

Communauté Française de Belgique

Faculté universitaire des sciences agronomiques de gembloux

**ETUDE DE L'ÉVOLUTION DE LA GERMINATION, DE LA CROISSANCE
ET DE LA PHÉNOLOGIE DE FLORAISON CHEZ *SENECIO*
INAEQUIDENS DC. (ASTERACEAE) LORS DE SON INVASION EN
EUROPE.**

Année académique :

2005-2006

Mémoire de fin d'études présenté par :

Arnaud MONTY

Promoteur :

Prof. G. MAHY

En vue de l'obtention du Diplôme

d'Etudes Approfondies en Sciences

Agronomiques et Ingénierie Biologique

Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de la Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux.

Le présent document n'engage que son auteur.

Communauté Française de Belgique

FACULTÉ UNIVERSITAIRE DES SCIENCES AGRONOMIQUES DE GEMBLoux

**ETUDE DE L'ÉVOLUTION DE LA GERMINATION, DE LA CROISSANCE
ET DE LA PHÉNOLOGIE DE FLORAISON CHEZ *SENECIO*
INAEQUIDENS DC. (ASTERACEAE) LORS DE SON INVASION EN
EUROPE.**

Année académique :

2005-2006

Promoteur :

Prof. G. MAHY

Mémoire de fin d'études présenté par :

Arnaud MONTY

En vue de l'obtention du Diplôme
d'Etudes Approfondies en Sciences
Agronomiques et Ingénierie Biologique

REMERCIEMENTS

Le présent travail a été rendu possible grâce à un mandat d'aspirant octroyé par le Fond National de la Recherche Scientifique.

Par ailleurs, je tiens à commencer ce travail en adressant mes plus sincères remerciements à toutes les personnes qui ont contribué à la réalisation de celui-ci, ou qui m'ont soutenu tout au long de l'étude.

Tout d'abord je remercie le Pr. Grégory Mahy, promoteur de ce mémoire et de mon projet de doctorat, pour ses conseils avisés.

J'adresse aussi de vifs remerciements à Sandrine Maurice de l'Institut des Sciences de l'Evolution de l'Université de Montpellier II (ISEM) pour m'avoir fourni les graines d'origine africaine et conseillé sur le choix des populations. Merci aussi à José Escarré du CNRS de Montpellier pour ses conseils concernant la mise en place du jardin expérimental, ainsi qu' à Jacqueline Saintenoy-Simon et Filip Verloove pour les localisations de populations actuelles et anciennes.

Je remercie également, pour les relectures et autres conseils, Sonia, Nora, Julien et Marie du Laboratoire d'Ecologie. Jean-Phillipe et Layla, merci en plus pour la récolte des données en mon absence.

Merci à Solange pour l'orthographe. Et à mes parents pour tout.

RESUME

Senecio inaequidens DC. (Asteraceae) est une plante invasive introduite involontairement par l'industrie lainière il y a environ un siècle. Introduite à plusieurs reprises dans des zones indépendantes et connues, elle est maintenant présente dans une grande partie de l'Europe de l'ouest, où seul des individus tétraploïdes sont observés. Des collectes de graines ont été menés le long de deux gradients altitudinaux et climatiques, en Belgique et dans le sud de la France (respectivement 8 et 10 populations). Dix individus parents par population ont été échantillonnés. Par ailleurs, des graines d'Afrique, venant de deux populations diploïdes et deux populations tétraploïdes, ont été reçues. Dix graines par individu parent ont été semées en pots dans un jardin expérimental en conditions homogènes, à Gembloux (Belgique), afin d'étudier les éventuelles différenciations entre continents et le long des gradients climatiques. Un pot par plant a été gardé. Les données collectées concernent la germination, la phénologie de floraison et la croissance. L'analyse ne permet pas de mettre en évidence de différences marquées entre les plants africains et européens d'une part, et entre cytotypes d'autre part. Par contre une relation entre la plupart des caractères étudiés et l'altitude a été montrée pour la zone française, reflétant une différenciation adaptative de l'espèce dans cette zone après l'invasion. Les résultats du transect belge sont nettement moins clairs, ce qui est à mettre en relation avec une moins grande différence d'altitude et des climats moins contrastés.

Mots-clés : *Senecio inaequidens* DC., invasions biologiques, différenciation adaptative, gradients climatiques.

ABSTRACT

Senecio inaequidens DC. (Asteraceae) was introduced from South Africa as a wool alien ~100 years ago and is now regarded as an invasive alien in most part of western Europe. Independent introduction areas are precisely known. Only tetraploids are present in the introduction range. In Europe, seeds were collected along two altitudinal and climatic gradients (respectively 8 and 10 populations), in Belgium and southern France. Ten parent individuals per population were sampled. In addition, seeds from two diploid and two tetraploid populations from South Africa were received. Ten seeds per parent individual were sown in pots in a common garden experiment in Gembloux, Belgium, in order to study differentiation between continents and along climatic gradients. One plant per pot was followed. Data on germination, floral phenology and plant size were collected. Almost no differences were found between African and European individuals and between African tetraploids and diploids. On the other hand significant correlations were found between most traits and altitude in France, reflecting adaptative differentiation after introduction to this area. No differentiation was found for the Belgian transect, which is less contrasted considering climatic conditions and altitude.

Keywords : *Senecio inaequidens* DC., biological invasions, adaptative differentiation, altitudinal gradients.

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS

RESUME

ABSTRACT

TABLE DES MATIERES

LISTE DES FIGURES

LISTE DES TABLEAUX

INTRODUCTION GENERALE

PARTIE 1 : REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

1. Les invasions par les plantes

| | |
|-------------------------------------|----------|
| 1.1. Généralités | 2 |
| 1.2. Terminologie | 3 |
| 1.3. Processus de l'invasion | 3 |

2. Les invasions végétales en écologie évolutive

| | |
|--|----------|
| 2.1. Trait d'histoire de vie et capacité d'invasion | 5 |
|--|----------|

| | |
|---|----------|
| 2.2. Evolution des traits d’histoires de vie | 7 |
|---|----------|

Base théorique

Comparaison entre aire d’origine et aire d’introduction

Différenciation de traits d’histoire de vie lors de l’expansion

3. Taxon étudié

| | |
|--|-----------|
| 3.1. Systématique | 11 |
| 3.2. Morphologie | 11 |
| 3.3. Biologie | 12 |
| 3.4. Zone d’origine et polyploïdie | 12 |
| 3.5. Historique de l’invasion et répartition actuelle | 13 |
| 3.6. Intérêt pour l’étude envisagée | 14 |

4. Objectifs de l’étude

PARTIE 2 : MATERIEL ET METHODES

| | |
|--|-----------|
| 1. Collection de diaspores | 17 |
| <i>Echantillonnage</i> | |
| <i>Transect belge</i> | |
| <i>Transect français</i> | |
| <i>Témoins africains</i> | |
| 2. Atténuation des effets maternels et tri de diaspores | 20 |
| 3. Mise en place du jardin commun expérimental | 21 |
| <i>Localisation</i> | |
| <i>Dispositif statistique</i> | |
| <i>Installation du jardin expérimental</i> | |
| <i>Semis</i> | |
| 4. Suivi des germinations et sélection de plant | 26 |
| 5. Suivi de la croissance et variables mesurées | |
| <i>Croissance des plants</i> | |
| <i>Phénologie de la floraison</i> | |
| 6. Analyse des données | 28 |

PARTIE 3 : RESULTATS

1. Analyse de la germination

1.1. Délai de première germination 31

Comparaisons générales

Etude de l'évolution au sein des gradients altitudinaux de la zone d'introduction

1.2. Fenêtre de germination 32

Comparaisons générales

Etude de l'évolution au sein des gradients altitudinaux de la zone d'introduction

1.3. Taux de germination final 33

Comparaisons générales

Etude de l'évolution au sein des gradients altitudinaux de la zone d'introduction

2. Analyse de la phénologie de floraison

2.1. Délai de floraison depuis la germination 35

Comparaisons générales

Etude de l'évolution au sein des gradients altitudinaux de la zone d'introduction

2.2. Délai de floraison depuis le semis 36

Comparaisons générales

Etude de l'évolution au sein des gradients altitudinaux de la zone d'introduction

3. Analyse de la taille des plants

3.1. Hauteur du plant 37

Comparaisons générales

Etude de l'évolution au sein des gradients altitudinaux de la zone d'introduction

3.2. Volume estimé du plant 39

Comparaisons générales

Etude de l'évolution au sein des gradients altitudinaux de la zone d'introduction

PARTIE 4 : DISCUSSION

| | |
|---|-----------|
| 1. Comparaison entre cytotypes | 42 |
| 2. Comparaison entre continents | 43 |
| 3. Evolution au sein de la zone d'introduction | 45 |

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

LISTE DES FIGURES

| | |
|---|----|
| Figure 1 : Représentation schématique des principales barrières limitant l'expansion des taxa introduits. Modifié d'après (Richardson et al., 2000) | 4 |
| Figure 2 : Plant (a), capitule en fleur et bouton (b), et capitule en fruit (c) de <i>S. inaequidens</i> (photos A.Monty) | 11 |
| Figure 3 : Répartition de <i>S. inaequidens</i> en Afrique et niveau de ploïdie | 13 |
| Figure 4 : Localisation des populations du transect belge | 18 |
| Figure 5 : Localisation des populations du transect français | 19 |
| Figure 6 : Localisation du jardin commun expérimental | 21 |
| Figure 7 : Représentation schématique de l'arrangement des objets et des blocs dans le dispositif expérimental | 23 |
| Figure 8 : Mise en place du jardin expérimental | 24 |
| Figure 9 : Pots après semis | 25 |
| Figure 10 : Plantules de <i>S. inaequidens</i> germés, avec les cotylédons ouverts | 27 |
| Figure 11 : Jardin commun expérimental, en début de floraison | 28 |
| Figure 12 : Synthèse des comparaisons testées entre les différentes populations | 30 |
| Figure 13 : Evolution du délai de première germination, en jours, en fonction de l'altitude des populations parentes | 32 |
| Figure 14 : Taux de germination moyen (avec intervalle de confiance) pour les différents pays | 33 |
| Figure 15 : Evolution du délai de première floraison (depuis germination), en jours, en fonction de l'altitude des populations parentes | 35 |
| Figure 16 : Evolution du délai de première floraison (depuis semis), en jours, en fonction de l'altitude des populations parentes | 36 |
| Figure 17 : Hauteurs moyennes des plants (avec intervalles de confiance), pour les quatre dates de mesures, pour les différentes zones du transect français | 39 |
| Figure 18 : Volumes moyens des plants (avec intervalles de confiance), pour les quatre dates de mesures, pour les différentes zones du transect français | 41 |
| Figure 19 : Variations morphologiques entre jeunes plants du jardins, d'origines différentes | 44 |

LISTE DES TABLEAUX

| | |
|---|----|
| Tableau 1 : Caractéristiques physiologiques, démographiques et génétiques des plantes envahissantes-types. Adapté d'après Baker (1974), et complété d'après Rejmanek et Richardson (1996), Ellstrand et Schierenbeck (2000) et Grotkopp et al. (2002) | 6 |
| Tableau 2 : Informations relatives aux populations du transect belge | 18 |
| Tableau 3 : Informations relatives aux populations du transect français | 19 |
| Tableau 4 : Informations relatives aux populations africaines | 20 |
| Tableau 5 : Coefficients de corrélation (τ de Kendall, R de Spearman, r de Pearson) avec l'altitude et les zones climatique, et niveau de probabilité associé (p), pour les différentes variables étudiées au sein des deux transects d'étude | 34 |

INTRODUCTION GENERALE

Les plantes exotiques invasives représentent des modèles idéaux pour l'étude des évolutions rapides sous des régimes de sélection nouveaux.

