invasion of *Ambrosia artemisiifolia* in France. He is studying more generally evolutionary mechanisms involved in biological invasions. J. A. Shykoff and T. Giraud are researchers in ecology and evolution, being particularly interested in biological invasions and host-parasite co-evolution.

D. Synthèse

La compréhension du phénomène des invasions biologiques requiert, nous l'avons vu (partie 1.D3), la résolution de deux paradoxes. Le premier met en lumière le fait que les espèces envahissantes sont censées être moins adaptées aux conditions de l'environnement d'invasion que les espèces compétitrices locales (Sax & Brown 2000). Le deuxième souligne la difficulté à concilier la perte de diversité génétique généralement liée à une introduction et une adaptation souvent rapide à de nouvelles conditions (Frankham 2005). Nous avons choisi d'aborder ces deux paradoxes dans le cas de l'invasion de l'ambrosie commune (*Ambrosia artemisiifolia* L., originaire d'Amérique du Nord) dans la vallée du Rhône et de la Saône en entreprenant différentes comparaisons entre populations de l'aire d'origine et de l'aire d'invasion.

D.1. Ambrosia artemisiifolia et le premier paradoxe évolutif

D.1.a. le relâchement de la pression des herbivores

Une première comparaison des populations nord-américaines et françaises nous a permis de mettre en évidence une très faible pression d'herbivorie dans l'aire d'invasion, contrairement à l'aire d'origine. Les populations naturelles subissent en effet bien plus de dommages d'herbivores au Canada qu'en France. En revanche, aucune différence n'a pu être mise en évidence en ce qui concerne le dommage causé par les pathogènes, du fait des faibles taux de plantes parasitées. Ces résultats ont été confirmés dans les quatre jardins communs implantés en France et en Ontario. Si les dommages occasionnés par les herbivores se traduisent par une diminution de croissance des plantes, ces études ne nous permettent cependant pas de connaître l'impact des différences de pression d'herbivorie au niveau des populations ou des communautés.

Déceler un relâchement de la pression des bioagresseurs dans l'aire d'invasion ne suffit en effet pas à expliquer la prolifération d'une espèce envahissante. La diminution de pression des prédateurs doit se traduire par une augmentation de taille ou de densité des populations, ou par un avantage par rapport aux plantes compétitrices (Keane & Crawley 2002). Des études complémentaires devront donc être mises en place pour tester le rôle éventuel de cette diminution de pression d'herbivorie au niveau populationnel. Il faudra ainsi rechercher un contrôle de type « top-down » de l'ambrosie par les herbivores. De même, des comparaisons doivent être entreprises au sein des communautés de plantes colonisatrices en France pour tester un éventuel avantage de l'ambrosie dans la colonisation des terrains nus.

Nous avons aussi souhaité tester l'hypothèse de l'accroissement évolutif des capacités de compétition (EICA, partie 1.D3c) en menant expérience de transplantation réciproque. Des plantes de l'aire d'origine et de l'aire d'invasion furent plantées dans des jardins communs dans l'aire originelle, comme dans l'aire d'introduction. A notre connaissance, seules trois expériences de ce type furent conduites (Willis & Blossey 1999, Blair & Wolfe 2004, Maron *et al.* 2004a, Maron *et al.* 2004b, Wolfe *et al.* 2004). Nous avons choisi d'entreprendre une telle expérience en prenant de nombreuses précautions, notamment en arrachant les plantes avant la floraison, afin d'empêcher l'introduction de nouveaux génotypes sur les deux continents (Encadré IV).



Encadré IV. – Ethique et sécurité environnementale

Si seule l'importation des organismes nuisibles listés dans la directive européenne modifiée 2000/29/CE est actuellement réglementée, nous souhaitons ici insister sur le fait que les expériences scientifiques menées sur des organismes potentiellement envahissants doivent être conduites avec un maximum de précautions afin de garantir la sécurité de l'environnement des expériences. Il faut ainsi non seulement s'assurer qu'aucun organisme ne peut s'échapper du dispositif expérimental, mais aussi empêcher tout flux de gènes, notamment par le pollen, entre les populations introduites pour l'expérience et les populations locales (de la même espèce ou d'espèces proches). En effet, l'introduction de nouveaux génotypes dans l'aire d'invasion, comme dans l'aire d'origine, peut favoriser la prolifération des populations nuisibles (Partie 1.D3d).

Nous n'avons pas détecté de perte de défenses chez les plantes de l'aire d'invasion dans nos jardins communs (partie 2.B). L'hypothèse EICA semble donc ne pas s'appliquer à l'ambrosie de la vallée du Rhône. Nous devons cependant reconnaître que le protocole expérimental n'était pas optimal pour tester cette hypothèse. Désirant avant tout prendre en compte la variabilité à l'intérieur des populations, nous avons négligé la variabilité entre populations au sein des aires d'origine et d'invasion : nous ne disposions que d'une population française et de deux populations nord-américaines. Or, des études similaires comparant les niveaux de dommages, d'infestation ou de concentrations de certains composés chimiques de défense révèlent une forte variabilité entre populations (van Kleunen & Schmid 2003, Blair & Wolfe 2004, Maron *et al.* 2004a, Wolfe *et al.* 2004). Dans notre cas cependant, nous pouvons espérer que la variance génétique des caractères associés à la défense se répartit principalement au sein des populations, justifiant ainsi notre protocole expérimental. En effet, même si la relation entre structures des marqueurs et des caractères n'est pas simple (Latta 1998), il est intéressant de constater que les populations d'ambrosie, françaises comme nord-américaines, sont très peu différenciées en ce qui concerne la variabilité des marqueurs microsatellites. Les analyses de variances moléculaires (AMOVA) révèlent une répartition de la variance génétique à plus de 85% au sein des populations (partie 2.C). De surcroît, les différences de pression de sélection (herbivorie) entre continents sont très importantes (partie 2.B), nous sommes donc dans une situation idéale pour détecter une différence si elle existe, même avec un très faible échantillonnage de populations.

En outre, notre collaborateur Peter Kotanen a entrepris des tests de choix de nourriture à l'aide d'un coléoptère olygophage se nourrissant principalement d'ambrosie, *Systema elongata*. Des feuilles de plantes originaires du Canada comme de France ont été proposées à plusieurs individus. Les coléoptères n'ont montré aucune préférence pour l'une ou l'autre des origines (P. Kotanen, données non publiées). Ces tests confirment les résultats de notre expérience de transplantation réciproque et l'absence de perte de défenses des plantes de l'aire d'invasion.

D.1.b. L'allélopathie

L'ambrosie semble avoir des effets allélopathiques en France (Béres *et al.* 1998). Aucune étude, à notre connaissance, n'a recherché de tels effets de l'ambrosie sur ses compétitrices naturelles en Amérique du Nord. Il se pourrait que l'allélopathie ne soit observable qu'à cause du changement de communauté, les espèces de l'aire d'introduction n'ayant pas développé de défenses contre les composés chimiques libérées par les racines de l'ambrosie, contrairement aux compétitrices de l'aire d'origine (« novel weapons hypothesis », Callaway & Ridenour 2004). En outre, les composés intervenant dans les mécanismes allélopathiques semblent être des sesquiterpènes lactones (Béres *et*

al. 1998), ceux-là même qui servent de répulsifs aux herbivores s'attaquant à l'ambrosie. Ainsi, si ces molécules confèrent un avantage compétitif direct à l'ambrosie, par allélopathie, dans l'aire d'introduction même en absence de bioagresseurs, il est normal que leur production ne soit pas contre-sélectionnée, à l'encontre des prédictions de l'hypothèse EICA. Des expériences de transplantation réciproques, similaires à celle que nous avons déjà menée, sont nécessaires pour vérifier l'effet allélopathique de l'ambrosie sur les plantes de l'aire d'invasion, comme sur celles de l'aire d'origine, et pour détecter une éventuelle évolution dans la production des composés qui en sont responsables.

Cette première étude nous a permis de mettre en évidence des éléments suggérant l'existence d'un « avantage de l'étranger » (Partie 1.D3c). Transplantée dans le nouvel écosystème de la vallée du Rhône, l'ambrosie serait non seulement avantagée par la perte d'herbivores spécifiques comme *Systema blanda* (Fig. 28) – et aurait donc connu un relâchement de la pression des bioagresseurs – mais aussi par la sécrétion de certaines substances (sesquiterpènes lactones) originellement dirigées contre les herbivores, et qui se seraient révélées un avantage contre de nouvelles plantes compétitrices.



Figure 28. *Systema blanda* sur de l'ambrosie du jardin expérimental de Jokers Hill (Ontario).

D.1.c. perturbations de l'environnement d'introduction

Ces deux « avantages de l'étranger » aident à résoudre le premier paradoxe dans le cas de l'ambrosie, mais ne sont très probablement pas les seuls éléments expliquant le succès de cette espèce en France. En particulier, la prolifération de l'ambrosie pourrait être associée à la mise en place à grande échelle de cultures de maïs et de tournesol en France. Ces « perturbations » pourraient avoir avantagé l'ambrosie, qui était déjà présente en France depuis le XVIII^{ième} voire le XVII^{ième} siècle, mais limitée à de petites populations. Nous faisons ainsi référence à l'hypothèse des changements d'environnement pour résoudre le premier paradoxe des invasions biologiques (Partie 1.D3b).

D.2. *Ambrosia artemisiifolia* et le deuxième paradoxe évolutif

D.2.a. introductions de plusieurs sources

Le deuxième paradoxe auquel nous faisons référence (partie 1.D3) est lié à la perte de diversité génétique lors de l'introduction. Dans le cas de l'ambrosie, nous avons mis en évidence, en comparant les diversités génétiques de populations françaises et nord-américaines, une plus grande diversité génétique non dans l'aire d'origine, mais en France, dans l'aire d'invasion. Un grand nombre d'individus introduits, même de façon récurrente, à partir d'une seule population source ne permet pas d'expliquer un tel résultat. Des introductions de plusieurs populations sources dans la région Rhône Alpes, certainement à l'est de Lyon, pourraient expliquer cette différence inattendue. Comme dans le cas de l'introduction des lézards cubains *Anolis sagrei* en Floride (Kolbe *et al.* 2004), une part de la diversité génétique inter-populationnelle a été transformée en diversité génétique intra-populationnelle par introduction de plusieurs individus originaires de populations sources différenciées, limitant ainsi les effets de fondation.

D.2.b. adaptation de l'ambrosie en France

Nous avons mis en évidence, dans les différents jardins communs de l'expérience de transplantation réciproque, des différences génétiques dans l'initiation florale. Les plantes originaires de Caroline du Sud ont fleuri un mois après les plantes canadiennes et françaises. La floraison de l'ambrosie est déclenchée par la décroissance de la durée du jour (Deen *et al.* 1998) et les plantes commencent à fleurir en juillet. Compte tenu des différences de latitude entre l'Ontario et la Caroline du Sud, les plantes de Caroline du Sud doivent être adaptées à fleurir pour des durées de jour plus courtes que les plantes d'Ontario (Fig. 29). Ainsi, les différences observées dans nos jardins communs entre les plantes originaires de Caroline du Sud et du Canada s'expliquent par des adaptations à des conditions environnementales différentes, notamment la latitude. Transplantée à des latitudes équivalentes (ou supérieures) à celles de l'Ontario, les plantes de Caroline du Sud vont initier leur floraison bien plus tard que les plantes locales. Par ailleurs, les plantes françaises ont fleuri en même temps que les plantes du Canada. Deux explications sont envisagées :

- les plantes françaises sont originaires d'Ontario ou de régions où la latitude est équivalente,
- les plantes françaises se sont adaptées aux conditions de latitude de leur environnement d'introduction, qui sont semblables à celles des plantes de l'Ontario.

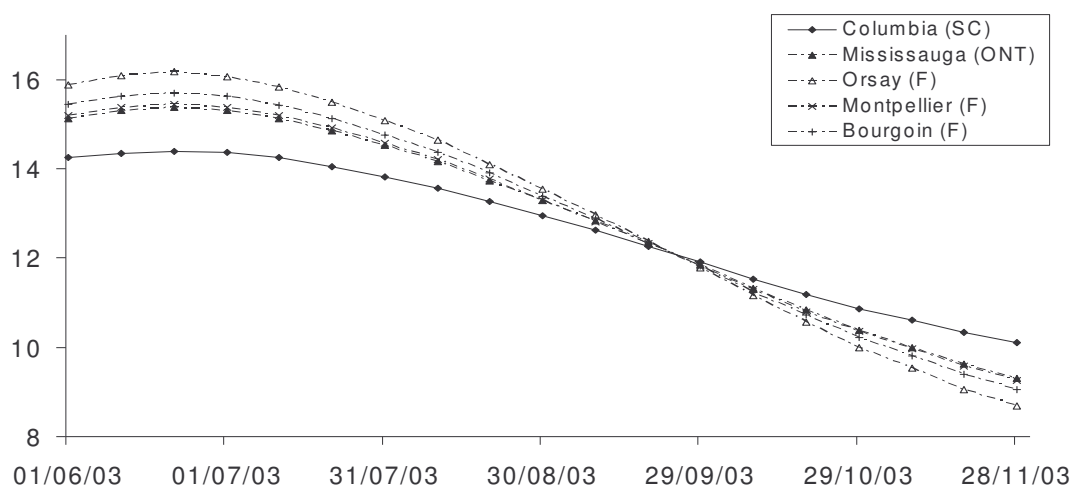


Figure 29. Evolution de la durée du jour, des mois de juin à novembre, sur les sites de l'expérience de transplantation réciproque (Mississauga en Ontario, Orsay, Bourgoin-Jallieu et Montpellier en France) et à Columbia où furent prélevées les graines originaires de Caroline du Sud.

Notre expérience ne nous permet pas de trancher entre ces deux hypothèses. En revanche, la comparaison des diversités génétiques des marqueurs microsatellites des populations nord-américaines et françaises semble indiquer que ces dernières, très diverses, ont des origines multiples (partie 2.C). La deuxième hypothèse est ainsi préférée. Des plantes originaires de différentes populations sources nord-américaines auraient été introduites dans la région Rhône-Alpes en France. La variabilité génétique des caractères liés à la floraison devait alors être très importante dans les populations françaises, plus que dans les populations nord-américaines. Les caractères permettant une floraison au mois de juillet en France furent alors sélectionnés. Nous avons ainsi détecté une adaptation de l'ambrosie à son environnement d'introduction. Une telle évolution de la phénologie à la latitude a déjà été mise en évidence pour deux espèces de *Solidago* envahissantes en Europe (Weber & Schmid 1998). Les pressions de sélection sur de tels caractères doivent être très fortes et les évolutions très rapides. Ces exemples montrent l'importance de la variabilité génétique dans les phénomènes d'invasion, puisqu'elle facilite une adaptation rapide aux nouvelles conditions environnementales.

Notre travail sur l'ambrosie illustre nos propos sur l'importance de la résolution des deux paradoxes décrits dans la partie 1.D3 pour la compréhension des invasions biologiques. Si nos études ne permettent pas d'appréhender l'invasion de l'ambrosie en France de façon globale, elles constituent pourtant des étapes essentielles de sa compréhension :

(1) Nous avons mis en évidence qu'une forte diminution de la pression d'herbivorie accompagne l'introduction de l'ambrosie en France. Il reste à tester l'importance de cet avantage dans la dynamique d'invasion. Cependant, il illustre ce que nous dénommons l'« avantage de l'étranger », c'est-à-dire l'avantage d'un changement de communauté.

(2) Nous avons aussi démontré que les populations françaises sont génétiquement très diverses, vraisemblablement grâce à de multiples introductions en provenance de sources variées. Il est difficile d'appréhender l'importance d'un tel mécanisme, même si l'adaptation de l'ambrosie aux conditions de latitude pourrait en être un exemple.

Enfin, nous avons avancé trois hypothèses qui constitueront, nous l'espérons, la base de recherches futures :

(1) Nous pensons qu'il faut s'intéresser au rôle potentiel de l'allélopathie dans la dynamique d'invasion et au fait que ce phénomène puisse être une autre composante de l'« avantage de l'étranger ».

(2) Nous proposons aussi une étude plus poussée de l'adaptation de la phénologie et plus particulièrement de la floraison de l'ambrosie aux conditions locales en France. Il est important de comprendre cette dynamique d'adaptation pour prévoir les limites sud et surtout nord de l'expansion de l'ambrosie en Europe.

(3) En outre, nous souhaiterions que l'impact potentiel du changement récent des pratiques culturales (développement des cultures de maïs et de tournesol) soit étudié.

Enfin, nous n'avons pas évoqué le rôle possible d'hybridations de l'ambrosie avec d'autres espèces. Trois autres espèces d'ambrosie sont présentes en France : *A. maritima*, indigène, *A. trifida* et *A. psyllostachia*, exotiques. Nos observations de terrain ne nous ont pas permis de détecter de zones de sympatrie entre l'ambrosie commune et ces espèces, dont les aires de répartition sont très limitées. Il est donc peu probable que des phénomènes d'hybridation aient pu participer à la prolifération d'*A. artemisiifolia* en France, mais cette hypothèse reste à vérifier. En outre, ces phénomènes d'hybridation pourraient intervenir par la suite et participer à l'expansion de l'ambrosie. Il faudra donc suivre d'éventuelles zones de sympatrie.

3

Discussion : développer l'approche évolutive

Résumé

Nous proposons dans cette partie un cadre théorique pour étudier les invasions biologiques sous un angle évolutif. Nous portons ainsi notre attention sur le couple espèce introduite / écosystème d'introduction. Trois types d'invasion sont alors envisagés. Le premier rassemble les invasions où aucun changement d'environnement et aucune adaptation de l'espèce ne sont nécessaires à l'invasion. Seul le transport d'individus dans le nouvel environnement permet l'invasion. Dans le deuxième cas, nous supposons que seul un changement de l'environnement permet l'invasion d'une espèce exotique. Enfin, le troisième type d'invasion regroupe l'ensemble des invasions qui ne sont possibles que suite à une adaptation de l'espèce introduite à son nouvel environnement. L'« avantage de l'étranger » que nous avons défini précédemment intervient au niveau des invasions de type 1 et 3.

Nous souhaitons que les comparaisons de populations des aires d'origine et d'introduction soient généralisées. Il s'agit de développer les suivis de populations dans les deux aires de répartition, les expériences de transplantation réciproque et les analyses de génétique des populations. Il nous semble par ailleurs nécessaire d'entreprendre une démarche d'acquisition de données historiques sur les espèces exotiques et les environnements d'introduction. Le développement d'observatoires de la biodiversité devrait permettre de faciliter dans le futur l'obtention de telles données.

