MASTER 1 Biodiversité, Ecologie, Evolution

Université de Lille, Sciences et Technologies (Lille 1)

Année 2018-2019

Influence de l'ordre d'arrivée des espèces dans une communauté végétale sur sa résistance à l'invasion



© Benoit DE FREITAS

Benoit DE FREITAS

Encadré par Elise BUISSON, Manon HESS

Institut de recherche de la Tour du Valat / Université d'Avignon

Table des matières

Remerciements.....
Présentation de la structure .....
Introduction.....1
Matériel et méthodes.....4
Sélection des espèces 4
Site d'étude et infrastructure 5
Protocole expérimental 5
Collecte de données 7
Analyses de données.....7
Résultats.....8
Biomasse aérienne et racinaire de la communauté receveuse 8
Suivi de la taille des feuilles de A. artemisiifolia.....9
Relation entre la biomasse de la communauté receveuse et la longueur des feuilles de A. artemisiifolia 10
Suivi de la germination de A. artemisiifolia 10
Discussion 11
Conclusion 13
Références.....15
Annexes.....
Résumé.....
Abstract .....

Remerciements

Je tiens à remercier l'Institut de recherche de la Tour du Valat et plus particulièrement Manon HESS, doctorante en 2ème année de thèse sur la restauration écologique, qui m'a permis de réaliser ce stage. Durant ces 2 mois elle a su me transmettre ses connaissances et m'a permis de découvrir le monde de la recherche. Je remercie également toute les personnes qui ont contribué au bon déroulement de ce stage. J'ai fortement apprécié l'agréable et sympathique ambiance de travail.

Présentation de la structure

Mon stage s'est déroulé au sein de La Tour du Valat, créée en 1954 par Luc Hoffmann, naturaliste visionnaire et défenseur de l'environnement qui emploie sa fortune pour financer des projets de préservation de la nature dans le monde entier. La Tour du Valat est un institut privé de recherche situé au cœur de la Camargue **(Fig. 1a)**, dans la région Provence-Alpes-Côte d'Azur, qui œuvre pour la conservation des zones humides méditerranéennes. Le domaine s'étend sur 2700 hectares **(Fig. 1b)** dont 1845 classés en Réserve Naturelle Régionale et englobe tous les milieux naturels représentatifs de la Camargue, notamment les habitats rares et menacés comme les mares temporaires, les montilles mais aussi les grandes étendues de sansouires. La faune et la flore sont adaptés à ces milieux particuliers et on y retrouve une biodiversité particulièrement riche avec par exemple la présence de l'ail petit-moly, le leste à grands stigmas, ou encore la cistude. C'est aussi un lieu de favorable pour les espèces d'oiseaux migrateurs, tels que les grues et les oies cendrées, et propice pour la reproduction de nombreux oiseaux d'eau comme la spatule ou encore le flamant rose. La Tour du Valat est également un centre de ressources documentaires unique en Méditerranée, spécialisé en écologie des zones humides. Au-delà de son rôle de conservation de la biodiversité, c'est un site privilégié pour mener des recherches, tester et développer des activités agricoles ou cynégétiques compatibles avec le maintien de cette biodiversité exceptionnelle. La Tour du Valat possède une équipe scientifique qui développe depuis de nombreuses années des programmes de recherche sur le fonctionnement des zones humides et teste des modes de gestion intégrés.

Malgré une gestion et une surveillance régulière sur son domaine, La Tour du Valat n'échappe pas à la colonisation d'espèces exotiques envahissantes. L'objectif de ce stage est de participer à la réalisation d'une expérimentation s'inscrivant dans un travail de thèse, visant à étudier l'influence de l'ordre d'arrivée des espèces dans une communauté sur la germination, la survie et la croissance d'une plante invasive particulièrement problématique en France, l'Ambroisie à feuille d'Armoise (*Ambrosia artemisiifolia*).



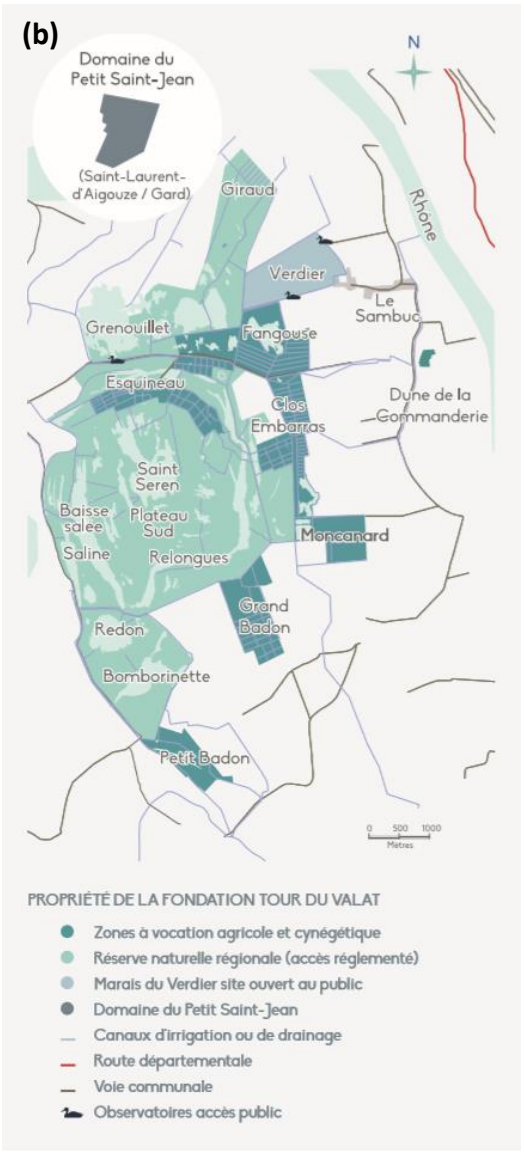


Figure 1 (a) Situation géographique du domaine de la Tour du Valat au sein de la Camargue, **(b)** Domaine de la Tour du Valat.

Introduction

Les espèces exotiques envahissantes représentent une des causes majeures de perte de biodiversité dans le monde (Vilà et al., 2011; Mollot et al., 2017; Seebens et al., 2017). Ce sont des espèces introduites en dehors de leurs zones de répartition, capables de croître et de proliférer pour devenir une population viable autonome, et dont l'expansion peut avoir un impact négatif sur les espèces et les écosystèmes locaux (Richardson et al., 2000; Mooney, 2005).

Elles peuvent modifier les habitats envahis, en augmentant ou en diminuant les ressources disponibles, et même faciliter leur propre succès (Nowak and A. Rowntree, 1990; Reinhart and Callaway, 2006). Elles peuvent également avoir des effets sur les fonctions écosystémiques tels que les cycles du carbone, de l'azote et de l'eau ou encore participer à la modification des régimes de perturbation. En effet, certaines graminées envahissantes fournissent des combustibles de qualité produisant des incendies de forêt plus fréquents, plus importants. Après les incendies, l'absence de couverture végétale favorise la prolifération de ces espèces et augmente leur abondance, créant ainsi une boucle de rétroaction positive (D'Antonio and Vitousek, 1992). Les plantes exotiques envahissantes peuvent également être responsables de modification dans les interactions trophiques (Cowen, 2005; Schwarz et al., 2005).

En plus des impacts sur la biodiversité, les espèces exotiques envahissantes peuvent aussi avoir des conséquences néfastes sur l'Homme. Certaines espèces telles que *Ambrosia artemisiifolia* sont particulièrement allergisantes, causant ainsi des problèmes de santé publique (Ziska and Caulfield, 2000). D'autres espèces telles que *Ailanthus altissima* engendrent des impacts économiques importants. En effet, elles produisent des repousses vigoureuses difficiles à contrôler, augmentant ainsi les coûts liés aux plans de gestion et d'éradication plus onéreux (Casella and Vurro, 2013).

Etant donné les impacts des plantes exotiques envahissantes sur l'environnement ainsi que sur l'Homme, il y a un besoin urgent de les contrôler. Malgré des efforts de prévention et de lutte, le nombre de plantes exotiques envahissantes est en constante augmentation, traduisant un manque d'efficacité des méthodes de contrôle et d'éradication actuelles. Lorsqu'une espèce envahissante est installée, des méthodes d'éradication mécaniques telles que l'arrachage ou la fauche sont utilisées. Un recours aux méthodes chimiques (herbicides) peut également être employé afin de limiter et de contenir l'invasion. Pour limiter la prolifération du genévrier, le feu est également une technique utilisée dans l'ouest des Etats Unis (Zimdahl and Brown, 2018).

Une méthode alternative étudiée depuis peu, la revégétalisation, consiste à mettre en place un couvert végétal dans les zones sur lesquelles la végétation a été supprimée avant l'arrivée des espèces exotiques envahissantes. De nombreuses activités anthropiques, comme la création de

routes ou le réaménagement des berges de cours d'eau, créent des zones perturbées particulièrement vulnérables à la colonisation par les plantes exotiques envahissantes (Hobbs and Huenneke, 1992; Facon et al., 2006) car les perturbations, notamment la suppression de la végétation, augmentent la disponibilité des ressources et réduisent la concurrence des espèces résidentes (Davis et al., 2000). De façon à limiter l'établissement et la propagation des espèces envahissantes, il est alors préconisé après ce type de perturbations de restaurer activement un couvert végétal (Middleton et al., 2010; Larson et al., 2013; Byun and Lee, 2017), car les communautés rétablies présentent une certaine résistance aux invasions (Levine et al., 2004).

