

Évolution des traits d'histoire de vie lors des invasions végétales

Arnaud Monty, Grégory Mahy

Univ. Liège - Gembloux Agro-Bio Tech. Laboratory of Ecology. Passage des Déportés, 2. B-5030 Gembloux (Belgium).
E-mail : monty.a@fsagx.ac.be

Reçu le 10 octobre 2008, accepté le 6 janvier 2009.

Les invasions par les plantes, malgré les problèmes qu'elles engendrent, sont des opportunités d'étude des phénomènes évolutifs rapides. Dans cet article sont présentés les principaux changements évolutifs d'histoire de vie accompagnant les invasions végétales. Ceux-ci peuvent avoir lieu lors des différentes phases de l'invasion que sont l'introduction, la naturalisation et l'expansion proprement dite. Leur étude s'articule généralement en deux approches : les comparaisons entre populations de l'aire d'indigénat et de l'aire d'invasion d'une part, et d'autre part, les études de la différenciation au sein de l'aire d'invasion.

Mots-clés. Histoire de vie, jardin commun, invasion biologique, hypothèse EICA, sélection naturelle, aire d'indigénat, aire d'introduction, effet de fondation, dérive génétique.

Life history trait evolution during plant invasion. Despite the problems they cause, plant invasions can be seen as opportunities for the study of rapid evolution. In this paper are presented the main evolutionary changes in life history that can occur during the three main plant invasion phases: introduction, naturalization and expansion in the new range. The study of those evolutionary changes is traditionally split in the comparison between native and introduced populations and the study of life history differentiation within the invaded area.

Keywords. Life history, common garden, biological invasion, EICA hypothesis, natural selection, native range, introduced range, founder effect, genetic drift.

1. INTRODUCTION

Avec l'intensification des échanges inter-continentaux, les activités humaines ont donné une dimension nouvelle aux capacités de dispersion des espèces végétales (Weber, 1997 ; Cronck et al., 2001 ; Reichard et al., 2001 ; Prinzing et al., 2002). Le bouleversement qui en découle dans les patrons de répartition des végétaux est au cœur du phénomène d'invasion par les plantes, et plus globalement du phénomène d'invasion biologique. Ce dernier est actuellement reconnu comme l'une des causes principales de perte de biodiversité dans le monde (Parker et al., 1999 ; Sala et al., 2000 ; Cronck et al., 2001). Il est directement impliqué dans la disparition d'espèces autochtones (Vitousek et al., 1996), mais aussi dans des préjudices aux activités humaines ou dans l'émergence de problèmes sanitaires (Mack et al., 2000 ; Perrings et al., 2000 ; Pimentel et al., 2000). La prise de conscience du phénomène

connait un véritable essor depuis les années 1980, de sorte que l'étude des invasions biologiques est l'une des disciplines de l'écologie à s'être développée le plus rapidement (Pysek et al., 2004). Celle-ci a conduit à des politiques de sensibilisation et de gestion des plantes exotiques invasives (Booth et al., 2003), mais aussi à de nouvelles perspectives de recherche (Callaway et al., 2006). En effet, parallèlement aux impacts négatifs qu'elles engendrent, les invasions biologiques peuvent être considérées comme des expériences, non-voulues, à grande échelle spatiale (*i.e.* de l'ordre du continent ou d'une île) et temporelle (de l'ordre du siècle), sans rapport avec les expériences planifiées. À ce titre, les plantes invasives comptent actuellement parmi les meilleurs modèles d'étude en biologie évolutive (Thompson, 1998). L'étude des changements évolutifs rapides chez les végétaux offre de multiples intérêts et donne lieu à un nombre grandissant d'études, soulignant l'importance de considérer les espèces

comme potentiellement fluctuantes, et non comme des entités homogènes et immuables (Lee, 2002). Utiliser des plantes invasives comme modèles pour étudier les changements évolutifs rapides offre plusieurs avantages (Thompson, 1998 ; Reznick et al., 2001 ; Hänfling et al., 2002 ; Lee, 2002) : l'historique de l'introduction et de la colonisation est souvent documenté, ce qui place les différenciations observées dans un laps de temps connu, il y a généralement du matériel végétal en suffisance pour toute expérimentation et celui-ci est de culture facile. De plus, l'étude du potentiel évolutif des espèces introduites est crucial pour comprendre et anticiper les processus d'invasions (Lee, 2002 ; Dietz et al., 2006). En effet, l'approche "écologique" traditionnelle a montré ses limites et révélé un manque de compréhension de la dynamique des populations : à ce jour, elle n'a permis aucune généralisation sur les raisons de l'invasion et ne permet pas de prédire les organismes potentiellement invasifs (Lambrinos, 2004 ; Dietz et al., 2006). Ceci souligne l'intérêt d'introduire une explication potentielle, complémentaire, de l'invasion : les changements évolutifs rapides.

Selon de nombreux auteurs, il existe des caractères clés, typiques des plantes envahissant avec succès des zones où elles ont été introduites (Baker, 1974 ; Rejmanek, 1995 ; Rejmanek et al., 1996 ; Kolar et al., 2001 ; Grotkopp et al., 2002 ; Ellstrand et al., 2006). Ces caractères expliqueraient la capacité d'invasion d'une espèce. L'identification de ces caractères pourrait orienter les mesures de prévention, et cette approche a été fortement développée (Kolar et al., 2001), sans toutefois faire l'unanimité quant à son pouvoir prédictif (Crawley, 1987 ; Perrins et al., 1992). L'identification de ces caractères permettrait, par ailleurs, de connaître les traits dont il est important de suivre l'évolution rapide face aux changements de conditions environnementales.

L'histoire de vie est la distribution des événements importants au cours de la vie d'un individu qui contribuent directement à la production et à la survie des descendants. Elle est donc une notion centrale en biologie évolutive. Un trait d'histoire de vie est tout caractère mesurable relatif à cette histoire de vie tel que l'âge de la maturité sexuelle, la taille de l'individu à un âge donné ou le nombre de diaspores produites en une saison.