La présente étude vise à caractériser l'invasion de *Senecio inaequidens* DC., Asteraceae introduite en Europe depuis l'Afrique du Sud, en termes évolutifs. Pour cela, différentes provenances de l'espèce sont cultivées en conditions homogènes en jardin expérimental. Leur développement est ensuite suivi afin de comparer les différentes provenances. Les comparaisons portent d'une part sur une première phase d'adaptation lors de la naturalisation sur le continent européen, et d'autre part sur une seconde phase d'adaptation au cours de l'invasion des territoires belges et français. L'hypothèse générale est que la plante a pu évoluer en réponse à des climats différents.

L'analyse des réponses évolutives des plantes exotiques introduites face aux variations de climats est de tout premier ordre pour comprendre leur pouvoir invasif. Par ailleurs cela permet aussi d'appréhender la situation future de l'espèce, d'une part dans un contexte d'expansion continue dans des environnements variés, d'autre part dans un contexte de changement global. Dans des conditions de variations climatiques induites par l'Homme, la connaissance des possibilités d'adaptation au climat des plantes envahissantes est en effet importante pour la gestion et le contrôle de ces organismes.

Le travail réalisé lors de cette première année d'étude a surtout consisté en la mise en place du jardin expérimental. Ceci explique l'importance de la partie méthodologique dans le présent document. Néanmoins une partie des données déjà récoltées peut donner lieu à une analyse pertinente, même si celle-ci n'est que préliminaire. Ne sont par exemple pas traités dans ce mémoire les aspects relatifs au succès reproducteur ou à la morphologie, car les jeux de données sont incomplets. Les caractères étudiés ont seulement trait à la germination, la floraison et la croissance des plantes.

PARTIE 1 : REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

1. Les invasions par les plantes

1.1. Généralités

Depuis les débuts de l'agriculture, l'Homme s'est déplacé en emportant avec lui diverses espèces végétales. Il a ainsi introduit des espèces de culture, ainsi que toute une flore associée, dans diverses régions du globe. Néanmoins, à partir du 17^{ème} siècle, de profondes modifications ont eu lieu dans les patrons de distribution des espèces végétales, induites par la colonisation européenne, le développement du commerce international, l'expansion des voies de communication, la création des jardins botaniques ainsi que l'avancement de l'horticulture et de la sylviculture. De plus en plus rapidement, les activités humaines ont ainsi donné une nouvelle dimension aux capacités de dispersion des espèces végétales (Cronck ; Fuller, 2001 ; Prinzing *et al.*, 2002 ; Reichard ; White, 2001 ; Weber, 1997).

Ce bouleversement 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 (Cronck ; Fuller, 2001 ; Parker *et al.*, 1999). 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).

La prise de conscience du phénomène connaît 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. Ainsi, les plantes invasives comptent actuellement parmi les meilleurs modèles d'étude en biologie évolutive.

1.2. Terminologie

La terminologie relative aux invasions biologique est encore sujette à confusion (Davis ; Thomson, 2001 ; Pysek, 1995). Dans le cadre de ce travail nous entendrons par « plante invasive » une espèce végétale non-indigène (*alien*, en anglais), naturalisée, introduite relativement récemment (après 1500) et montrant une dynamique d'expansion rapide dans la zone d'introduction (Pyssek *et al.*, 2004).

1.3. Processus de l'invasion

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) (figure 1). L'introduction implique l'apport de propagules ou d'individus dans un site nouveau, situé hors de l'aire de répartition naturelle potentielle. L'homme joue un rôle fondamental voulu ou accidentel dans cette dispersion, généralement à très 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 établie en passant la barrière des conditions environnementales locales. La naturalisation nécessite que les individus adultes de la nouvelle population génèrent une nouvelle génération d'individus pour atteindre le stade de population viable sans nouveaux apports de propagules. Pour cela, l'espèce doit passer outre les barrières de la reproduction et de la dispersion. L'expansion, menant à l'invasion, nécessite que la population initiale génère de nouvelles populations viables par l'intermédiaire de la dispersion. La barrière à franchir est ensuite liée aux conditions environnementales dans les habitats perturbés d'abord, puis naturels.

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 le fitness des individus, etc. (Crooks ; Soule, 1999 ; Kowarik, 1995).

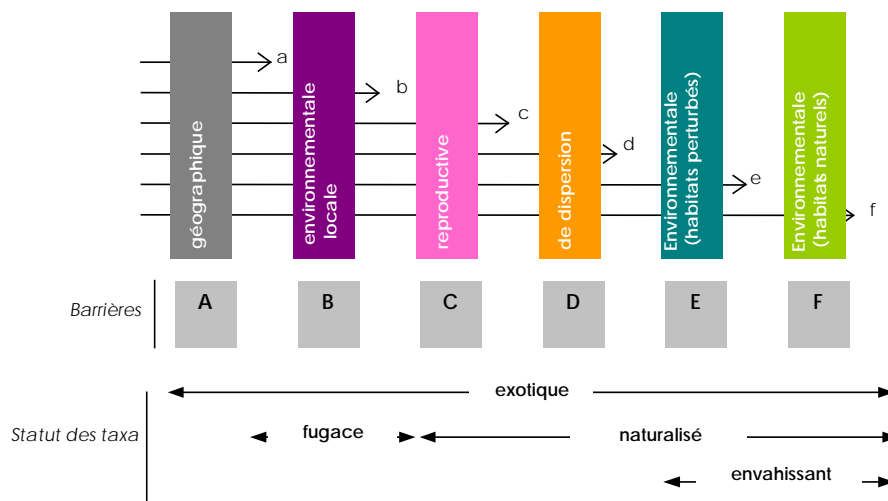


Figure 1 : Représentation schématique des principales barrières limitant l'expansion des taxa introduits: (A) barrières géographiques inter- et/ou intracontinentales ; (B) barrières environnementales biotiques et abiotiques au site d'introduction ; (C) barrières reproductives empêchant la reproduction végétative à long terme ou la production de descendance ; (D) barrières aux dispersions locales et régionales ; (E) barrières environnementales dans les habitats anthropisés et/ou dominés par des exotiques ; (F) barrières environnementales dans les habitats naturels ou semi-naturels. Modifié d'après (Richardson *et al.*, 2000).

Etant donné l'existence de barrières qui freinent les possibilités d'installation des espèces exotiques introduites, seule une faible fraction d'entre-elles vont pouvoir se naturaliser, voire devenir invasive. A ce propos, Williamson (1996) a défini la "règle des 3 x 10", qui caractérise chacune des étapes de l'invasion pour les espèces végétales. Pour 1000 espèces de plantes introduites, on compte seulement 100 espèces fugaces (capable de se reproduire occasionnellement, mais ne formant pas de populations stables), 10 d'entre-elles vont se naturaliser et une seule espèce présentera réellement des propriétés envahissantes.

2. Les invasions végétales en écologie évolutive

“By moving plants around the world and placing them in completely new environments, man has pushed species into new evolutionary trajectories” (Thompson, 2005)

2.1. Trait d'histoire de vie et capacité d'invasion

On appelle « histoire de vie » la distribution des événements importants au cours de la vie d'un individu qui contribuent directement à la production et la survie des descendants : timing et intensité de reproduction, mécanismes aboutissant à cette distribution temporelle, etc. Un « trait d'histoire de vie » est tout caractère mesurable relatif à cette histoire de vie tel que, par exemple, l'âge de la maturité sexuelle, la taille de l'individu à un âge donné ou le nombre de diaspores produites en une saison.

Selon de nombreux auteurs, il existe des caractères-clés, typiques des plantes envahissant avec succès des zones où elles ont été introduites (Baker, 1974 ; Ellstrand ; Schierenbeck, 2000 ; Grotkopp *et al.*, 2002 ; Kolar ; Lodge, 2001 ; Rejmanek, 1995 ; Rejmanek ; Richardson, 1996). Ces traits d'histoire de vie expliqueraient la « capacité d'invasion » (*invasiveness*) d'une espèce. L'identification de ces caractères pourrait orienter les mesures de prévention et la surveillance d'espèces potentiellement à risque, et cette approche a été fortement développée ces dernières années (Kolar ; Lodge, 2001). Dans une perspective évolutive, l'identification de ces caractères permettrait aussi de connaître les traits dont il est important de suivre l'évolution face aux changements de conditions environnementales. Le tableau 1 reprend une liste de traits fréquemment observés chez les végétaux exotiques invasifs.