La revégétalisation est une méthode qui consiste à exploiter les capacités de résistance d'une communauté végétale (résistance biotique) et est basée sur le principe de compétition pour les ressources (Levine et al., 2004). Cependant, toutes les communautés n'ont pas la même capacité de résistance qui peut varier selon les conditions abiotiques du milieu, le régime de perturbations, mais aussi la composition en espèces, la richesse spécifique ou la densité en individus (Byun et al., 2018), ainsi que, suggéré plus récemment, l'ordre dans lequel les espèces se sont installées (effets de priorité).

Les effets de priorité correspondent aux effets générés par l'ordre d'arrivée des espèces sur un site local. Ils peuvent jouer un rôle majeur dans l'assemblage des communautés et le succès de l'invasion, car ils impliquent que les premières espèces qui s'installent altèrent les performances de celles qui arrivent plus tard via notamment la préemption des ressources disponibles. La prise en compte de ces effets de priorité dans les projets de restauration est une des pistes actuellement étudiée pour améliorer le succès de la restauration des espèces indigènes et de prévenir l'invasion (Hess et al., 2019).

Ici, nous nous intéressons à comprendre comment des différences dans l'ordre d'arrivée des espèces dans une communauté végétale influe sur le développement de la structure de cette communauté (Robinson and Dickerson, 1987; Drake, 1991; Hewitt and Huxel, 2002; Ejrnæs et al., 2006; Körner et al., 2008; Von Gillhaussen et al., 2014), et comment cela pourrait affecter sa résistance à l'invasion (Corbin and D'Antonio, 2004; Hess et al., 2019). Des différences de quelques jours dans l'arrivée des espèces suffisent pour créer des effets de priorité persistants (Young et al., 2016).

Dans une expérimentation en serre, nous étudions comment l'ordre d'arrivée des espèces dans une communauté végétale influe sur le succès de l'établissement d'une espèce envahissante (*A. artemisiifolia*). Pour cela, une des espèces de la communauté receveuse (*Dactylis glomerata*, *Lolium perenne*, *Onobrychis viciifolia* et *Trifolium repens*) a été semée avec quatre semaines d'avance sur le reste de la communauté. L'espèce envahissante, *A. artemisiifolia*, a été semée deux semaines après l'établissement de la communauté. Le succès de l'établissement de l'espèce

envahissante a été évalué en suivant l'émergence et la survie des plantules. Les modifications de la structure de la communauté dues aux effets de priorité ont été évaluées par un suivi de la biomasse de chaque espèce de la communauté receveuse.

Dans cette étude nous nous attendons (1) à ce que la structure et la biomasse de la communauté soit impactée par l'espèce installée en premier, (2) à ce que l'établissement de *A. artemisiifolia* soit impacté par les différences de structuration de la communauté (c'est-à-dire que la production biomasse pourrait expliquer l'invasibilité des communautés à court terme ; Hess et al., 2019, in prep.).

Matériel et méthodes

Sélection des espèces

Dans cette étude, nous avons étudié le succès de la mise en place de l'Ambroisie à feuille d'armoise (*A. artemisiifolia)*, une dicotylédone de la famille des *Asteraceae* particulièrement envahissante en France. L'ambroisie à feuille d'armoise, originaire d'Amérique du Nord, a été introduite en France il y a plus d'un siècle (Heckel, 1906). Elle figure parmi les 100 plantes les plus envahissantes d'Europe (Ozaslan et al., 2016). Grâce à sa grande amplitude écologique (Leskovsek et al., 2012; Onen et al., 2017) et à sa forte production de graines (300 à 6 000 graines en moyenne, jusqu'à 18 650 en France et qui peuvent rester viables durant plusieurs décennies ; (Bassett and Crompton, 1975; Fumanal, 2007). De plus, l'hydrochorie est le principal mode de dispersion de *A. artemisiifolia*, car ces semences peuvent flotter (Chauvel and Cadet, 2011). Cette aptitude a permis à cette plante de coloniser rapidement les berges de rivières et de se disperser lors d'inondations, en suivant les écoulements des eaux superficielles au bord des routes, ou encore via les systèmes d'irrigation (Chauvel and Cadet, 2011), expliquant ainsi sa présence au niveau des zones perturbées mais aussi des champs cultivés (Lavoie et al., 2007; Simard and Benoit, 2010).

Nous avons recueilli les graines d'au moins dix individus appartenant à trois populations matures du sud-est de la France **(Annexe 3)**. Les graines de *A. artemisiifolia* sont disséminées à l'automne (Bassett and Crompton, 1975) et entrent en dormance. Elles ne germeront qu'au printemps suivant si les conditions environnementales sont favorables (Baskin and Baskin, 1980). La dormance des graines de *A. artemisiifolia* peut être interrompue par la stratification (Bazzaz, 1970) qui permet d'imiter artificiellement les conditions hivernales pour initier la germination. Afin d'optimiser la germination, les graines ont été placées entre deux couches de coton imbibées d'eau distillée dans une boîte en plastique hermétique recouverte d'aluminium étanche à la lumière et réfrigérée à 4 ° C pendant 16 semaines (Bae et al., 2017). Avant de commencer l'expérience, nous avons évalué la capacité de germination de *A. artemisiifolia* en plaçant 50 graines dans des boîtes de Pétri sur du coton imbibé d'eau distillée. Les boîtes de Pétri ont été placées à température ambiante et ont été soumises aux conditions photopériodiques naturelles. L'émergence des semis a été contrôlée tous les 3 jours jusqu'à ce qu'aucune émergence n'ait été enregistrée. Les résultats des tests de germination ont été utilisés pour ajuster le nombre de graines de *A. artemisiifolia* semé au cours de l'expérience, afin de garantir neuf graines viables dans chaque pot.

Nous avons sélectionné six espèces de plantes fréquemment utilisées pour revégétaliser les bords de route en France afin de composer la communauté autochtone d'accueil : *Dactylis glomerata L., Lolium perenne L., Onobrychis viciifolia Scop., Plantago lanceolata L., Poterium sanguisorba L.,*

et *Trifolium repens L.* **(Annexe 1)**. Des semences commerciales ont été obtenues auprès de la société ZYGENE (France) et SCHEIRER FRANCE.

Site d'étude et infrastructure

Cette expérience a été réalisée à l'Institut de recherche de La Tour du Valat en France (43 °30'N, 4 °40'E, 1m d'altitude). Le site est soumis à un climat méditerranéen caractérisé par des étés chauds et secs, et des hivers doux et humides, avec une variabilité interannuelle élevée (Lionello et al., 2006). Les communautés végétales ont été établies dans des pots en plastique (27,5 cm × 27,5 cm × 29,5 cm) contenant de bas en haut un filtre Diatex de 27 cm de diamètre (maillage de 500-60 µm pour éviter la perte de substrat), et un bloc de polystyrène de 20 cm × 20 cm × 10 cm permettant à l'eau de couler sur les côtés. Le substrat est constitué d'un mélange de 30% de vermiculite (© Projar, 2,6 kg/m3) et de 70% de terre végétale fertile (© Géolia). Tous les pots ont été conservés dans une serre extérieure avec des murs et un toit en tissu Diatex, de sorte que les conditions climatiques soient similaires aux conditions extérieures et que la dispersion des graines des environs soit empêchée. En plus des précipitations, les pots ont reçu la même quantité d'eau déminéralisée par des sprinkleurs, placés à égale distance les uns des autres, qui fournissent un débit de 1.4 L/h. Quatre fois par jour et durant 20 minutes les pots ont alors reçu une quantité d'eau correspondant à des précipitations de 8.31 mm. Cette quantité d'eau a été adaptée selon les conditions climatiques afin de maintenir les pots dans des conditions favorables à la germination et au développement des plantes.

Protocole expérimental

Dans chaque pot, nous avons établi des communautés composées des six espèces, en faisant varier leur ordre d'installation. Le 6 mars 2019 les espèces *D. glomerata*, *L. perenne*, *O. viciifolia* et *T. repens* ont été semées seule puis 4 semaines plus tard, le 04 avril 2019, les autres espèces de la communauté ont également été semées. Il est possible que plusieurs plantules émergent au même endroit, dans ce cas seul le plant ayant le stade le plus avancé est conservé. Après un nouveau temps d'attente de 3 semaines, le 18 avril 2019, l'espèce exotique envahissante *A. artemisiifolia* a été semée. Deux témoins ont également été mis en place. Dans le premier témoin, toutes les espèces indigènes ont été semées en même temps, le 6 mars 2019 (traitement ALL). Ce témoin permettra d'évaluer les différences de structure avec des communautés établies en plusieurs fois. Dans le second témoin, toutes les espèces ont été semées en deux fois, c'est-à-dire que lors du premier semis, trois individus de chaque espèce ont été mis en place (traitement ALL_2X, **Annexe 4**). Ce témoin permettra d'observer si c'est l'identité de l'espèce installée en premier ou simplement le fait de donner de l'avance à certain individus qui influe sur la structure de la communauté. Les traitements DG, LP, OV et TR correspondent aux communautés dans lesquelles l'espèce établie en

premier est respectivement *D. glomerata*, *L. perenne*, *O. viciifolia* et *T. repens*. Dans les pots, les espèces sont positionnées toujours selon le même patron **(Fig. 2)** de sorte que la structure de la communauté soit la même et que l'espèce exotique envahissante soit située à la même distance des différentes espèces indigènes, c'est-à-dire qu'elle soit entouré du même voisinage. Chaque pot a ainsi reçu 108 graines pour la communauté receveuse et 9 graines de *A. artemisiifolia*, soit une densité totale de 2925 graines par m². L'ensemble des différents traitements et des témoins ont été répliqués 12 fois dont 6 réplicats qui seront utilisés pour les mesures de biomasse, soit un total de 72 pots. La distribution des pots dans la serre a suivi un plan randomisé toute les 2 semaines au cours de l'expérience **(Annexe 5)** afin d'éviter les effets liés à la position des pots (effets microclimatiques et liés à l'arrosage). Les espèces *P. lanceolata* et *P. sanguisorba* n'ont pas été utilisées comme traitement, l'objectif de l'expérimentation était d'étudier principalement les effets de deux poacées (*D. glomerata* et *L. perenne*) et deux fabacées (*O. viciifolia* et *T. repens*), communément utilisées en revégétalisation, sur la structure d'une communauté. Ceci permettra ainsi de tester deux groupes fonctionnels différents avec des comportements de dominance différents. *P. lanceolata* et *P. sanguisorba* ont été utilisés pour compléter et complexifier la composition de la communauté receveuse et ont permis d'obtenir une densité d'individus suffisante de sorte à ne pas laisser d'espaces trop importants autour de l'espèce envahissante pouvant faciliter son développement.