Dans cet article, nous nous focaliserons sur les évolutions de traits d'histoire de vie observés lors des différentes phases d'invasions chez des espèces végétales. Nous rappellerons d'abord les différentes phases de l'invasion, en présentant les processus évolutifs potentiellement associés. Nous présenterons ensuite les deux approches complémentaires généralement utilisées dans cette discipline : les comparaisons entre aires d'indigénat et d'introduction, et les études menées au sein de l'aire d'invasion.

2. PHASES DE L'INVASION ET PROCESSUS ÉVOLUTIFS ASSOCIÉS

Richardson et al. (2000) décrivent le processus d'invasion selon une séquence introduction-naturalisation-invasion. Le passage d'une étape à l'autre nécessite le franchissement d'une ou de plusieurs barrière(s) naturelle(s), et peut s'accompagner de changements évolutifs (**Figure 1**).

L'introduction implique l'apport de propagules ou d'individus dans un site nouveau, situé hors de l'aire de répartition naturelle. L'homme joue un rôle fondamental, voulu ou accidentel, dans cette dispersion à longue distance. Il aide les espèces à passer outre la barrière géographique. Ces propagules doivent ensuite se développer jusqu'au stade de la population adulte en passant la barrière des conditions environnementales locales. La phase d'introduction peut induire un effet de fondation, ou effet fondateur, c'est-à-dire une réduction de la diversité génétique au sein de la zone introduite (Brown et al., 1981 ; Barrett et al., 1990). En effet, le pool génétique introduit peut ne pas être représentatif de toute la variabilité génétique de l'aire d'indigénat.

La naturalisation nécessite que les individus de la (des) population(s) introduite(s) donnent lieu à une nouvelle génération pour atteindre le stade de population viable sans nouvel apport de propagule. Pour cela, l'espèce doit passer outre les barrières empêchant la reproduction végétative à long terme ou la production de descendance. À ce stade, les événements évolutifs possibles sont la sélection de génotypes pré-adaptés au sein du pool génétique introduit, l'effet de fondation, la formation de nouvelles lignées génétiques par croisement entre génotypes jusque là isolés dans l'aire native.

L'expansion, menant à l'invasion, nécessite que la population initiale génère de nouvelles populations viables en passant outre la barrière de la dispersion. Une fois l'expansion en cours, les barrières à franchir sont liées aux conditions environnementales dans les habitats progressivement envahis. Elles sont diverses, et peuvent être plus ou moins graduelles. En général, elles s'opposent aux plantes passant d'environnements favorables, anthropisés, riches en ressources, à des milieux plus résistants quant aux facteurs biotiques et abiotiques (Dietz et al., 2006). Les événements évolutifs liés à l'expansion dans la zone envahie peuvent être la dérive génétique, le filtrage par sélection des génotypes pré-adaptés, les recombinaisons génétiques par croisement suivis de la sélection graduelle des génotypes adaptés (adaptation), l'hybridation (Ellstrand et al., 2006 ; Tiébré et al., 2007b) et/ou l'introgession (Suehs et al., 2004), la polyploïdisation (Baumel et al., 2001). Ces différents processus ne sont pas exclusifs et peuvent se combiner au cours de l'invasion.

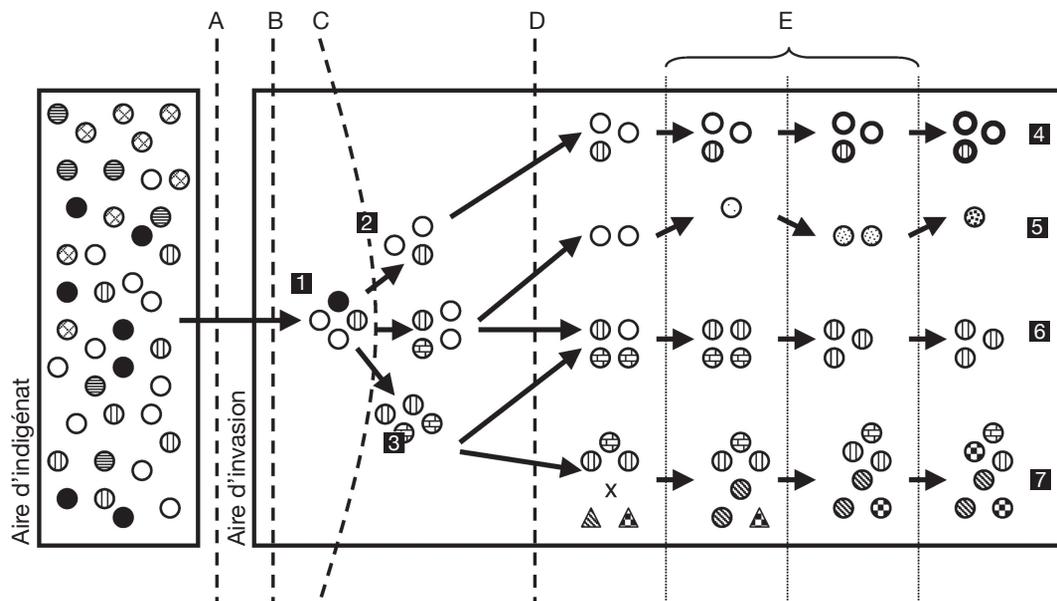


Figure 1. Représentation schématique des principales barrières limitant l'expansion des espèces introduites et différents processus évolutifs associés — *Schematic representation of the main barriers that limit introduced species spread, and corresponding evolutionary events.*