A. Un cadre théorique « éco-évolutif »

Ce chapitre fait l'objet d'un article accepté pour publication dans la revue « *Trends in Ecology and Evolution* ». Nous ne présentons en français que le résumé de cet article.

Résumé

Différentes stratégies d'invasion ont été mises à jour, selon l'écosystème et l'envahisseur. Plutôt que de considérer indépendamment l'espèce ou l'écosystème, nous nous intéressons ici à l'association entre l'espèce introduite et l'écosystème d'introduction. Nous proposons trois scénarios théoriques pour expliquer ces « correspondances » selon qu'elles sont le résultat de migrations seules, de changements écologiques ou évolutifs. Notre cadre théorique met en lumière les caractéristiques qui sont communes, ou différent, entre les invasions étudiées et nous permet de clarifier quelques généralités précédemment décrites. Nous proposons aussi quelques pistes de recherche, comme l'élaboration de séquences temporelles incluant les changements démographiques, écologiques et génétiques des populations introduites et des écosystèmes envahis.



A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions

Benoit Facon¹, Benjamin J. Genton², Jacqui Shykoff², Philippe Jarne³, Arnaud Estoup⁴ and Patrice David³

¹Department of Ecology and Evolution, Biology Building, University of Lausanne, 1015 Lausanne, Switzerland

²Laboratoire d'Ecologie, Systématique et Evolution, UMR CNRS-UPS-ENGREF 8079, Université Paris-Sud Bât. 360, 91405 Orsay cedex, France

³UMR 5175 CEFE, Centre National de la Recherche Scientifique, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex, France

⁴INRA, Centre de Biologie & Gestion des Populations, Campus Baillarguet CS 30016, F-34988 Montferrier-sur-Lez, France

Studies of bioinvasions have revealed various strategies of invasion, depending on the ecosystem invaded and the alien species concerned. Here, we consider how migration (as a demographic factor), as well as ecological and evolutionary changes, affect invasion success. We propose three main theoretical scenarios that depend on how these factors generate the match between an invader and its new environment. Our framework highlights the features that are common to, or differ among, observed invasion cases, and clarifies some general trends that have been previously highlighted in bioinvasions. We also suggest some new directions of research, such as the assessment of the time sequence of demographic, genetic and environmental changes, using detailed temporal surveys.

Introduction

Bioinvasions (i.e. the successful establishment and spread of species outside their native range) are increasingly frequent, and can have detrimental consequences, including the erosion of biodiversity and the disruption of invaded ecosystem function [1]. They can also cause public health risks [2], and damages to agriculture and fisheries [3]. In a few instances, such as the invasion of the Great Lakes by the zebra mussel *Dreissena polymorpha* [4,5] or the invasion of North America by the plant *Silene latifolia* [6], the mechanisms of invasion are well understood. However, a general explanation for bioinvasions that extends beyond the particulars of biological systems is still lacking. A potential reason is that, until now, the search for general causes of bioinvasions has concentrated on two aspects: understanding what predisposes a species to become an invader and a community to be invaded. In spite of numerous comparisons between successful and failed species introductions [7] or between invasive and non-invasive species [8], there is neither a definitive list of characters that define a good invasion strategy [9] nor a general predictor of community invasibility (although disturbance is a possible exception [10]). These approaches thus do not converge to a unifying pattern,

suggesting that our ability to predict invasions is still limited.

In our opinion, these approaches have met with limited success because they focus separately on the properties of invaders and of invaded ecosystems. Invasions, however, represent a match between a species and an ecosystem [11] rather than an intrinsic property of either one. Indeed, a species can only invade if it has the adaptations that are necessary for success in the environment invaded. However, how can some species succeed in an environment that differs from their native one, sometimes displacing native species that should *a priori* be better adapted to the local conditions [12,13]? Here, we consider the corollary of this paradox: why were species that ultimately succeeded in invading a new environment not previously dominant in it? In other words, what limited their invasion potential?

Some species are naturally pre-adapted to exploit a particular environment but, owing to insufficient migration abilities, are unable to reach it. However, in other cases, this pre-made match is imperfect, and change in either the invaded habitat or the invading species is necessary before successful invasion occurs. In such cases, invasion involves ecological and/or evolutionary changes. Most studies of bioinvasions have thus far considered ecological changes, and have only recently begun to include evolutionary ideas [14–16]. However, a conceptual framework that combines these two types of change is still lacking. Here, we formalize this integration by examining three theoretical scenarios of invasion based on the respective roles of migration (as a demographic factor) and ecological and evolutionary changes in invasion success. We then evaluate whether such a framework can help us to find general rules for bioinvasions that could help to predict, prevent or control them.

Three theoretical invasion scenarios

Several invasion scenarios are possible depending on how migration and other ecological and/or evolutionary forces interact and vary during invasion. We describe here theoretical invasion scenarios that, for the sake of simplicity, represent the extremes of a range of situations.

Corresponding author: Facon, B. (Benoit.Facon@unil.ch).

Glossary

Allee effect: a situation where the density of a population is so low as to cause adverse effects on individual fitness owing to difficulties to find partners to mate with.

Allogamy: fertilization by the union of male and female gametes from different individuals of the same species (as opposed to autogamy, whereby male and female gametes are from the same individual).

Bottleneck or founder effect: the increase of genetic drift caused by a sampling accident in which only a few founders derived from a large population begin a new population.

Genetic drift: random changes in gene frequencies in a population.

Introggressive hybridization: the incorporation of genes from one species into the gene pool of another because some fertile hybrids are produced from crosses between the two species.

K strategist: a species with a set of life-history traits (e.g. large size, late reproduction, low fecundity, long-lived, etc.) that enables a high carrying capacity (K).

r strategist: a species with a set of life-history traits (e.g. small size, early reproduction, high fecundity, short-lived, etc.) that enables a high instantaneous rate of increase (r).

Scenario 1: migration change

In the case of a pre-existing match between an alien species and the novel environment that it encounters, invasion is only limited by demography when individuals are either absent or too scarce to initiate a viable population. A change in the migration regime, possibly as a result of human activity, is sufficient to initiate such an invasion (Figure 1). The invader was previously absent from the novel environment owing to its inability to get there. Such situations, reflecting so-called 'empty niches' or 'pre-adaptation of the invasive species', are more likely to involve species with low natural mobility and isolated or unsaturated communities. Invasions following intentional or accidental introductions onto islands [17] are good candidates for scenario 1. For instance, the brown tree snake *Boiga irregularis* has proliferated since its introduction to Guam during the late 1940s, consuming birds and lizards that had no previous experience of tree-climbing predators [18]. Scenario 1 can also occur in niches that are already occupied, as attested by the niche overlap between introduced grazers and the resident species that they have displaced (e.g. the overlap between European rabbit *Oryctolagus cuniculus* and Australian

herbivores such as the burrowing bettong *Bettongia lesueur* and the greater bilby *Macrotis lagotis* [19,20]).

Scenario 1, regardless of whether the niche is empty, raises the problem of why an alien species performs better in a particular niche than do local community members that have long experience of the local conditions. This reflects some form of adaptive deficiency of the local community, which can result from historical contingency (i.e. favourable mutations are rare and can appear only in some places). The lack of coevolutionary history can also be advantageous to the invader. This is the core of the enemy release hypothesis, whereby invaders benefit from the lack of specialized natural enemies in the recipient community [21]. Enemy release has often been found in transcontinental invasions, although there is currently little empirical evidence that it causes invasions. Hence, the environment in the new range can not only match the ecological requirements of the invasive species, but also be more favourable initially than is the native range.

Scenario 2: environmental change

Migration is sometimes not the main limit to the expansion of the range of a species. Once migration has occurred, the invasion only begins when a new match arises between the environment and the introduced species, possibly after repeated contacts with the new range.

The new match can arise via a biotic or abiotic environmental change in a given area. If these new environmental conditions fit the niche requirement of an alien species, this species might spread even without acquiring new adaptations (Figure 1). Range expansions of many species after Pleistocene glaciations from southern refugia towards the north (e.g. the brown bear *Ursus arctos* that has colonized most of Europe from an Iberian and Caucasian refuge [22]) are examples of a scenario 2 invasion type. Similar modifications of species ranges follow current global warming (e.g. the recent appearance of warm-water species in the Mediterranean Sea, such as the fish *Scartella cristata* [23]). Additionally, human-induced disturbances enhance invasions,

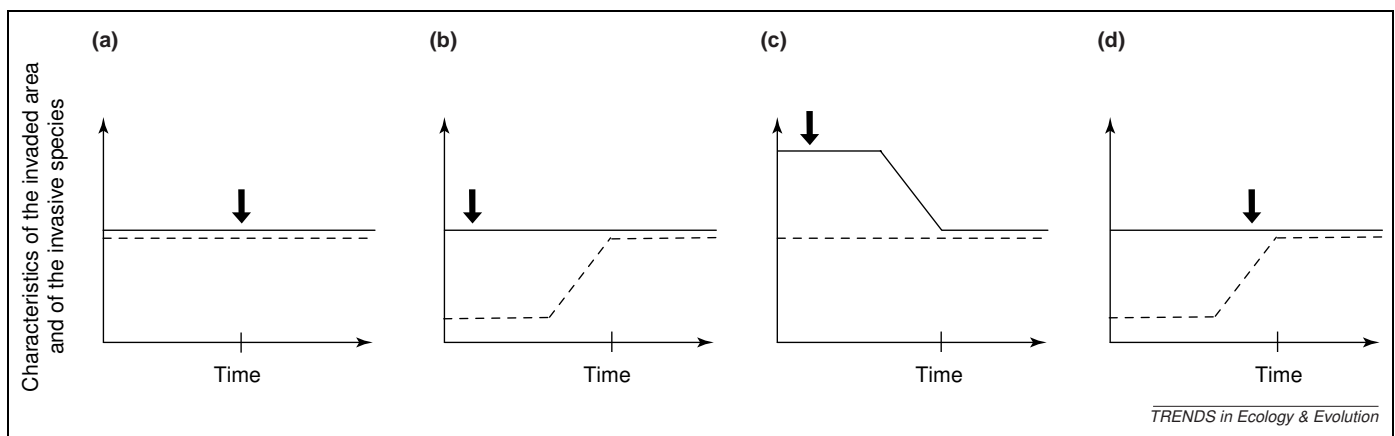


Figure 1. Theoretical invasion scenarios. Characteristics of the invaded area and of the invasive species are represented by a dotted line and a solid line, respectively. An arrow and a vertical stroke indicate the time of the first potential contact between the invaded area and the invasive species (through migration), and the starting point of the invasion process, respectively. Scenario 1 (a): only a change in migration regime is needed to initiate invasion. Scenario 2 (b): the invasion begins after a change in the invaded area that enables a new match between the invasive species and the invaded area. Scenario 3 (c): the invasion begins owing to genetic change(s) in the invader. Scenario 1+2 (d): mixed invasion scenario, where a change in migration regime and invaded area is needed to initiate invasion.

primarily of species that are commensal with humans [24]. For example, large-scale farming has promoted the invasion of weeds, diseases and pests of crops and domestic animals. Finally, some invasive species cause rapid changes in ecosystems and thereby pave the way for subsequent invasions ('invasional meltdown' [25]). For example, predation on tadpoles by dragonfly nymphs had previously prevented the invasion of Oregon, USA by the eastern North-American bullfrog *Rana catesbeiana*. However, introduced fish have reduced the density of predatory dragonfly larvae, enabling the bullfrogs to establish [26].

Scenario 3: evolutionary change

Under scenario 3, invasions start as a result of genetic changes in the invader that are a consequence of a combination of evolutionary forces (Figure 1). We assume here that the introduction has occurred (sometimes repeatedly), but without the establishment of self-sustaining populations. Several non-exclusive factors might have prevented the adaptations that are necessary for invasion [27].

Reduced genetic variance. Introductions can involve small populations containing little genetic variation. Genetic drift (see Glossary) in such populations can further diminish the genetic variation available for selection. Neutral genetic variation, although not necessarily representative of variation relevant for selection, might be extremely low following introduction [28], no different from that of the source populations [29], or greater than in source populations as a result of multiple introductions [30]. Genetically depauperate populations can gain evolutionary potential from new migrants that are either already suited to the new conditions or that provide the raw materials to generate new successful genetic combinations. For example, a Cuban lizard *Anolis sagrei* required multiple introductions from different source populations before it spread throughout Jamaica and Florida, but the process was different in each invasion [30]. In Jamaica, a first introduction remained latent for more than a century, and a later introduction spread across the whole island, suggesting that only the second introduction contained the genetic material that was appropriate for invasion. By contrast, all invasive populations in Florida are mixtures of haplotypes from several different source populations on Cuba. Increased genetic diversity might have promoted invasion success, although it is impossible to know whether invasion resulted from the arrival of the right genotypes at the right time or from new genetic combinations. Similarly, among successful plant invaders, multiple introductions appear to be the rule rather than the exception [31]

Inappropriate range of adaptive variation in the original species. Appropriate phenotypes for a target ecosystem might not exist in the natural range of variation of the candidate invader. Major genetic changes, particularly polyploidization and hybridization [32], can generate invasive strains that are sometimes considered to be new species, such as the allopolyploid invasive grass *Spartina anglica* [33] or the exotic saltcedar *Tamarix* spp. [34]. Hybridization can provide the raw material for rapid

adaptation by producing extreme or 'transgressive' phenotypes [35]. Hybridization can also enable introgression of adaptive alleles, as in the case of *Rhododendrum ponticum* [36]. Naturalized populations in the UK show evidence of introgression from North American *R. catawbiense* into Iberian *R. ponticum* for morphological and genetic markers. Introgression is greatest in populations in eastern Scotland, which is the coldest area of the invaded range. This suggests that hybridization introduced cold tolerance into *R. ponticum*, which then enabled this southern species to establish in northern climes [35].

Maladaptation owing to excessive migration. Theoretical studies demonstrate that range expansion along an environmental gradient can be limited by excessive gene flow from central to peripheral populations [37]. Therefore, a disruption in migration is sometimes necessary for local adaptation in peripheral populations, and could, paradoxically, trigger scenario 3 invasions, provided peripheral populations produce sufficient local recruits to persist [27]. The Argentine ant species *Linepithema humile* is a possible example because their invasive success relies on high-density supercolonies that exist through lack of genetic variation at loci used for colony recognition [38–40]. Isolation from the native range prevents the introduction of additional colony recognition alleles. Hence, although anthropogenic fragmentation of habitats has negative effects on population dynamics, it might trigger some invasions by enabling local adaptation.

Under scenario 3, to infer the respective magnitude of the different evolutionary forces and to then explain the observed genetic changes, it is crucial to know at which temporal and spatial scales they act [41].

Application of our approach

In practice, applying our proposed framework requires answering the following: (i) Has there been a major change in the invaded environment? Answering this requires long-term ecological data; (ii) Has there been evolutionary divergence in adaptive trait(s) between native and introduced populations? Answering this requires quantitative genetic investigations; (iii) Has there been a change in migration regime (e.g. artificial introductions)? This necessitates information about long-distance migration; and (iv) When did invasion occur relative to these events? This requires detailed historical information. Box 1 gives some examples of invasions analysed using our framework.

Obtaining the necessary information is difficult and all four questions have yet to be answered for most known invasions. In particular, the timing of invasion relative to other events is often impossible to establish, although this is crucial, as shown in the example of the freshwater snail *Melanoides tuberculata* (Box 1). Here, invasion occurred before evolutionary changes, rendering this a scenario 1 rather than scenario 3 situation. Furthermore, concluding causation from temporal successions of events requires previous ecological knowledge, as for the introduction of mycorrhizal fungi that enabled *Pinus* species to invade the southern hemisphere (Box 1). Finally, many invasions appear, at least at first, to combine characteristics of

Box 1. Application of the proposed framework on examples of invasion

There are three examples of successful invasions for which the proposed framework would enable further understanding of the mechanisms and processes involved.

Melanoides tuberculata: Scenario 1 in spite of subsequent evolution

Melanoides tuberculata, a tropical Asian and African freshwater snail, reached America on imported aquarium plants approximately 65 years ago. The snails reproduce mainly parthenogenetically and produce morphologically distinct clones. The best documented invasion, in Martinique, has seen the serial replacement of eight clones since 1979, which have sequentially out-competed each other in a repeatable sequence [49] from least to most *K* strategist with decreasing clutch size but increasing juvenile size [45]. No environmental change occurred in the invaded area and changes in the traits of invaders arose *in situ*, with natural selection acting on variation arising from repeated introductions from different parts of the native distribution and sporadic sexual reproduction producing new recombinant clones [45,50]. Although this appears consistent with scenario 3, by 1980, most of the watersheds in Martinique had been invaded by only two poorly competitive clones. Therefore, although natural selection subsequently improved competitive ability in this species, evolutionary change at the species level was not instrumental for invasion.

Pinus pines in New Zealand: Scenario 2

Although *Pinus* pine plantations were established throughout the southern hemisphere by humans, they failed to escape and spread until suitable mycorrhizal fungi were also introduced. Pines are obligate ectomycorrhizal species and southern hemisphere soils are likely to have originally lacked suitable mycorrhizal fungi. Only when soil from the native range was imported did these fungi spread, ultimately enabling pines to invade New Zealand and South Africa [51]. Native and introduced pines do not appear to differ strongly in adaptive traits, although this remains understudied. Hence, although the initial introduction of pines was human mediated, their invasion ultimately required an environmental change in the form of the introduction of suitable mycorrhizal fungi.

different scenarios. However, it is not clear whether this reflects either our lack of information about which changes were instrumental to promote invasion, or the multifactorial nature of most invasions. In principle, the simultaneous occurrence of several necessary changes (in the environment, migration and adaptive traits) is less likely than just one, unless these changes are somehow correlated. Human activities causing major changes in the environment and migration might result in such correlations, thereby stimulating invasions with scenarios 1, 2 and a mix of both (Figure 1). Habitats that are subject to anthropogenic disturbance are thus more likely to be invaded [10]. However, it remains to be determined why this is the case. Did most of these species need migration and habitat change to invade (i.e. scenarios 1 + 2), or does the effect of human activities rely mainly on only one of these factors?

Toward a better understanding of the mechanisms underlying bioinvasions

Our purpose here is not to classify invasions into categories, but to generate a logical framework to further our understanding of the mechanisms and processes involved in invasions. Other than the role of

Genetic change initiating invasion in *Senecio*: Scenario 3

In England, the invasive plant *Senecio vulgaris hibernicus* is an introgressed hybrid of the native *S. vulgaris* and the introduced *S. squalidus* from Sicily. *Senecio v. hibernicus* bears the allele at the RAY locus from *S. squalidus* that induces the production of radiate flower heads (Figure 1). These attract more pollinators and outcross more than do the discoid flower heads of *S. vulgaris*. The invasive hybrid often produces more seeds with longer dormancy than do its parents, which is advantageous under ecological conditions of high seedling mortality [52]. Here, a genetic change through introgressive hybridization appears to be the key process that resulted in invasion.