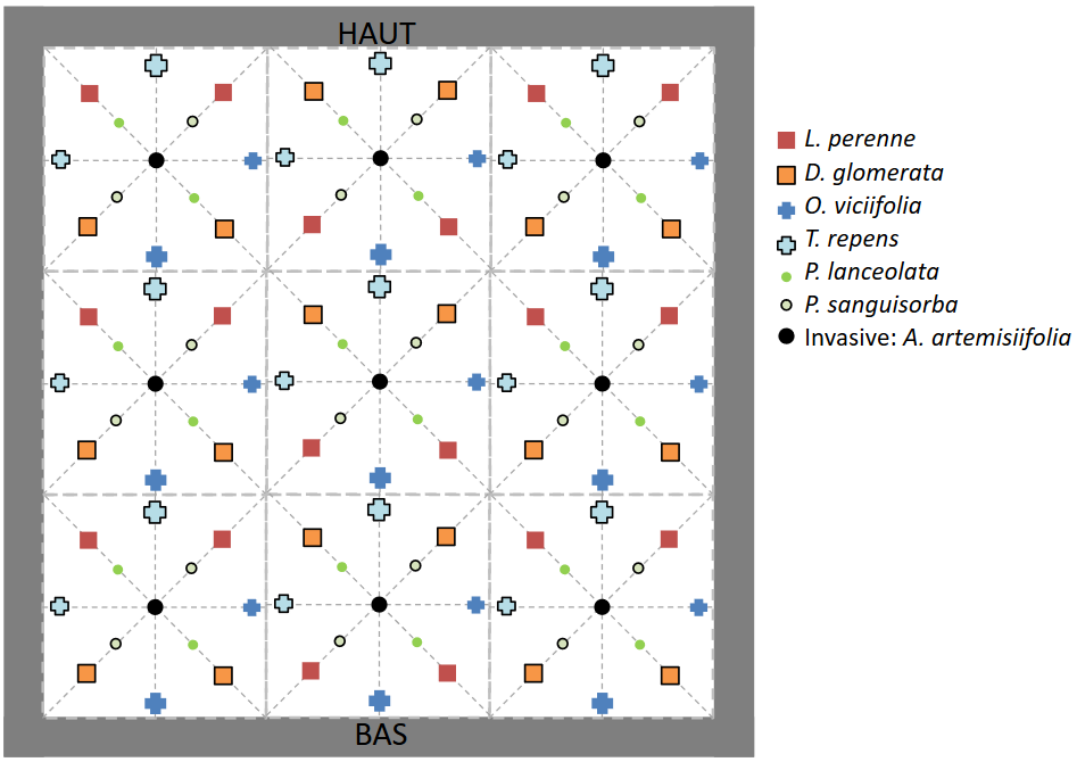


Figure 2 Schéma de la disposition des espèces dans les pots

Collecte de données

Le succès de l'établissement de *A. artemisiifolia* a été évalué en suivant la germination et la survie de chaque individu toutes les deux semaines jusqu'à la fin de l'expérience. Les graines ont été considérées germés lorsqu'une partie de la plantule a émergée (c'est-à-dire lorsqu'elle était visible, soit à partir du stade 09 sur l'échelle BBCH des stades phénologiques). La biomasse aérienne de chaque espèce indigène a été mesurée lors de la mise en place du semis de l'espèce exotique envahissante, au milieu de l'expérience (en fonction du stade de développement de la communauté), puis à la fin. Pour chaque pot, la biomasse aérienne a été collectée au plus près de la surface du sol, triée par espèce et séchée à 80°C pendant 48h. Les échantillons ont ensuite été pesés à l'aide d'une balance de précision (© Mettler Toledo AG245, précision de 0.1 mg). La biomasse racinaire totale a également été mesurée au moment de l'introduction de l'espèce exotique envahissante. Pour cela une tarière a été utilisée afin de prélever un échantillon de sol de 12cm de diamètre sur une hauteur de 16cm (hauteur totale du sol), soit un volume de 1,81 dm^3. Dans chaque pot, une carotte de terre a été prélevée au centre afin d'éviter un biais du à une potentielle concentration plus importante des racines en bordure des pots. Le carottage a toujours été effectué au même endroit sur l'ensemble des pots grâce à un patron permettant de positionner la tarière. Le prélèvement a ensuite été lavé afin de récupérer uniquement les racines qui ont alors été séchées à 80°C pendant 48h puis pesées.

Le développement de *A. artemisiifolia* a été évalué en suivant la taille des feuilles. Pour cela, la longueur de la plus grande feuille de chaque individu a été mesurée. La longueur des feuilles peut être un indicateur de la surface foliaire et par conséquent de la croissance des plants (Nakanwagi et al., 2018).

Analyses de données

Nous avons analysé les différences de biomasse (aérienne et racinaire), de longueurs des feuilles ainsi que des taux de germination en fonction du type de communauté receveuse à l'aide du test statistique de Kruskal-Wallis, étant donné que la distribution de nos données ne suit pas une loi normale. Lorsque le type de communauté a eu un impact significatif, un test post-hoc de Dunn a été réalisé (Dinno, 2015) afin de comparer les traitements deux à deux. Les différences entre les traitements ont été considérées comme statistiquement significatives lorsque les p-values ont été inférieures à 0,05.

Nous avons évalué la corrélation entre la longueur des feuilles de *A. artemisiifolia* et la biomasse aérienne de la communauté indigène à l'aide du test de corrélation de Spearman qui a permis d'évaluer le degré de dépendance entre ces deux paramètres.

Les analyses ont été effectuées avec le logiciel RStudio.

Résultats

Biomasse aérienne et racinaire de la communauté receveuse

Le traitement a eu un impact significatif sur la biomasse aérienne des communautés (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 12.44$, df = 5, p-value = 0.03). La biomasse aérienne a été significativement plus élevée dans les communautés bénéficiant du traitement ALL que dans les autres communautés **(Fig. 3a)**.

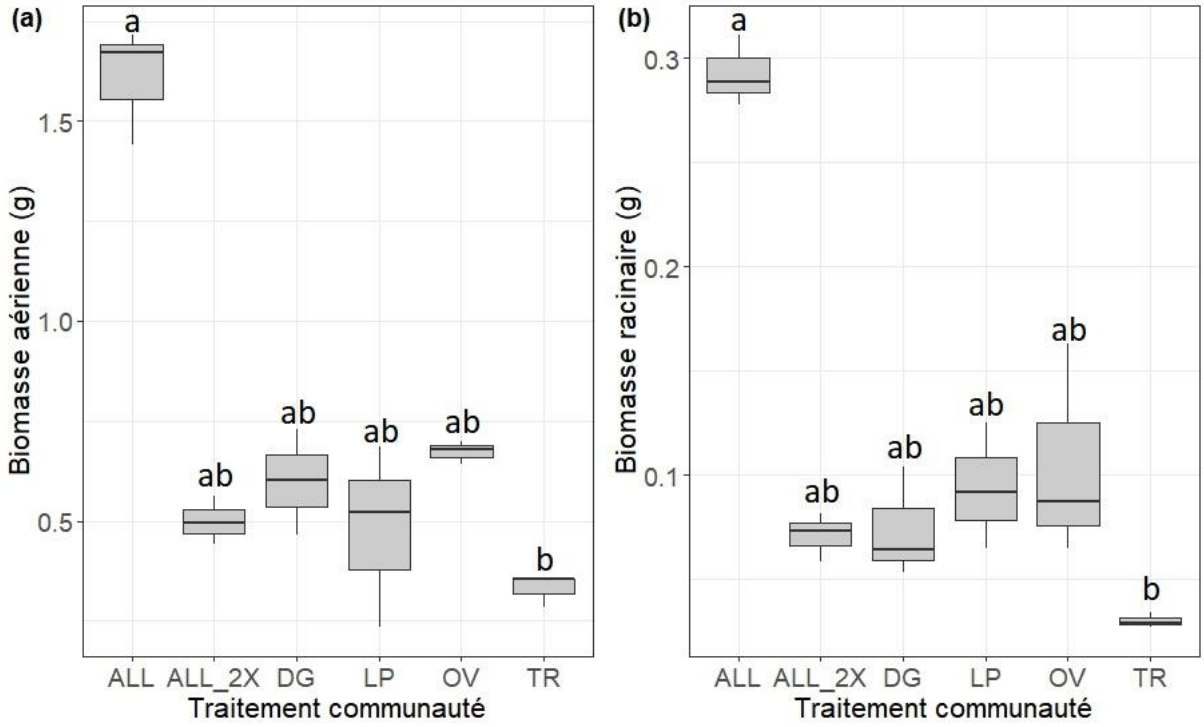


Figure 3 (a) Biomasse aérienne (moyenne ± écart type) en fonction des différents traitements (ALL, ALL_2X, DG, LP, OV, TR) qui correspondent à l'espèce indigène établie en premier dans la communauté. **(b)** Biomasse racinaire (moyenne ± écart type) en fonction des différents traitements. Les lettres (a, b, c) désignent les biomasses significativement différentes selon le test post-hoc de Dunn ($\alpha = 0.05$). Noter la différence d'échelle entre les axes y.