Les ronds représentent des lignées génétiques de l'espèce invasive — *dots are genetic lineages of the invasive species* ; les triangles représentent une espèce native congénérique — *triangles correspond to a native congeneric species* ; les lignes pointillées sont les barrières à franchir pour devenir une espèce invasive — *dotted lines are barriers that the species needs to pass to become invasive* ; A : barrières géographiques inter- et/ou intracontinentales — *geographical barriers* ; B : barrières environnementales biotiques et abiotiques au site d'introduction — *environmental biotic and abiotic barriers at the introduction site* ; C : barrières reproductives empêchant la reproduction végétative à long terme ou la production de descendance — *reproductive barriers* ; D : barrières aux dispersions locales et régionales — *barriers to dispersal* ; E : barrières environnementales dans les habitats colonisés, allant de milieux facilement colonisés aux milieux plus résistants à l'invasion — *environmental barriers in colonized habitats, from easily-colonized habitats to more resistant habitats* ; Processus évolutifs — *evolutionary events* : 1 : effet de fondation — *founder effect* ; 2 : sélection de génotypes pré-adaptés lors de la naturalisation — *selection of pre-adapted genotypes during naturalization* ; 3 : formation de nouvelles lignées génétiques par croisement entre génotypes jusque là isolés dans l'aire native — *formation of new lineage by crossings between genotypes previously isolated in the native range* ; 4 : recombinaisons génétiques et sélection graduelle de certains traits d'histoire de vie — *genetic recombination and gradual selection of favourable life history traits* ; 5 : dérive génétique liée à de faibles effectifs et/ou des effets de fondation répétés — *genetic drift and/or repeated founder events* ; 6 : sélection de génotypes pré-adaptés — *selection of pre-adapted genotypes* ; 7 : hybridation puis introgression — *hybridisation and introgression*. Adapté d'après Richardson et al., 2000 — *adapted from Richardson et al., 2000*.

La phase d'expansion est fréquemment précédée d'une phase de latence de quelques dizaines voire quelques centaines d'années (Kowarik, 1995 ; Williamson, 1996). Cette latence peut s'expliquer de différentes façons : le temps inhérent à la croissance des populations, le temps nécessaire aux organismes pour surmonter les contraintes écologiques, le temps nécessaire à l'acquisition de nouvelles capacités liées aux facteurs génétiques améliorant la *fitness* des individus, etc. (Kowarik, 1995).

3. ÉTUDE DE L'ÉVOLUTION RAPIDE DES TRAITS D'HISTOIRE DE VIE

La base théorique présentée ci-dessus fait l'objet d'un nombre grandissant de validations empiriques. Le rôle

des évolutions rapides, ayant lieu sur des laps de temps de l'ordre du siècle, est de plus en plus souvent souligné dans les processus écologiques et principalement dans ceux liés aux invasions (Thompson, 1998 ; Weber et al., 1998 ; Sakai et al., 2001 ; Lee, 2002 ; Maron et al., 2004b). Certaines espèces dont les aires d'invasion sont déjà importantes peuvent montrer des adaptations locales, et ce d'autant plus qu'un niveau élevé de variation génétique permet une réponse rapide à la sélection naturelle. Dès lors, les conditions favorisant les adaptations incluent notamment un taux de reproduction croisée élevé, un nombre assez important d'individus fondateurs, la polypléidie et la création de génotypes nouveaux suite aux croisements entre individus provenant de différentes zones d'introduction indépendantes. Par ailleurs, la rapidité de l'adaptation dépend de l'intensité de la pression de sélection et les

différenciations évolutives nécessitent que le flux de gènes entre populations soit relativement faible en comparaison des forces évolutives évoquées plus haut (sélection naturelle, dérive, etc.) (Lenormand, 2002).

Différentes études ont déjà mis en évidence des adaptations locales chez les espèces végétales (Hiesey et al., 1965 ; Rice et al., 1991 ; Monson et al., 1992 ; Turesson, 1992 ; Cordell et al., 1998). Ces adaptations ont trait à la morphologie, à la physiologie ainsi qu'à l'histoire de vie en général de ces espèces. La différenciation adaptative au niveau de populations introduites peut avoir lieu pour n'importe quel trait de vie, pour autant qu'il induise un avantage dans le nouvel environnement et qu'il y ait, à la base, une variation génétique pour ce trait. Les expérimentations en jardin commun (*common garden experiment*) déterminent dans quelle mesure des différences observées entre populations *in situ* ont une base génétique (e.g. Turesson, 1922 ; Clausen et al., 1940). Ces expériences consistent à cultiver des plants issus de différentes populations en conditions parfaitement homogènes, en serre, en laboratoire ou en plein air. Dès lors, les conditions environnementales étant communes à tous les plants, les différences phénotypiques entre ceux-ci révèlent des différences génétiques. A priori, les expériences en jardin commun ne permettent pas de mettre en évidence l'intérêt évolutif des différences observées, puisque les résultats obtenus sont tributaires des conditions de culture (Thompson et al., 1991). Dans certains cas, toutes les conditions sont homogènes, sauf certains facteurs environnementaux qui sont volontairement modulés (tel que l'arrosage ou la fertilisation). Cela permet de quantifier la norme de réaction des différentes lignées génétiques à ces facteurs environnementaux (Schlichting, 1986 ; Whitton et al., 1995 ; Dechamps et al., 2007). Les transplantations réciproques (*reciprocal transplants*) peuvent, elles, montrer que les organismes sont mieux adaptés à leur région d'invasion/d'indigénat qu'à une autre (e.g. Lacey, 1988). Il s'agit d'expérimentations dans lesquelles plusieurs jardins communs sont installés, dans des conditions (e.g. géographiques ou édaphiques) représentatives de chaque (groupe de) population(s). Dans le cas d'une meilleure performance des populations locales (e.g. de la même zone géographique ou du même type de sol) dans les conditions correspondantes, l'adaptation de ces populations est mise en évidence et quantifiée (Kawecki et al., 2004). Les transplantations réciproques sont cependant plus difficiles à mettre en place, au niveau logistique, que les jardins communs uniques. Dans les deux cas, l'origine génétique des différences observées peut être remise en question si les effets maternels environnementaux n'ont pas été éliminés ou contrôlés (Roach et al., 1987). Ces effets sont dus au fait que les graines semées dans les expériences ont été produites dans des conditions différentes, selon

leur origine. La façon dont chaque graine a été dotée par la plante-mère diffère donc, et peut induire des différences de trait de vie, dans la descendance, qui n'ont pas de base génétique. Pour limiter ces effets maternels, une première génération de plants peut être cultivée afin de réaliser des croisements contrôlés, en conditions homogènes, au sein des populations (Roach et al., 1987). Enfin, la mesure de la masse des graines préalablement à l'expérience permet de tenir compte des effets maternels dans l'analyse des résultats (e.g. Monty et al., 2009a).