Tableau 1 : Caractéristiques physiologiques, démographiques et génétiques des plantes envahissantes-types. Adapté d'après Baker (1974), et complété d'après Rejmanek et Richardson (1996), Ellstrand et Schierenbeck (2000) et Grotkopp et al. (2002) .

| | |
|--------------------|---|
| Physiologie | Faible coût de fabrication des feuilles par unité de surface Germination discontinue Croissance rapide et acquisition rapide des ressources Grande flexibilité l'allocation des ressources Résistances physiologiques Grand potentiel d'acclimatation |
| Démographie | Croissance rapide des populations Maturité sexuelle précoce Allocation importante à la reproduction Production de graines en conditions environnementales Grande dispersion des graines dans l'espace et dans le Pollinisation de type généraliste Faible pression des prédateurs et des pathogènes |
| Génétique | Auto-compatibilité Apomixie, multiplication végétative vigoureuse Grande variation génétique Polyploïdie |

La mise au point du profil-type de plante invasive ne fait cependant pas l'unanimité, certains auteurs mettant en doute le réel pouvoir prédictif de cette approche (Crawley, 1987 ; Perrins *et al.*, 1992). La difficulté de mettre en évidence certains traits communs aux espèces envahissantes réside entre autre dans la grande diversité de leurs types biologiques et de leurs modes de dispersion. De plus, si les plantes invasives évoluent lors de leur expansion, leur capacité d'invasion est d'autant plus hasardeuse à prédire à long terme.

Il existe une approche complémentaire à celle de la capacité d'invasion. Elle consiste à étudier la « sensibilité à l'invasion » (*invasibility*) des écosystèmes (Brooks, 1999 ; Dimitrakopoulos *et al.*, 2005 ; Fine, 2002 ; Kuffer *et al.*, 2003 ; Lavorel *et al.*, 1999 ; Milbau ; Nijs, 2004 ; Ohlemuller *et al.*, 2006 ; Sanz-Elorza *et al.*, 2006 ; Xu ; Ye, 2003 ; Xu *et al.*, 2004). Ce qu'elle apporte à la présente discussion est qu'il y a à la fois des facteurs intrinsèques, liés à l'espèce, mais aussi des facteurs extrinsèques qui conditionnent le pouvoir invasif d'une plante introduite dans un nouvel environnement. Ainsi la structure de la communauté végétale en place, le niveau trophique du sol, l'abondance des herbivores et des parasites, la présence de pollinisateurs ou les conditions climatiques rencontrées créent une mosaïque de conditions rencontrées par l'espèce introduite. Cette mosaïque étant par ailleurs susceptible d'évoluer au cours du temps, l'espèce, pour être et/ou rester invasive, devra s'y adapter.

A ce niveau, les invasions par les plantes sont, nous l'avons souligné, des modèles intéressants d'étude d'adaptation à de nouvelles conditions environnementales. Les espèces invasives présentent en effet les avantages suivants (Thompson, 2005) :

- L'historique de l'introduction et de la colonisation est souvent bien documenté.
- L'introduction de ces espèces peut être comparée à une expérimentation à grande échelle, *in situ*.
- Contrairement à l'étude des espèces rares, il y a généralement du matériel végétal en suffisance pour toute expérimentation.

2.2. Evolution des traits d'histoires de vie

Base théorique

L'un des principes fondamentaux des théories évolutionnistes est que la sélection naturelle détermine les patrons de variation des traits d'histoire de vie, de manière à maximiser le fitness des individus dans différents environnements. Le fitness peut être optimisé, dans des environnements différents, selon deux mécanismes (Thompson, 2005) :

- Les traits peuvent montrer une différenciation génétique, adaptative, qui conduit à des génotypes différents dans des environnements distincts. Pour les espèces introduites relativement récemment, on parle alors d'évolution rapide (*rapid evolution*).
- La plasticité phénotypique d'une espèce peut permettre à des génotypes individuels d'adopter un phénotype adapté à divers environnements.

Il faut ajouter à ces mécanismes généraux, pour les espèces introduites, l'éventuel « effet de fondation » (*founder effect*) accompagnant l'introduction et se traduisant par une diminution de la variabilité génétique de l'espèce au sein de la zone introduite (Barrett ; Husband, 1990 ; Brown ; Marshall, 1981). De plus, les possibilités d'hybridation (Ellstrand ; Schierenbeck, 2000), d'introgession¹ (Suehs *et al.*, 2004) et de polyploïdisation peuvent aussi profondément altérer les histoires évolutives des plantes invasives.

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 (Lee, 2002 ; Maron *et al.*, 2004b ; Sakai *et al.*, 2001 ; Thompson, 1998 ; Weber ; Schmid, 1998). Certaines espèces dont l'aire d'invasion est déjà importante peuvent montrer des adaptations

¹ Introgession : diffusion d'un allèle d'une espèce dans le patrimoine génétique d'une autre espèce, suite à une hybridation suivie d'un croisement entre l'hybride produit et un individu de l'une des espèces.

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 de populations, la polyploïdie et la création de génotypes nouveaux suite à des flux de gènes entre différentes zones d'introduction indépendantes. Par ailleurs, la rapidité de l'adaptation dépend de l'intensité de la pression de sélection.

Différentes études ont déjà mis en évidence des adaptations locales chez les espèces végétales (Cordell *et al.*, 1998 ; Hiesey ; Milner, 1965 ; Monson *et al.*, 1992 ; Rice ; Mack, 1991 ; Turesson, 1992). Ces adaptations ont trait à la morphologie, à la physiologie ainsi qu'à l'histoire de vie en général de ces espèces. Les essais en laboratoire et les expérimentations en jardin commun (*common garden experiment*) déterminent dans quelle mesure des différences observées entre populations *in situ* ont une base génétique. Les transplantations réciproques (*reciprocal transplants*) peuvent, en plus, montrer que les organismes sont mieux adaptés à leur région d'invasion/d'indigénat qu'à une autre. Ce deuxième type d'expérience est cependant difficile à mettre en place au niveau logistique.

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 l'assurance de la reproduction plutôt que les échanges génétiques (Parker *et al.*, 2003). Enfin, de nombreuses plantes invasives ont des capacités de propagation végétative importante.

Comparaison entre aire d'origine et aire d'introduction

On peut distinguer deux phases évolutives dans le processus complet d'invasion d'un territoire par une espèce végétale introduite, et la mettre en relation avec les barrières de la figure 1. Premièrement, les populations introduites depuis la zone d'origine peuvent se différencier lors de leur phase de naturalisation, en passant outre les barrières environnementales locales, les barrières reproductives et celles de dispersion. Cette évolution pourrait être mise en relation avec la phase de latence généralement observée entre l'introduction et l'invasion. Elle fait l'objet de cette section.

Ensuite, lors de l'expansion dans la zone introduite, les nouvelles populations peuvent rencontrer des conditions environnementales contrastées. Autrement dit, les barrières

environnementales dans les habitats anthropisés et les barrières environnementales dans les habitats naturels ou semi-naturels peuvent ne pas être les mêmes dans toutes les directions lors de l'expansion. A ce niveau de nouvelles adaptations peuvent avoir lieu. On parlera alors d'évolution « post-invasion », dans la section suivante.

Il a souvent été observé que les organismes exotiques étaient plus grands et/ou plus féconds dans l'aire d'introduction que dans l'aire d'indigénat (Buckley *et al.*, 2003 ; Crawley, 1987 ; Elton, 1958 ; Fowler *et al.*, 1996 ; Prati ; Bossdorf, 2004). Même si les mécanismes aboutissant à cela ne sont encore que mal connus, plusieurs hypothèses ont été formulées et testées (Hierro *et al.*, 2005).

Une espèce introduite peut, par exemple, rencontrer des conditions environnementales plus clémentes dans la zone d'introduction : moins d'herbivores la consommant, compétiteurs moins vigoureux, moins de pathogènes adaptés, conditions climatiques plus douces, etc. 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) événement(s) évolutif(s). Dans le cas précis de la diminution des ennemis naturels (pathogènes, herbivores), on parlera alors d'*Enemy Release hypothesis* (Crawley, 1987 ; Elton, 1958). Cette hypothèse sous-tend que l'herbivorie est un facteur tout à fait déterminant pour l'abondance des espèces dans une zone donnée, ce qui n'est pas évident pour tous les végétaux (Maron ; Vila, 2001). La démographie des plantes dont la génération suivante est entièrement dépendante de la production annuelle de diaspores (*e.g.* ne formant pas de banques de graines) sera bien plus affectée par l'herbivorie que celle des plantes se reproduisant végétativement ou formant des banques de graines à long terme. L'hypothèse sera donc plus pertinente dans le premier cas que dans le second.

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 événements évolutifs, et on parle d'*Evolution of Increased Competitive Ability (EICA hypothesis)* (Blossey ; Notzold, 1995). Cette hypothèse a stimulé les recherches en biologie évolutive, faisant l'objet de nombreuses études ces dernières années (Bossdorf *et al.*, 2004 ; Buschmann *et al.*, 2005 ; Leger ; Rice, 2003 ; Maron *et al.*, 2004a). 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. 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 ; Dingle, 1996 ; Hänfling ; Kollmann, 2002 ; Lee, 2002 ; Maron *et al.*, 2004b ; Sakai *et al.*, 2001).

D'autres hypothèses existent pour expliquer le succès des exotiques dans leur zone d'introduction, mais sans événements évolutifs. Celle des niches écologiques vides (*Empty Niche hypothesis*) renvoie à la possibilité qu'une exotique devienne dominante dans une zone nouvelle parce qu'elle a accès à des ressources qu'aucune plante locale n'utilise (Elton, 1958 ; Levine ; D'Antonio, 1999 ; MacArthur, 1972 ; Mack *et al.*, 2000). Enfin, la *Novel Weapons hypothesis* souligne l'importance de l'allélopathie² de certaines exotiques dans leur succès d'invasion (Callaway ; Aschehoug, 2000).

Différenciation de traits d'histoire de vie lors de l'expansion

Relativement peu d'études ont été réalisées, à ce jour, sur l'évolution des plantes exotiques lors de leur invasion dans des zones contrastées (évolution post-invasion). Notamment, des différences de morphologie et de phénologie ont pu être mise en relation avec la latitude chez *Impatiens glandulifera* ROYLE (Balsaminaceae), *Hypericum perforatum* (Hypericaceae) et chez deux espèces de *Solidago* (Asteraceae) (Kollmann ; Banuelos, 2004 ; Maron *et al.*, 2004b ; Weber ; Schmid, 1998). Celles-ci suggèrent qu'il y a eu évolution adaptative en relation avec les conditions environnementales rencontrées aux différentes latitudes. Il est utile de souligner que ces espèces ont été introduites maintes fois en divers endroits.