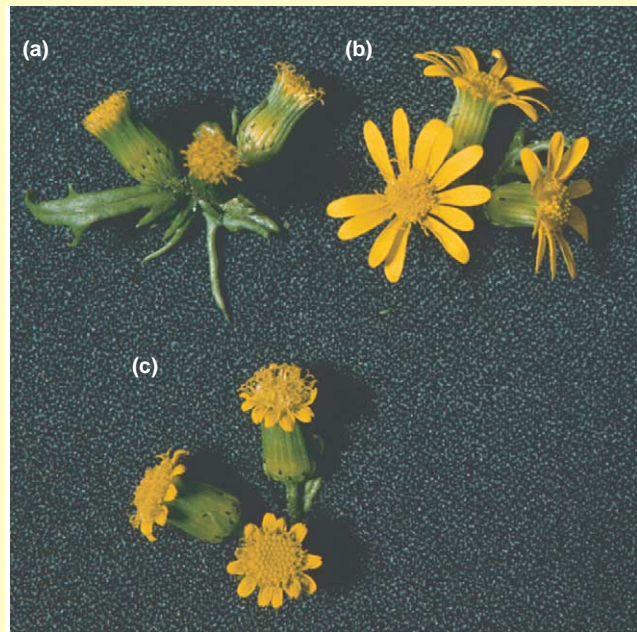


Figure 1. Flower heads of *Senecio vulgaris* (a), *S. squalidus* (b) and *S. v. hibernicus* (c). Reproduced with permission from R.J. Abbott.

anthropogenic perturbation, other general trends have been previously highlighted in bioinvasions and can be interpreted within our framework.

Propagule pressure

Propagule pressure influences invasion success for species that are limited by migration (scenario 1) but can also promote scenario 3 invasions by providing more genetic variance on which selection can act [42]. Again, it is not obvious how to disentangle these factors.

Autogamy

Asexual reproduction or autogamy is often seen as a key advantage for invasion success [43] because of reproductive assurance of initially small populations. However, these reproductive systems restrict the generation of new variants. Asexuality or autogamy will thus be more likely under scenario 1, where arriving species already have the necessary adaptations to succeed in their new habitat. However, if adaptive change is required for invasion success (scenario 3), allogamy, or even a reversion from autogamy to allogamy is likely to promote invasion [44]. Sporadic sexual reproduction in predominantly asexual

species, with generation of new variants, can also enhance invasiveness, as in *M. tuberculosis* [45].

Time lags

A time lag is often observed between introduction and successful invasion, including further range expansion. This is expected for scenarios 2 and 3, because the species–environment match required for invasion depends on a change in either the environment or the species. Introduced species that are adequately pre-adapted to their new habitat (scenario 1) should succeed immediately following introduction. However, purely demographic phenomena (such as Allee effects) or sampling bias (a density below detection thresholds) might also result in a transient lag time.

Life-history traits

Invaders are often *r* strategists [1], although high competitive ability (i.e. *K* strategy) also appears to be important [46]. Emphasizing the match between the organism and the environment, as in our framework, helps resolve this contradiction. Whether a strategy enables invasion to occur depends on the recipient ecosystem and resident community. In models of the competition–colonization tradeoff, when two sufficiently similar species meet, the better competitor excludes the other, regardless of the perturbation regime [47]. An invader encountering an already occupied niche will only succeed if it is a better competitor than the resident species. Established species therefore set up a competition threshold that invaders must exceed. However, species investing too much in competitive ability (i.e. *K* strategists) are poor colonists. Species that are more *r* selected will invade faster and/or more often provided they remain above the competition threshold set up by residents. This interpretation predicts successive waves of invasions of increasingly *K* strategists into occupied niches, as observed in *M. tuberculosis* (Box 1), and invasion of *r* strategists into empty niches. For example, a particularly *r*-strategist variety of the grass *Spartina alterniflora* has invaded the previously grassless mud flats on the American Pacific Coast [48].

Conclusion

The present analysis examines the processes involved in bioinvasions that generate a match between the invader and its new home. Although the search for a single invasive strategy is illusory, attempts at meaningful generalizations could benefit from our proposed framework. It provides logical links between previous generalizations and enables insight into some of them (e.g. why are human activities important?). It also generates unexpected theoretical scenarios (e.g. invasion enabled by a rupture in migration leading to decreased inflow of maladapted genotypes) that deserve examination. Our framework might appear at first difficult to apply because, in most cases, the invasion scenario is not easy to infer or invasion can be perceived as a mixed situation. However, our inability to disentangle the role of simple causal categories such as migration, habitat change and trait evolution might rather reflect a lack of focus on some

useful research directions, such as the establishment of precise temporal sequences of various events, and the simultaneous evaluation of environmental, demographic and genetic changes. We hope that our framework will inspire multidisciplinary research looking for common causes behind the diversity of invasion scenarios to better predict and prevent future invasions.

Acknowledgements

We thank T. Giraud, T. Lenormand, I. Olivieri, V. Ravigné, the CBGP scientific community and reviewers for insightful comments on the article. We thank also R.J. Abbott for Figure 1 in Box 1. B.F. was supported by a PhD fellowship from the French Ministry for Research and Technology and a 'Lavoisier' post-doctoral grant from the French Ministry of Foreign Relationships.

References

- Lodge, D.M. (1993) Biological invasions: lessons for ecology. *Trends Ecol. Evol.* 8, 133–137
- Ruiz, G.M. *et al.* (2000) Global spread of microorganisms by ships. *Nature* 408, 49–50
- Pimentel, D. *et al.* (2001) Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agric. Ecosyst. Environ.* 84, 1–20
- Johnson, L.E. *et al.* (2001) Overland dispersal of aquatic invasive species: a risk assessment of transient recreational boating. *Ecol. Appl.* 11, 1789–1799
- Leung, B. *et al.* (2004) Predicting invasions: propagule pressure and the gravity of allee effects. *Ecology* 85, 1651–1660
- Blair, A.C. and Wolfe, L.M. (2004) The evolution of an invasive plant: an experimental study with *Silene latifolia*. *Ecology* 85, 3035–3042
- Veltman, C.J. *et al.* (1996) Correlates of introductions success in exotic New Zealand birds. *Am. Nat.* 147, 542–557
- Grotkopp, E. *et al.* (2002) Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *Am. Nat.* 159, 396–419
- Kolar, C.S. and Lodge, D.M. (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.* 16, 199–204
- Lozon, J.D. and MacIsaac, H.J. (1997) Biological invasions: are they dependent on disturbance? *Environ. Rev.* 5, 131–144
- Shea, K. and Chesson, P. (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends Ecol. Evol.* 17, 170–176
- Sax, D.F. and Brown, J.H. (2000) The paradox of invasion. *Global Ecol. Biogeogr.* 9, 363–371
- Allendorf, F.W. and Lundquist, L.L. (2003) Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species. *Conserv. Biol.* 17, 24–30
- Lee, C.E. (2002) Evolutionary genetics of invasive species. *Trends Ecol. Evol.* 17, 386–391
- Lambrinos, J.G. (2004) How interactions between ecology and evolution influence contemporary invasion dynamics. *Ecology* 85, 2061–2070
- Müller-Schärer, H. *et al.* (2004) Evolution in invasive plants: implications for biological control. *Trends Ecol. Evol.* 19, 417–422
- Whittaker, R. (1999) *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*, Oxford University Press
- Fritts, T.H. and Rodda, G.H. (1998) The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: a case history of Guam. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29, 113–140
- Robley, A.J. *et al.* (2001) Dietary overlap between the burrowing bettong (*Bettongia lesueur*) and the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in semi-arid coastal Western Australia. *Wildlife Res.* 28, 341–349
- Moritz, C. *et al.* (1997) Genetic population structure of the greater bilby *Macrotis lagotis*, a marsupial in decline. *Mol. Ecol.* 6, 925–936
- Keane, R.M. and Crawley, M.J. (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol. Evol.* 17, 164–170
- Hewitt, G. (2000) The genetic legacy of the quaternary ice ages. *Nature* 405, 907–912
- Walther, G.-R. *et al.* (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389–395

- 24 McKinney, M.L. and Lockwood, J.L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol. Evol.* 14, 450–453
- 25 O'Dowd, D.J. *et al.* (2003) Invasional 'meltdown' on an oceanic island. *Ecol. Lett.* 6, 812–817
- 26 Adams, M.J. *et al.* (2003) Indirect facilitation of an anuran invasion by non-native fishes. *Ecol. Lett.* 6, 343–351
- 27 Holt, R.D. *et al.* (2005) Theories of niche conservatism and evolution: could exotic species be potential tests?. In *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography* (Sax, D.F. *et al.*, eds), pp. 259–290, Sinauer
- 28 Estoup, A. *et al.* (2001) Inferring population history from microsatellite and enzyme data in serially introduced cane toads, *Bufo marinus*. *Genetics* 159, 1671–1687
- 29 Genton, B.J. *et al.* High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction. *Mol. Ecol.* (in press)
- 30 Kolbe, J.J. *et al.* (2004) Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature* 431, 177–181
- 31 Bosserdorf, O. *et al.* (2005) Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia* 144, 1–11
- 32 Ellstrand, N.C. and Schierenbeck, K.A. (2000) Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 97, 7043–7050
- 33 Baumel, A. *et al.* (2001) Molecular investigations in populations of *Spartina anglica* CE. Hubbard (Poaceae) invading coastal Brittany (France). *Mol. Ecol.* 10, 1689–1701
- 34 Gaskin, J.F. and Schaal, B.A. (2002) Hybrid *Tamarix* widespread in US invasion and undetected in native Asian range. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 99, 11256–11259
- 35 Rieseberg, L.H. *et al.* (1999) Transgressive segregation, adaptation and speciation. *Heredity* 83, 363–372
- 36 Milne, R.I. and Abbott, R.J. (2000) Origin and evolution of invasive naturalized material of *Rhododendron ponticum* L. in the British Isles. *Mol. Ecol.* 9, 541–556
- 37 Kirkpatrick, M. and Barton, N.H. (1997) Evolution of a species' range. *Am. Nat.* 150, 1–23
- 38 Holway, D.A. *et al.* (2002) The causes and consequences of ant invasions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 181–233
- 39 Giraud, T. *et al.* (2002) Evolution of supercolonies: the Argentine ants of southern Europe. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 99, 6075–6079
- 40 Tsutsui, N.D. *et al.* (2003) Genetic diversity, asymmetrical aggression, and recognition in a widespread invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 100, 1078–1083
- 41 Wares, J.P. *et al.* (2005) Mechanisms that drive evolutionary change: insights from species introductions and invasions. In *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography* (Sax, D.F. *et al.*, eds), pp. 229–257, Sinauer
- 42 Lockwood, J.L. *et al.* (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends Ecol. Evol.* 20, 223–228
- 43 Thompson, J.D. (1991) The biology of invasive plant. What makes *Spartina anglica* so successful? *BioScience* 41, 393–401
- 44 Brown, A.H.D. and Marshall, D.R. (1981) Evolutionary changes accompanying colonisation in plants. In *Evolution Today, Proceedings of the Second International Congress of Systematic and Evolutionary Biology* (Scudder, G.E.C. and Reveal, J.L., eds), pp. 351–363, Hunt Institute for Biological Documentation
- 45 Facon, B. *et al.* (2005) Hybridization and invasiveness in the freshwater snail *Melanoides tuberculata*: hybrid vigour is more important than the increase in genetic variance. *J. Evol. Biol.* 18, 524–535
- 46 Byers, J.E. (2000) Competition between two estuarine snails: implications for invasion of exotic species. *Ecology* 81, 1225–1239
- 47 Tilman, D. (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75, 2–16
- 48 Davis, H.G. *r*-Selected traits in an invasive population. *Evol. Ecol.* (in press)
- 49 Pointier, J-P. *et al.* (1993) Invasion of the Martinique Island by the parthenogenetic snail *Melanoides tuberculata* and the succession of morphs. *Acta Oecol.* 14, 33–42
- 50 Facon, B. *et al.* (2003) A molecular phylogeography approach to biological invasions of the New World by parthenogenetic thiarid snails. *Mol. Ecol.* 12, 3027–3039
- 51 Richardson, D.M. *et al.* (2000) Plant invasions – the role of mutualisms. *Biol. Rev.* 75, 65–93
- 52 Abbott, R.J. *et al.* (2003) Plant introductions, hybridization and gene flow. *Philos. Trans. R. Soc. London B Biol. Sci.* 358, 1123–1132

B. Conclusion et perspectives

L'article précédent permet de regrouper dans un même cadre théorique évolutif les différents éléments de réponse au premier des deux paradoxes que nous avons présentés (parties 1.D3a, b et c), à savoir le succès d'introduction d'espèces dans un environnement dans lequel elles n'ont pas évolué. Trois types de réponses ont été apportés :

Les invasions du scénario 1, celles pour lesquelles aucun changement d'environnement et aucune évolution de l'espèce introduite ne sont nécessaires, correspondent aux introductions où seules les barrières géographiques et démographiques (effet Allee, stochasticités) sont des obstacles à l'invasion. L'espèce introduite est en effet, dans ce cas, déjà adaptée à l'environnement dans lequel elle est importée. Cette « pré-adaptation » est le fruit de la contingence. Cependant, le changement de niche écologique apporte certains avantages à l'espèce introduite, notamment la perte de certains prédateurs ou parasites spécifiques. Ces « avantages de l'étranger » participent ainsi au succès des invasions du scénario 1.

Pour les invasions du scénario 2 et 3, les obstacles les plus forts à l'invasion sont les barrières écologiques. En effet, dans ces cas, un changement d'environnement et/ou une adaptation de l'espèce sont nécessaires à l'invasion.

Les invasions du scénario 2 sont la conséquence d'un changement de l'environnement d'introduction. L'anthropisation croissante des milieux, les changements climatiques et la fragmentation des habitats perturbent fortement les milieux, favorisant ainsi certaines espèces exotiques au détriment des espèces locales (Dukes & Mooney 1999).

Les invasions du scénario 3 résultent de l'adaptation de l'espèce introduite à son nouvel environnement. Certains changements évolutifs maximisant la croissance, la reproduction ou les capacités de compétition se produisent suite à un changement de communautés de prédateurs, parasites ou compétiteurs (hypothèses EICA et « Novel Weapons », partie 1.D3c). Ainsi l'« avantage de l'étranger » participe-t-il aussi parfois au succès des espèces exotiques dans le cadre du scénario 3. En outre, c'est dans ce scénario qu'il est important de prendre en compte le deuxième paradoxe auquel nous faisons référence dans la partie 1.D3. L'introduction d'individus de plusieurs sources et l'hybridation avec des espèces locales favorisent en effet l'adaptation des espèces allogènes à leur nouvel environnement. Nous souhaitons aussi insister sur le rôle potentiel des systèmes génétiques (Encadré V).

Cette trichotomie restant par ailleurs très théorique, il apparaît relativement difficile d'en valider la pertinence. En effet, la mise en évidence précise de ces différents scénarios d'invasion dans des cas réels ne s'avère pas forcément aisée. Concrètement, l'amélioration de la compréhension des invasions biologiques passe par une généralisation des comparaisons entre populations des aires d'origine et d'introduction (Hierro *et al.* 2005) telles que nous les avons menées sur l'ambrosie. Tout d'abord, les suivis de populations naturelles dans les deux aires de répartition sont nécessaires pour déterminer l'impact du changement de communauté sur la population introduite. Ils permettent ainsi de détecter des facteurs importants, notamment un relâchement de la pression des bioagresseurs (Keane & Crawley 2002), une introduction dans une niche vide, ou un avantage associé à l'allélopathie (Callaway & Ridenour 2004). Il ne faut cependant pas se limiter à un suivi des individus, il est

important d'étudier la population dans son ensemble afin, par exemple, de s'assurer de l'impact au niveau de la population d'une diminution de la pression des prédateurs.

Les expériences de translocation réciproque – qui sont à mener, nous le rappelons (Encadré IV), avec la plus grande prudence pour éviter de nouvelles introductions ou de renforcer des populations déjà introduites – permettent de détecter d'éventuels changements évolutifs de traits d'histoire de vie et de tester, entre autres, les hypothèses EICA (Blossey & Nötzold 1995) et « Novel Weapons » (Callaway & Ridenour 2004). Nous insistons sur l'échantillonnage des individus et des populations pour mener à bien une telle expérience : il est important de prendre en compte les variabilités intra et inter populationnelles.



Encadré V. – Les systèmes génétiques

Les systèmes génétiques correspondent aux gènes qui gouvernent la façon dont tous les autres gènes sont associés et transmis (les gènes qui régulent les taux de mutation, de recombinaison, de migration, mais aussi les systèmes de reproduction ou l'architecture génomique). Ces gènes participent à la dynamique d'adaptation des espèces à leur environnement (Gouyon 1990, Fig. 31). L'intégration de ces systèmes génétiques aux modèles d'invasions biologiques n'a pas encore été faite, elle pourrait cependant apporter beaucoup à leur compréhension. Le cas des allèles mutateurs de certaines bactéries, développé dans la partie 1.D3e, est un exemple d'évolution de ces systèmes génétiques. Les systèmes de reproduction évoluent de même suite à l'introduction dans de nouveaux environnements (Amsellem et al. 2001b).