Une autre méthode d'étude de l'évolution des populations introduites est l'analyse de la variation génétique neutre à l'aide de marqueurs moléculaires (Avisé, 2004). Cette méthode renseigne efficacement sur les voies de colonisation suivies, l'identité des populations fondatrices au sein de l'aire d'invasion ou encore la localisation précise de la zone d'origine des populations introduites. De plus, les analyses moléculaires permettent de mesurer l'importance de la dérive génétique au sein des populations (via des paramètres tels que l'index de fixation, FST), et l'ampleur de la variation génétique introduite. Ceci est d'autant plus intéressant que cette dernière influe directement sur les événements évolutifs ultérieurs (Brown et al., 1981 ; Barrett et al., 1990). Les analyses moléculaires sont donc complémentaires aux études sur l'évolution des traits d'histoire de vie et facilitent leur interprétation (Bossdorf et al., 2005).

Toutes les plantes invasives ne doivent cependant pas nécessairement leur succès à leurs possibilités d'adaptation rapide. Baker (1965) propose le terme anglais de *general purpose genotype* pour décrire des espèces qui prospèrent dans une large gamme d'environnements grâce à une grande plasticité phénotypique. Contrairement aux plantes devenant invasives par adaptation, celles possédant un *general purpose genotype* ne sont pas nécessairement favorisées par de nouvelles recombinaisons génétiques. Elles peuvent s'installer durablement à partir d'un faible nombre d'individus fondateurs et avoir des systèmes de reproduction de type autogame qui promeuvent avant tout l'assurance de la reproduction, plutôt que les échanges génétiques (Parker et al., 2003). Par ailleurs, de nombreuses plantes invasives ont des capacités de propagation végétative importante et peuvent étendre leur aire d'invasion sans subir de changements génétiques (e.g. Tiébré et al., 2007a). L'étude de l'évolution rapide des traits d'histoire de vie chez les espèces exotiques envahissantes se scinde traditionnellement en deux parties. Il y a d'une part les comparaisons entre les individus/populations de l'aire native et de l'aire d'invasion. D'autre part, l'étude peut se focaliser sur les événements évolutifs ayant lieu au sein même de l'aire d'invasion, pendant l'expansion de l'espèce.

4. COMPARAISON ENTRE AIRE NATIVE ET AIRE D'INVASION

Nous répartirons les comparaisons entre aires natives et envahies en deux catégories : les comparaisons phénotypiques en populations naturelles et les comparaisons de traits d'histoire de vie en conditions homogènes (Bossdorf et al., 2005).

4.1. Comparaisons en populations naturelles

Chez certaines espèces végétales, il a été observé que les populations naturelles étaient plus grandes au sein de l'aire d'invasion que dans la zone d'indigénat (Eckert et al., 1996 ; Jakobs et al., 2004 ; Prati et al., 2004) et même si ce résultat n'est pas général, aucune étude n'a pour l'instant montré la tendance inverse (Wolfe, 2002 ; Erfmeier et al., 2004 ; Vilà et al., 2005). Au niveau individuel, il a souvent été observé que les plantes exotiques étaient plus grandes et/ou plus fécondes dans l'aire d'introduction que dans l'aire native (Elton, 1958 ; Crawley, 1987 ; Buckley et al., 2003 ; Prati et al., 2004). Même si les mécanismes ne sont encore que mal compris, plusieurs hypothèses ont été formulées et testées (Hierro et al., 2005). Une espèce introduite peut, notamment, rencontrer des conditions environnementales plus clémentes dans la zone d'introduction : réduction des herbivores, des compétiteurs efficaces ou des pathogènes adaptés (Darwin, 1859 ; Elton, 1958 ; Memmott et al., 2000 ; Fenner et al., 2001 ; Wolfe, 2002 ; DeWalt et al., 2004 ; Vilà et al., 2005). S'il s'agit d'une espèce envahissant grâce à une grande plasticité, la réponse se traduira par une croissance plus importante et/ou une descendance plus nombreuse, sans (ou presque) évènement(s) évolutif(s). Dans le cas précis de la diminution des ennemis naturels (pathogènes, herbivores), on parlera alors d'*Enemy Release Hypothesis* (ERH) (Elton, 1958 ; Crawley, 1987). Cette hypothèse sous-tend que l'herbivorie est un facteur déterminant pour l'abondance des espèces dans une zone donnée, ce qui n'est pas évident pour tous les végétaux (Maron et al., 2001). Si cette hypothèse a largement été testée, les essais de synthèse sur ce sujet indiquent que l'ERH ne peut que partiellement expliquer le succès des plantes invasives (Colautti et al., 2004). Par ailleurs, Bossdorf et al. (2005) soulignent l'importance de la distinction entre herbivores spécialistes et généralistes.

Si les comparaisons en populations naturelles révèlent des différences d'histoire de vie, elles ne permettent pas de dissocier les changements évolutifs de ceux liés à la plasticité phénotypique. Cette distinction implique des études en conditions homogènes.

4.2. Comparaisons de traits d'histoire de vie en conditions homogènes

S'il existe un compromis (*trade-off*) entre l'allocation de la plante à la croissance et à la défense, une autre hypothèse est que face à une diminution des ennemis naturels, ce compromis lui-même évolue. Les plantes de la zone introduite allouent plus de ressources à la croissance qu'à la défense, et ceci suite à une pression de sélection. Il y a alors de réels évènements évolutifs, et on parle d'*Evolution of Increased Competitive Ability (EICA hypothesis)* (Blossey et al., 1995). Cette hypothèse a stimulé les recherches en biologie évolutive, faisant l'objet de nombreuses études en jardins communs (Leger et al., 2003 ; Bossdorf et al., 2004 ; Maron et al., 2004a ; Buschmann et al., 2005). Si, comparées aux populations de l'aire native, les populations invasives ont une croissance plus soutenue, mais une résistance plus faible face aux herbivores et aux pathogènes, l'hypothèse EICA est validée (Blossey et al., 1995). Les résultats sont jusqu'à présent contrastés, et il paraît clair que d'autres hypothèses sont possibles pour expliquer les changements évolutifs observés chez les plantes exotiques (Hierro et al., 2005). En effet, des différenciations génétiques peuvent avoir lieu dans les populations introduites pour tout trait écologique propice dans le nouveau régime de sélection, pour autant qu'il existe une variation génétique pour ce trait. L'hypothèse de l'évolution de la capacité d'invasion (*Evolution of Invasiveness hypothesis*), plus générale qu'EICA, postule que des espèces exotiques ont pu atteindre leur niveau d'abondance et de dominance dans la zone d'introduction parce qu'elles ont connu des changements génétiques en réponse à des nouvelles pressions de sélection, liées à des facteurs biotiques ou abiotiques (Carroll et al., 1996 ; Sakai et al., 2001 ; Hänfling et al., 2002 ; Lee, 2002 ; Maron et al., 2004b).