Une étude réalisée dans la *Sierra Nevada* a par ailleurs testé l'hypothèse d'une adaptation aux conditions de haute altitude chez *Verbascum thapsus* L. (Scrophulariaceae). Néanmoins, les différences observées *in situ* ne semblent pas se répéter en conditions de croissance homogène, indiquant que le succès de l'espèce introduite est plutôt dû à une grande plasticité phénotypique (*general purpose genotype*) (Parker *et al.*, 2003).

L'étude de l'évolution potentielle d'une plante exotique introduite en un lieu précis, et se propageant dans des zones contrastées depuis ce lieu, est de tout premier intérêt pour l'écologie évolutive. En effet, l'historique de l'invasion est mieux connu et il existe un lien chronologique entre les différentes populations, en plus d'un lien génétique. De plus, si des adaptations locales sont mises en évidence, elles montreraient les capacités d'une plante à s'adapter en un temps relativement court

² Allélopathie : Tout effet direct ou indirect, positif ou négatif, d'une plante (micro-organismes inclus) sur une autre, par le biais de composés biochimiques libérés dans l'environnement.

et à partir d'un nombre assez restreint d'individus à des conditions climatiques contrastées, et donc dans un contexte global, à un futur changement climatique.

3. Taxon étudié

3.1. Systématique

Le Sénéçon du Cap ou Sénéçon africain, *Senecio inaequidens* DC., est une plante dicotylédone appartenant à la famille des *Asteraceae*. Le terme *Senecio* signifiant vieillard (dérivé du latin *senex*) évoque les aigrettes blanches surmontant les akènes. Le genre *Senecio* regroupe environ 2.000 espèces de plantes herbacées et arbustes à travers le monde (Blamey ; Grey-Wilson, 1989). Le terme *inaequidens*, signifiant « dents inégales », renvoie à la morphologie de la feuille irrégulièrement dentée. Certains synonymes sont encore rencontrés dans la littérature : *S. harveianus* Mac Owan ; *S. vimineus* Harv. non DC. ; *S. reclinatus* Auct. ; etc.

3.2. Morphologie

Le Sénéçon africain est une plante herbacée vivace, suffrutescente, ayant de nombreuses tiges ramifiées et pouvant atteindre 150 cm de hauteur. Les feuilles sont longues et étroites, alternes et à dentition très irrégulière. Les fleurs sont d'un jaune or et rassemblées en de nombreux capitules d'environ 20 mm de diamètre, eux-même disposés en corymbe irréguliers aux extrémités des tiges. Les 10-15 fleurs externes au capitule sont ligulées, les autres tubulées. Le fruit est un akène, muni d'un pappus. La plante est représentée à la figure 2.



Figure 2 : Plant (a), capitule en fleur et bouton (b), et capitule en fruit (c) de *S. inaequidens* (photos A.Monty).

3.3. Biologie

Les graines, issues presque exclusivement de reproduction allogame, ont une germination rapide. Il n'y a pas nécessairement de dormance (Lafuma, 2003 ; Lopez-Garcia ; Maillet, 2004). Dans la suite de cette étude, le terme « graine » est utilisé pour dénommer les diaspores de l'espèce, sachant que l'unité dispersée est en fait un akène contenant la graine. La croissance du plant est ensuite rapide, et la floraison peut déjà avoir lieu la première année. Celle-ci, très longue, s'étend d'avril à décembre. Elle peut être moins étendue dans les zones à climat plus rigoureux (Ernst, 1998). Les fleurs sont visitées par une guilda très diversifiée de pollinisateurs (Syrphes, Papillons, Abeilles, etc.). Le capitule en fruit est mature environ deux semaines après l'ouverture des fleurs, et est dispersé par le vent. Une grande partie de la biomasse aérienne du plant sèche en hiver, et la croissance repart la saison suivante à partir de la base de la plante.

3.4. Zone d'origine et polyploïdie

S. inaequidens est originaire d'Afrique du Sud et du Lesotho (Jäger, 1988 ; Lafuma *et al.*, 2003). Il existe dans la zone d'indigénat (figure 3) des populations diploïdes ($2n = 20$) et tétraploïdes ($2n = 40$), alors que seule la forme tétraploïde est présente en Europe (Lafuma *et al.*, 2003).

La polyploïdie est un caractère parfois important dans l'histoire évolutive des espèces végétales. Les polyploïdes possèdent souvent des traits physiologiques ou des traits d'histoire de vie différents de leurs ancêtres diploïdes (Levin, 1983 ; Lumaret, 1988). Néanmoins, même si Benett *et al.* (1998) ont montré que la polyploïdie était plus fréquente chez les adventices, il n'y a apparemment pas de relation générale entre le succès de colonisation et la polyploïdie (Barrett ; Richardson, 1986 ; Stebbins, 1985). Quoiqu'il en soit, la polyploïdie peut conférer aux plantes de nouveaux attributs (Petit ; Thompson, 1999), leur permettant d'utiliser de nouvelles niches écologiques, grâce à une plus grande diversité génétique (plus d'allèles par locus que les ancêtres diploïdes) ; une plus grande fréquence d'hétérozygotes (empêchant l'effet des mutations délétères) ; et une plus grande expression de certains gènes lié à une duplication de ce gène (Barrett ; Richardson, 1986).

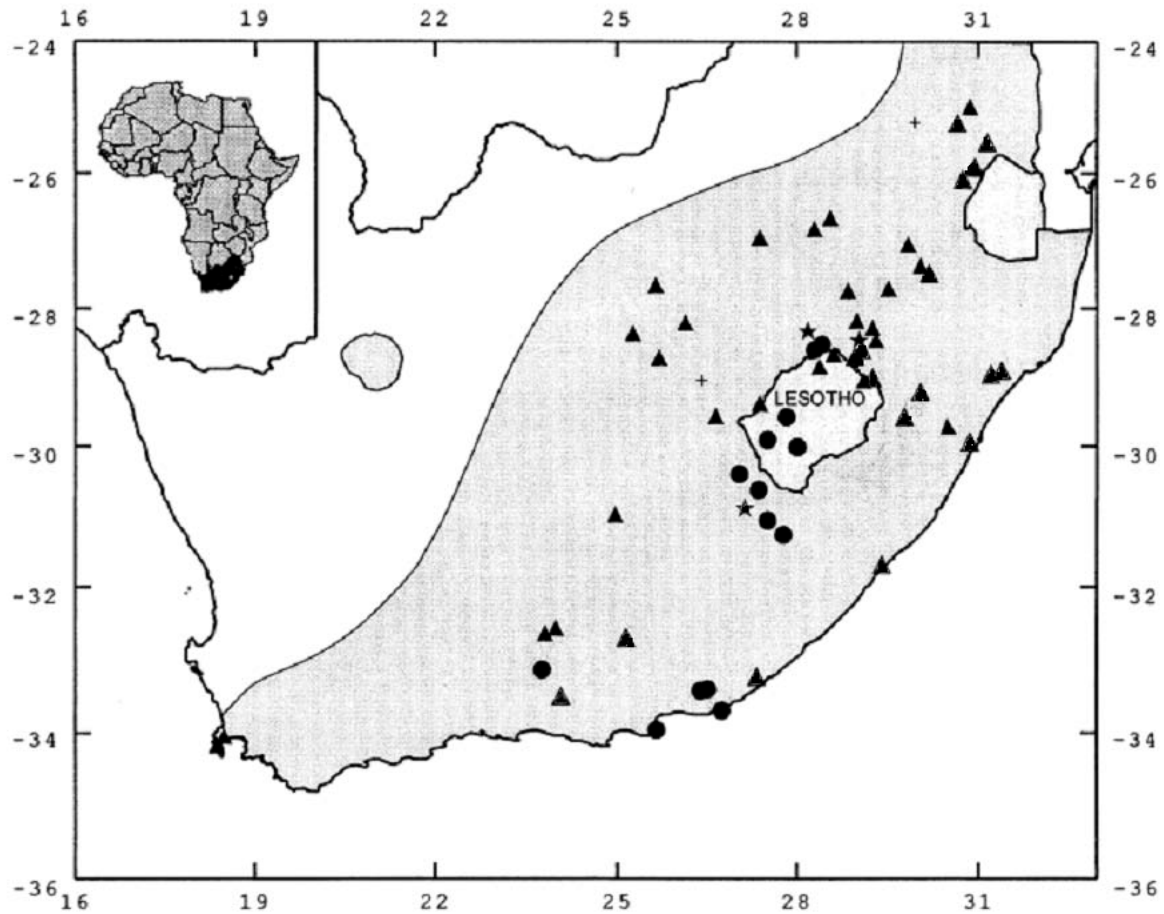


Figure 3 : Répartition de *S. inaequidens* en Afrique et niveau de ploïdie. La zone grisée représente l'aire de distribution de l'espèce, les formes géométriques représentent des populations dont le cytotype a été défini : les ● correspondent à des populations tétraploïdes, les ▲ à des populations diploïdes et les * à des populations contenant les deux cytotypes. Les + représentent les populations au niveau de ploïdie incertain. D'après Lafuma et al. (2003).

Dans la zone d'indigénat, le Sénéçon se développe sur des terrains ensoleillés, graveleux, sableux ou rocailleux. On le retrouve jusqu'à 2850 m d'altitude.

3.5. Historique de l'invasion et répartition actuelle

L'espèce a été introduite accidentellement en Europe suite au transport de laine depuis l'Afrique du Sud vers l'Europe (Ernst, 1998). Les premières observations ont donc eu lieu dans des zones industrielles lainières et datent de 1892 dans la région de Verviers (Belgique) (Verloove F., *pers.comm.*), 1889 à Hannovre (Allemagne) (Brennensthul, 1995), 1896 à Brème (Allemagne)

(Kuhbier, 1977), 1928 à Edinburgh (Ecosse) (Lousley, 1961), 1935 à Calais (France), 1936 à Mazamet (France) (Lopez-Garcia ; Maillet, 2004) et après la seconde guerre mondiale à Vérone (Italie) (Lebeau *et al.*, 1978).