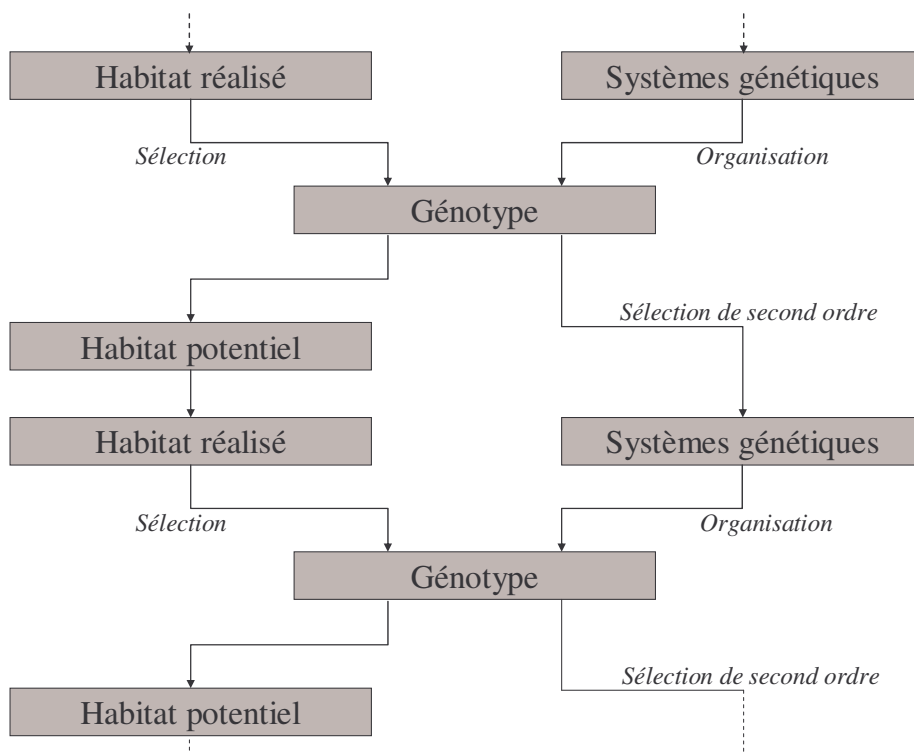


Figure 31. Schéma représentant la dynamique d'adaptation d'une population à son nouvel écosystème en intégrant les systèmes génétiques. Ces systèmes sont sélectionnés, comme les mutateurs (partie 1.D3d), par autostop avec les génotypes qu'ils engendrent (d'après Gouyon 1990).

Enfin, il est essentiel d'entreprendre des comparaisons de diversités et de structures génétiques à l'aide de marqueurs tels que les microsatellites. Ces analyses permettent non seulement de déterminer si une ou plusieurs sources sont à l'origine des populations introduites, et leur localisation, mais elles fournissent aussi des données sur d'éventuels changements de systèmes de reproduction ou de migration. L'hybridation avec des espèces locales peut aussi être détectée à l'aide de ces marqueurs.

Cependant, ces différentes analyses ne sont pas suffisantes. Nous suspectons par exemple, dans le cas de l'ambrosie, un rôle possible du changement de système cultural (développement des cultures de maïs et tournesol). Il est donc important de se procurer des données historiques sur l'invasion et l'environnement d'introduction. Ces informations sont actuellement difficiles à obtenir. Des recherches dans les collections, les herbiers, les relevés de flore et de faune sont possibles, mais ces données sont souvent biaisées. Le développement d'observatoires de la biodiversité devrait permettre de disposer dans le futur de données fiables. Différents scénarios démographiques peuvent être testés à l'aide de données de marqueurs génétiques (Estoup *et al.* 2001, Estoup & Clegg 2003, Estoup *et al.* 2004), cependant les capacités de ces analyses restent limitées et elles nécessitent une connaissance minimale de certains paramètres démographiques.

Bibliographie

- Abbott, R. J., J. K. James, R. I. Milne, A. C. M. Gillies (2003). Plant introductions, hybridization and gene flow. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* (358) : 1123-1132.
- Adams, M. J., C. A. Pearl, R. B. Bury (2003). Indirect facilitation of an anuran invasion by non-native fishes. *Ecology Letters* (6) : 343-351.
- Agrawal, A. A., P. M. Kotanen (2003). Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment. *Ecology Letters* (6) : 712-715.
- Allee, W. C., A. E. Emerson, O. Park, T. Park, K. P. Schmidt (1949). Principles of Animal Ecology. Philadelphia, PA.
- Allendorf, F. W., L. L. Lundquist (2003). Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species. *Conservation Biology* (17) : 24-30.
- Amsellem, L., M.-H. Chevallier, M. Hossaert-McKey (2001a). Ploidy level of the invasive weed *Rubus alceifolius* (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction. *Plant Systematics and Evolution* (228) : 171-179.
- Amsellem, L., J. L. Noyer, T. Le Bourgeois, M. Hossaert-McKey (2000). Comparison of genetic diversity of the invasive weed *Rubus alceifolius* Poir. (Rosaceae) in its native range and in areas of introduction, using amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Molecular Ecology* (9) : 443-455.
- Amsellem, L., J.-L. Noyer, M. Hossaert-McKey (2001b). Evidence for a switch in the reproductive biology of *Rubus alceifolius* (Rosaceae) towards apomixis, between its native range and its area of introduction. *American Journal of Botany* (88) : 2243-2251.
- Angulo, E., B. Cooke (2002). First synthesize new viruses then regulate their release? The case of the wild rabbit. *Molecular Ecology* (11) : 2703-2709.
- Anonyme (2003). Opération coordonnée de lutte contre l'ambrosie dans le département du Rhône. Département du Rhône & Grand Lyon, Lyon.
- Arigoni, S., P. Francour, M. Harmelin-Vivien, L. Zaninetti (2002). Adaptive colouration of Mediterranean labrid fishes to the new habitat provided by the introduced tropical alga *Caulerpa taxifolia*. *Journal of Fish Biology* (60) : 1486-1497.
- Auffray, J. C., F. Vanlerberghe, J. Britton-Davidian (1990). The house mouse progression in Eurasia: a paleontological and archaeozoological approach. *Biological Journal of the Linnean Society* (41) : 13-25.
- Ayres, D. R., D. Garcia-Rossi, H. G. Davis, D. R. Strong (1999). Extent and degree of hybridization between exotic (*Spartina alterniflora*) and native (*S. foliosa*) cordgrass (Poaceae) in California, USA determined by random amplified polymorphic DNA (RAPDs). *Molecular Ecology* (1999) : 1179-1186.
- Bagarozzi, D. A., J. Travis (1998). Ragweed pollen proteolytic enzymes: possible roles in allergies and asthma. *Phytochemistry* (47) : 593-598.
- Bais, H. P., R. Vepachedu, S. Gilroy, R. M. Callaway, J. M. Vivanco (2003). Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science* (301) : 1377-1380.
- Baker, H. G. (1955). Self-compatibility and establishment after 'long distance' dispersal. *Evolution* (9) : 347-349.
- Baker, H. G. (1962). Support for Baker's law - as a rule. *Evolution* (21) : 853-856.
- Baker, H. G. (1974). The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* (5) : 1-24.
- Balirwa, J. S. *et al.* (2003). Biodiversity and fishery sustainability in the lake Victoria Basin: an unexpected marriage? *BioScience* (53) : 703-715.
- Barrett, S. C. H. (1992). Genetics of weed invasions. In : Applied Population Biology. S. K. Jain, L. W. Botsford (eds). Kluwer Academic Publishers, Netherlands. pp. 91-119.
- Barrett, S. C. H., B. C. Husband (1990). The genetics of plant migration and colonisation. In : Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources. A. H. D. Brown, M. T. Clegg, A. L. Kahler, B. S. Weir (eds). Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts. pp. 254-277.
- Barrett, S. C. H., B. J. Richardson (1986). Genetic attributes of invading species. In : Ecology of Biological Invasions: An Australian Perspective. R. H. Groves, J. J. Burdon (eds). Australian Academy of Science, Canberra. pp. 21-33.
- Bass, D. J., V. Delpech, J. Beard, P. Bass, R. S. Walls (2000). Ragweed in Australia. *Aerobiologia* (16) : 107-111.
- Bassett, I. J., C. W. Crompton (1975). The biology of Canadian weeds. 11. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *A. psilostachya* DC. *Canadian Journal of Plant Science* (55) : 463-476.
- Bastrop, R., K. Jürss, C. Sturmbauer (1998). Cryptic species in a marine polychaete and their independent introduction from North America to Europe. *Molecular Biology and Evolution* (15) : 97-103.
- Baumel, A., M. L. Ainouche, J. E. Levasseur (2001). Molecular investigations in populations of *Spartina anglica* C.E. Hubbard (Poaceae) invading coastal Brittany (France). *Molecular Ecology* (10) : 1689-1701.
- Bazzaz, F. A. (1968). Succession on abandoned fields in the Shawnee hills, southern Illinois. *Ecology* (49) : 924-936.
- Beckstead, J., I. M. Parker (2003). Invasiveness of *Ammophila arenaria*: release from soil-borne pathogens? *Ecology* (84) : 2824-2831.
- Béres, I., K. Sárdi, S. Kámán (1998). Allelopathic effects of *Ambrosia artemisiifolia* L. on germination and seedlings growth of field crops. In : 6th EWRS Mediterranean Symposium. Montpellier, France. pp. 89-90.
- Blackburn, T. M., P. Cassey, R. P. Duncan, K. L. Evans, K. J. Gaston (2004). Avian extinction and mammalian introductions on oceanic islands. *Science* (305) : 1955-1958.
- Blackburn, T. M., R. P. Duncan (2001a). Determinants of establishment success in introduced birds. *Nature* (414) : 195-197.
- Blackburn, T. M., R. P. Duncan (2001b). Establishment patterns of exotic birds are constrained by non-random patterns in introduction. *Journal of Biogeography* (28) : 927-939.
- Blair, A. C., L. M. Wolfe (2004). The evolution of an invasive plant: an experimental study with *Silene latifolia*. *Ecology* (85) : 3035-3042.
- Blaney, C. S., P. M. Kotanen (2001a). Effects of fungal pathogens on seeds of native and exotic plants: a test using congeneric pairs. *Journal of Applied Ecology* (38) : 1104-1113.
- Blaney, C. S., P. M. Kotanen (2001b). Post-dispersal losses to seed predators: an experimental comparison of native and

- exotic old field plants. *Canadian Journal of Botany* (79) : 284-292.
- Bleeker, W. (2003). Hybridization and *Rorippa austriaca* (Brassicaceae) invasion in Germany. *Molecular Ecology* (12) : 1831-1841.
- Blondel, J. (1986). Biogéographie évolutive. Masson, Paris.
- Blossey, B., R. Nötzold (1995). Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* (83) : 887-889.
- Bonnot, E. J. (1967). *Ambrosia artemisiifolia* L. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* (8) : 348-359.
- Bossdorf, O., H. Auge, L. Lafuma, W. E. Rogers, E. Siemann, D. Prati (2005). Phenotypic and genetic differentiation in native versus introduced plant populations. *Oecologia* (144) : 1-11.
- Bossdorf, O., D. Prati, H. Auge, B. Schmid (2004a). Reduced competitive ability in an invasive plant. *Ecology Letters* (7) : 346-353.
- Bossdorf, O., S. Schröder, D. Prati, H. Auge (2004b). Palatability and tolerance to simulated herbivory in native and introduced populations of *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* (91) : 856-862.
- Brown, A. H. D., D. R. Marshall (1981). Evolutionary changes accompanying colonisation in plants. In: Evolution today, Proceedings of the Second International Congress of Systematic and Evolutionary Biology. G. E. C. Scudder, J. L. Reveal (eds).
- Brown, B. J., R. J. Mitchell, S. A. Graham (2002). Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and a native congener. *Ecology* (83) : 2328-2336.
- Bruno, J. F., C. W. Kennedy, T. A. Rand, M.-B. Grant (2004). Landscape-scale patterns of biological invasions in shoreline plant communities. *Oikos* (107) : 531-540.
- Bruno, J. F., J. J. Stachowicz, M. D. Bertness (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* (18) : 119-125.
- Buckley, Y. M. *et al.* (2003). Are invasives bigger? A global study of seed size variation in two invasive shrubs. *Ecology* (84) : 1434-1440.
- Byers, J. E. (2000). Competition between two estuarine snails: implications for invasions of exotic species. *Ecology* (81) : 1225-1239.
- Byers, J. E., E. G. Noonburg (2003). Scale dependent effects of biotic resistance to biological invasion. *Ecology* (84) : 1428-1433.
- Cain, M. L., B. G. Milligan, A. E. Strand (2000). Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* (87) : 1217-1227.
- Callaway, R. M., E. T. Aschehoug (2000). Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* (290) : 521-523.
- Callaway, R. M., T. H. DeLuca, W. M. Belliveau (1999). Biological-control herbivores may increase competitive ability of the noxious weed *Centaurea maculosa*. *Ecology* (80) : 1196-1201.
- Callaway, R. M., B. E. Mahall, C. Wicks, J. Pankey, C. Zabinsky (2003). Soil fungi and the effects of an invasive forb on grasses: neighbor identity matters. *Ecology* (84) : 129-135.
- Callaway, R. M., B. Newingham, C. A. Zabinski, B. E. Mahall (2001). Compensatory growth and competitive ability of an invasive weed are enhanced by soil fungi and native neighbours. *Ecology Letters* (4) : 429-433.
- Callaway, R. M., W. M. Ridenour (2004). Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and Environment* (2) : 436-443.
- Callaway, R. M., G. C. Thelen, S. Barth, P. W. Ramsey, J. E. Gannon (2004a). Soil fungi alter interactions between the invader *Centaurea maculosa* and North American natives. *Ecology* (85) : 1062-1071.
- Callaway, R. M., G. C. Thelen, A. Rodriguez, W. E. Holben (2004b). Soil biota and exotic plant invasion. *Nature* (427) : 731-733.
- Cappuccino, N. (2004). Allee effect in an invasive alien plant, pale swallow-wort *Vincetoxicum rossicum* (Asclepiadaceae). *Oikos* (106) : 3-8.
- CAREPS (2000). Place de l'allergie due à l'ambrosie parmi les pollinoses en Rhône-Alpes. Centre Rhône-Alpes d'Epidémiologie et de Prévention Sanitaire, Grenoble.
- Carvin, C., B. Chauvel, F. Bretagnolle, E. Cunot (2003). Mise au point sur la présence de l'espèce *Ambrosia artemisiifolia* L. dans les départements de Côte d'Or et de Saône et Loire. *Bulletin Scientifique de Bourgogne* (51) : 18-23.
- Case, C., M. Crawley (2000). Effect of interspecific competition and herbivory on the recruitment of an invasive alien plant: *Conyza sumatrensis*. *Biological Invasions* (2) : 103-110.
- Cassey, P. (2001). Determining variation in the success of New Zealand land birds. *Global Ecology and Biogeography* (10) : 161-172.
- Cassey, P. (2002). Life history and ecology influences establishment success of introduced land birds. *Biological Journal of the Linnean Society* (76) : 465-480.
- Cassey, P. (2003). A comparative analysis of the relative success of introduced land birds on islands. *Evolutionary Ecology Research* (5) : 1-11.
- Cassey, P., T. M. Blackburn, G. J. Russell, K. E. Jones, J. L. Lockwood (2004a). Influences on the transport and establishment of exotic bird species: an analysis of the parrots (Psittaciformes) of the world. *Global Change Biology* (10) : 417-426.
- Cassey, P., T. M. Blackburn, D. Sol, R. P. Duncan, J. L. Lockwood (2004b). Global patterns of introduction effort and establishment success in birds. *Biological Letters* (274) : S405-S408.
- Chapin III, F. S. *et al.* (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature* (405) : 234-242.
- Chauvel, B., E. Vieren, B. Fumanal, F. Bretagnolle (2004). Possibilité de dissémination d'*Ambrosia artemisiifolia* L. via les semences de tournesol. *XIIème colloque international sur la biologie des mauvaises herbes, Dijon* : 445-452.
- Cheverud, J. M., E. J. Routman (1996). Epistasis as a source of increased additive genetic variance of population bottleneck. *Evolution* (47) : 1042-1051.
- Chittka, L., S. Schurkens (2001). Successful invasion of a floral market. *Nature* (411) : 653.
- Clegg, S. M., S. M. Degnan, J. Kikkawa, C. Moritz, A. Estoup, I. P. F. Owens (2002). Genetic consequences of sequential founder events by an island-colonizing bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* (99) : 8127-8132.
- Clewis, S. B., S. D. Askew, J. W. Wilcut (2001). Common ragweed interference in peanut. *Weed Science* (49) : 768-772.
- Cohen, A. N., J. T. Carlton (1998). Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science* (279) : 555-558.
- Colautti, R. I., H. J. MacIsaac (2004). A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions* (10) : 135-141.
- Colautti, R. I., A. Ricciardi, I. A. Grigorovich, H. J. MacIsaac (2004). Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* (7) : 721-733.
- Conry, P. J. (1988). High nest predation by brown tree snakes on Guam. *The Condor* (90) : 478-482.
- Cornuet, J.-M., S. Piry, G. Luikart, A. Estoup, M. Solignac (1999). New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. *Genetics* (153) : 1989-2000.