Aucune différence statistique n'a été observée entre les biomasses aériennes des communautés ayant reçu les traitements ALL_2X, DG, LP et OV DG et OV. La plus petite biomasse aérienne a été observée dans les communautés correspondant au traitement TR **(Fig. 3a)**.

Au sein des communautés correspondant aux traitements DG, LP et OV, les espèces contribuant le plus à la biomasse aérienne de la communauté ont été respectivement *D. glomerata*, *L. perenne* et *O. viciifolia* **(Fig. 4)**. Dans les communautés TR, ALL_2X et ALL, *O. viciifolia* a produit la plus grande part de biomasse **(Fig. 4)**.

Une tendance similaire a été observée pour les résultats de biomasse racinaire. En effet, le traitement a eu un impact significatif sur la biomasse racinaire des communautés (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 13.03$, df = 5, p-value = 0.02). La biomasse racinaire des communautés ayant reçu le traitement ALL a été significativement plus élevé que celle correspondant aux autres traitements **(Fig. 3b)**. Aucune différence statistique n'a été observée entre les biomasses racinaires des communautés

ayant reçues les traitements ALL_2X, DG, LP et OV DG et OV. Cette fois encore la plus petite biomasse racinaire a été observée dans les communautés correspondant au traitement TR **(Fig. 3b)**.

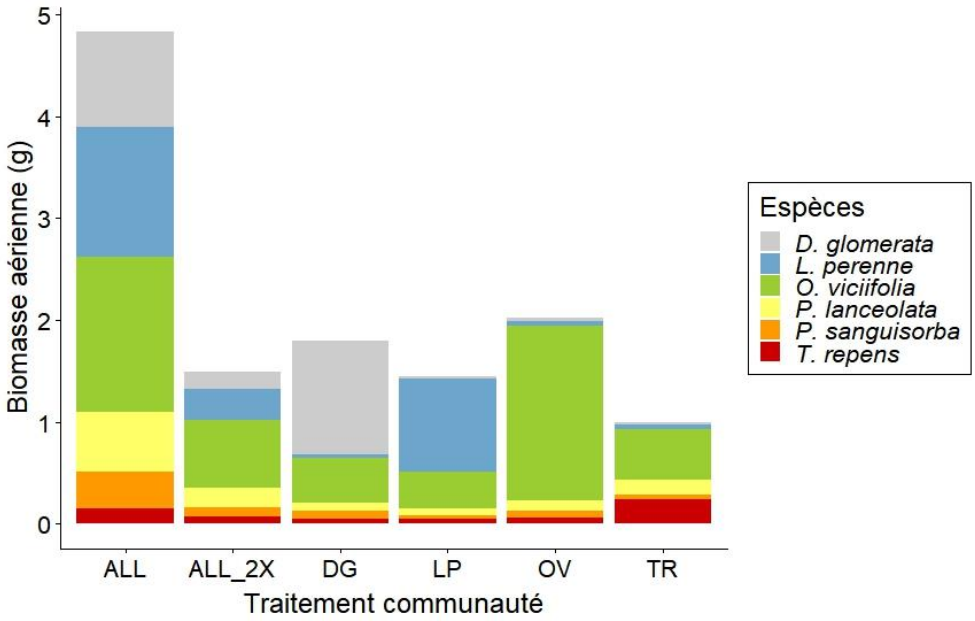


Figure 4 Biomasse aérienne totale en fonction des différents traitements (ALL, ALL_2X, DG, LP, OV, TR) qui correspondent à l'espèce indigène établie en premier dans la communauté. Au sein de chaque traitement la biomasse aérienne des différentes espèces indigènes de la communauté a été indiquée.

Suivi de la taille des feuilles de A. artemisiifolia

Le traitement a eu un impact significatif sur la longueur des feuilles de *A. artemisiifolia* (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 144.61$, df = 5, p-value < 2.2e-16). La longueur des feuilles a été significativement plus importante pour les communautés correspondant aux traitements OV et TR **(Fig. 5)**. Aucune différence significative n'a été observée entre les traitements DG, LP, ALL et ALL_2X **(Fig. 5)**.

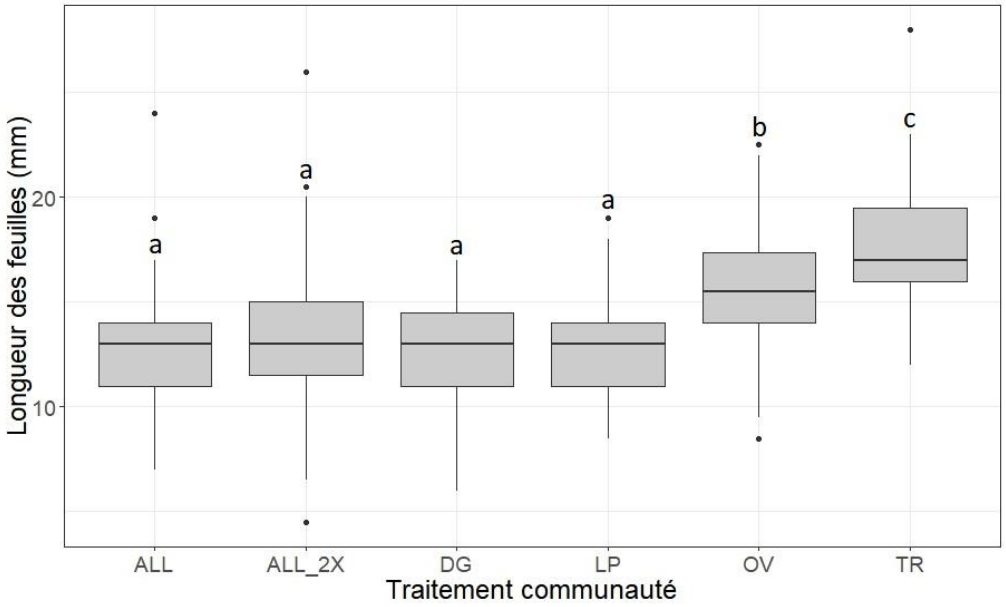


Figure 5 Longueur des feuilles de *A. artemisiifolia* (moyenne + écart type) en fonction en fonction des différents traitements (ALL, ALL_2X, DG, LP, OV, TR). Les lettres (a, b, c) désignent les longueurs de feuilles significativement différentes selon le test post-hoc de Dunn ($\alpha = 0.05$).

Relation entre la biomasse de la communauté receveuse et la longueur des feuilles de A. artemisiifolia

Le test de corrélation de Spearman montre qu'il existe un faible degré de dépendance significatif entre la longueur des feuilles de *A. artemisiifolia* et la biomasse aérienne (Spearman S = 34755, p-value = 0.017, r_s = -0.32) et racinaire (Spearman S = 34682, p-value = 0.018, r_s = -0.32) des communautés receveuses.

Suivi de la germination de A. artemisiifolia

Le type de traitement n'a pas eu d'impact significatif sur le taux de germination de *A. artemisiifolia* au temps t = 15 jours (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 6.99$, df = 5, p-value = 0.22). Le taux de germination total de *A. artemisiifolia* tous traitements confondus a été de 96,9 ± 6,3 % **(Annexe 2)**. En effet, 471 graines de *A. artemisiifolia* sur l'ensemble des 486 graines ont germées. Ce taux s'avère relativement proche de celui observé lors du test de germination préalablement réalisé en laboratoire, qui a été de 98%.