L'espèce n'a ensuite été observée, pendant plusieurs décennies, qu'aux alentours des industries lainières de certaines de ces villes ; les autres villes d'introduction voyant leurs populations disparaître. C'est entre 1950 et 1970 qu'elle est entrée dans une phase d'expansion très rapide et a colonisé une grande partie de l'Europe occidentale. La colonisation s'est surtout effectuée, et se poursuit, le long des axes de communication : chemin de fer, autoroutes (Ernst, 1998). On retrouve cependant à l'heure actuelle des populations dans un grand nombre de milieux : dunes, falaises, bords de routes, zones industrielles et rudérales, vignobles, etc.

L'extension de l'espèce a été décrite par Lebeau et al. (1978) sur le territoire belge et par Guillerm et al. (1990) dans le Sud de la France.

3.6. Intérêt pour l'étude envisagée

Le Sénéçon sud-africain est un modèle idéal pour l'étude des éventuelles adaptations d'une plante exotique invasive aux variations de climat dans la zone d'introduction. En effet, les zones d'introduction de l'espèce sont limitées, distinctes et connues précisément. De plus, l'espèce s'est répandue, depuis ces zones, dans des régions aux climats parfois très contrastés.

Par ailleurs, il est probable que les conditions climatiques soient parmi les principaux facteurs de sélection naturelle agissant sur cette espèce. En effet :

- Elle ne rencontre pas (ou peu) d'ennemis naturels spécifiques
- Elle ne se retrouve quasiment que sur sols graveleux, rocaillieux ou bétonnés dans la zone d'introduction. Néanmoins, elle s'accommode de la plupart des types de sol, ayant un système racinaire puissant.
- Elle est dispersée par le vent. Ce dernier étant présent partout, contrairement par exemple à certains groupes d'animaux, il y a peu de différences dans les facteurs de dispersion entre populations

- Elle se développe typiquement dans des zones de faible compétition pour la lumière (espèce pionnière). Il y a donc peu de différences de niveau de compétition entre les différentes zones envahies.
- Elle est pollinisée par des insectes généralistes (Lopez-Garcia ; Maillet, 2004). Il n'y a donc sans doute pas de co-évolution avec un groupe de pollinisateurs.

Bref, le Sénéçon du Cap représente un exemple potentiel d'évolution lié à une sélection climatique. Son étude devrait donc permettre d'inférer sur l'effet potentiel du réchauffement climatique sur l'invasibilité des espèces introduites.

4. Objectifs de l'étude

La présente expérimentation consiste à cultiver, en conditions homogènes, des plants de Sénéçon africain dont les parents sont situés soit en Afrique, soit dans des zones se répartissant selon des gradients altitudinaux et climatiques en Europe. Chaque gradient passe par la zone d'introduction d'où proviennent les populations de ce gradient. Ainsi, en suivant la croissance et la phénologie des différentes origines dans le jardin expérimental homogène, d'éventuelles différenciations adaptatives pourront être mises en évidence. Ces différenciations pourront ensuite être reliées aux variations climatiques et altitudinales rencontrées lors de l'expansion, agents potentiels de sélection naturelle.

La comparaison entre plants africains et européens (des zones d'introduction primaires) permet de déceler une « première phase d'adaptation » liée à des changements importants d'environnement entre les continents. La comparaison entre les zones d'un même gradient permet par contre d'étudier une éventuelle « seconde phase d'adaptation », plus récente et liée à des variations environnementales plus fines.

Dans le cadre de ce mémoire de Diplôme d'Etude Approfondie, nous chercherons à répondre aux questions suivantes :

- Existe-t-il, pour les traits d'histoire de vie étudiés, des différences entre populations africaines, belges et françaises d'une part et, d'autre part, entre plants diploïdes et tétraploïdes ? Dans l'affirmative, ces différences seront analysées en termes évolutifs.

- Peut-on mettre en évidence, dans chacune des zones d'introduction, des différences de croissance et de phénologie en relation avec l'altitude (et les variations climatiques qui y sont liées) ?

PARTIE 2 : MATERIEL ET METHODES

1. Collection de diaspores

Echantillonnage

En Belgique, l'unique zone d'introduction où les populations se sont maintenues, devenant des sources d'expansion par la suite, est la région de Verviers. En France, la principale est Mazamet, même s'il semble que quelques populations se soient aussi maintenues dans la région de Calais. Cette situation permet d'échantillonner selon des gradients altitudinaux (et donc climatiques), allant d'un extrême à l'autre (bord de mer ; haute altitude) et passant par une source d'expansion connue en leur zone centrale.

Les gradients (codés « B » pour la Belgique, « F » pour la France) sont décomposés en 4 ou 5 zones climatiques, numérotées depuis la plus basse altitude de 1 à 4 ou 5. La zone numéro 3 est celle d'introduction. Dans chaque zone, deux populations sont sélectionnées (codées « A » et « B »). Dans chaque population, une quinzaine de plants (minimum 10) sont aléatoirement choisis, sur lesquels sont prélevés un ou plusieurs capitules matures. Ces capitules sont placés dans des sachets en papier et stockés au sec à 5°C. Il est à noter que les zones climatiques définies ne sont pas les des districts phytogéographiques ou des régions naturelles, mais des décompositions graduelles des transects. La localisation des zones a été réalisée à partir de climatogrammes et de cartes climatiques.

Les populations sélectionnées se trouvent toutes sur sol caillouteux ou bétonné et dans des endroits ensoleillés. Elles doivent par ailleurs compter un nombre important d'individus (au moins 50), être séparées l'une de l'autre de quelques kilomètres (entre 4 et 15 km), et se trouver à des altitudes comparables au sein d'une zone.

Transect belge

Plusieurs journées de prospection ont eu lieu sur le territoire belge, afin de localiser des populations dans des zones au climat le plus contrasté possible. Ainsi par exemple, des populations ont été mises en évidence en Haute Ardenne, région où l'espèce était encore considérée comme absente [Saintenoy-Simon J., *pers. comm.*].

La collection des diaspores en Belgique a eu lieu du 22 au 30 novembre 2005. Quatre zones ont été considérées, avec deux populations par zone (figure 4). Les informations relatives au transect belge sont reprises dans le tableau 2. Il est à noter que pour la zone d'introduction, une population (B3A) est attenante à l'une des plus importantes anciennes laineries. L'autre est située à proximité directe du premier lieu de recensement de l'espèce, en 1982 (B3B) (Verloove F., *pers.comm.*).

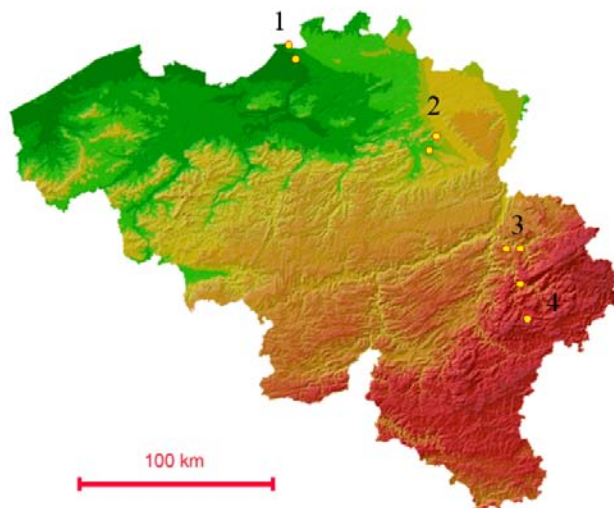


Figure 4 : Localisation des populations du transect belge. Les numéros représentent les 4 zones climatiques définies. Les couleurs sont relatives au relief.

Tableau 2 : Informations relatives aux populations du transect belge

| Zone climatique | 1 | | 2 | | 3 | | 4 | |
|-----------------|-----------|-------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|---------------|
| Code population | B1A | B1B | B2A | B2B | B3A | B3B | B4A | B4B |
| Commune | Ekeren | Berendrecht | Paal | Hulst | Verviers | Goé | Malmédy | Kaiserbaracke |
| Coordonnées X | 51°16,42' | 51°22,32' | 51°02,75' | 51°04,33' | 50°36,32' | 50°36,54' | 50°24,94' | 50°20,44' |
| Coordonnées Y | 4°23,08' | 4°17,06' | 5°10,86' | 5°08,76' | 5°53,31' | 5°56,98' | 6°00,19' | 6°04,87' |
| Altitude (m) | 5 | 4 | 35 | 22 | 195 | 220 | 320 | 480 |

Transect français

Le transect français est décomposé en 5 zones. Il est plus contrasté que le transect belge. Les prélèvements de diaspores ont eu lieu du 16 au 18 novembre 2005. Les informations relatives aux populations de ce transect sont reprises dans le tableau 3, et la localisation des populations est illustrée par la figure 5.

A nouveau, une attention particulière a été portée à ce que la zone centrale corresponde parfaitement avec le lieu d'introduction de l'espèce : les populations de Mazamet (zone 3) sont toutes deux situées le long d'industries lainières anciennes.

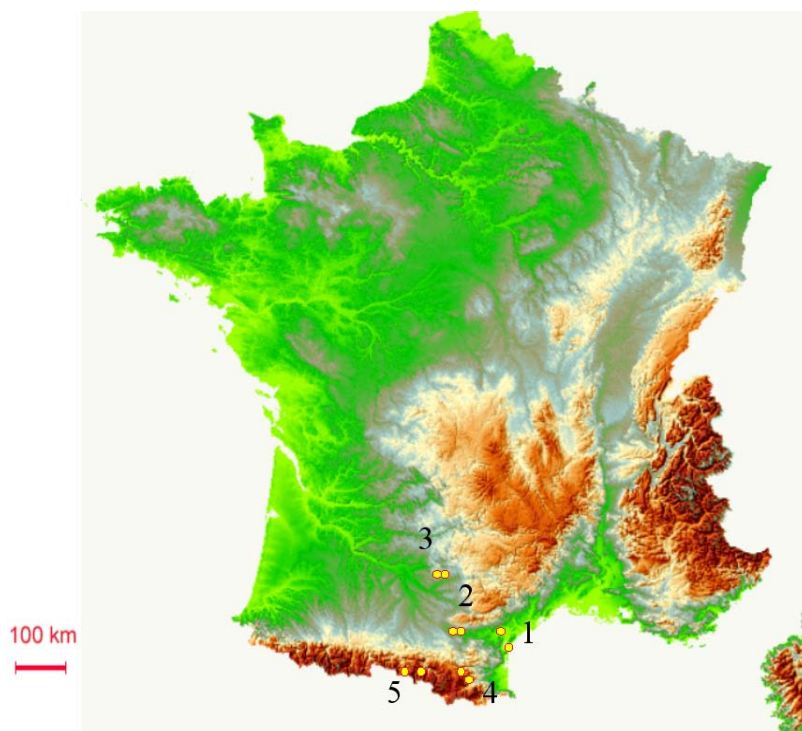


Figure 5 : Localisation des populations du transect français. Les numéros représentent les 5 zones climatiques définies. Les couleurs sont relatives au relief.