- Courchamp, F., J.-L. Chapuis, M. Pascal (2003). Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews* (78) : 347-383.
- Courchamp, F., M. Langlais, G. Sugihara (2000). Rabbits killing birds: modelling the hyperpredation process. *Journal of Animal Ecology* (69) : 154-164.
- Cox, C. B. (2001). The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography* (28) : 511-523.
- Crawley, M. J. (1987). What makes a community invisible? In : Colonization, succession, and stability. A. J. Gray, M. J. Crawley, P. J. Edwards (eds). Blackwell, Oxford. pp. 429-453.
- Crawley, M. J., S. L. Brown, M. S. Heard, G. R. Edwards (1999). Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecology Letters* (2) : 140-148.
- Croizat, L. (1962). Space, time, form: the biological synthesis. Caracas, Venezuela.
- Daehler, C. C. (1998). The taxonomic distribution of invasive Angiosperm plants: ecological insights and comparison to agricultural weeds. *Biological Conservation* (84) : 167-180.
- Daehler, C. C. (1999). Inbreeding depression in smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*, Poaceae) invading San Francisco Bay. *American Journal of Botany* (86) : 131-139.
- Daehler, C. C., D. R. Strong (1997). Reduced herbivore resistance in introduced smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) after a century of herbivore-free growth. *Oecologia* (110) : 99-108.
- Dahl, A., S.-O. Strandhede, J.-A. Wihl (1999). Ragweed - An allergy risk in Sweden? *Aerobiologia* (15) : 293-297.
- Darwin, C. (1859). The origin of species. Murray, London.
- David, J. P. et al. (1999). Sesquiterpene lactones from *Ambrosia artemisiaefolia* (Asteraceae). *Pharmaceutical Biology* (37) : 165-168.
- Davis, G. H. (2005). r-Selected traits in an invasive population. *Evolutionary Ecology* (in press).
- Davis, H. G., C. M. Taylor, J. C. C. Civille, D. R. Strong (2004a). An Allee effect at the front of a plant invasion: *Spartina* in a Pacific estuary. *Journal of Ecology* (92) : 321-327.
- Davis, H. G., C. M. Taylor, J. G. Lambrinos, D. R. Strong (2004b). Pollen limitation causes an Allee effect in a wind-pollinated invasive grass (*Spartina alterniflora*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* (101) : 13804-13807.
- Davis, M. A. (2003). Biotic globalization: does competition from introduced species threaten biodiversity? *BioScience* (53) : 481-489.
- Davis, M. A., K. Thompson (2001). Invasion terminology: should ecologists define their terms differently than others? No, not if we want to be of any help! *ESA Bulletin* (82) : 206.
- Davis, M. A., K. Thompson, J. P. Grime (2001). Charles S. Elton and the dissociation of invasion ecology from the rest of ecology. *Diversity and Distributions* (7) : 97-102.
- de Candolle, A. L. P. P. (1855). Géographie botanique raisonnée. Masson, Paris.
- de Candolle, A.-P. (1820). Essai élémentaire de géographie botanique. *Dictionnaire des Sciences Naturelles* (18) : 359-422.
- Deen, W., T. Hunt, C. J. Swanton (1998b). Influence of temperature, photoperiod, and irradiance on the phenological development of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Weed Science* (46) : 555-560.
- Dérédéc, A., F. Courchamp (2003). Extinction thresholds in host-parasite dynamics. *Annales Zoologici Fennici* (40) : 115-130.
- DeWalt, S. J., J. S. Denslow, K. Ickes (2004). Natural-enemy release facilitates habitat expansion of the invasive tropical shrub *Clidemia hirta*. *Ecology* (85) : 471-483.
- DeWalt, S. J., J. L. Hamrick (2004). Genetic variation of introduced Hawaiian and native Costa Rican populations of an invasive tropical shrub, *Clidemia hirta* (Melastomataceae). *American Journal of Botany* (91) : 1155-1162.
- di Castri, F. (1990). On invading species and invaded ecosystems: the interplay of historical chance and biological necessity. In : Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin. F. di Castri, A. J. Hansen, M. Debussche (eds). Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands.
- Donaldson, S. G. (1997). Flood-borne Noxious Weeds: Impacts on Riparian Areas and Wetlands. In : Symposium Proceedings of the California Exotic Pest Plant Council. pp. 1-10.
- Drake, J. M. (2004). Allee effects and the risk of biological invasion. *Risk Analysis* (24) : 795.
- Dukes, J. S., H. A. Mooney (1999). Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution* (14) : 135-139.
- Dukes, J. S. (2001). Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia* (126) : 563-568.
- Duncan, R. P. (1997). The role of competition and introduction effort in the success of Passeriform birds introduced to New Zealand. *American Naturalist* (149) : 903-915.
- Duncan, R. P., T. M. Blackburn, D. Sol (2003). The ecology of bird introductions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* (34) : 71-98.
- Duncan, R. P., T. M. Blackburn, C. J. Veltman (1999). Determinants of geographical range sizes: a test using introduced New Zealand birds. *Journal of Animal Ecology* (68) : 963-975.
- Duncan, R. P., M. Bomford, D. M. Forsyth, L. Conibear (2001). High predictability in introduction outcomes and the geographical range size of introduced Australian birds: a role for climate. *Journal of Animal Ecology* (70) : 621-632.
- Durand, C., M. Manuel, C. F. Boudouresque, A. Meinesz, M. Verlaque, Y. Le Parco (2002). Molecular data suggest a hybrid origin for the invasive *Caulerpa racemosa* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean Sea. *Journal of Evolutionary Biology* (15) : 122-133.
- Duyck, P.-F., P. David, S. Quilici (2004). A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology* (29) : 511-520.
- Eckert, C. G., D. Manicacci, S. C. H. Barrett (1996). Genetic drift and founder effect in native versus introduced population of an invading plant, *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *Evolution* (50) : 1512-1519.
- Ehrlenfeld, J. G. (2003). Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* (6) : 503-523.
- El Mousadik, A., R. Petit (1996). High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco. *Theoretical and Applied Genetics* (92) : 832-839.
- Ellstrand, N. C., K. A. Schierenbeck (2000). Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* (97) : 7043-7050.
- Elton, C. S. (1958). The ecology of invasions by animals and plants. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Engler, A. (1879). Versuch Einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, Vol. 1, Leipzig.
- Engler, A. (1882). Versuch Einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, Vol. 2, Leipzig.
- Erneberg, M. (1999). Effects of herbivory and competition on an introduced plant in decline. *Oecologia* (118) : 203-209.
- Estoup, A., M. Beaumont, F. Sennedot, C. Moritz, J.-M. Cornuet (2004). Genetic analysis of complex demographic scenarios: spatially expanding populations of the cane toad, *Bufo marinus*. *Evolution* (58) : 2021-2036.

- Estoup, A., S. M. Clegg (2003). Bayesian inferences on the recent island colonization history by the bird *Zosterops lateralis lateralis*. *Molecular Ecology* (12) : 657-674.
- Estoup, A., I. J. Wilson, C. Sullivan, J.-M. Cornuet, C. Moritz (2001). Inferring population history from microsatellite and enzyme data in serially introduced cane toads, *Bufo marinus*. *Genetics* (159) : 1671-1687.
- Facon, B., P. Jarne, J. P. Pointier, P. David (2005). Hybridization and invasiveness in the freshwater snail *Melanoidea tuberculata*: hybrid vigour is more important than increase in genetic variance. *Journal of Evolutionary Biology* (18) : 524-535.
- Facon, B., J.-P. Pointier, M. Glaubrecht, C. Poux, P. Jarne, P. David (2003). A molecular phylogeography approach to biological invasions of the New World by parthenogenetic Thiarid snails. *Molecular Ecology* (12) : 3027-3039.
- Famà, P. et al. (2002). Genetic polymorphism in *Caulerpa taxifolia* (Ulvophyceae) chloroplast DNA revealed by a PCR-based assay of the invasive Mediterranean strain. *Journal of Evolutionary Biology* (15) : 618-624.
- Fenner, F., B. Fantini (1999). Biological control of vertebrate pests: the history of Myxomatosis. An experiment in Evolution. CABI Publishing, Oxford.
- Fenner, M., W. G. Lee (2001). Lack of pre-dispersal seed predators in introduced Asteraceae in New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* (25) : 95-99.
- Fisher, D. O., I. P. F. Owens (2004). The comparative method in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* (19) : 391-398.
- Flux, J. E. C. (1994). World distribution. In: The European rabbit. The history and biology of a successful colonizer. H. V. Thompson, C. M. King (eds). Oxford University Press, Oxford. pp. 8-21.
- Forsyth, D. M., R. P. Duncan (2001). Propagule size and the relative success of exotic Ungulate and bird introductions to New Zealand. *American Naturalist* (157) : 583-595.
- Foster, B. L., V. H. Smith, T. L. Dickson, T. Hildebrand (2002). Invasibility and compositional stability in a grassland community: relationships to diversity and extrinsic factors. *Oikos* (99) : 300-307.
- Frankham, R. (2005). Resolving the genetic paradox in invasive species. *Heredity* (94) : 385.
- Fridley, J. D., R. L. Brown, J. F. Bruno (2004). Null models of exotic invasion and scale-dependent patterns of native and exotic species richness. *Ecology* (85) : 3215-3222.
- Fritts, T. H., M. J. McCoid (1991). Predation by the brown tree snake (*Boiga irregularis*) on poultry and other domesticated animals on Guam. *The Snake* (23) : 75-80.
- Fritts, T. H., M. J. McCoid, R. L. Haddock (1990). Risks to infants on Guam from bites of the brown tree snake (*Boiga irregularis*). *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* (42) : 607-611.
- Fritts, T. H., G. H. Rodda (1998). The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: a case history of Guam. *Annual Review of Ecology and Systematics* (29) : 113-140.
- Fritts, T. H., N. J. Scott Jr., J. A. Savidge (1987). Activity of the arboreal brown tree snake (*Boiga irregularis*) on Guam determined by electrical outages. *The Snake* (19) : 51-58.
- Gabriel, W., R. Bürger (1992). Survival of small populations under demographic stochasticity. *Theoretical Population Biology* (41) : 44-71.
- García-Ramos, G., D. Rodríguez (2002). Evolutionary speed of species invasions. *Evolution* (56) : 661-668.
- Garrett, K. A., R. L. Bowden (2002). An Allee effect reduces the invasive potential of *Tilletia indica*. *Phytopathology* (92) : 1152-1159.
- Garza, J. C., E. G. Williamson (2001). Detection of reduction in population size using data from microsatellite loci. *Molecular Ecology* (10) : 305-318.
- Genton, B. J. et al. (2005). Isolation of five polymorphic microsatellite loci, using an enrichment protocol, in the invasive weed *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). *Molecular Ecology Notes* (5) : 381-383.
- Genton, B. J., P. M. Kotanen, P.-O. Cheptou, C. Adolphe, J. A. Shykoff (2005). Enemy release but no evolutionary loss of defence in a plant invasion: an inter-continental reciprocal transplant experiment. *Oecologia* (146) : 404-414.
- Genton, B. J., J. A. Shykoff, T. Giraud (2005). High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction. *Molecular Ecology* (14) : 4275-4285.
- Giraud, T., J. S. Pedersen, L. Keller (2002). Evolution of supercolonies: The Argentine ants of southern Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* (99) : 6075-6079.
- Glover, D. E., S. C. H. Barrett (1987). Genetic variation in continental and island populations of *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae). *Heredity* (59) : 7-17.
- Goeze, E. (1882). *Planzengeographie*. Verlag von Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Good, R. (1974). *The Geography of Flowering Plants*. Longmans, London.
- Goodman, S. J. (1997). R_{ST} Calc: a collection of computer programs for calculating estimates of genetic differentiation from microsatellite data and a determining their significance. *Molecular Ecology* (6) : 881-885.
- Goodwin, B. J., A. J. McAllister, L. Fahrig (1998). Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology* (13) : 422-426.
- Goudet, J. (1995). Fstat (Version 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity* (86) : 485-486.
- Gouyon, P.-H. (1990). Invaders and disequilibrium. In: *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin*, Monographiae Biologicae. F. di Castri, A. J. Hansen, M. Debussche (eds). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 365-369.
- Gray, A. J. (1986). Do invading species have definable genetic characteristics? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, serie B* (314) : 655-674.
- Grevstad, F. S. (1999). Factors influencing the chance of population establishment: implications for release strategies in biocontrol. *Ecological Applications* (9) : 1439-1447.
- Grosholz, E. D. (2005). Recent biological invasion may hasten invasional meltdown by accelerating historical introductions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* (102) : 1088-1091.
- Grosholz, E. D., G. M. Ruiz (2003). Biological invasions drive size increases in marine and estuarine invertebrates. *Ecology Letters* (6) : 700-705.
- Grotkopp, E., M. Rejmanek, T. L. Rost (2002). Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *American Naturalist* (159) : 396-419.
- Guillerm, J. L., E. Le Floch, J. Maillet, C. Boulet (1989). The invading weeds within the Western Mediterranean Basin. In: *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. F. di Castri, A. J. Hansen, M. Debussche (eds). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 61-84.
- Guo, S. W., E. A. Thompson (1992). Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportions for multiple alleles. *Biometrics* (48) : 361-372.
- Hallegraeff, G. M. (1998). Transport of toxic dinoflagelles via ships' ballast water: bioeconomic risk assessment and efficacy

- of possible ballast water management strategies. *Marine Ecology Progress Series* (168) : 297-309.
- Hamilton, J. G., C. Holzapfel, B. E. Mahall (1999). Coexistence and interference between a native perennial grass and non-native annual grasses in California. *Oecologia* (121) : 518-526.
- Hanfling, B., J. Kollmann (2002). An evolutionary perspective of biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* (17) : 545-546.
- Harf, R. *et al.* (1992). Prévalence biologique et clinique de la pollinose due aux Ambrosies dans la vallée supérieure du couloir rhodanien. *Allergie et Immunologie* (24) : 95-97.
- Harmelin-Vivien, M., P. Francour, J.-G. Harmelin, L. Le Direac'h (2001). Dynamics of fish assemblage alterations caused by the introduced alga *Caulerpa taxifolia* near Menton (France). In : Fourth International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. V. Gravez *et al.* (eds). GIS Posidonie Publication. pp. 236-245.
- Harvey, P. H., M. D. Pagel (1991). *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Hastings, A. *et al.* (2005). The spatial spread of invasions: new developments in theory and evidence. *Ecology Letters* (8) : 91-101.
- Hendrickson, O. (2002). Alien invasive species in Canadian forests. In : Alien invasive species: threat to Canadian biodiversity. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Ottawa, ON.
- Hendry, A. P., J. K. Wenburg, P. Bentzen, E. C. Volk, T. P. Quinn (2000). Rapid evolution of reproductive isolation in the wild: evidence from introduced salmon. *Science* (290) : 516-518.
- Hewitt, C. L. (2002). Distribution and biodiversity of Australian tropical marine bioinvasions. *Pacific Science* (56) : 213-222.
- Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the quaternary ice ages. *Nature* (405) : 907-912.
- Hierro, J. L., R. M. Callaway (2003). Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil* (256) : 29-39.
- Hierro, J. L., J. L. Maron, R. M. Callaway (2005). A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* (93) : 5-15.
- Hill, J. K. (1999). Evolution of flight morphology in a butterfly that has recently expanded its geographic range. *Oecologia* (121) : 165-170.
- Hoddle, M. S., K. M. Jetter, J. G. Morse (2003). The economic impact of *Scirtothrips perseae* Nakahara (Thysanoptera: Thripidae) on California avocado production. *Crop Protection* (22) : 485-493.
- Hodkinson, D. J., K. Thompson (1997). Plant dispersal: the role of man. *Journal of Applied Ecology* (34) : 1484-1496.
- Holt, R. D. (1977). Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* (12) : 197-229.
- Holway, D. A., L. Lach, A. V. Suarez, N. D. Tsutsui, T. J. Case (2002). The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review in Ecology and Systematics* (33) : 181-233.
- Hoogendoorn, M., E. Heimpel (2002). Indirect interactions between an introduced and a native ladybird beetle species mediated by a shared parasitoid. *Biological Control* (25) : 224-230.
- Huey, R. B., G. W. Gilchrist, M. L. Carlson, D. Berrigan, L. Serra (2000). Rapid evolution of a geographic cline in size in an introduced fly. *Science* (287) : 308-309.
- Husband, B. C., S. C. H. Barrett (1991). Colonization history and population genetic structure of *Eichhornia paniculata* in Jamaica. *Heredity* (66) : 287-296.
- Hutchinson, G. E. (1958). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium in Quantitative Biology* (22) : 415-427.
- Igrc, J., C. J. DeLoach, V. Zlof (1995). Release and establishment of *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera: Chrysomelidae) in Croatia for control of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.). *Biological Control* (5) : 203-208.
- Jakobs, G., E. Weber, P. J. Edwards (2004). Introduced plants of the invasive *Solidago gigantea* (Asteraceae) are larger and grow denser than conspecifics in the native range. *Diversity and Distribution* (10) : 11-19.
- Jousson, O. *et al.* (2000). Invasive alga reaches California. *Nature* (408) : 157-158.
- Kaufman, L. (1992). Catastrophic change in species-rich freshwater ecosystems: the lessons of Lake Victoria. *BioScience* (42) : 846-858.
- Keane, R. M., M. J. Crawley (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* (17) : 164-170.
- Keitt, T. H., M. A. Lewis, R. D. Holt (2001). Allee effects, invasion pinning, and species' borders. *American Naturalist* (157) : 203-216.
- Kelsey, R. G., L. J. Locken (1987). Phytotoxic properties of cnicin, a sesquiterpene lactone from *Centaurea maculosa* (spotted knapweed). *Journal of Chemical Ecology* (13) : 19-33.
- Kennedy, T. A., S. Naeem, K. M. Howe, J. M. H. Knops, D. Tilman, P. Reich (2002). Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* (417) : 636-638.
- Kinnison, M. T., M. J. Unwin, A. P. Hendry, T. P. Quinn (2001). Migratory costs and the evolution of egg size and number in introduced and indigenous salmon populations. *Evolution* (55) : 1656-1667.
- Kirkpatrick, M., N. H. Barton (1997). Evolution of a species' range. *The American Naturalist* (150) : 1-23.
- Klerks, P. L., P. C. Fraleigh, J. E. Lawniczak (1996). Effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on seston levels and sediment deposition in western Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* (53) : 2284-2291.
- Knight, K. S., P. B. Reich (2005). Opposite relationships between invasibility and native species richness at patch versus landscape scales. *Oikos* (109) : 81-88.
- Knops, J. M. H. *et al.* (1999). Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters* (2) : 286-293.
- Kolar, C. S., D. M. Lodge (2001b). Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* (16) : 199-204.
- Kolbe, J. J., R. E. Glor, L. Rodriguez-Schettino, A. Chamizo-Lara, A. Larson, J. B. Losos (2004). Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature* (431) : 177-181.
- Komatsu, T., T. Ishikawa, N. Yamaguchi, Y. Hori, H. Ohba (2003). But next time?: unsuccessful establishment of the Mediterranean strain of the green seaweed *Caulerpa taxifolia* in the Sea of Japan. *Biological Invasions* (5) : 275-277.
- Kosinova, J. (1974). Studies on the weed flora of cultivated land in Egypt. 4. Mediterranean and Tropical elements. *Candollea* (29) : 281-295.
- Kotani, P. M., J. Bergelson, D. L. Hazlett (1998). Habitats of native and exotic plants in Colorado shortgrass steppe: a comparative approach. *Canadian Journal of Botany* (76) : 664-672.
- Kowarik, I. (1995). Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In : Plant invasions - general aspects and special problems. P. Pysek, K. Prach, M. Rejmánek, P. M. Wade (eds). SPB Academic, Amsterdam, The Netherlands. pp. 15-38.
- Laaidi, M., K. Laaidi, J.-P. Besancenot, M. Thibaudon (2003). Ragweed in France: an invasive plant and its allergenic pollen. *Annals of Allergy, Asthma and Immunology* (91) : 195-201.
- Lafuma, L., K. Balkwill, E. Imbert, R. Verlaque, S. Maurice (2003). Ploidy level and origin of the European invasive weed