Discussion

Lorsque l'ensemble des espèces ont été installées en même temps (traitement ALL), la communauté receveuse a produit une biomasse plus importante **(Fig. 3)**. En revanche, à ce stade de développement (deux semaines après l'installation de la totalité des espèces de la communauté indigène), aucune tendance claire ne s'est dégagée entre les autres traitements (DG, LP, OV, TR et ALL_2X). Une tendance similaire entre la biomasse aérienne et racinaire a également été observée et indique, par rapport au traitement ALL, un plus faible développement des autres communautés au niveau aérien et racinaire. Cependant, il est possible que cela évolue, plus tard dans l'expérimentation, lorsque chaque espèce aura eu suffisamment de temps pour se développer. En effet, les espèces indigènes mises en place ont chacune des comportements de dominance différents (Lucero, 1999; Eekeren et al., 2009). La structure des communautés sera donc potentiellement différente selon les traitements. Le faible développement aérien et racinaire observé pour les communautés dans lesquelles *T.repens* s'est installé en premier (traitement TR) est probablement lié au stade de développement. Nous avons en effet observé que les plantules de *T. repens* mettent un temps important à fournir une biomasse conséquente contrairement à *O. viciifolia* qui occupe une part importante dans toutes les communautés, et a largement dominé les autres espèces indigènes au sein du traitement TR **(Fig. 4)**. Nous avons également constaté que la proportion des différentes espèces indigènes est similaire au sein des communautés dans lesquelles toutes les espèces ont été installées en en même temps, en une ou deux fois (traitements ALL et ALL_2X) **(Fig. 4)**. En revanche, lorsqu'une espèce a été mise en place avant les autres dans une communauté (traitements DG, LP, OV, TR), nous avons observé qu'elle prenait une place plus importante et qu'elle modifiait les proportions des espèces observées dans les communautés correspondant aux traitements ALL et ALL_2X **(Fig. 4)**. L'ordre d'arrivée des espèces indigènes, lié aux effets de priorité (Wilsey et al., 2015), a modifié la structure des communautés, en termes de biomasse des différentes espèces, mais n'a pas permis d'avoir une influence majeure sur la production totale de biomasse à la fois au niveau aérien et racinaire. Cependant, il est possible que ces résultats n'aient pas été significatif non seulement en raison du stade de croissance des communautés mais également à cause du faible nombre de communautés échantillonnées par traitement (N = 3).

Les variations des taux de germination de *A. artemisiifolia* dans les différents traitements n'ont pas été significatives. Ces taux se sont avérés élevés (96.9 ± 6.3 % en moyenne) et relativement proches **(Annexe 2)**. Les différences de l'ordre d'arrivée des espèces indigènes dans la communauté n'ont pas eu d'impact sur la germination de *A. artemisiifolia*. Pour germer, les graines ont principalement besoin de lumière (Koller and Kozlowski, 1972) et de ressources disponibles (Pons, 1989). Elles

sont capables de détecter très tôt la préemption des ressources (Pons, 1989) et la couverture végétale (Batlla et al., 2000) générée par la présence de plantes voisines. La germination de *A. artemisiifolia* ne semble donc pas être impactée par la couverture végétale ni par la préemption des ressources par les espèces indigènes constituant les différentes communautés receveuses. De plus, nous avons constaté que les taux de germination de *A. artemisiifolia* correspondaient à ceux obtenus lors du test en laboratoire en conditions contrôlées, c'est-à-dire lorsque les graines de *A. artemisiifolia* ont été placée en conditions optimales de germination. La germination de l'espèce exotique envahissante n'a donc pas été entravée par la présence d'une communauté indigène.

Le type de traitement a eu un impact significatif sur la longueur des feuilles de *A. artemisiifolia* **(Fig. 5)**. Nous avons constaté que dans les communautés dominées par les Fabaceae (traitements OV et TR) les longueurs des feuilles ont été plus importantes, c'est-à-dire que *A. artemisiifolia* s'est mieux développée. De plus, nous n'avons constaté aucune différence significative dans la longueur des feuilles entre les traitements dans lesquels les Poaceaes ont été installées en premier (traitements DG et LP) et ceux où il n'y a pas eu de différences dans l'ordre d'arrivée des espèces indigènes (traitements ALL et ALL_2X). Nous pouvons alors émettre l'hypothèse selon laquelle les Fabaceae, lorsqu'elles s'installent en premier dans un milieu, limiteraient plus faiblement la croissance de *A. artemisiifolia*.

Nous pouvons émettre plusieurs hypothèses pour expliquer ce résultat. Premièrement, cette plus faible limitation pourrait être causée par une plus faible préemption des ressources de la communauté receveuse. En effet, nous avons observé un faible développement racinaire des communautés, notamment pour le traitement TR **(Fig. 3b)**. Deuxièmement, les Fabaceae ont la capacité de fixer l'azote atmosphérique et d'enrichir le milieu, via une association symbiotique rhizobienne s'exprimant par des nodules sur les racines (Voisin and Gastal, 2015). Les autres espèces telles que *A. artemisiifolia* peuvent alors bénéficier de ces nouvelles ressources disponibles et ainsi avoir une meilleure croissance. Le dosage de certains éléments du sol, tel que l'azote, aurait pu être réalisé pour valider cette hypothèse.

Troisièmement, nous avons également constaté que la biomasse aérienne et racinaire des espèces indigènes n'a pas eu une forte influence sur la capacité de développement de l'espèce exotique envahissante *A. artemisiifolia*. La p-value du test de corrélation de Spearman a été inférieur à 0.05 mais le coefficient de corrélation était relativement faible et aucune tendance n'a pu être observée graphiquement. De plus, les données de biomasse reposaient uniquement sur un échantillonnage de taille N=3. Le développement racinaire et la couverture végétale des communautés receveuses ne sont donc pas ce qui semble jouer pour l'instant. La faible couverture végétale, donnant un meilleur accès à la lumière, observée dans les communautés dominées par *T. repens* (Traitement TR, **Fig.**

3a) ne semble pas déterminante significativement à ce stade mais pourrait tout de même jouer un rôle dans la croissance de l'espèce exotique envahissante **(Fig. 5)**.

Conclusion

Modifier l'ordre d'arrivée des espèces indigènes a permis de modifier la structure des communautés. Cependant, pour l'instant, l'établissement préalable d'une espèce dans une communauté n'a pas entrainé de différences significatives dans la production de biomasse. Il semble également que modifier l'ordre d'arrivée des espèces indigènes dans une communauté ne permette pas d'impacter le taux de germination de l'espèce exotique envahissante introduite. Ainsi, à un stade précoce de développement de la communauté receveuse (dans notre cas, deux semaines après l'installation de l'ensemble des espèces), des différences dans l'ordre d'arrivée des espèces ne semble pas avoir une influence majeure sur la germination de *A. artemisiifolia* et la production de biomasse de la communauté receveuse.

Cependant, il y a une influence significative sur le développement de l'espèce exotique envahissante introduite. En effet, lorsque les Fabaceae s'installent en premier dans un milieu, la communauté limite plus faiblement le développement de l'espèce exotique envahissante. Il est donc possible que les communautés dominées par les Fabaceae, à un stade précoce de développement, aient une plus faible capacité de résistance à l'invasion. Il est également envisageable que les Fabaceae facilitent l'installation de l'espèce exotique envahissante, notamment au début de leur développement, en produisant une plus faible compétition pour les ressources disponibles, et/ou une plus faible couverture végétale de la communauté receveuse, et/ou un enrichissement en azote du sol (Kardol et al., 2013). Cependant, il est nécessaire d'attendre la fin de l'expérimentation afin d'obtenir davantage de résultats et de pouvoir observer l'influence du développement des communautés dans le temps, les premiers jours n'étant peut-être pas décisifs pour la résistance à l'invasion.

De plus, la revégétalisation, qui consiste à exploiter les capacités de résistance d'une communauté végétale en se basant sur le principe de compétition pour les ressources (Levine et al., 2004), n'est pas forcément une solution systématique pour lutter contre les espèces exotiques envahissante. Dans certains cas la revégétalisation peut créer de la facilitation, notamment dans les conditions environnementales peu favorables (Hess et al., 2019), comme les zones arides, où les premières espèces qui s'installent peuvent créer des conditions microclimatiques favorables au développement d'autres espèces. (El-Keblawy et al., 2016)

De plus, la compétition pour les ressources n'est pas l'unique déterminant de la résistance à l'invasion. Les mécanismes non liés aux ressources tels que l'allélopathie (Callaway and Ridenour,

2004), l'herbivorie, les maladies ou la présence de mycorhizes, pourraient également avoir un rôle dans la capacité de résistance à l'invasion (Levine et al., 2004) et permettre de lutter efficacement contre les effets de priorité générés par les espèces envahissantes (Hess et al., 2019).

Références

Bae, J., R. E. Nurse, M.-J. Simard, and E. R. Page. 2017. Managing glyphosate-resistant common ragweed (Ambrosia artemisiifolia): effect of glyphosate-phenoxy tank mixes on growth, fecundity, and seed viability. *Weed Science* 65: 31–40.

Baskin, J. M., and C. C. Baskin. 1980. Ecophysiology of Secondary Dormancy in Seeds of Ambrosia Artemisiifolia. *Ecology* 61: 475–480.

Bassett, I. J., and 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.

Batlla, D., B. C. Kruk, and R. L. Benech-Arnold. 2000. Very early detection of canopy presence by seeds through perception of subtle modifications in red:far red signals. *Functional Ecology* 14: 195–202.

Bazzaz, F. A. 1970. Secondary Dormancy in the Seeds of the Common Ragweed Ambrosia artemisiifolia. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 97: 302–305.

Byun, C., S. de Blois, and J. Brisson. 2018. Management of invasive plants through ecological resistance. *Biological Invasions* 20: 13–27.

Byun, C., and E. J. Lee. 2017. Ecological application of biotic resistance to control the invasion of an invasive plant, Ageratina altissima. *Ecology and Evolution* 7.

Callaway, R. M., and W. M. Ridenour. 2004. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 436–443.

Casella, F., and M. Vurro. 2013. *Ailanthus altissima* (tree of heaven): Spread and harmfulness in a case-study urban area. *Arboricultural Journal* 35: 172–181.

Chauvel, B., and É. Cadet. 2011. Introduction et dispersion d'une espèce envahissante: le cas de l'ambroisie à feuilles d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia* L.) en France. *Acta Botanica Gallica* 158: 309–327.