Tableau 3 : Informations relatives aux populations du transect français.

| Zone climatique | 1 | | 2 | | 3 | | 4 | | 5 | |
|-----------------|-----------------|----------------|-----------------|-----------|-------------|------------------|-----------|-----------|------------|-----------|
| Code population | F1A | F1B | F2A | F2B | F3A | F3B | F4A | F4B | F5A | F5B |
| Commune | Narbonne (Z.I.) | Narbonne-Plage | Rieux-Minervois | Caunes | Castaunouze | Moulin de l'Oule | Nohèdes | Taurynia | La Llagone | Egat |
| Coordonnées X | 43°10,73' | 43°10,33' | 43°16,25' | 43°19,16' | 43°28,58' | 43°28,82' | 42°37,22' | 42°34,51' | 42°31,80' | 42°29,87' |
| Coordonnées Y | 3°01,89' | 3°10,81' | 2°36,87' | 2°31,81' | 2°23,33' | 2°22,50' | 2°18,85' | 2°24,63' | 2°07,64' | 2°00,80' |
| Altitude (m) | 5 | 2 | 95 | 175 | 370 | 330 | 785 | 760 | 1695 | 1635 |

Témoins africains

Afin d'étudier une « première phase d'adaptation » entre zone d'origine et zones d'introduction, des plants d'origine africaine sont aussi cultivés dans le jardin expérimental. Pour cela, des graines ont été fournies par Sandrine Maurice, de l'Université de Montpellier II. Elles sont originaires de trois populations d'altitude variée dans la zone d'indigénat (codées AEL, AGE et APE selon les noms des lieux de récolte). Malheureusement, l'une des trois origines n'a pas pu être

considérée dans l'expérience (APE) à cause d'une qualité extrêmement médiocre des diaspores (parasites, moisissures).

Par ailleurs, des graines de populations diploïdes ont également été fournies et considérées dans l'expérience. Pour rappel, toutes les autres populations sont tétraploïdes. Les informations relatives aux populations africaines utilisées sont reprises dans le tableau 4.

Tableau 4 : Informations relatives aux populations africaines.

| | Témoin tétraploïde | Témoin tétraploïde | Diploïde | Diploïde |
|-----------------|--------------------|--------------------|-----------|------------|
| Code population | AEL | AGE | Diplo B | Diplo A |
| Commune | - | - | Bal four | Rose haugh |
| Coordonnées X | 27°45,54' | 28°25' | 28°35,33' | 30°44,72' |
| Coordonnées Y | 31°09,67' | 28°31' | 26°39,79' | 25°21,63' |
| Altitude (m) | 1917 | 2050 | 1629 | 545 |

2. Atténuation des effets maternels et tri de diaspores

En conditions homogènes, les différences de développement juvénile des plants peuvent être expliquées par deux facteurs. Le premier, le principal et celui qui nous intéresse, est le génotype du plant. Le second est lié aux « effets maternels » (Roach ; Wulff, 1987). L'individu « mère » qui produit des graines au patrimoine génétique très comparable (par exemple, ayant un même « père »), peut en effet doter celles-ci de plus ou moins de ressources pour la croissance juvénile. Ainsi, des descendants génétiquement semblables mais dont les tailles de la graine diffèrent pourront avoir, dans un premier temps, des croissances différentes : l'individu correspondant à la plus grosse graine, que la mère à « mieux doté », grandira normalement plus vite (Imbert *et al.*, 1999 ; Mousseau ; Fox, 1998).

D'autres caractéristiques que la taille de la graine peuvent induire des effets maternels. Mais selon José Escarré [*Pers. Comm.*], c'est surtout ce paramètre qui peut conduire à des différences de croissance chez *S. inaequidens*. On ne considère donc pas ici la place de l'akène sur le capitule, qui est de toute façon corrélé à la taille de l'akène. Ce paramètre ne pouvait pas être pris en compte vu la dislocation du capitule lors de la récolte des diaspores.

Afin de limiter les effets maternels, les diaspores prélevées sur les individus mères sont triées au binoculaire et dix d'entre-elles sont sélectionnées. Les critères de sélection sont :

- L'absence de crête concave, indiquant une graine « mal remplie », ainsi que de toute malformation
- L'absence de moisissure ou de fente, indiquant une dégradation de la graine

- La taille et le diamètre : parmi les graines ne présentant pas de défaut, les plus grosses et grandes sont sélectionnées

Ainsi, les graines représentant un individu mère sont les 10 « mieux dotées » par celui-ci parmi les graines prélevées (ou reçues).

Les graines sélectionnées sont séparées de leur pappus afin d'éviter leur dispersion après le semis et de faciliter leur manutention. Elles sont placées dans des cupules Eppendorf® numérotées et conservées au frais (environ 5°C).

3. Mise en place du jardin commun expérimental

Localisation

Le jardin commun expérimental doit permettre la croissance des plants dans des conditions homogènes et parfaitement ensoleillées. Il est installé à 300 m environ au nord du bâtiment de Géopédologie de la Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, à 160 m d'altitude, entre deux parcelles « bios » de l'Unité de Phytotechnie tempérée. La localisation peut être visualisée sur le fond topographique à la figure 6.

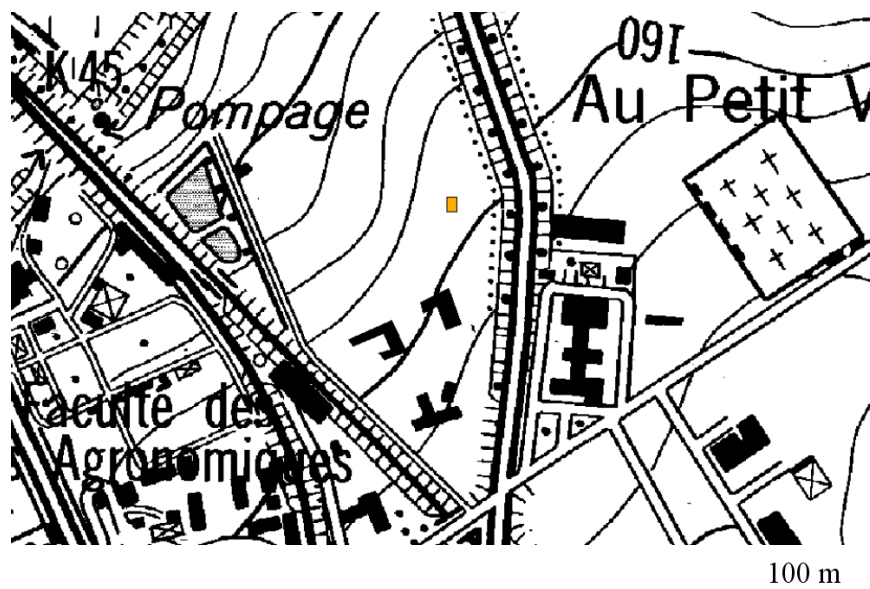


Figure 6 : Localisation du jardin commun expérimental (en orange).

Dispositif statistique

Afin de mettre en évidence d'éventuelles différenciations d'ordre génétique, les diaspores récoltées sont semées en conditions homogènes et les plants seront suivis pendant 2 ans. Les mesures effectuées sur ces plants seront soit périodiques, soit ponctuelles. L'unité expérimentale est un plant de Sèneçon en croissance libre dans un pot plastique individuel. L'effectif total est lié à la place disponible, aux différents coûts de mise en place et aux possibilités de suivi.

Lors de l'analyse de ces mesures, un premier facteur fixe est le pays (Afrique, France et Belgique). Un deuxième facteur fixe, emboîté dans le premier, correspond aux zones climatiques. Il y en a 5 en France (1) côte méditerranéenne, 2) zone semi-méditerranéenne, 3) zone d'introduction en Basse montagne, 4) Pyrénées et 5) Hautes Pyrénées) et 4 en Belgique (1) côte belge, 2) Flandre, 3) zone d'introduction et 4) Ardenne). A cela s'ajoute une zone « témoin » africaine et une « zone africaine diploïde ». Cette dernière n'est pas à proprement parler une zone climatique mais est traitée comme telle, dans un but de comparaison des plants diploïdes et tétraploïdes. Dans le cadre de la comparaison simple des plants africains diploïdes et tétraploïdes, le facteur sera appelé « cytotype ».

Chacune de ces 11 « zones climatiques » est représentée par deux populations (facteur aléatoire emboîté dans « zone climatique »), et chaque population est représentée par 10 individus (un individu-descendant par individu-mère).

Le dispositif est en blocs aléatoires complets, avec 10 répétitions. Chacun des 10 blocs comporte donc un individu par population. Néanmoins, comme on a 22 objets (11 zones x 2 populations), 10 répétitions et que le nombre idéal de témoins est donné par la formule :

$$N_{\text{témoin}} = n * \sqrt{p} = 10 * \sqrt{22} = 46,9$$

il a été choisi de doubler le nombre de plants témoins par bloc pour avoir 40 plants témoins au lieu de 20. Les deux plants témoins d'une même population dans un bloc n'ont jamais la même mère.

Le dispositif en blocs aléatoires complets permet de maîtriser différentes sources d'hétérogénéité difficilement contrôlable (ombrage de la clôture, légère pente du terrain) et surtout de faciliter la prise des mesures et les soins culturaux : en travaillant bloc par bloc, les comptages, mesures et soins ne doivent pas nécessairement être effectués en même temps sur l'ensemble du dispositif, du moment que l'homogénéité est assurée au sein des blocs.