- Senecio inaequidens* (Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution* (243) : 59-72.
- Lambrinos, J. G. (2002). The variable invasive success of *Cortaderia* species in a complex landscape. *Ecology* (83) : 518-529.
- Lambrinos, J. G. (2004). How interactions between ecology and evolution influence contemporary invasion dynamics. *Ecology* (85) : 2061-2070.
- Lande, R., S. Engen, B. E. Saether (2003). Stochastic population dynamics in ecology and conservation. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Latta, R. G. (1998). Differentiation of allelic frequencies at quantitative trait loci affecting locally adaptive traits. *American Naturalist* (151) : 283-292.
- Leblois, R., F. Rousset, D. Tikel, C. Moritz, A. Estoup (2000). Absence of evidence for isolation by distance in an expanding cane toad (*Bufo marinus*) population: an individual-based analysis of microsatellite genotypes. *Molecular Ecology* (9) : 1905-1909.
- LeClerc, J. E., B. Li, W. L. Payne, T. A. Cebula (1996). High mutation frequencies among *Escherichia coli* and *Salmonella* pathogens. *Science* (274) : 1208-1211.
- Lee, C. E. (1999). Rapid and repeated invasions of fresh water by the copepod *Eurytemora affinis*. *Evolution* (53) : 1423-1434.
- Lee, C. E. (2002). Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution* (17) : 386-391.
- Lee, C. E., M. A. Bell (1999). Causes and consequences of recent freshwater invasions by saltwater animals. *Trends in Ecology and Evolution* (14) : 284-288.
- Legendre, S., J. Clobert, A. P. Møller, G. Sorci (1999). Demographic stochasticity and social mating system in the process of extinction of small populations: the case of Passerines introduced to New Zealand. *American Naturalist* (153) : 449-463.
- Leger, E. A., K. J. Rice (2003). Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition. *Ecology Letters* (6) : 257-264.
- Lenormand, T. (2002). Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology and Evolution* (17) : 183-189.
- Lenormand, T., S. P. Otto (2000). The evolution of recombination in a heterogeneous environment. *Genetics* (156) : 423-438.
- Lévi, F. (2004). Etude de l'impact de l'algue envahissante *Caulerpa taxifolia* sur les peuplements de poissons. Etude approfondie sur une espèce modèle *Symphodus ocellatus* (Labridae). Thèse, Université de Nice.
- Lévi, F., P. Francour (2004). Behavioural response of *Mullus surmuletus* to habitat modification by the invasive macroalga *Caulerpa taxifolia*. *Journal of Fish Biology* (64) : 55-64.
- Levine, J. M. (2001). Local interactions, dispersal, and native and exotic plant diversity along a California stream. *Oikos* (95) : 397-408.
- Levine, J. M., P. B. Adler, S. G. Yelenik (2004). A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* (7) : 975-989.
- Levine, J. M., M. Vilà, C. M. D'Antonio, J. S. Dukes, K. Grigulis, S. Lavorel (2003). Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London B* (270) : 775-781.
- Lieberman, U., M. W. Feldman (1986). Modifiers of mutation rate: a general reduction principle. *Theoretical Population Biology* (30) : 143-160.
- Lockwood, J. L. (1999). Using taxonomy to predict success among introduced avifauna: relative importance of transport and establishment. *Conservation Biology* (13) : 560-597.
- Lodge, D. M. (1993). Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution* (8) : 133-137.
- Longépierre, S., A. Robert, F. Lévi, P. Francour (2003). How invasive alga species (*Caulerpa taxifolia*) induces changes in foraging strategies of the benthivorous fish *Mullus surmuletus* in coastal Mediterranean ecosystems. *Biodiversity and Conservation* (in press).
- Lonsdale, W. M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* (80) : 1522-1536.
- Louda, S. M., D. Kendall, J. Connor, D. Simberloff (1997). Ecological effects of an insect introduced for the biological control of weeds. *Science* (277) : 1088-1090.
- Lozon, J. D., H. J. MacIsaac (1997). Biological invasions: are they dependent on disturbance? *Environmental Reviews* (5) : 131-144.
- Lynch, M., J. Conery, R. Bürger (1995). Mutation accumulation and the extinction of small populations. *American Naturalist* (146) : 489-518.
- Ma, J., Q. Liu (2003). Flora of Beijing: An overview and suggestions for future research. *Urban habitats* (1) : 30-44.
- MacArthur, R. H., E. O. Wilson (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* (17) : 373-387.
- Mack, M. C., C. M. D'Antonio (1998). Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology and Evolution* (13) : 195-198.
- Mack, R. N. (1996). Predicting the identity and fate of plant invaders: emergent and emerging approaches. *Biological Conservation* (78) : 107-121.
- Mack, R. N., M. Lonsdale (2001). Humans as global plant dispersers: getting more than we bargained for. *BioScience* (51) : 95-102.
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout, F. Bazzaz (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Issues in Ecology* (5) : 1-20.
- Mallik, A. U., F. Pellissier (2000). Effects of *Vaccinium myrtillus* on spruce regeneration: testing the notion of coevolutionary significance of allelopathy. *Journal of Chemical Ecology* (26) : 2197-2209.
- Maron, J. L., M. Vilà (2001). When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* (95) : 361-373.
- Maron, J. L., M. Vilà, J. Aronson (2004a). Loss of enemy resistance among introduced populations of St. John's wort (*Hypericum perforatum*). *Ecology* (85) : 3243-3253.
- Maron, J. L., M. Vilà, R. Bommarco, S. Elmendorf, P. Beardsley (2004b). Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs* (74) : 261-280.
- Martel, C., F. Viard, D. Bourguet, P. Garcia-Meunier (2004). Invasion by the marine gastropod *Ocenebrellus inornatus* in France. II. Expansion along the Atlantic coast. *Marine Ecology-Progress* (273) : 163-172.
- Mazia, C. N., E. J. Chaneton, C. M. Ghersa, R. J. C. Leon (2001). Limits to tree species invasion in pampean grassland and forest plant communities. *Oecologia* (128) : 594-602.
- McCann, K. S. (2000). The diversity-stability debate. *Nature* (405) : 228-233.
- McCarthy, S. A., F. M. Khambaty (1994). International dissemination of epidemic *Vibrio cholerae* by cargo ship ballast and other nonpotable waters. *Applied and Environmental Microbiology* (60) : 2597-2601.
- McIvor, L., C. A. Maggs, J. Provan, M. J. Stanhope (2001). rbcL sequences reveal multiple cryptic introductions of the Japanese red alga *Polysiphonia harveyi*. *Molecular Ecology* (10) : 911-919.
- McKinney, M. L., J. L. Lockwood (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* (14) : 450-453.

- Meinesz, A., T. *et al.* (2001). The introduced green alga *Caulerpa taxifolia* continues to spread in the Mediterranean. *Biological Invasions* (3) : 201-210.
- Meinesz, A., B. Hesse (1991). Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée nord-occidentale. *Oceanologica Acta* (14) : 415-426.
- Memmott, J., S. V. Fowler, Q. Paynter, A. W. Sheppard, P. Syrett (2000). The invertebrate fauna on broom, *Cytisus scoparius*, in two native and two exotic habitats. *Acta Oecologica* (21) : 213-222.
- Meusnier, I., J. L. Olsen, W. T. Stam, C. Destombe, M. Valero (2001). Phylogenetic analyses of *Caulerpa taxifolia* (Chlorophyta) and of its associated bacterial microflora provide clues to the origin of the Mediterranean introduction. *Molecular Ecology* (10) : 931-946.
- Meusnier, I. *et al.* (2002). Polymerase chain reaction-single strand conformation polymorphism analyses of nuclear and chloroplast DNA provide evidence for recombination, multiple introductions and nascent speciation in the *Caulerpa taxifolia* complex. *Molecular Ecology* (11) : 2317-2325.
- Miller, J. H. (1996). Spontaneous mutators in bacteria: Insights into pathways of mutagenesis and repair. *Annual Review in Microbiology* (50) : 625-643.
- Milne, R. I., R. J. Abbott (2000). Origin and evolution of invasive naturalized material of *Rhododendron ponticum* L. in the British Isles. *Molecular Ecology* (9) : 541-556.
- Mitchell, C. E., A. G. Power (2003). Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* (421) : 625-627.
- Moczek, A. P., J. Hunt, D. J. Emlen, L. W. Simmons (2002). Threshold evolution in exotic populations of a polyphenic beetle. *Evolutionary Ecology Research* (4) : 587-601.
- Møller, A. P., P. Cassey (2004). On the relationship between T-cell mediated immunity in bird species and the establishment success of introduced populations. *Journal of Animal Ecology* (73) : 1035-1042.
- Møller, A. P., S. Legendre (2001). Allee effect, sexual selection and demographic stochasticity. *Oikos* (92) : 27-34.
- Möller, H., A. Spirén, Å. Svensson, B. Gruvberger, M. Hindsén, M. Bruze (2002). Contact allergy to the Asteraceae plant *Ambrosia artemisiifolia* L. (ragweed) in sesquiterpene lactone-sensitive patients in southern Sweden. *Contact Dermatitis* (47) : 157-158.
- Monnerot, M. *et al.* (1994). Rabbit and man: genetic and historic approach. *Genetics Selection Evolution* (26) : 167s-182s.
- Mooney, H. A., E. E. Cleland (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* (98) : 5446-5451.
- Moore, I. T. *et al.* (2005). Physiological evidence for reproductive suppression in the introduced population of brown tree snakes (*Boiga irregularis*) on Guam. *Biological Conservation* (121) : 91-98.
- Moritz, C., A. Heideman, A. Geffen, P. McRae (1997). Genetic population structure of the Greater Bilby *Macrotis lagotis*, a marsupial in decline. *Molecular Ecology* (6) : 925-936.
- Moulton, M. P. (1993). The all-or-none pattern in introduced Hawaiian Passeriforms: the role of competition sustained. *American Naturalist* (141) : 105-119.
- Moulton, M. P., S. L. Pimm (1983). The introduced Hawaiian avifauna: biogeographic evidence for competition. *American Naturalist* (121) : 669-690.
- Müller-Schärer, H., U. Schaffner, T. Steinger (2004). Evolution in invasive plants: implications for biological control. *Trends in Ecology and Evolution* (19) : 417-422.
- Myers, K., I. Parer, D. Wood, B. D. Cooke (1994). The rabbit in Australia. In : The European rabbit. The history and biology of a successful colonizer. H. V. Thompson, C. M. King (eds). Oxford University Press, Oxford. pp. 108-157.
- Naeem, S., J. M. H. Knops, D. Tilman, K. M. Howe, T. Kennedy, S. Gale (2000). Plant diversity increases resistance to invasion in absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* (91) : 97-108.
- Nei, M. (1987). *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.
- Nei, M., T. Maruyama, R. Chakraborty (1975). Bottleneck effect and genetic-variability in populations. *Evolution* (29) : 1-10.
- Neuffer, B., H. Hurka (1999). Colonization and introduction dynamics of *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae) in North-America: isozymes and quantitative traits. *Molecular Ecology* (8) : 1667-1681.
- Newman, D., D. Pilson (1997). Increased probability of extinction due to decreased genetic effective population size: experimental populations of *Clarkia pulchella*. *Evolution* (51) : 354-362.
- Nieminen, M., M. C. Singer, W. Fortelius, K. Schops, I. Hanski (2001). Experimental confirmation that inbreeding depression increases extinction risk in butterfly populations. *American Naturalist* (157) : 237-244.
- Novak, S. J., R. N. Mack (1995). Allozyme diversity in the apomictic vine *Bryona alba* (Cucurbitaceae): potential consequences of multiple introductions. *American Journal of Botany* (92) : 1153-1162.
- Novak, S. J., R. N. Mack (2001). Tracing plant introduction and spread: genetic evidence from *Bromus tectorum* (Cheatgrass). *BioScience* (51) : 114-122.
- O'Connor, R. J. (1986). Biological characteristics of invaders among bird species in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* (314) : 583-598.
- O'Dowd, D. J., P. T. Green, P. S. Lake (2003). Invasional 'meltdown' on an oceanic island. *Ecology Letters* (6) : 812-817.
- O'Grada, C. (1992). Ireland's great famine. *ReFRESH - Recent Findings of Research in Economic & Social History* (15) : 5-8.
- O'Hanlon, P. C., R. Peakall, D. T. Brieese (1999). Amplified fragment length polymorphism (AFLP) reveals introgression in weedy *Onopordum* thistles: hybridization and invasion. *Molecular Ecology* (8) : 1239-1246.
- Olesen, J. M., L. I. Eskildsen, S. Venkatasamy (2002). Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic super generalists. *Diversity and Distributions* (8) : 181-192.
- O'Steen, S., A. J. Cullum, A. F. Bennett (2002). Rapid evolution of escape ability in trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution* (56) : 776-784.
- Otto, S. P., N. H. Barton (1997). The evolution of recombination: removing the limits to natural selection. *Genetics* (147) : 879-906.
- Otto, S. P., N. H. Barton (2001). Selection for recombination in small populations. *Evolution* (55) : 1921-1931.
- Otto, S. P., Y. Michalakis (1998). The evolution of recombination in changing environments. *Trends in Ecology and Evolution* (13) : 145-151.
- Paetkau, D., W. Calvert, I. Stirling, C. Strobeck (1995). Microsatellite analysis of population structure in Canadian polar bears. *Molecular Ecology* (4) : 347-354.
- Parker, I. M. (1997). Pollinator limitation of *Cytisus scoparius* (Scotch broom), an invasive exotic shrub. *Ecology* (78) : 1457-1470.
- Parker, I. M., K. A. Haubensak (2002). Comparative pollinator limitation of two non-native shrubs: do mutualisms influence invasions? *Oecologia* (130) : 250-258.
- Parker, I. M., J. Rodriguez, M. E. Loik (2003). An evolutionary approach to understanding the biology of invasions: local adaptation and general-purpose genotypes in the weed *Verbascum thapsus*. *Conservation Biology* (17) : 59-72.
- Parker, I. M. (2004). Mating patterns and rates of biological invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* (101) : 13695-13696.

- Pearson, D. E., R. M. Callaway (2003). Indirect effects of host-specific biological control agents. *Trends in Ecology and Evolution* (18) : 456-461.
- Petren, K., T. J. Case (1996). An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. *Ecology* (77) : 118-132.
- Petrovskii, S. V., A. Y. Morozov, E. Venturino (2002). Allee effect makes possible patchy invasion in a predator-prey system. *Ecology Letters* (5) : 345-352.
- Pfenninger, M., F. Reinhardt, B. Streit (2002). Evidence for cryptic hybridization between different evolutionary lineages of the invasive clam genus *Corbicula* (Veneroidea, Bivalvia). *Journal of Evolutionary Biology* (15) : 818-829.
- Phillips, J. A., I. R. Price (2002). How different is Mediterranean *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales: Chlorophyta) to other populations of the species? *Marine Ecology Progress Series* (238) : 61-71.
- Pilyavskaya, A., M. Wiczorek, S. W. Jones, K. Gross (1995). Isolation and characterization of a new basic antigen from short ragweed pollen (*Ambrosia artemisiifolia*). *Molecular Immunology* (32) : 523-529.
- Pimentel, D., L. Lach, R. Zuniga, D. Morrison (2000). Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* (50) : 53-65.
- Pimentel, D. et al. (2001). Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* (84) : 1-20.
- Pimentel, D., R. Zuniga, D. Morrison (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* (in press).
- Piry, S., A. Alapetite, J.-M. Cornuet, D. Paetkau, L. Baudouin, A. Estoup (2004). GeneClass2: a software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *Journal of Heredity* (95) : 536-539.
- Planty-Tabacchi, A., E. Tabacchi, R. Naiman, C. Deferrari, H. Decamps (1996). Invasibility of species-rich communities in riparian zones. *Conservation Biology* (10) : 598-607.
- Pointier, J.-P., A. F. Pernot, L. Thaler, B. Delay (1993). Invasion of the Martinique Island by the parthenogenetic snail *Melanooides tuberculata* and the succession of morphs. *Acta Oecologica* (14) : 33-42.
- Poizat, C., C.-F. Boudouresque (1996). Méiofaune du sédiment dans les peuplements à *Caulerpa taxifolia* du Cap Martin (Alpes-ariennes, France). In : Second International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. Publicacions Universitat Barcelona, Barcelona. pp. 375-386.
- Prati, D., O. Bossdorf (2004). Allelopathic inhibition of germination by *Alliaria petiolata* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* (91) : 285-288.
- Prenter, J., C. MacNeil, J. T. A. Dick, A. M. Dunn (2004). Roles of parasites in animal invasions. *Trends in Ecology and Evolution* (19) : 385-390.
- Prieur-Richard, A.-H., S. Lavorel (2000). Invasions: the perspective of diverse plant communities. *Austral Ecology* (25) : 1-7.
- Prieur-Richard, A.-H., S. Lavorel, A. Dos Santos, K. Grigulis (2002a). Mechanisms of resistance of Mediterranean annual communities to invasion by *Coryza bonariensis*: effects of native functional composition. *Oikos* (99) : 338-346.
- Prieur-Richard, A.-H., S. Lavorel, K. Grigulis, A. Dos Santos (2000). Plant community diversity and invasibility by exotics: invasion of Mediterranean old fields by *Coryza bonariensis* and *Coryza canadensis*. *Ecology Letters* (3) : 412-422.
- Prieur-Richard, A.-H., S. Lavorel, Y. B. Linhart, A. Dos Santos (2002b). Plant diversity, herbivory and resistance of a plant community to invasion in Mediterranean annual communities. *Oecologia* (130) : 96-104.
- Quinn, T. P., M. J. Unwin, M. T. Kinnison (2000). Evolution of temporal isolation in the wild: genetic divergence in timing of migration and breeding by introduced Chinook salmon populations. *Evolution* (54) : 1372-1385.
- Rannala, B., J. L. Mountain (1997). Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* (94) : 9197-9201.
- Raymond, M., F. Rousset (1995). GENEPOP (v. 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* (86) : 248-249.
- Reichard, S. H., C. W. Hamilton (1997). Predicting invasions of woody plants introduced into North America. *Conservation Biology* (11) : 193-203.
- Rejmanek, M. (1996). A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation* (78) : 171-181.
- Rejmanek, M., D. M. Richardson (1996). What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* (77) : 1655-1661.
- Rejmanek, M. et al. (2002). Biological invasions: politics and the discontinuity of ecological terminology. *Bulletin of the Ecological Society of America* (83) : 131-133.
- Reznick, D. N., C. K. Ghalambor (2001). The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica* (112-113) : 183-198.
- Reznik, S. Y. (2000). What we learned from the failure of the ragweed leaf beetle in Russia. In : X International Symposium on Biological Control of Weeds. N. R. Spencer (ed). Bozeman, Montana, USA. pp. 195-196.
- Ricciardi, A. (2001). Facilitative interactions among aquatic invaders: is an "invasional meltdown" occurring in the Great Lakes? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* (58) : 2513-2525.
- Ricciardi, A., H. J. MacIsaac (2000). Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. *Trends in Ecology and Evolution* (15) : 62-65.
- Rice, W. R. (1989). Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* (43) : 223-225.
- Rich, T. C. G. (1994). Ragweeds (*Ambrosia* L.) in Britain. *Grana* (33) : 38-43.
- Richardson, D. M., N. Allsopp, C. M. D'Antonio, S. J. Milton, M. Rejmanek (2000a). Plant invasions - the role of mutualisms. *Biological Reviews* (75) : 65-93.
- Richardson, D. M., R. M. Cowling, D. C. Le Maitre (1990). Assessing the risk of invasive success in *Pinus* and *Banksia* in South African mountain fynbos. *Journal of Vegetation Science* (1) : 629-642.
- Richardson, D. M., P. Pysek, M. Rejmanek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, C. J. West (2000b). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* (6) : 93-107.
- Richardson, D. M., P. A. Williams, R. J. Hobbs (1994). Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography* (21) : 511-527.
- Robley, A. J., J. Short, S. Bradley (2001). Dietary overlap between the burrowing bettong (*Bettongia lesueur*) and the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in semi-arid coastal Western Australia. *Wildlife Research* (28) : 341-349.
- Rodda, G. H., T. H. Fritts (1992). The impact of the introduction of the brown tree snake, *Boiga irregularis*, on Guam's lizards. *Journal of Herpetology* (26) : 166-174.
- Roderick, G. K., M. Navajas (2003). Genes in new environments: genetics and evolution in biological control. *Nature Genetics* (4) : 889-899.
- Roemer, G. W., C. J. Donlan, F. Courchamp (2002). Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: How exotic species