Corbin, J. D., and C. M. D'Antonio. 2004. Competition Between Native Perennial and Exotic Annual Grasses: Implications for an Historical Invasion. *Ecology* 85: 1273–1283.

Cowen, R. C. 2005. An alien invader spawns a species. *Christian Science Monitor*.

D'Antonio, C. M., and P. M. Vitousek. 1992. Biological Invasions by Exotic Grasses, the Grass/Fire Cycle, and Global Change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 63–87.

Davis, M. A., J. P. Grime, and K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528–534.

Dinno, A. 2015. Nonparametric Pairwise Multiple Comparisons in Independent Groups using Dunn's Test. *The Stata Journal* 15: 292–300.

Drake, J. A. 1991. Community-Assembly Mechanics and the Structure of an Experimental Species Ensemble. *The American Naturalist* 137: 1–26.

Eekeren, N. J. M. van, D. Liere, F. T. de Vries, M. Rutgers, R. G. M. de Goede, and L. Brussaard. 2009. A mixture of grass and clover combines the positive effects of both plant species on selected soil biota. *Applied Soil Ecology* 42: 254–263.

Ejrnæs, R., H. H. Bruun, and B. J. Graae. 2006. Community Assembly in Experimental Grasslands: Suitable Environment or Timely Arrival ? *Ecology* 87: 1225–1233.

El-Keblawy, A., T. Kafhaga, and T. Navarro. 2016. Live and dead shrubs and grasses have different facilitative and interfering effects on associated plants in arid Arabian deserts. *Journal of Arid Environments* 125: 127–135.

Facon, B., B. J. Genton, J. Shykoff, P. Jarne, A. Estoup, and P. David. 2006. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 130–135.

Fumanal, B. 2007. Caractérisation des traits biologiques et des processus évolutifs d'une espèce envahissante en France : Ambrosia artemisiifolia L. *PhD disseration, Bourgogne University, Dijon, France*: 239.

Heckel, M. E. 1906. Sur l' Ambrosia artemisiæfolia L. et sa naturalisation en France. *Bulletin de la Société Botanique de France* 53: 600–620.

Hess, M. C. M., E. Buisson, H. Fontes, L. Bacon, F. Mesléard, and F. Sabatier. 2019. Early resistance to plant invasions: native plant community biomass production and initial size matter. *in prep*.

Hess, M. C. M., F. Mesléard, and E. Buisson. 2019. Priority effects: Emerging principles for invasive plant species management. *Ecological Engineering* 127: 48–57.

Hewitt, C. L., and G. R. Huxel. 2002. Invasion Success and Community Resistance in Single and Multiple Species Invasion Models: Do the Models Support the Conclusions? *Biological Invasions* 4: 263–271.

Hobbs, R. J., and L. F. Huenneke. 1992. Disturbance, Diversity, and Invasion: Implications for Conservation. *Conservation Biology* 6.

INPN. *National Inventory of Natural Heritage*. Website https://inpn.mnhn.fr/accueil/index [accessed 23 April 2019a].

Iraba, A. 2013. Caractérisation de populations de ray-grass anglais (Lolium perenne L.) à gazon sélectionnées pour une tolérance au gel supérieure. *Mémoire, Université Laval, Québec, Canada*: 86.

Kardol, P., L. Souza, and A. T. Classen. 2013. Resource availability mediates the importance of priority effects in plant community assembly and ecosystem function. *Oikos* 122: 84–94.

Koller, D., and T. T. Kozlowski. 1972. Environmental control of seed germination. Seed biology, Germination Control, Metabolism, and Pathology, 102. T.T. Kozlowski.

Körner, C., J. Stöcklin, L. Reuther-Thiébaud, and S. Pelaez-Riedl. 2008. Small differences in arrival time influence composition and productivity of plant communities. *New Phytologist* 177: 698–705.

Larson, D. L., J. B. Bright, P. Drobney, J. L. Larson, N. Palaia, P. A. Rabie, S. Vacek, and D. Wells. 2013. Using prairie restoration to curtail invasion of Canada thistle: The importance of limiting similarity and seed mix richness. *Biological Invasions* 15: 2049–2063.

Lavoie, C., Y. Jodoin, and A. G. D. Merlis. 2007. How did common ragweed (Ambrosia artemisiifolia L.) spread in Québec? A historical analysis using herbarium records. *Journal of Biogeography* 34: 1751–1761.

Leskovsek, R., A. Datta, A. Simoncic, and S. Z. Knezevic. 2012. Influence of nitrogen and plant density on the growth and seed production of common ragweed (Ambrosia artemisiifolia L.). *Journal of Pest Science* 85: 527–539.

Levine, J. M., P. B. Adler, and S. G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions: Biotic resistance to plant invasion. *Ecology Letters* 7: 975–989.

Lionello, P., P. Malanotte-Rizzoli, R. Boscolo, P. Alpert, V. Artale, L. Li, J. Luterbacher, et al. 2006. The Mediterranean climate: An overview of the main characteristics and issues. *In* P. Lionello, P. Malanotte-Rizzoli, and R. Boscolo [eds.], Developments in Earth and Environmental Sciences, Mediterranean, 1–26. Elsevier.

Lucero, D. W. 1999. Effets de la sécheresse et de l'intéraction entre plantes sur la croissance et l'utilisation de l'eau du trèfle blanc (Trifolium repens) et du Ray-Grass (Lolium perenne) : importance de l'intéraction entre racines. *PhD disseration, Lorraine University, Nancy, France*.

Middleton, E. L., J. D. Bever, and P. A. Schultz. 2010. The Effect of Restoration Methods on the Quality of the Restoration and Resistance to Invasion by Exotics. *Restoration Ecology* 18: 181–187.

Mollot, G., J. H. Pantel, and T. N. Romanuk. 2017. Chapter Two - The Effects of Invasive Species on the Decline in Species Richness: A Global Meta-Analysis. *In* D. A. Bohan, A. J. Dumbrell, and F. Massol [eds.], Advances in Ecological Research, Networks of Invasion: A Synthesis of Concepts, 61–83. Academic Press.

Mooney, H. A. 2005. Invasive alien species: the nature of the problem. *Invasive Alien Species: A New Synthesis*: 1–15.

Nakanwagi, M. J., G. Sseremba, N. P. Kabod, M. Masanza, and E. B. Kizito. 2018. Accuracy of using leaf blade length and leaf blade width measurements to calculate the leaf area of Solanum aethiopicum Shum group. *Heliyon* 4: e01093.

Nowak, D., and R. A. Rowntree. 1990. History and range of Norway maple. *J. Arboric.* 16.

Onen, H., S. Farooq, H. Gunal, C. Ozaslan, and H. Erdem. 2017. Higher Tolerance to Abiotic Stresses and Soil Types May Accelerate Common Ragweed (Ambrosia artemisiifolia) Invasion. *Weed Science* 65: 115–127.

Ozaslan, C., H. Onen, S. Farooq, H. Gunal, and N. Akyol. 2016. Common ragweed: An emerging threat for sunflower production and human health in Turkey. *Weed Biology and Management* 16: 42–55.

Pons, T. L. 1989. Breaking of Seed Dormancy by Nitrate as a Gap Detection Mechanism. *Annals of Botany* 63: 139–143.

Reinhart, K. O., and R. M. Callaway. 2006. Soil biota and invasive plants. *The New Phytologist* 170: 445–457.

Richardson, D., P. Pyšek, M. Rejmanek, M. Barbour, F. Dane Panetta, and C. J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 3: 14–93.

Robinson, J. F., and J. E. Dickerson. 1987. Does Invasion Sequence Affect Community Structure? *Ecology* 68: 587–595.

Schwarz, D., B. M. Matta, N. L. Shakir-Botteri, and B. A. McPheron. 2005. Host shift to an invasive plant triggers rapid animal hybrid speciation. *Nature* 436: 546.

Seebens, H., T. M. Blackburn, E. E. Dyer, P. Genovesi, P. E. Hulme, J. M. Jeschke, S. Pagad, et al. 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications* 8: 14435.

Simard, M.-J., and D. L. Benoit. 2010. Distribution and abundance of an allergenic weed, common ragweed (Ambrosia artemisiifolia L.), in rural settings of southern Quebec, Canada. *Canadian Journal of Plant Science* 90: 549–557.

Tela Botanica. *eFlore*. Website https://www.tela-botanica.org/ [accessed 25 April 2019b].

Vilà, M., J. L. Espinar, M. Hejda, P. E. Hulme, V. Jarošík, J. L. Maron, J. Pergl, et al. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14: 702–708.

Voisin, A.-S., and F. Gastal. 2015. Nutrition azotée et fonctionnement agrophysiologique spécifique des légumineuses. Les légumineuses pour des systèmes agricoles et alimentaires durables, 512 p. Editions Quae.

Von Gillhaussen, P., U. Rascher, N. D. Jablonowski, C. Plückers, C. Beierkuhnlein, and V. M. Temperton. 2014. Priority effects of time of arrival of plant functional groups override sowing interval or density effects: a grassland experiment. *PloS One* 9.

Wilsey, B. J., K. Barber, and L. M. Martin. 2015. Exotic grassland species have stronger priority effects than natives regardless of whether they are cultivated or wild genotypes. *The New Phytologist* 205: 928–937.

Young, T. P., K. L. Stuble, J. A. Balachowski, and C. M. Werner. 2016. Using priority effects to manipulate competitive relationships in restoration. *Restoration Ecology* 25: S114–S123.

Zimdahl, R. L., and C. S. Brown. 2018. Invasive Plants. Fundamentals of Weed Science, 209–252. Elsevier.