Les blocs sont disposés en 2 rangées de 5 d'Est en Ouest. Chaque bloc est composé de 2 lignes de 12 unités expérimentales orientées selon l'axe Nord-Sud. L'ensemble des blocs est entouré de bordures doubles et les blocs sont séparés par une bordure simple, pour n'avoir aucun effet de bordure sur la croissance des plants. Ces bordures sont constituées de plants de Sèneçons en pots tout à fait comparables à ceux présents au sein des blocs. L'effectif total est de 406 plants, dont 240 au sein des blocs. A chacun de ces 240 plants est attribué un code de quatre caractère. Le premier correspond au pays (= au gradient), le deuxième au numéro de la zone climatique au sein du gradient, le troisième à la population au sein de la zone climatique (A ou B) et le dernier au numéro attribué aléatoirement au plant-mère. Il est à noter que pour plus de facilité, le numéro du plant-mère est aussi le numéro du bloc dans lequel se retrouve le plant. La figure 7 schématise la disposition des plants dans le dispositif expérimental.

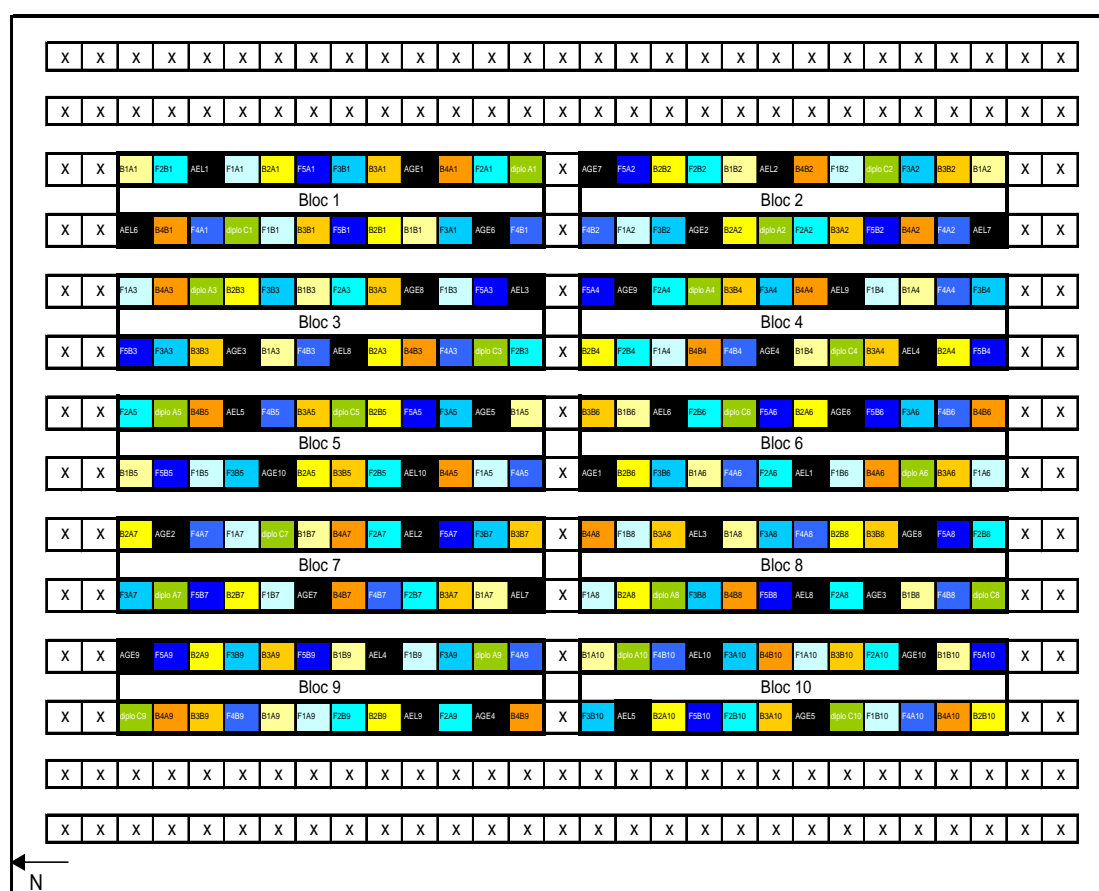


Figure 7 : Représentation schématique de l'arrangement des objets et des blocs dans le dispositif expérimental. Les X représentent des plants servant de bordure.

Installation du jardin expérimental

Le jardin expérimental est de forme rectangulaire et orienté parallèlement à l'axe Nord-Sud. Il mesure 19 m x 13 m. Le sol est recouvert d'un géotextile noir sur une surface de 16,5 x 12 m afin d'éviter le développement des adventices. Ce géotextile est posé après labour, hersage et léger damage, effectué par les ouvriers de l'Unité de Phytotechnie tempérée au mois de janvier 2006. Il est tenu par des tiges de métal, ainsi que par les racks de support des pots, eux-même ancrés au sol. La figure 8 retrace la mise en place du jardin.



Figure 8 : Mise en place du jardin expérimental. En (a) le choix de la parcelle, en (b) le labour, en (c) le passage à la rotative suivi du damage et en (d) la pose du géotextile et des racks de support des pots.

Les pots sont disposés dans des « racks » réalisés en lattes à panne, constitués d'une sorte d'« échelle » placée dans le plan horizontal et supportant les pots en les maintenant en-dessous du rebord, avec un espacement de 50 cm entre plants. Cette « échelle » est maintenue à la hauteur désirée par des morceaux de latte à panne verticaux, espacés régulièrement. De plus, des tiges en forme de « T » plus longues sont aussi disposées le long du rack pour être enfoncées dans le sol et maintenir le

tout. Un rack complet comporte 29 pots et correspond à deux demi-blocs, puisque deux racks constituent deux blocs alignés.

Le jardin expérimental est clôturé afin d'empêcher l'intrusion de mammifères herbivores, et du métaldéhyde est disposé sur le pourtour contre les limaces.

Semis

Les dix graines sélectionnées pour chaque plant mère sont semées dans un pot de 7,5 litres contenant 5 l d'un mélange de sable et de terreau universel (50%/50%), plus 0,5 l d'hydrogranulés pour les réserves en eau. Les semis ont lieu le 17 (blocs 1 à 5) et le 18 mars 2006 (blocs 6 à 10), jours où les conditions météorologiques le permettent.

Le protocole de semis avait fait l'objet de tests préalables en serre afin de trouver le plus performant. Celui retenu consiste à arroser copieusement le pot, à vider les graines de la cupule Eppendorf® en les espaçant, puis à rajouter une poignée de substrat sec et à tasser légèrement avec la main. Un léger arrosage au brumisateur termine l'opération.

Après le semis, les pots sont recouverts d'un voile de protection (ProtecMax®, agrafé et punaisé aux racks) afin d'assurer qu'il n'y ait pas de mouvement des graines dû au vent (et notamment pas de transport de graine de pot en pot). Ce genre de voile de protection laisse passer une grande partie du rayonnement lumineux (de l'ordre de 90%) et permet la germination des graines dans une atmosphère légèrement protectrice (notamment par rapport au vent et aux gouttes de pluie). Le numéro du plant est noté à la peinture sur le côté du pot, afin qu'aucune perte d'information ne soit possible. La figure 9 illustre la protection et la numérotation des pots.



Figure 9 : Pots après semis. Ceux-ci sont installés dans les racks, protégés et numérotés.

Pour les témoins africains (populations AEL et AGE), il est prévu de considérer deux individus-descendants par parent pour avoir une base de comparaison suffisante. Néanmoins, on ne dispose pas toujours de 20 diaspores par individu-parent, celles-ci ayant été fournies par l'Institut des Sciences de l'Evolution de l'Université de Montpellier II. Dès lors, 5 diaspores au lieu de 10 sont plantées par pots, dans deux pots distincts. Ainsi, on dispose de l'équivalent d'un pot semé pour l'analyse des taux de germination (dix graines semées par individu-mère) mais on dispose de deux individus au final dans le jardin expérimental. Par ailleurs, ne disposant que de 10 individus parents, on ajoute, en plus de l'individu ayant le numéro du bloc (comme pour toutes les autres populations), un individu ayant un numéro correspondant au bloc le plus éloigné, c'est-à-dire décalé de 5. Par exemple dans le bloc 4, où l'on a évidemment des individus comme F1B/4, B3A/4, B1B/4, on a comme témoin AEL/4 et AGE/4, mais aussi AEL/9 et AGE/9.

Le dispositif étant en blocs aléatoires complets, il est impératif de ne pas avoir de pots sans plants. Or, un taux de germination non nul ne peut être assuré pour les 240 pots. Il est donc prévu lors du semis des bordures, des semis « de sécurité » avec les diaspores excédentaires des populations échantillonnées (quand cela était possible). Ces semis ne rentrent pas en considération pour l'analyse de la germination, étant destinés à être de simples bordures. Néanmoins, si des pots restent vides au sein des blocs une fois la germination considérée comme finie, il reste possible de disposer d'un plant de la même population, d'un individu mère différent (pas encore représenté dans le jardin) et du même âge que les autres. Le reste des bordures est semé avec des diaspores de Sénéçon originaire de Gosselies (Charleroi). Quelques pots supplémentaires sont ensemencés pour remplacer les plants « de sécurité » dans les bordures si ces derniers doivent servir dans les blocs.

4. Suivi des germinations et sélection de plant

A partir de la première germination, les pots sont surveillés tous les deux ou trois jours pour compter les jeunes plantules émergées. Les plantules sont comptabilisées si les deux cotylédons sont ouverts, permettant la reconnaissance de l'espèce (figure 10). La première (ou l'une des premières, dans le cas de germinations groupées) plantule à émerger est marquée avec un bâtonnet : c'est elle qui sera gardée par la suite. Il est en effet primordial de connaître, en plus de la date de semis, la date de germination avec précision. Ceci ne peut être assuré que pour le premier plant à sortir vu la fréquence de comptage. Au fur et à mesure de la croissance des plants, les plantules gênant le plant sélectionné sont délicatement retirées afin d'éviter la compétition au sein des pots. La germination est considérée comme terminée quand plus aucune émergence de plantule n'est comptabilisée sur l'ensemble du jardin pendant 10 jours.

Les variables analysées à partir des données de germination sont : le délai de première germination depuis semis (j), la fenêtre de germination, définie comme la différence entre les dates de première et de dernière germination (j) et le taux de germination final (%).



Figure 10 : Plantules de *S. inaequidens* germés, avec les cotylédons ouverts.

5. Suivi de la croissance et variables mesurées

Pendant la durée de l'expérience, de nombreuses variables vont être mesurées concernant la croissance des plants, leur phénologie, leur morphologie, leur succès reproducteur et leur capacité de dispersion. Dans le cadre de ce travail, nous considérerons des variables relatives à la croissance et la phénologie de la floraison.