- turn native predators into prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* (99) : 791-796.
- Rogers, P. M., C. P. Arthur, R. C. Soriguer (1994). The rabbit in continental Europe. In : *The European rabbit. The history and biology of a successful colonizer.* H. V. Thompson, C. M. King (eds). Oxford University Press, Oxford. pp. 8-21.
- Roots, C. (1976). *Animal invaders.* David & Charles, Newton Abbot.
- Rosenthal, J. P., P. M. Kotanen (1994). Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* (9) : 145-148.
- Rousset, F. (1997). Genetic differentiation and estimation of gene flow from F-statistics under isolation by distance. *Genetics* (145) : 1219-1228.
- Roy, J. (1990). In search of the characteristics of plant invaders. In : *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin, Monographiae Biologicae.* F. di Castri, A. J. Hansen, M. Debussche (eds). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp. 335-352.
- Roy, K., D. Jablonski, J. W. Valentine (2001). Climate change, species range limits and body size in marine bivalves. *Ecology Letters* (4) : 366-370.
- Roy, K., D. Jablonski, J. W. Valentine (2002). Body size and invasion success in marine bivalves. *Ecology Letters* (5) : 163-167.
- Roy, S., J.-P. Simon, F.-J. Lapointe (2000). Determination of the origin of the cold-adapted populations of barnyard grass (*Echinochloa crusgalli*) in eastern North America: a total-evidence approach using RAPD DNA and DNA sequences. *Canadian Journal of Botany* (78) : 1505-1513.
- Ruiton, S., C.-F. Boudouresque (1994). Impact de *Caulerpa taxifolia* sur une population de l'oursin *Paracentrotus lividus* à Roquebrune-Cap Martin (Alpes-Maritime, France). In : *First International Workshop on Caulerpa taxifolia.* C.-F. Boudouresque, A. Meinesz, V. Gravez (eds). GIS Posidonie Publication, Nice. pp. 371-378.
- Ruiz, G. M. *et al.* (2000). Global spread of microorganisms by ships. *Nature* (408) : 49-50.
- Saar, M., Z. Gudzinškas, T. Ploompuu, E. Linno, Z. Minkiene, V. Motiekaityte (2000). Ragweeds plants and airborne pollen in the Baltic states. *Aerobiologia* (16) : 101-106.
- Sakai, A. K. *et al.* (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* (32) : 305-332.
- Savidge, J. A. (1987). Extinction of an island forest avifauna by an introduced snake. *Ecology* (68) : 660-668.
- Savidge, J. A. (1988). Food habits of *Boiga irregularis*, an introduced predator on Guam. *Journal of Herpetology* (22) : 275-282.
- Sax, D. F. (2002). Native and naturalized plant diversity are positively correlated in scrub communities of California and Chile. *Diversity and Distributions* (8) : 193-210.
- Sax, D. F., J. H. Brown (2000). The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography* (9) : 363-371.
- Sax, D. F., S. D. Gaines (2003). Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution* (18) : 561-566.
- Sax, D. F., S. D. Gaines, J. H. Brown (2002). Species invasions exceed extinctions on islands worldwide: a comparative study of plants and birds. *The American Naturalist* (160) : 766-783.
- Schaffelke, B., N. Murphy, S. Uthicke (2002). Using genetic techniques to investigate the sources of the invasive alga *Caulerpa taxifolia* in three new locations in Australia. *Marine Pollution Bulletin* (44) : 204-210.
- Scheider, S., D. Roessli, L. Excoffier (2000). Arlequin ver. 2000: A software for population genetics data analysis. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Switzerland.
- Schierenbeck, K. A., R. N. Mack, R. R. Sharitz (1994). Effects of herbivory on growth and biomass allocation in native and introduced species of *Lonicera*. *Ecology* (75) : 1661-1672.
- Schofield, P. J., L. J. Chapman (1999). Interactions between Nile perch, *Lates niloticus*, and other fishes in lake Nabugabo, Uganda. *Environmental Biology of Fishes* (55) : 343-358.
- Sclater, P. L. (1858). On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *Zoological Journal of Linn Society* (2) : 130-145.
- Seabloom, E. W., W. S. Harpole, O. J. Reichman, D. Tilman (2003). Invasion, competitive dominance, and resource use by exotic and native California grassland species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* (100) : 13384-13389.
- Sessions, L., D. Kelly (2002). Predator-mediated apparent competition between an introduced grass, *Agrostis capillaris*, and a native fern, *Botrychium australe* (Ophioglossaceae), in New Zealand. *Oikos* (96) : 102-109.
- Settle, W. H., L. T. Wilson (1990). Invasion by the variegated leafhopper and biotic interactions - parasitism, competition, and apparent competition. *Ecology* (71) : 1461-1470.
- Sexton, J. P., J. K. McKay, A. Sala (2002). Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecological Applications* (12) : 1652-1660.
- Shea, K., P. Chesson (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* (17) : 170-176.
- Shigesada, N., K. Kawasaki (1997). *Biological invasions: Theory and Practice.* Oxford University Press, New York.
- Shigesada, N., K. Kawasaki (2002). Invasion and the range expansion of species: effects of long-distance dispersal. In : *Dispersal Ecology: The 42nd Symposium of the British Ecological Society.* J. Bullock, R. Kenward, R. Hails (eds). Blackwell, Malden, Massachusetts.
- Short, J. (1985). The functional response of kangaroos, sheep and rabbits in an arid grazing system. *Journal of Applied Ecology* (22) : 435-447.
- Shurin, J. B. (2000). Dispersal limitation, invasion resistance, and the structure of pond zooplankton communities. *Ecology* (81) : 3074-3086.
- Siemann, E., W. E. Rogers (2001). Genetic differences in growth of an invasive tree species. *Ecology Letters* (4) : 514-518.
- Siemann, E., W. E. Rogers (2003a). Herbivory, disease, recruitment limitation, and success of alien and native tree species. *Ecology* (84) : 1489-1505.
- Siemann, E., W. E. Rogers (2003b). Reduced resistance of invasive varieties of the alien tree *Sapium sebiferum* to a generalist herbivore. *Oecologia* (135) : 451-457.
- Simberloff, D. (1995). Why do introduced species appear to devastate islands more than mainland areas? *Pacific Science* (49) : 87-97.
- Simberloff, D. (2000). Foreword. In : *The ecology of invasions by animals and plants.* C. S. Elton. University of Chicago Press, Chicago. pp. vii-xiv.
- Simberloff, D., P. Stiling (1996). Risks of species introduced for biological control. *Biological Conservation* (78) : 185-192.
- Simberloff, D., B. Von Holle (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* (1) : 21-32.
- Slatkin, M. (1995). A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequency. *Genetics* (139) : 457-462.
- Smith, A. P., D. G. Quin (1996). Patterns and causes of extinction and decline in Australian Conilurine rodents. *Biological Conservation* (77) : 243-267.
- Smith, M., A. Knapp (2001). Physiological and morphological traits of exotic, invasive exotic and native plant species in

- tallgrass prairie. *International Journal of Plant Sciences* (162) : 785-792.
- Smith, M. D., A. K. O. Knapp (1999). Exotic plant species in a C4-dominated grassland: invasibility, disturbance, and community structure. *Oecologia* (120) : 605-612.
- Sniegowski, P. D., P. J. Gerrish, R. E. Lenski (1997). Evolution of high mutation rates in experimental populations of *E. coli*. *Nature* (387) : 703-705.
- Snyder, R. E. (2003). How demographic stochasticity can slow biological invasions. *Ecology* (84) : 1333-1339.
- Sol, D., L. Lefebvre (2000). Behavioural flexibility predicts invasion success in birds introduced to New Zealand. *Oikos* (90) : 599-605.
- Song, J.-S., B. Prots (1998). Invasion of *Ambrosia artemisiifolia* L. (Compositae) in the Ukrainian Carpathians Mts. and the Transcarpathian plain (Central Europe). *Korean Journal of Biological Sciences* (2) : 209-216.
- Sorci, G., A. P. Møller, J. Clobert (1998). Plumage dichromatism of birds predicts introduction success in New Zealand. *Journal of Animal Ecology* (67) : 263-269.
- Southwood, R., J. R. Clarke (1999). Charles Sutherland Elton (obituary). *Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society (London)* (45) : 129-146.
- Squirell, J. et al. (2001). Partitioning and diversity of nuclear and organelle markers in native and introduced populations of *Epipactis helleborine* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* (88) : 1409-1418.
- Stachowicz, J. J., H. Fried, R. W. Osman, R. B. Whitlatch (2002). Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. *Ecology* (83) : 2575-2590.
- Stachowicz, J. J., R. B. Whitlatch, R. W. Osman (1999). Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science* (286) : 1577-1579.
- Stastny, M., U. Schaffner, E. Elle (2005). Do vigour of introduced populations and escape from specialist herbivores contribute to invasiveness? *Journal of Ecology* (93) : 27-37.
- Stehli, F. G., S. D. Webb (1985). The great American biotic interchange. Plenum Press, New York City.
- Stepalska, D., K. Szczepanek, D. Myszkowska (2002). Variation in *Ambrosia* pollen concentration in Southern and Central Poland in 1982-1999. *Aerobiologia* (18) : 13-22.
- Stepien, C. A., C. D. Taylor, K. A. Dabrowska (2002). Genetic variability and phylogeographical patterns of a nonindigenous species invasion: a comparison of exotic vs. native zebra and quagga mussel populations. *Journal of Evolutionary Biology* (15) : 314-328.
- Stockwell, C. A., A. P. Hendry, M. T. Kinnison (2003). Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* (18) : 94-101.
- Stockwell, C. A., S. C. Weeks (1999). Translocations and rapid evolutionary responses in recently established populations of western mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Animal Conservation* (2) : 103-110.
- Stodart, E., I. Parrer (1988). Colonisation of Australia by the rabbit *Oryctolagus cuniculus* (L.). Project Report No. 6. CSIRO Division of Wildlife and Ecology, Canberra.
- Stohlgren, T. J. et al. (1999). Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs* (69) : 28-46.
- Strauss, S. Y., A. A. Agrawal (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* (14) : 179-185.
- Strauss, S. Y., J. A. Rudgers, J. A. Lau, R. E. Irwin (2002). Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* (17) : 278-285.
- Sutherland, S. (2004). What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia* (141) : 24-39.
- Taddei, F., M. Radman, J. Maynard-Smith, B. Toupance, P.-H. Gouyon, B. Godelle (1997). Role of mutator alleles in adaptive evolution. *Nature* (387) : 700-702.
- Takhtajan, A. L. (1986). The Floristic Regions of the World. UC Press, Berkeley.
- Taylor, C. M., H. G. Davis, J. C. Cville, F. S. Grevstad, A. Hastings (2004). Consequences of an Allee effect in the invasion of a Pacific estuary by *Spartina alterniflora*. *Ecology* (85) : 3254-3266.
- Tenaillon, O., F. Taddei, M. Radman, I. Matic (2001). Second-order selection in bacterial evolution: selection acting on mutation and recombination rates in the course of adaptation. *Research in Microbiology* (152) : 11-16.
- Thébaud, C., A. C. Finzi, L. Affre, M. Debussche, J. Escarre (1996). Assessing why two introduced *Conyza* differ in their ability to invade Mediterranean old fields. *Ecology* (77) : 791-804.
- Thébaud, C., D. Simberloff (2001). Are plants really larger in their introduced ranges? *American Naturalist* (157) : 231-236.
- Thibaut, T. (2001). Etude fonctionnelle, contrôle et modélisation de l'invasion d'une algue introduite en Méditerranée : *Caulerpa taxifolia*. Thèse, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Thibaut, T., A. Meinesz (2000). Are the Mediterranean ascoglossan molluscs *Oxynoe olivacea* and *Lobiger serradifalci* suitable agents for a biological control against the invading tropical alga *Caulerpa taxifolia*? *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* (323) : 477-488.
- Thibaut, T. et al. (2001). *Elysia subornata* (Mollusca) a potential control agent of the alga *Caulerpa taxifolia* (Chlorophyta) in the Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* (81) : 497-504.
- Thomas, C. D. et al. (2001). Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature* (411) : 577-581.
- Thompson, J. D. (1991). The biology of invasive plant. What makes *Spartina anglica* so successful? *BioScience* (41) : 393-401.
- Tilman, D. (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* (75) : 2-16.
- Tilman, D. (1997). Community invasibility, recruitment limitation and grassland biodiversity. *Ecology* (78) : 81-92.
- Tilman, D., J. A. Downing (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* (367) : 363-365.
- Tomlinson, I. P. M., M. R. Novelli, W. F. Bodmer (1996). The mutation rate and cancer. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* (93) : 14800-14803.
- Tompkins, D., A. White, M. Boots (2003). Ecological replacement of native red squirrels by invasive greys driven by disease. *Ecology Letters* (6) : 189-196.
- Torchin, M. E., K. D. Lafferty, A. P. Dobson, V. J. McKenzie, A. M. Kuris (2003). Introduced species and their missing parasites. *Nature* (421) : 628-630.
- Torchin, M. E., K. D. Lafferty, A. M. Kuris (2001). Release from parasites as natural enemies: increased performance of a globally introduced marine crab. *Biological Invasions* (3) : 333-345.
- Torchin, M. E., C. E. Mitchell (2004). Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. *Frontiers in Ecology and the Environment* (2) : 183-190.
- Tsutsui, N. D., A. V. Suarez, D. A. Holway, T. J. Case (2000). Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *The Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* (97) : 5948-5953.
- Tsutsui, N. D., A. V. Suarez, D. A. Holway, T. J. Case (2001). Relationships among native and introduced populations of the

- Argentine ant (*Linepithema humile*) and the source of introduced populations. *Molecular Ecology* (10) : 2151-2161.
- van Kleunen, M., B. Schmid (2003). No evidence for an evolutionary increased competitive ability in an invasive plant. *Ecology* (84) : 2816-2823.
- van Tuinen, M., C. G. Sibley, S. B. Hedges (1998). Phylogeny and biogeography of ratite birds inferred from DNA sequences of the mitochondrial ribosomal genes. *Molecular Biology and Evolution* (15) : 370-376.
- Veit, R. R., M. A. Lewis (1996). Dispersal, Population Growth, and the Allee Effect: Dynamics of the House Finch Invasion of Eastern North America. *American Naturalist* (148) : 255-274.
- Veitch, C. R., B. D. Bell (1990). Eradication of introduced animals from the islands of New Zealand. In: Ecological restoration of New Zealand islands. D. R. Towns, C. H. Daugherty, I. A. E. Atkinson (eds). Conservation Science Publication, Department of Conservation, Wellington.
- Veltman, C. J., S. Nee, M. J. Crawley (1996). Correlates of introductions success in exotic New Zealand birds. *American Naturalist* (147) : 542-557.
- Verlaque, M., P. Fritayre (1994). Mediterranean algal communities are changing in face of the invasive alga *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh. *Oceanologica Acta* (17) : 659-672.
- Vermeij, G. J. (1991). When biotas meet - understanding biotic interchange. *Science* (253) : 1099-1104.
- Vilà, M., C. M. D'Antonio (1998). Fruit choice and seed dispersal of invasive vs. noninvasive *Carpobrotus* (Aizoaceae) in coastal California. *Ecology* (79) : 1053-1060.
- Vilà, M., A. Gomez, J. L. Maron (2003). Are alien plants more competitive than their native conspecifics? A test using *Hypericum perforatum* L. *Oecologia* (137) : 211-215.
- Vilà, M., J. L. Maron, L. Marco (2005). Evidence for the enemy release hypothesis in *Hypericum perforatum*. *Oecologia* (142) : 474-479.
- Vilà, M., E. Weber, C. M. D'Antonio (1998). Flowering and mating system in hybridizing *Carpobrotus* (Aizoaceae) in coastal California. *Canadian Journal of Botany* (76) : 1165-1169.
- Villablanca, F. X., G. K. Roderick, S. R. Palumbi (1998). Invasion genetics of the Mediterranean fruit fly: variation in multiple nuclear introns. *Molecular Ecology* (7) : 547-560.
- Vitousek, P. M., C. M. D'Antonio, L. L. Loope, M. Rejmanek, R. Westbrooks (1997a). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* (21) : 1-16.
- von Humboldt, A. (1805). *Essai sur la géographie des plantes*, Paris.
- Walker, N. F., P. E. Hulme, A. R. Hoelzel (2003). Population genetics of an invasive species, *Heracleum mantegazzianum*: implications for the role of life history, demographics and independent introductions. *Molecular Ecology* (12) : 1747-1756.
- Wallace, A. R. (1876). *The Geographical Distribution of Animals*. Macmillan, London.
- Walther, G.-R. et al. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature* (416) : 389-395.
- Weber, E., C. M. D'Antonio (1999). Hybridizing *Carpobrotus* species (Aizoaceae) from coastal California to soil salinity. *American Journal of Botany* (86) : 1257-1263.
- Weber, E., B. Schmid (1998). Latitudinal population differentiation in two species of *Solidago* (Asteraceae) introduced into Europe. *American Journal of Botany* (85) : 1110-1121.
- Weinig, C. (2000). Plasticity versus canalization: population differences in the timing of shade-avoidance responses. *Evolution* (54) : 441-451.
- Weir, B. S., C. C. Cockerham (1984). Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* (38) : 1358-1370.
- Whittaker, R. (1999). *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Whittier, J., C. Macrokanis, R. T. Mason (2000). Morphology of the brown tree snake, *Boiga irregularis*, with a comparison of native and extralimital populations. *Australian Journal of Zoology* (48) : 357-367.
- Wiedenmann, J., A. Baumstark, T. L. Pillen, A. Meinesz, W. Vogel (2001). DNA fingerprints of *Caulerpa taxifolia* provide evidence for the introduction of an aquarium strain into the Mediterranean Sea and its close relationship to an Australian population. *Marine Biology* (138) : 229-234.
- Wiles, G. J., J. Bart, R. E. J. Beck, C. F. Aguon (2003). Impacts of the brown tree snake: patterns of decline and species persistence in Guam's avifauna. *Conservation Biology* (17) : 1350-1360.
- Williams, C. K., R. J. Moore (1989a). Genetic divergence in fecundity of Australian wild rabbits *Oryctolagus cuniculus*. *Journal of Animal Ecology* (58) : 249-259.
- Williams, C. K., R. J. Moore (1989b). Phenotypic adaptation and natural selection in the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, in Australia. *Journal of Animal Ecology* (58) : 495-507.
- Williamson, M. (1996). *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London.
- Williamson, M., A. Fitter (1996a). The varying success of invaders. *Ecology* (77) : 1661-1666.
- Williamson, M. H., A. Fitter (1996b). The characters of successful invaders. *Biological Conservation* (78) : 163-170.
- Willis, A. J., B. Blossey (1999). Benign environments do not explain the increased vigour of non-indigenous plants: a cross-continental transplant experiment. *Biocontrol Science and Technology* (9) : 567-577.
- Willis, A. J., J. Memmott, R. I. Forrester (2000). Is there evidence for the post-invasion evolution of increased size among invasive plant species? *Ecology Letters* (3) : 275-283.
- Willis, A. J., M. B. Thomas, J. H. Lawton (1999). Is the increased vigour of invasive weeds explained by a trade-off between growth and herbivore resistance? *Oecologia* (120) : 632-640.
- Withgott, J. (2004). Are invasive species born bad? *Science* (305) : 1100-1101.
- Wolfe, L. M. (2002). Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. *American Naturalist* (160) : 705-711.
- Wolfe, L. M., J. A. Elzinga, A. Biere (2004). Increased susceptibility to enemies following introduction in the invasive plant *Silene latifolia*. *Ecology Letters* (7) : 813-820.
- Yurkonis, K. A., S. J. Meiners (2004). Invasion impacts local species turnover in a successional system. *Ecology Letters* (7) : 764-769.
- Zeisset, I., T. J. C. Beebee (2003). Population genetics of a successful invader: the marsh frog *Rana ridibunda* in Britain. *Molecular Ecology* (12) : 639-646.
- Zenger, K. R., B. J. Richardson, A.-M. Vachot-Griffin (2003). A rapid population expansion retains genetic diversity within European rabbits in Australia. *Molecular Ecology* (12) : 789-794.
- Zuljevic, A., T. Thibaut, H. Elloukal, A. Meinesz (2001). Sea slug disperses the invasive *Caulerpa taxifolia*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* (81) : 343-344.