Ziska, L. H., and F. A. Caulfield. 2000. Rising CO2 and pollen production of common ragweed (Ambrosia artemisiifolia L.), a known allergy-inducing species: implications for public health. *Functional Plant Biology* 27: 893.

Annexes

Annexe 1 Tableau présentant quelques informations concernant la biologie des espèces indigènes utilisées pour concevoir la communauté receveuse. Toutes les espèces citées sont des vivaces que l'on retrouve fréquemment sur l'ensemble du territoire français et dans de nombreux milieux.

Nom	Famille	Caractéristiques
Lolium perenne	Poaceae	Capable de s'établir rapidement sur les sols fertiles et humides, il peut faire concurrences aux autres espèces présentes. Il peut former une couverture très dense et possède un système racinaire développé. Il est très bien adapté aux climats des zones tempérées mais est sensibles à divers stress abiotiques comme la sécheresse ou les températures extrêmes (Iraba, 2013).
Dactylis glomerata	Poaceae	Il se développe très bien sur les sols argileux et a une tendance à dominer le milieu notamment en présence de *L. perenne* (Eekeren et al., 2009). Il possède une grande vitesse de croissance de son système racinaire et sa partie aérienne peut former des touffes plus ou moins denses (INPN).
Trifolium pratense	Fabaceae	Il est capable d'utiliser l'azote atmosphérique et de dominer rapidement le milieu. Il est ainsi capable de se développer plus rapidement. En période de sécheresse il est beaucoup moins compétitif (Lucero, 1999).
Onobrychis viciifolia	Fabaceae	Il a été introduit à des fins agricoles mais n'est pas considérée invasive (Tela Botanica). Il est capable de fixer l'azote atmosphérique mais est relativement peu compétitif au cours de son développement (Voisin and Gastal, 2015), bien qu'il produise des grosses plantules.
Plantago lanceolata	Plantaginaceae	Il tolère très mal la salinité (Tela Botanica) ce qui limite fortement son développement dans les milieux salins. Il peut se multiplier rapidement (250 à 2000 graines par pied) et parfois entrer en compétition mais il trouve généralement un équilibre avec les autres espèces.
Poterium sanguisorba	Rosaceae	C'est une plante héliophile qui a la capacité de se développer relativement bien sur des sols secs à ph basiques, pauvres en minéraux et en matière organique (Tela Botanica).

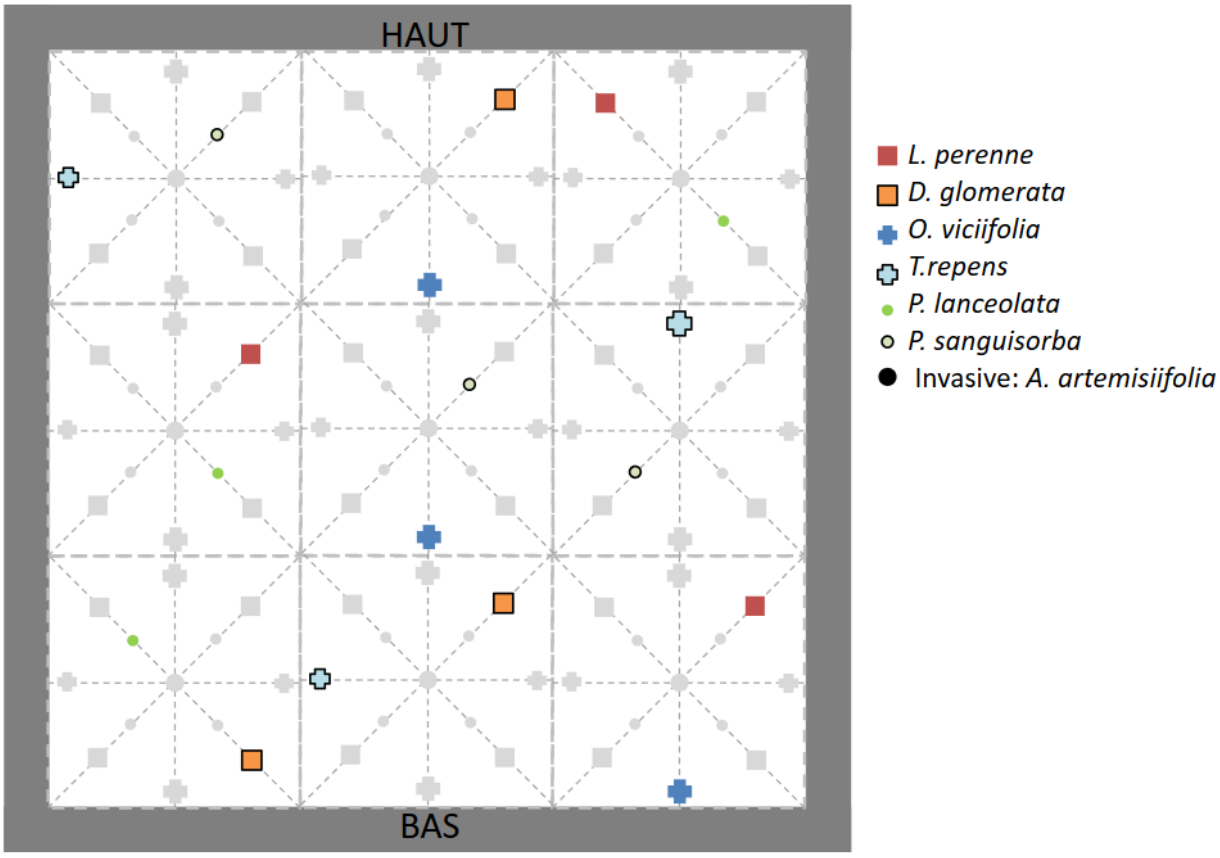
Annexe 2 Taux de germination de *A. artemisiifolia* (%) au temps t = 15jours en fonction des différents traitements (ALL, ALL_2X, DG, LP, OV, TR) qui correspondent à l'espèce indigène établie en premier dans la communauté.

Traitement	Moyenne (%)
LP	100 ± 0
DG	97,5 ± 4,9
TR	92,6 ± 9,6
OV	97,5 ± 4,9
ALL_2X	98,8 ± 3,7
ALL	95,1 ± 8,1
Total	**96,9 ± 6,3**

Annexe 3 Résultats des tests de germination de *A. artemisiifolia*, préalablement réalisés en laboratoire, utilisées pour déterminer le nombre de graines introduites par position pour chaque traitement (ALL, ALL_2X, DG, LP, OV, TR).

Coordonnées géographiques (WGS84)	lieu	date	taux de germination (%)	nombre de graines par position
X = 4.487031837 Y = 43.95431458	Collias	19/10/2018	98	1
X = 4.870515558 Y = 43.90756702	Avigon	17/10/2018	98	1
X = 4.594414826 Y = 43.86507488	Montfrin	17/10/2018	98	1

Annexe 4 Schéma de la disposition des espèces dans les pots pour le traitement ALL_2X



Annexe 5 Plan de la disposition des pots dans la serre randomisé toute les 2 semaines

			TOILE																						
			ALL X2				ALL				OV				DG				LP				TR			
FOND			57	52	53	60	71	69	63	67	41	42	43	47	23	21	20	14	7	4	6	1	34	32	35	25	ENTREE
			50	59	56	55	64	61	68	70	48	45	38	44	13	19	18	15	8	9	5	2	36	29	26	33	
			51	58	54	49	65	72	62	66	46	37	40	39	24	17	22	16	3	10	11	12	31	28	27	30	
			Table 3					Table 2											Table 1							
			ALLEE																							

Annexe 6 Script des analyses statistiques (RStudio)

Biomasse communauté aérienne

```
#charger packages
library(ggplot2)
library(cowplot)
library(wesanderson)
library(dunn.test)
library(plyr)
library(gridExtra)
library(egg)
library(gtable)
library(extrafont)
library(gridBase)
library(grid)

####BIOMASSE COMMUNAUTE AERIENNE#####
tab6<-read.table(file="biomasse_par_sp.txt", dec=",", header=TRUE)

col_comm<-c("grey80","skyblue3","yellowgreen","#FFFF66","#FF9900","#CC0000")

gg1<-ggplot(data=tab6, aes(x=traitement,y=biomasse_1_sec_g, fill=espece))+
  geom_bar(stat="identity", position="stack")

gg2 <- gg1 +  ylab("Biomasse aérienne (g)") +
  xlab (" Traitement communauté ") +
  labs(fill="Espèces")

gg3 <- gg2 + scale_fill_manual(values=col_comm, labels=c("D. glomerata","L. perenne",
"O. viciifolia","P. lanceolata","P. sanguisorba","T. repens"))
gg4 <- gg3 + theme(axis.title.x = element_text(size = 18)) +
  theme(axis.title.y = element_text(size = 18)) +
  theme(axis.text.x = element_text(size = 16)) +
  theme(axis.text.y = element_text(size = 16))
gg5 <- gg4 + theme(legend.background = element_rect(fill="white", size=0.5,
  linetype="solid", colour ="black")) +
  theme(legend.text = element_text(face="italic", size = 16)) +
  theme(legend.title = element_text(size = 18))
gg5
```