Parmi les traits d'histoire de vie pour lesquels des différenciations évolutives ont été montrées, les plus communs sont la biomasse, le taux de croissance et la fécondité. Le taux de croissance et la biomasse sont généralement plus importants au sein de l'aire d'invasion que de l'aire d'introduction (Blossey et al., 1995 ; Siemann et al., 2001 ; Bastlová et al., 2002 ; Bossdorf et al., 2008 ; Cano et al., 2008). De même, les populations introduites montrent souvent une plus grande fécondité que les natives en conditions homogènes (Bastlová et al., 2002 ; Wolfe et al., 2004 ; Buschmann et al., 2005 ; Stastny et al., 2005 ; Leger et al., 2007), même si des exceptions existent (Bossdorf et al., 2004 ; Buschmann et al., 2005 ; Bossdorf et al., 2008). Des différenciations d'ordre génétique ont également été montrées pour d'autres traits de vie : taux de survie hivernale (Monty et

al., 2009b), résistance à l'herbivorie (différences qui, couplées à des différences de croissance, font référence à l'hypothèse EICA), régulation de l'eau (Cano et al., 2008) et physiologie foliaire (*Specific Leaf Area*) (Cano et al., 2008). La plasticité phénotypique, *i.e.* la variabilité des traits de vie d'un génotype en réponse aux facteurs environnementaux, peut elle-même être différenciée entre les aires d'invasion et d'indigénat (Bossdorf et al., 2008 ; Cano et al., 2008). Enfin, les différenciations de systèmes de reproduction ont fait l'objet d'une récente revue bibliographique (Barrett et al., 2008), qui souligne que la sélection peut largement influencer sur la période de floraison au cours de l'invasion.

5. ÉVOLUTION DE L'HISTOIRE DE VIE AU SEIN DE L'AIRE D'INVASION

Encore relativement peu d'études ont été réalisées, à ce jour, sur l'évolution des plantes exotiques lors de leur invasion dans l'aire d'introduction. Les premières d'entre-elles se sont focalisées sur les phénomènes évolutifs le long de gradients latitudinaux. Ces gradients traduisent des variations progressives de climat (températures, précipitations) et de longueur de saison de végétation, à l'échelle continentale. Ils peuvent donc correspondre à des pressions de sélection graduelles sur l'histoire de vie. Des variations clinales de croissance (en hauteur, en volume estimé et/ou en biomasse) avec la latitude, en jardins communs, ont ainsi pu être montrées chez *Impatiens glandulifera* Royle (Balsaminaceae), *Hypericum perforatum* L. (Hypericaceae), *Eschscholzia californica* Cham. (Papaveraceae) et chez deux espèces de *Solidago* (Asteraceae) (Weber et al., 1998 ; Kollmann et al., 2004 ; Maron et al., 2004b ; Etterson et al., 2007 ; Leger et al., 2007). De façon comparable, des différences de délai de floraison (Weber et al., 1998 ; Kollmann et al., 2004 ; Montague et al., 2008), de taille d'inflorescence (Weber et al., 1998) et de fécondité (Maron et al., 2004b) en conditions homogènes ont été mises en relation avec la latitude des populations invasives. La plupart de ces études suggèrent qu'il y a eu évolution adaptative en relation avec les conditions environnementales rencontrées aux différentes latitudes. Une sélection d'ordre climatique agirait donc pour favoriser des génotypes pré-adaptés, ou de nouvelles recombinaisons génétiques apparues dans l'aire d'introduction. Si les gradients latitudinaux commencent donc à être relativement documentés, il n'en est pas de même pour les gradients altitudinaux, qui correspondent pourtant à des variations de climat comparables. À l'heure actuelle, seules deux études se sont penchées sur les différenciations d'espèces invasives le long de gradients d'altitude : l'une d'elle

indique une différenciation de *Senecio inaequidens* DC. (Asteraceae) pour les traits de croissance (Monty et al., 2009a ; 2009b), alors que l'autre suggère que *Verbascum thapsus* L. (Scrophulariaceae) colonise des zones altitudinales contrastées grâce à une grande plasticité (*general purpose genotype*) (Parker et al., 2003). Dans le cas de *S. inaequidens*, en conditions homogènes, la hauteur et la biomasse des plants diminue graduellement avec l'altitude des populations parentes. Cette différenciation, d'ordre génétique (Monty et al., 2009b) est mise en relation avec les variations climatiques rencontrées par les populations parentes (Monty et al., 2009a). Dans de nombreux cas (mais voir Monty et al., 2009a), l'interprétation des différenciations observées le long de gradients est rendue difficile par le fait que les espèces étudiées ont été introduites maintes fois, en divers endroits, dans l'aire d'invasion. Ceci est notamment le cas pour les espèces d'intérêt ornemental. Dès lors, les patrons de variation observés peuvent en partie être attribués à l'historique d'introduction, en plus des phénomènes évolutifs tels qu'adaptation, sélection de génotypes pré-adaptés et dérive génétique.

Si les gradients environnementaux représentent les cas les plus évidents de sélection au sein d'une aire de répartition, certaines études se sont intéressées à d'autres situations où la sélection naturelle pouvait influencer l'histoire de vie des plantes introduites. Ainsi par exemple, Rice (2006) a mis en évidence, chez *Aegilops triuncialis* L. (Poaceae) des adaptations à des conditions édaphiques extrêmes (sols de serpentine).