Annexe

Primer Note

Genton, B. J., O. Jonot, D. Thévenet, E. Fournier, R. Blatrix, D. Vautrin, M. Solignac, T. Giraud (2005). Isolation of five polymorphic microsatellite loci, using an enrichment protocol, in the invasive weed *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). *Molecular Ecology Notes* (5) : 381-383.

PRIMER NOTE

Isolation of five polymorphic microsatellite loci in the invasive weed *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) using an enrichment protocol

B. J. GENTON,* O. JONOT,* D. THÉVENET,* E. FOURNIER,† R. BLATRIX,‡ D. VAUTRIN,§
M. SOLIGNAC§ and T. GIRAUD*

*ESE, UMR CNRS-UPS-ENGREF 8079, Université Paris-Sud, Bâtiment 360, 91 405 Orsay, France, †PMDV, INRA, Route de Saint-Cyr, 78026 Versailles, France, ‡LEEC, CNRS FRE 2413, Université Paris 13, 99 av. J. B. Clément, 93430 Villetaneuse France, §PGE, Bâtiment 13 A, CNRS, Avenue de la Terrasse, 91198, Gif-sur-Yvette, France

Abstract

We report the development of five microsatellite markers for the invasive North American native plant *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). An enrichment protocol was used to isolate microsatellite loci and polymorphism was explored with samples from 16 natural populations collected in the native range, across North America, and in an invaded area along the Rhône Valley in France. In these areas, we found a high level of polymorphism within population and significant heterozygote deficiencies.

Keywords: bioinvasion, enriched library, exotic, introduction, ragweed

Received 09 December 2004; revision accepted 14 January 2005

Increasing number of species have been successfully introduced outside their native range, leading to extinctions of native species and to negative impacts on human activities (Pimentel *et al.* 2001). Evolutionary mechanisms involved in these bioinvasions are interesting for basic as well as applied research aimed at developing control measures (Lee 2002). In particular, natural selection, genetic drift as well as connectivity to source populations can alter genetic structure of introduced populations in a way that enables establishment and expansion. Population genetic studies allow insights into crucial parameters of the invasion process such as diversity of source populations, number of introduced propagules, and migration pattern or mating system. Common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae), is an annual weed native to North America that has invaded many parts of Europe (including southeastern France) and Asia (Bassett & Crompton 1975). It causes yield losses to crops, and above all strong allergies in many people. We developed microsatellite markers for this species for comparing patterns of genetic diversity in introduced French and native North American populations and for determining the origin of introduced populations.

Two independent microsatellite-enriched genomic libraries were built according to Giraud *et al.* (2002). Enrichment in microsatellite loci was achieved using biotin-labelled (TG)₁₀ and (TC)₁₀ oligoprobes and streptavidin-coated magnetic beads. Genomic DNA was extracted from leaf tissues using a QIAGEN (S.A. Cowitaboef, France) plant kit. In the first enriched library, we screened 800 clones, 157 of which gave positive responses (19.6%). Among the 94 sequenced clones, nine (10%) were redundant. In the second enriched library, 1200 clones were screened and 358 gave a positive response (29.8%). Among the 350 clones sequenced, 12 were redundant. Screening and sequencing were also performed according to Giraud *et al.* (2002). No contaminant from either previous enrichments or from GenBank data was detected using BLAST.

Polymerase chain reaction (PCR) primers were designed for 41 loci (11 and 30 from the first and second libraries, respectively), those with at least six tandem repeats and for which primers could be designed using the free-ware PRIMER3 (http://frodo.wi.mit.edu/cgi-bin/primer3/primer3_http://www.cgi).

Each locus was first screened for amplification and variation using five individuals from each of 10 populations collected all across North America. DNA was extracted using the QIAGEN plant kits. PCR amplifications were

Correspondence: Tatiana Giraud, Fax: + 33 1 69 15 46 97; E-mail: tatiana.giraud@ese.u-psud.fr

performed using a PTC 100 thermal cycler (MJ Research) and a touchdown PCR program (annealing temperatures dropped by one degree from 60 °C to 50 °C). Each reaction (10 µL) was composed of 1× reaction buffer (50 mM KCl, 0.1% Triton X-100, 10 mM Tris-HCl, pH 9.0), 10 µM of dNTP, 2.2 µM of MgCl₂, 2 µg BSA, 0.25 U of *Taq* DNA polymerase (QBiogen), and c. 10 ng of sample DNA. PCR were labelled with fluorescence, using M13-tailed primers (Oetting *et al.* 1995): the reverse primer and the M13 primer labelled with fluorescence (Hex) were introduced in the PCR mix at 250 nM and the M13-tailed forward primer was introduced at the concentration of 25 nM. PCR products were separated in 6% polyacrylamide gels and visualized by scanning the gel with a FMBIO II scanner (Hitachi Genetic Systems). The allele sizes were scored by comparing their positions on gels with sequenced reference alleles.

Of the 41 primer pairs tested, 17 successfully amplified fragments of expected size. However, the patterns of many loci were multibanded, the number and the size of bands being variables among individuals. Among the loci which patterns revealed no more than two bands, five amplified fragments with polymorphic sizes (Table 1). We genotyped 30 individuals from each of 10 North American and six French populations with these five markers. Genomic DNA was extracted from leaf tissues using a QIAGEN plant kit. Genetic data were analysed using the freeware GENEPOP (Raymond & Rousset 1995) on the web (<http://wbiomed.curtin.edu.au/genepop>). Expected heterozygosity was generally high (Table 1), indicating a high genetic diversity in native North America as well as in the sampled invaded range in France. This suggests either no strong

bottleneck during the introduction to France or multiple origins of the French populations. Expected heterozygosities were significantly higher than observed ones for all loci and populations [exact Hardy–Weinberg equilibrium (HWE) tests, Raymond & Rousset 1995]. Because for each locus between 7% and 20% of individuals failed to amplify, heterozygote deficiency may be explained by the presence of null alleles. Estimated null allele frequencies assuming HWE (Brookfield 1996) are presented in Table 1. Poor DNA quality may also explain why the markers failed to amplify in some individuals, but most amplification failures did not occur for all loci in a given individual. Heterozygote deficiency may thus result from some combination of the presence of null alleles, a Wahlund effect and selfing. *A. artemisiifolia* may indeed be a partial selfer as it is self-compatible (Bassett & Crompton 1975). This would mean that populations would not be at HWE, so the estimate of null allele frequencies is biased. Further studies are needed to determine if selfing alone can explain the observed heterozygote deficiency. No linkage disequilibrium was detected between loci in any population. Mean pairwise F_{ST} values within North America ($\theta \pm SE = 0.053 \pm 0.005$), France ($\theta \pm SE = 0.053 \pm 0.005$) or between French and North American populations ($\theta \pm SE = 0.051 \pm 0.007$), were moderate and similar in magnitude.

Given their high level of polymorphism in North America as well as in France populations, the microsatellite markers developed here should be useful for studying the dynamics of invasion and for determining the North American origin(s) of the French introduced populations, as well as their mating systems and dispersal modes.

Table 1 Characteristics of the five microsatellite loci isolated in *Ambrosia artemisiifolia*: repeat motif, GenBank Accession nos, primer sequences, and amplification size for the sequenced clone. Diversity indices for North America and France: number of alleles, mean expected heterozygosity within populations (H_S), total expected heterozygosity (H_T), mean observed heterozygosity within populations (H_O). Heterozygote deficits were highly significant for all loci and populations ($P < 0.001$). Mean null allele frequencies over populations \pm SD estimated assuming HWE (\bar{r}) as described in Brookfield (1996)

Locus	Repeat motif	GenBank Accession no.	Primer sequences (5'–3')	Size (bp)	Nb of alleles†‡	H_S %‡	H_T %‡	H_O %‡	\bar{r} (\pm SE)
<i>Amb12</i>	(AC) ₆	AY849308	(*) GACGAAAGCAACCAACACA GGAAAAATGCATGCACAAA	194	4 (6) 5 (8)	46.3 48.1	51.2 48.7	35.1 26.2	0.22 (\pm 0.03)
<i>Amb15</i>	(CA) ₉	AY849309	(*) TCCCCACATCCTTACCCATA TTTTCCTGTGGGTCTAGGC	286	16 (30) 17 (34)	82.6 80.2	86.0 89.1	23.9 18.3	0.51 (\pm 0.03)
<i>Amb16</i>	(CA) ₆	AY849310	(*) ATCATTCGACCGAACCCTT GGAGCAGGAACGTCAGAAA	210	13 (24) 11 (20)	71.7 77.3	77.4 80.5	57.0 46.9	0.22 (\pm 0.03)
<i>Amb30</i>	(AC) ₉	AY849311	(*) AGAGATGAAATAACGAGCAACAAA AATGAGGATGCATTTGGGTTT	120	26 (66) 19 (46)	84.7 87.5	87.8 90.0	29.2 41.4	0.38 (\pm 0.03)
<i>Amb82</i>	(AG) ₂₂	AY849312	(*) AAACAACCTAGTGTGTGTTCAGTGTG GTCTTCGGCCGTAAAATGAC	120	33 (62) 38 (72)	92.0 90.9	93.9 93.0	61.0 58.1	0.21 (\pm 0.01)

*, fluorescent primers elongated with M13-tailed primer CACGACGTTGTAACGAC; †, within brackets: maximal difference in number of bp among alleles; and ‡, the first line gives values for the North American populations, the second for the French.

Acknowledgements

We thank the Genoscope Paris (CNS) for sequencing the positive clones of the second library; A. Estoup and C. Dutech for advice; V. Llaurens, S. Bioux, J. Moreau, V. Noël and F. Ytournal for help in the laboratory; J.A. Shykoff for comments on the manuscript; and L. Bassignot, J. Brodeur, K. Elias, M.H. Gromko, A. Halverson, G. Hill, P. Kotanen, S. Laval, D. McCauley, H.J. Michaels, J.B. Nelson, M. Putman, S. and P. Renner, R.E. Ricklefs, A. Ritchie, G. Sutcliffe, and E. Treadway for sample collections. The first author acknowledges an FCPR grant from the French Ministry of Agriculture and Alimentation.

References

- Bassett IJ, Crompton CW (1975) The biology of Canadian weeds II. *Ambrosia artemisiifolia* L. and *Ambrosia psilostachya* D.C. *Canadian Journal of Plant Science*, **55**, 463–476.
- Brookfield JFY (1996) A simple new method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency. *Molecular Ecology*, **5**, 453–455.
- Giraud T, Fournier E, Vautrin D *et al.* (2002) Isolation of eight polymorphic microsatellite loci, using an enrichment protocol, in the phytopathogenic fungus *Fusarium culmorum*. *Molecular Ecology Notes*, **2**, 121–123.
- Lee CE (2002) Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 386–391.
- Oetting WS, Lee HK, Flanders DJ, Wiesner GL, Sellers TA, Ring RA (1995) Linkage analysis with multiplexed short tandem repeat polymorphisms using infrared fluorescence and M13-tailed primers. *Genomics*, **30**, 450–458.
- Pimentel D, McNair S, Janecka J *et al.* (2001) Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **84**, 1–20.
- Raymond M, Rousset F (1995) GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity*, **86**, 248–249.

摘要

侵入は生態的、経済的に重大な影響を及ぼす。その動態、生態的・遺伝的メカニズムについては解明されてきつつあるが、それを予測することはいまだに困難なままであり、侵入種および侵入を受けた環境の生態学的特徴に基づいた解明のアプローチは完成されたとは言いがたい。よって筆者らは侵入のメカニズムをより理解するためにこの問題を取りまく次の二つのパラドックス、(1) どのようにして侵入種はそれらの元の環境とは異なる環境に、時には、本来、より適応していると考えられる在来種を駆逐してまで侵入することに成功するのか、そして(2) 創始者効果によって遺伝的多様性を失っているにもかかわらず、どのように侵入種は新しい環境に適応していくのか、を解明することを目的として研究を行うものとした。

フランス、ローヌ川流域に侵入したブタクサは北アメリカ原産の植物である。この植物の花粉は強力なアレルゲンをもっており健康に悪影響を及ぼす。上の二つのパラドックスを解明するために、フランスに侵入した集団と原産地である北アメリカの集団とを比較するさまざまな調査を行った。その結果、フランスの集団で草食動物からの圧力が小さくなっていたことが明らかになり、これはブタクサが侵入することを有利にしたものと考えられた。しかし一方で、草食植物からの圧力が緩和されたことへの適応は検出されなかった。さらに、マイクロサイトマーカーを用いた解析の結果、フランスの集団は北アメリカの集団に比べて多様性が高いことが明らかになった。多数の集団から個体に移入したことによりフランスの集団における創始者効果が制限されたことによる結果と推定された。

最後に筆者らは侵入を三つのタイプに区別する理論的、進化的な枠組みを提案する。環境および種に変化を必要としないもの、環境が変化した結果によるもの、そして種の適応の結果によるもの、である。

Résumé

Les invasions biologiques ont des conséquences écologiques et économiques considérables. Si leurs mécanismes démographiques, écologiques et génétiques sont maintenant connus, elles restent cependant difficiles à prédire. Les approches fondées sur la recherche des caractéristiques écologiques des espèces envahissantes ou des écosystèmes envahis n'ont pas encore abouti. Nous encourageons une approche évolutive pour mieux appréhender les mécanismes d'invasion, approche qui s'attache à la résolution de deux paradoxes. (1) Pourquoi une espèce « étrangère » réussit-elle à s'établir et à envahir un écosystème auquel elle n'est pas adaptée, surpassant parfois certaines espèces locales ? (2) Pourquoi les populations envahissantes réussissent-elles à s'adapter si rapidement à leur nouvel environnement malgré les effets de fondation ?

L'ambrosie commune, envahissante dans la vallée du Rhône, est une Asteraceae d'origine nord-américaine. Cet adventice des cultures pose d'importants problèmes de santé publique, son pollen étant très allergène. Pour tenter de résoudre les deux paradoxes évolutifs, nous avons mené plusieurs études comparant des populations envahissantes françaises à des populations nord-américaines de l'aire d'origine. Nous avons ainsi détecté un relâchement de la pression des herbivores qui pourrait avantager l'ambrosie dans l'aire d'invasion. En revanche, nous n'avons décelé aucune adaptation consécutive à cette diminution de pression d'herbivorie. Par ailleurs, après avoir développé des marqueurs microsatellites spécifiques, nous avons mis en évidence une diversité génétique plus élevée dans les populations françaises que dans les populations nord-américaines. Les effets de fondation furent probablement limités par l'introduction en France d'individus provenant de plusieurs populations sources.

Enfin, nous proposons un cadre théorique évolutif où nous distinguons trois types d'invasion : celles ne nécessitant aucun changement de l'environnement ou de l'espèce, celles qui sont la conséquence d'un changement de l'environnement et celles qui résultent de l'adaptation de l'espèce.

Abstract

Biological invasions have major ecological and economic consequences. Demographic, ecological and genetic mechanisms involved in bioinvasions are well known, but predicting invasions is still impossible. Approaches exploring the ecological characteristics of invaders or invaded environment do not converge to a unifying pattern. Here, we support an alternate, evolutionary approach that investigates two paradoxes: (1) How can some species succeed in an environment different from the one they are adapted to, sometimes displacing native species that should a priori be more adapted to the local conditions? And (2) how can exotic species adapt so rapidly to new conditions despite founder effects?

North American common ragweed (Asteraceae) is an invasive species in the Rhône valley in France. This weed poses major health problems since its pollen is a strong allergen. To solve the two paradoxes, we conducted different studies comparing French invasive and North American native populations. We found that French populations may be advantaged by an herbivore pressure release. However, we detected no adaptation consecutive to this enemy release. Moreover, we showed that French populations were more diverse than North American ones, using microsatellites markers that were developed for this study. Introductions from multiple source populations seem to have limited founder effects.

Finally, we propose a theoretical evolutionary framework that distinguishes three invasion types: those that require no change in environment or species, those that arise as a consequence of an environmental change and those that result from species adaptation.