Suivi feuilles

```
Dataset2 <- read.table("suivis_feuilles_2.txt",header=TRUE,dec=",")

library(dunn.test)
hist(Dataset2$Longueur)
shapiro.test(Dataset2$Longueur)
# p-value < 0.05 --> la distribution des données ne suit pas une loi normale
#--> utilisation de tests non paramétriques
kruskal.test(Longueur ~ traitement, data=Dataset2)
# p-value < 0.05 donc test post-hoc
attach(Dataset2)
DT = dunnTest(Longueur ~ traitement, data = Dataset2)
detach(Dataset2)
PT = DT$res
cldList(P.adj ~ Comparison, data = PT, threshold = 0.05)

gg1 <- ggplot(Dataset2, aes(x = traitement, y = Longueur)) + theme_bw() +
  geom_boxplot(fill = "gray80") +
  xlab("Traitement communauté") +
  ylab("Longueur des feuilles (mm)")
gg2 <- gg1 + theme(axis.title.x = element_text(size = 18)) +
  theme(axis.title.y = element_text(size = 18)) +
  theme(axis.text.x = element_text(size = 14)) +
  theme(axis.text.y = element_text(size = 14))
gg2
```

Suivi germination

```
Dataset <- read.table("suivis_germination.txt",header=TRUE,dec=",")

library(dunn.test)
library(ggplot2)
hist(Dataset$taux_germination_2)
shapiro.test(Dataset$taux_germination_2)
# p-value < 0.05 --> la distribution des donn?es ne suit pas une loi normale
#--> utilisation de tests non paramétriques
kruskal.test(taux_germination_2 ~ traitement, data=Dataset)
# p-value > 0.05 donc pas de test post-hoc

gg1 <- ggplot(Dataset, aes(x = traitement, y = taux_germination_2)) + theme_bw() +
  geom_boxplot(fill = "gray80") +
  xlab("Traitement communauté") +
  ylab("Taux de germination")

gg2 <- gg1 + theme(axis.title.x = element_text(size = 14)) +
  theme(axis.title.y = element_text(size = 14)) +
  theme(axis.text.x = element_text(size = 12)) +
  theme(axis.text.y = element_text(size = 12)) +
  ylim(0,1)

gg2
```

Analyse biomasse

```
Dataset <- read.table("biomasse_total.txt",header=TRUE,dec=",")

### Biomasse aérienne ###
library(FSA)
library(dunn.test)
hist(Dataset$poids_tot_aerien)
shapiro.test(Dataset$poids_tot_aerien)
# p-value < 0.05 --> la distribution des donn?es ne suit pas une loi normale
#--> utilisation de tests non param?triques
kruskal.test(poids_tot_aerien ~ traitement, data=Dataset)
# p-value < 0.05 donc test post-hoc
attach(Dataset)
DT1 = dunnTest(poids_tot_aerien ~ traitement, data = Dataset)
detach(Dataset)
PT = DT1$res
cldList(P.adj ~ Comparison, data = PT, threshold = 0.05)

gg1 <- ggplot(Dataset, aes(x = traitement, y = poids_tot_aerien)) + theme_bw() +
        geom_boxplot(fill = "gray80") +
        xlab("Traitement communauté") +
        ylab("Biomasse aérienne (g)")
gg2 <- gg1 + theme(axis.title.x = element_text(size = 16)) +
        theme(axis.title.y = element_text(size = 16)) +
        theme(axis.text.x = element_text(size = 14)) +
        theme(axis.text.y = element_text(size = 14))
gg2


### Biomasse racinaire ###
hist(Dataset$poids_tot_racine)
shapiro.test(Dataset$poids_tot_racine)
# p-value < 0.05 --> la distribution des donn?es ne suit pas une loi normale
#--> utilisation de tests non param?triques
kruskal.test(poids_tot_racine ~ traitement, data=Dataset)
# p-value < 0.05 donc test post-hoc
attach(Dataset)
DT2 = dunnTest(poids_tot_racine ~ traitement, data = Dataset)
detach(Dataset)
PT = DT2$res
cldList(P.adj ~ Comparison, data = PT, threshold = 0.05)

gg3 <- ggplot(Dataset, aes(x = traitement, y = poids_tot_racine)) + theme_bw() +
        geom_boxplot(fill = "gray80") +
        xlab("Traitement communauté") +
        ylab("Biomasse racinaire (g)")
gg4 <- gg3 + theme(axis.title.x = element_text(size = 16)) +
        theme(axis.title.y = element_text(size = 16)) +
        theme(axis.text.x = element_text(size = 14)) +
        theme(axis.text.y = element_text(size = 14))
gg4


plot_grid(gg2, gg4, labels=c("(a)", "(b)"), ncol = 2, nrow = 1)
```

Corrélation biomasse et longueur des feuilles

```
Dataset <- read.table("data_correlation_1.txt", header = T, dec=",")

library(ggplot2)
head(Dataset)
Data<-na.omit(Dataset)
head(Data)
str(Data)
plot(Data$poids_tot_aerien, Data$Longeur)

cor.test(Data$poids_tot_aerien, Data$Longeur,method ="spearm")
# faible correlation
hist(Data$Longeur)
summary (reg)


#vérifier hypothèse de normalité des résidus, homoscédasdicité des résidus
#et interdpendance des résidus
res<-resid(reg)
plot(res,main="Résidus")
abline(h=0,col="red")
hist(res)

#IC des estimations des paramètres
coef<-confint(reg)
str(coef)
coef
lines(newx, prd[, 2], lty = 5, col = "orange");
lines(newx, prd[, 3], lty = 5, col = "orange");

lm(formula = Longeur ~ poids_tot_aerien, data=Data)
coeff=coefficients(reg)
eq = paste0("y = ", round(coeff[2],2), "x + ", round(coeff[1],2))

gg1 <- ggplot(Data, aes(x = poids_tot_aerien, y = Longeur)) +
  geom_point() +
  geom_abline(intercept = 15.54, slope = -1.91, col="red",size=0.75)+
  geom_abline(intercept = 14.436795, slope = -3.260099, col="blue",size=0.5,
  linetype = "dashed")+
  geom_abline(intercept = 16.6360568, slope = -0.5640881, col="blue",size=0.5,
  linetype = "dashed")+
  xlab("Biomasse aérienne (g)") +
  ylab("Longueur des feuilles (mm)")+
  coord_cartesian(ylim=c(10,18))
gg2 <- gg1 + theme_gray()+
  theme(axis.title.x = element_text(size = 18)) +
  theme(axis.title.y = element_text(size = 18)) +
  theme(axis.text.x = element_text(size = 14)) +
  theme(axis.text.y = element_text(size = 14))
gg2
```

Résumé

Malgré des efforts de prévention et de lutte, le nombre de plantes exotiques envahissantes est en constante augmentation, traduisant un manque d'efficacité des méthodes de contrôle et d'éradication actuelles. Après une perturbation, il est de plus en plus préconisé de restaurer activement un couvert végétal de façon à limiter l'établissement d'espèces exotiques envahissantes. Bien que divers mécanismes contribuent à la résistance à l'invasion, on en sait encore peu sur les effets de priorités générés par l'ordre d'arrivée des espèces dans les communautés végétales. Dans une expérience en serre, nous avons établi des communautés indigènes qui diffèrent par l'ordre d'arrivée des espèces, l'espèce installée en premier ayant quatre semaines d'avance sur le reste de la communauté. Deux semaines après l'établissement de l'ensemble de la communauté, une espèce exotique envahissante commune en France (*Ambrosia artemisiifolia*) a été introduite. Le succès de son installation, évalué par un suivi de la germination et de la croissance des feuilles, a été évalué en fonction du type de communauté receveuse. Modifier l'ordre d'arrivée des espèces indigènes a impacté la structure des communautés, en terme de contribution des différentes espèces, sans incidence majeure sur la production de biomasse totale de la communauté. Ces différences de structure n'ont pas impacté le taux de germination de *A. artemisiifolia* mais ont eu une influence sur son développement. Il semblerait en effet que lorsque les Fabaceae s'installent en premier dans un milieu, la communauté limite plus faiblement le développement de *A. artemisiifolia* qui présente une longueur de feuilles plus importante. Cependant, il est nécessaire d'attendre la fin de l'expérimentation afin d'obtenir davantage de résultats et de pouvoir observer l'influence du développement des communautés dans le temps, les premiers jours n'étant peut-être pas décisifs pour la résistance à l'invasion.

Abstract

Despite prevention and control efforts, the number of invasive plants is constantly increasing, reflecting a lack of effectiveness of current control and eradication methods. After a disturbance, it has been increasingly advocated to reassemble a resistant plant community. While many mecanisms contribute to invasion resistance, little is known about priority effects generated by the order in arrival of species in a plant community. In a greenhouse experiment, we established communities that differed in the order of arrival of native species. The first established species had a month ahead of the rest of the community. Three weeks after the establishment of the entire community, an invasive alien species common in France (*Ambrosia artemisiifolia*) was introduced. The success of its installation, evaluated by monitoring germination and leaf growth, was evaluated according to the type of recipient community. Changing the order of arrival of native species has impacted the community structure, in terms of the contribution of the different species, with no major impact on the total biomass production of the community. These differences of structure do not impact the germination rate of *A. artemisiifolia* but influenced its development. When Fabaceae are established first, the community limits less the development of *A. artemisiifolia* which shows a greater leaf length in these communities. However, it is necessary to wait until the end of the experiment in order to obtain more results and to be able to observe the influence of the development of the communities over time, perhaps the first days being not decisive for invasion resistance.

Mots clés

Communauté végétale – Espèce exotique envahissante – *Ambrosia artemisiifolia* – Effet de priorité – Revégétalisation – Résistance biotique – Compétition