À côté des phénomènes de sélection et de dérive génétique, des changements brutaux de traits de vie peuvent apparaître suite à des événements d'hybridation dans l'aire d'introduction (Ellstrand et al., 2006). C'est notamment le cas dans les genres *Carpobrotus* (Aizoaceae) (Albert et al., 1997) et *Gossypium* (Wendel et al., 1990), où le phénomène s'est poursuivi jusqu'à l'introgession. Plus récemment, une étude sur le genre *Fallopia* (Polygonaceae) a montré que l'hybridation s'accompagnait de profonds changements d'histoire de vie, avec la restauration de la reproduction sexuée au sein de l'aire d'invasion (Tiébré et al., 2007b). Enfin, des phénomènes de polyploïdisation ont été montrés dans le genre *Spartina* au sein de l'aire d'invasion, qui semblent avoir induit le succès invasif du taxon allopoloïde *Spartina anglica* C.E.Hubb. (Baumel et al., 2001).

6. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Les plantes exotiques envahissantes sont en général des modèles appropriés pour adresser des questions quant à l'évolution des traits d'histoire de vie. Elles présentent en effet des avantages indéniables, tels

qu'un historique d'invasion documenté et inscrit dans un contexte temporel, une culture facile et une relative abondance. Parallèlement, la compréhension des mécanismes évolutifs impliqués dans le succès de ces espèces, et l'identification des traits de vie concernés, devrait permettre une meilleure compréhension du processus d'invasion. Deux principales approches ont pour l'instant été développées par les chercheurs : les comparaisons entre aires d'indigénat et d'invasion d'une part, et d'autre part, les comparaisons de populations invasives en relation avec des facteurs environnementaux. La première approche, développée plus tôt, fait actuellement l'objet d'une littérature suffisante pour dégager des patrons généraux et synthétiques. La seconde, moins étayée, devra encore faire l'objet de recherches avant toute généralisation. À l'avenir, les deux approches devront faire l'objet de synthèses dans une nouvelle vision, plus intégrée, du mécanisme complet d'invasion en relation avec l'évolution des espèces concernées. Il faudra, entre autres, relier l'aspect fonctionnel des changements de traits d'histoire de vie aux études phylogénétiques retraçant les patrons d'invasion. Les changements évolutifs présentés dans cet article peuvent influencer la rapidité et les patrons de l'invasion. Ils présentent donc un intérêt tant pour la biologie évolutive que pour la compréhension et la gestion des invasions biologiques. Néanmoins, le rôle direct de ces changements d'histoire de vie dans les succès d'invasion est toujours imprécis (Barrett et al., 2008), et le lien de cause à effet entre l'évolution des traits et l'invasion n'est pas nécessairement évident. L'intérêt fonctionnel des différenciations évolutives observées au sein de l'aire d'invasion devra donc, lui aussi, faire l'objet de recherches approfondies.

Bibliographie

- Albert M.E., D'Antonio C. & Schierenbeck K.A., 1997. Hybridization and introgression in *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae) in California. I. Morphological evidence. *Am. J. Bot.*, **84**(8), 896-904.
- Avise J.C., 2004. *Molecular markers, natural history, and evolution*. 2nd edition. New York, USA: Chapman & Hall.
- Baker H.G., 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In: Stebbins G.L., ed. *The genetics of colonizing species*. New York, USA: Academic Press, 147-168.
- Baker H.G., 1974. The evolution of weeds. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **7**, 1-24.
- Barrett S.C.H. & Husband B.C., 1990. Genetics of plant migration and colonization. In: Brown A.H.D., Clegg M.T., Kahler A.L. & Weir B.S., eds. *Plant population genetics, breeding and genetic resources*. Sunderland, MA, USA: Sinauer Associates, 254-277.
- Barrett S.C.H., Colautti R.I. & Eckert C.G., 2008. Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Mol. Ecol.*, **17**, 373-383.
- Bastlová D. & Kvet J., 2002. Differences in dry weight partitioning and flowering phenology between native and non-native plants of purple loosestrife (*Lythrum salicaria* L.). *Flora*, **197**, 332-340.
- Baumel A., Ainouche M.L. & Levasseur J.E., 2001. Molecular investigations in populations of *Spartina anglica* C.E. Hubbard (Poaceae) invading coastal Brittany (France). *Mol. Ecol.*, **10**, 1689-1701.
- Blossey B. & Nötzold R., 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *J. Ecol.*, **83**, 887-889.
- Booth B.D., Murphy S.D. & Swanton C.J., 2003. *Weed ecology in natural and agricultural systems*. Wallingford, UK: CABI Publishing.
- Bossdorf O., Prati D., Auge H. & Schmid B., 2004. Reduced competitive ability in an invasive plant. *Ecol. Lett.*, **7**, 346-353.
- Bossdorf O. et al., 2005. Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations. *Oecologia*, **144**(1), 1-11.
- Bossdorf O., Lipowsky A. & Prati D., 2008. Selection of preadapted populations allowed *Senecio inaequidens* to invade Central Europe. *Diversity Distrib.*, **14**, 676-685.
- Brown A.H.D. & Marshall D.R., 1981. Evolutionary changes accompanying colonization in plants. In: Scudder G.C.E. & Reveal J.L., eds. *Evolution today*. Pittsburg, PA, USA: Carnegie-Mellon University, 331-363.
- Buckley Y.M. et al., 2003. Are invasives bigger? A global study of seed size variation in two invasive shrubs. *Ecology*, **84**(6), 1434-1440.
- Buschmann H., Edwards P.J. & Dietz H., 2005. Variation in growth pattern and response to slug damage among native and invasive provenances of four perennial Brassicaceae species. *J. Ecol.*, **93**(2), 322-334.
- Callaway R.M. & Maron J.L., 2006. What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years? *Trends Ecol. Evol.*, **21**, 369-374.
- Cano L. et al., 2008. Increased fitness and plasticity of an invasive species in its introduced range: a study using *Senecio pterophorus*. *J. Ecol.*, **96**, 468-476.
- Carroll S.P. & Dingle H., 1996. The biology of post-invasion events. *Biol. Conserv.*, **78**, 207-214.
- Clausen J., Hiesey W.M. & Keck D.D., 1940. *Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western North American plants*. Washington, DC, USA: Carnegie Institution of Washington Publication.
- Colautti R.I., Ricciardi A., Grigorovich I.A. & MacIsaac H.J., 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecol. Lett.*, **7**, 721-733.
- Cordell S. et al., 1998. Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant

- Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity. *Oecologia*, **113**(2), 188-196.
- Crawley M.J., 1987. What makes a community invisable? In: Edwards P.J., ed. *Colonization, succession and stability*. Oxford, UK: Blackwell.
- Cronck Q.C.B. & Fuller J.L., 2001. *Plant invaders: the threat to natural ecosystems*. London, UK; Sterling, VA, USA: Earthscan Publications Ltd.
- Darwin C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London, UK: John Murray.
- Dechamps C., Lefèbvre C., Noret N. & Meerts P., 2007. Reaction norms of life history traits in response to zinc in *Thlaspi caerulescens* from metalliferous and nonmetalliferous sites. *New Phytol.*, **173**(1), 191-198.
- DeWalt S.J., Denslow J.S. & Ickes K., 2004. Natural-enemy release facilitates habitat expansion of the invasive tropical shrub *Clidemia hirta*. *Ecology*, **85**, 471-483.
- Dietz H. & Edwards P.J., 2006. Recognition that causal processes change during plant invasion helps explain conflicts in evidence. *Ecology*, **87**, 1359-1367.
- Eckert C.G., Manicacci D. & Barrett S.C.H., 1996. Genetic drift and founder effect in native versus introduced populations of an invading plant, *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *Evolution*, **50**, 1512-1519.
- Ellstrand N.C. & Schierenbeck K.A., 2006. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Euphytica*, **148**, 35-46.
- Elton C.S., 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. London, UK: Methuen.
- Erfmeier A. & Bruelheide H., 2004. Comparison of native and invasive *Rhododendron ponticum* populations: growth, reproduction and morphology under field conditions. *Flora*, **199**, 120-133.
- Etterson J.R. et al., 2007. Parallel patterns of clinal variation in *Solidago altissima* in its native range in central U.S.A. and its invasive range in Japan. *Botany*, **86**, 91-97.
- Fenner M. & Lee W.G., 2001. Lack of pre-dispersal seed predators in introduced Asteraceae in New Zealand. *N. Z. J. Ecol.*, **25**, 95-99.
- Grotkopp E., Rejmanek M. & Rost T.L., 2002. Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *Am. Nat.*, **159**(4), 396-419.
- Hänfling B. & Kollmann J., 2002. An evolutionary perspective on biological invasions. *Trends Ecol. Evol.*, **17**, 545-546.
- Hierro J.L., Maron J.L. & Callaway R.M., 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *J. Ecol.*, **93**(1), 5-15.
- Hiesey W.M. & Milner H.W., 1965. Physiology and ecological races and species. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **16**, 203-213.
- Jakobs G., Weber E. & Edwards P.J., 2004. Introduced plants of the invasive *Solidago gigantea* (Asteraceae) are larger and grow denser than conspecifics in the native range. *Diversity Distrib.*, **10**, 11-19.
- Kawecki T.J. & Ebert D., 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecol. Lett.*, **7**, 1225-1241.
- Kolar C.S. & Lodge D.M., 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.*, **16**, 199-204.
- Kollmann J. & Banuelos M.J., 2004. Latitudinal trends in growth and phenology of the invasive alien plant *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae). *Diversity Distrib.*, **10**, 377-385.
- Kowarik I., 1995. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In: Pysek P., Prach K., Rejmanek M. & Wade M.J., eds. *Plant invasions: general aspects and special problems*. Amsterdam, The Netherlands: SPB Academic Publishing.
- Lacey E.P., 1988. Latitudinal variation in reproductive timing of a short-lived monocarp, *Daucus carota* (Apiaceae). *Ecology*, **69**, 220-232.
- Lambrinos J.G., 2004. How interactions between ecology and evolution influence contemporary invasion dynamics. *Ecology*, **85**(8), 2061-2070.
- Lee C.E., 2002. Evolutionary genetics of invasive species. *Trends Ecol. Evol.*, **17**, 386-391.
- Leger E.A. & Rice K.J., 2003. Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition. *Ecol. Lett.*, **6**(3), 257-264.
- Leger E.A. & Rice K.J., 2007. Assessing the speed and predictability of local adaptation in invasive California poppies (*Eschscholzia californica*). *J. Evol. Biol.*, **20**, 1090-1103.
- Lenormand T., 2002. Gene flow and the limits to natural selection. *Trends Ecol. Evol.*, **17**, 386-391.
- Mack R.N. et al., 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.*, **10**, 689-710.
- Maron J.L. & Vila M., 2001. When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, **95**, 361-373.
- Maron J.L., Vila M. & Arnason J., 2004a. Loss of enemy resistance among introduced populations of St. John's Wort (*Hypericum Perforatum*). *Ecology*, **85**(12), 3243-3253.
- Maron J.L. et al., 2004b. Rapid evolution of an invasive plant. *Ecol. Monogr.*, **74**(2), 261-280.
- Memmott J. et al., 2000. The invertebrate fauna on broom, *Cytisus scoparius*, in two native and two exotic habitats. *Acta Oecol.*, **21**, 213-222.
- Monson R.K. et al., 1992. Physiological differentiation within an *Encelia farinosa* population along a short topographic gradient in the Sonoran desert. *Funct. Ecol.*, **6**(6), 751-759.

- Montague J.L., Barrett S.C.H. & Eckert C.G., 2008. Re-establishment of clinal variation in flowering time among introduced populations of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*, Lythraceae). *J. Evol. Biol.*, **21**(1), 234-245.
- Monty A. & Mahy G., 2009a. Clinal differentiation during invasion: *Senecio inaequidens* along altitudinal gradients in Europe. *Oecologia*, **159**(2), 305-315.
- Monty A., Lebeau J., Meerts P. & Mahy G., 2009b. An explicit test for the contribution of environmental maternal effects to rapid clinal differentiation in an invasive plant. *J. Evol. Biol.*, **22**, 917-926.
- Parker I.M. et al., 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biol. Invasions*, **1**, 3-19.
- Parker I.M., Rodriguez J. & Loik M.E., 2003. An evolutionary approach to understanding the biology of invasions: local adaptation and general-purpose genotypes in the weed *Verbascum thapsus*. *Conserv. Biol.*, **17**, 59-72.
- Perrings C., Williamson M. & Dalmazzone S., 2000. *The economics of biological invasions*. Cheltenham, UK: Edward Elgar.
- Perrins J., Williamson M. & Fitter A., 1992. Do annual weeds have predictable characters? *Acta Oecol.*, **13**(5), 517-533.
- Pimentel D., Lach L., Zuniga R. & Morrison D., 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience*, **50**(1), 53-65.
- Prati D. & Bossdorf O., 2004. A comparison of native and introduced populations of *Senecio inaequidens* in the field. In: Breckle S.W., Schweizer B. & Frangmeier A., eds. *Results of worldwide ecological studies*. Stuttgart, Germany: Verlag Günter Heimbach.
- Prinzling A., Durka W., Klotz S. & Brandl R., 2002. Which species become alien? *Evol. Ecol. Res.*, **4**, 385-405.
- Pysek P. et al., 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, **53**, 131-143.
- Reichard S.H. & White P., 2001. Horticulture as a pathway of invasive plant introductions in the United States. *Bioscience*, **51**(2), 103-113.
- Rejmanek M., 1995. What makes a species invasive? In: Wade M., ed. *Plant invasions: general aspects and special problems*. Amsterdam, The Netherlands: SPB Academic Publishing.
- Rejmanek M. & Richardson D.M., 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, **77**, 1655-1661.
- Reznick D.N. & Ghalambor C.K., 2001. The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica*, **112-113**, 183-198.
- Rice K.J. & Mack R.N., 1991. Ecological genetics of *Bromus-Tectorum*. 2. Intraspecific variation in phenotypic plasticity. *Oecologia*, **88**(1), 84-90.
- Rice K.J., 2006. After the bottleneck: rapid adaptation of an invasive grass to serpentine soil habitats. In: Müller-Schärer H., Steinger T., Guisan A. & Gigord L., eds. *Proceedings of An evolutionary perspective of biological invasions, 2-3 October, Fribourg, Switzerland*.
- Richardson D.M. et al., 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity Distrib.*, **6**(2), 93-107.
- Roach D.A. & Wulff R.D., 1987. Maternal effects in plants. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **18**, 209-235.
- Sakai A.K. et al., 2001. The population biology of invasive species. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **32**, 305-332.
- Sala O.E. et al., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770-1774.
- Schlichting C.D., 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **17**, 667-693.
- Siemann E. & Rogers W.E., 2001. Genetic differences in growth of an invasive tree species. *Ecol. Lett.*, **4**, 514-518.
- Stastny M., Schaffner U. & Elle E., 2005. Do vigour of introduced populations and escape from specialist herbivores contribute to invasiveness? *J. Ecol.*, **93**, 27-37.
- Suehs C.M., Affre L. & Medail F., 2004. Invasion dynamics of two alien *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa on a Mediterranean island. 1. Genetic diversity and introgression. *Heredity*, **92**(6), 550-556.
- Thompson J.D., McNeilly T. & Gay A.J., 1991. Population variation in *Spartina anglica* C.E. Hubbard. *New Phytol.*, **117**(1), 115-128.
- Thompson J.N., 1998. Rapid evolution as an ecological process. *Trends Ecol. Evol.*, **13**, 329-332.
- Tiébré M.S. et al., 2007a. Hybridization and morphogenetic variation in the invasive alien *Fallopia* (Polygonaceae) complex in Belgium. *Am. J. Bot.*, **94**, 1900-1910.
- Tiébré M.S., Vanderhoeven S., Saad L. & Mahy G., 2007b. Hybridization and sexual reproduction in the invasive alien *Fallopia* (Polygonaceae) complex in Belgium. *Ann. Bot.*, **99**(1), 193-203.
- Tureson G., 1922. The species and the variety as ecological units. *Hereditas*, **3**, 100-113.
- Tureson J.N., 1992. The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas*, **3**, 329-332.
- Vilà M., Maron J.L. & Marco L., 2005. Evidence for the enemy release hypothesis in *Hypericum perforatum*. *Oecologia*, **142**, 474-479.
- Vitousek P.M., D'Antonio C., Lope L.L. & Westbrooks R., 1996. Biological invasions as global environmental change. *Am. Sci.*, **84**, 468-478.
- Weber E., 1997. The alien flora of Europe: a taxonomic and biogeographic review. *J. Veg. Sci.*, **8**(4), 565-572.
- Weber E. & Schmid B., 1998. Latitudinal population differentiation in two species of *Solidago* (Asteraceae) introduced into Europe. *Am. J. Bot.*, **85**, 1110-1121.
- Wendel J.F. & Percy R.G., 1990. Allozyme diversity and introgression in the Galapagos Islands endemic

- Gossypium darwinii* and its relationship to continental *G. barbadense*. *Biochem. Syst. Ecol.*, **18**(7-8), 517-528.
- Whitton J. & Schlichting C.D., 1995. Reaction norms of *Arabidopsis*. 1. Plasticity of characters and correlations across water, nutrient and light gradients. *J. Evol. Biol.*, **8**(4), 421-438.
- Williamson M.H., 1996. *Biological invasions*. London, UK: Chapman & Hall.
- Wolfe L.M., 2002. Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. *Am. Nat.*, **160**, 705-711.
- Wolfe L.M., Elzinga J.A. & Biere A., 2004. Increased susceptibility to enemies following introduction in the invasive plant *Silene latifolia*. *Ecol. Lett.*, **7**, 813-820.

(95 réf.)