Croissance des plants

Les plants sont mesurés tous les 25-27 jours. Les dimensions prises sont la hauteur maximale du plant, le diamètre maximal selon l'axe nord-sud et le diamètre maximal selon l'axe est-ouest. Celles-ci permettent le calcul d'une approximation du volume du plant par la formule:

$$Volume = \pi * Diam_1 * Diam_2 * 1/4 * h$$

Dans l'analyse, les deux variables considérées sont la hauteur (cm) et le volume (cm³), à quatre dates différentes.

Phénologie de la floraison

Depuis l'apparition du premier capitule en fleurs, la date de première floraison est notée pour chaque plant. Pour cela, la mise à fleur est surveillée tous les jours, voire tous les deux jours selon les disponibilités. La figure 11 montre le jardin expérimental en début de floraison.

Dans l'analyse des données, les variables phénologiques sont le délai de première floraison depuis la germination (j) et le délai de première floraison depuis le semis (j).



Figure 11 : Jardin commun expérimental, en début de floraison.

6. Analyse des données

Les données récoltées sont traitées grâce aux logiciels Minitab 14.0 ®, MS Excel ® et Statistica ®. Premièrement, pour chacune des variables considérées, trois analyses de la variance hiérarchisées (*nested ANOVA*) sont réalisées :

- Sur le jeu de données correspondant aux populations africaines, tétraploïdes et diploïdes. Ceci afin de voir si des différences existent, pour chaque caractère étudié, entre les cytotypes africains, sachant qu'un seul de ces cytotypes est invasif en Europe. L'analyse est une AV3 partiellement hiérarchisée avec les facteurs « cytotype », « population » (emboîté dans cytotype) et « bloc ».

- Sur le jeu de données correspondant aux deux populations tétraploïdes africaines, aux deux populations de la zone d'origine en France et aux deux populations de la zone d'origine en Belgique. Cette analyse sert à tester l'hypothèse d'une première phase d'adaptation entre la zone d'origine et les zones d'introduction. L'analyse est une AV3 partiellement hiérarchisée avec les facteurs « pays », « population » (emboîté dans pays) et « bloc ».
- Sur le jeu de données correspondant aux populations tétraploïdes africaines, à toutes les populations françaises et à toutes les populations belges. Ceci afin de voir si pour l'ensemble des plants tétraploïdes, des différences existent globalement entre les trois grandes zones climatiques que sont la zone d'origine, le sud de l'Europe de l'ouest (le sud de la France) et le nord de l'Europe de l'ouest (la Belgique). Les éventuelles différenciations au sein même de ces trois zones (voir ci-dessous) sont donc ici prises en compte dans une question globale : les plants tétraploïdes africains diffèrent-ils de ceux existant actuellement en France et en Belgique ? L'analyse est une AV3 partiellement hiérarchisée avec les facteurs « pays », « population » (emboîté dans pays) et « bloc ».

Deuxièmement, les analyses portent sur une seconde phase d'évolution, au sein des zones d'introduction indépendantes. A cette fin, pour chaque gradient, les moyennes des variables mesurées dans le jardin expérimental sont mises en relation, d'une part, avec l'altitude des populations parents et d'autre part avec la zone climatique, par le calcul du coefficient de corrélation linéaire de Pearson, du coefficient τ de corrélation de rang de Kendall et du coefficient R de corrélation de rang de Spearman. Le premier quantifie l'intensité d'une relation linéaire entre les variables. Les deux autres, coefficients non-paramétriques, rendent compte d'une relation monotone, croissante ou décroissante entre les variables. Il n'y a pas de relation mathématique simple entre les deux coefficients non-paramétriques, ce qui rend intéressant la prise en compte des deux dans l'analyse (Sokal ; Rohlf, 1995).

Les coefficients significatifs montrent une relation monotone entre l'altitude et/ou la zone climatique et le trait mesuré, sur la descendance des populations. Comme cette descendance est cultivée en conditions homogènes, une relation significative montre qu'il y a eu différenciation génétique des populations parents pour ce trait, et que cette différenciation est expliquée (directement ou indirectement) par les différences d'altitude.

Enfin, toujours pour l'analyse d'une évolution au sein de chacun des transects, une ANOVA est réalisée pour déceler les éventuelles différences entre zones. Il s'agit d'une AV3 partiellement hiérarchisée avec les facteurs « zone climatique », « population » (emboîté dans zone climatique) et « bloc ».

L'ensemble des tableaux d'analyse de la variance sont présentés en annexe (annexe, 1, 2, 3, 4 et 5). Ne sont présentées dans la partie résultats que les statistiques les plus pertinentes, insérées dans le texte.

La figure 12 ci-dessous schématise les comparaisons testées.

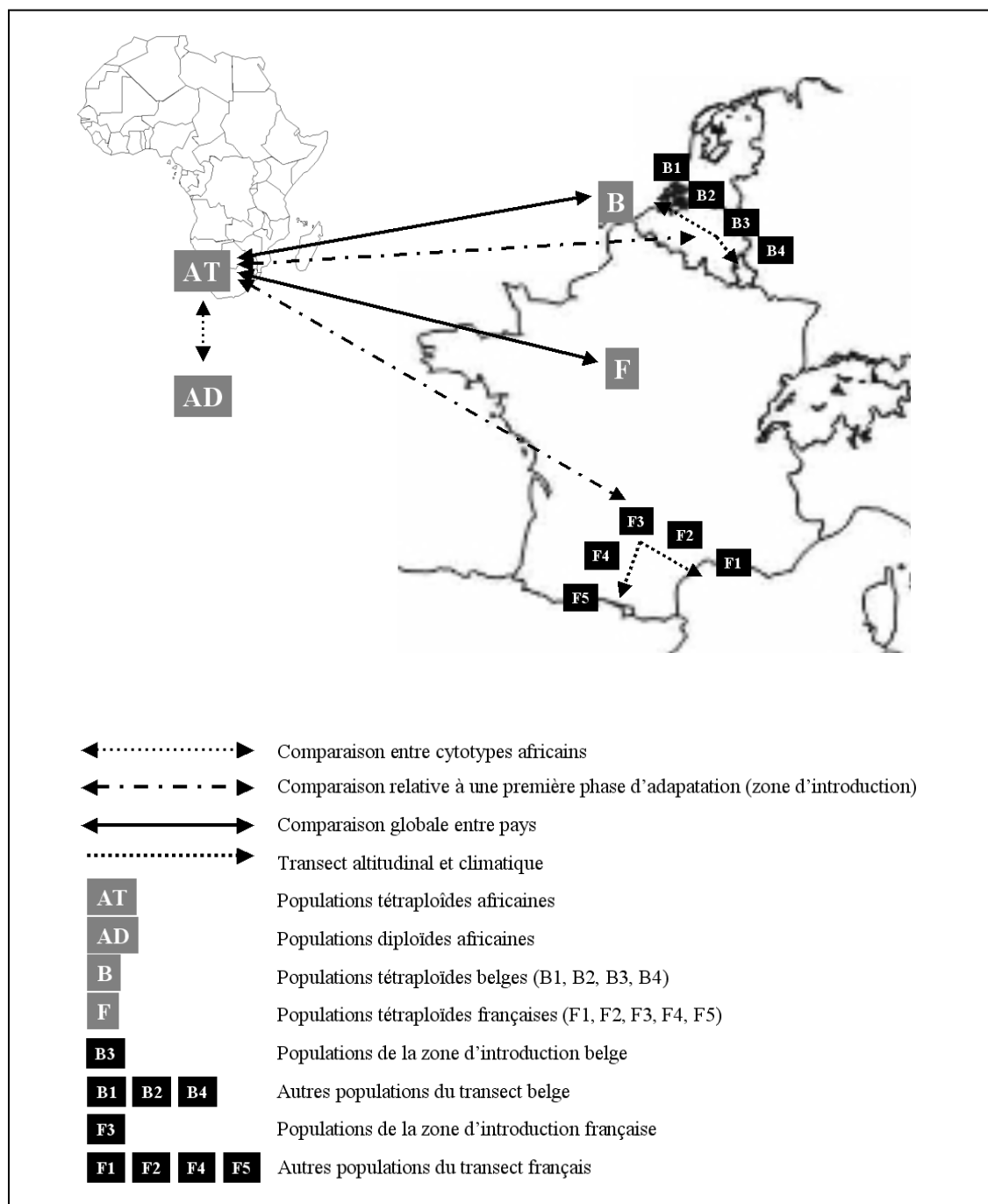


Figure 12 : Synthèse des comparaisons testées entre les différentes populations.

PARTIE 3 : RESULTATS

1. Analyse de la germination

1.1. Délai de première germination

Semées les 17 et 18 mars, les graines ont germé du 27 mars au 2 mai. Le délai de germination moyen, pour l'ensemble des plants, est de 12,6 jours (écart-type : 2,6 jours).

Comparaisons générales

Pour la comparaison des cytotypes africains, l'analyse de la variance révèle une différence nette entre populations ($F = 8,36$; d.l.=2 ; $p = 0,001$), mais pas entre cytotypes ($F = 0,02$; d.l.=1 ; $p = 0,913$). Pour la comparaison relative à une éventuelle première phase d'adaptation entre zone d'origine et points d'introduction, le même patron est observé : différence entre populations ($F = 13,41$; d.l.=3 ; $p = 0,000$), mais pas entre pays ($F = 1,07$; d.l.=2 ; $p = 0,445$). Enfin, si l'on compare l'ensemble des plants tétraploïdes, on observe de nouveau des différences de délai de germination entre populations ($F = 8,07$; d.l.=3 ; $p = 0,000$), mais pas entre pays ($F = 1,79$; d.l.=2 ; $p = 0,306$). Les différences entre populations ne permettent cependant pas de répondre aux questions posées.

Etude de l'évolution au sein des gradients altitudinaux de la zone d'introduction

Aucun des coefficients de corrélation, linéaire ou non-linéaire, n'est significatif pour le transect belge (tableau 5). Par ailleurs, l'analyse de la variance n'indique pas d'effet significatif de la zone climatique au sein du pays sur le délai de germination ($F = 2,73$; d.l.= 3 ; $p = 0,179$).

Pour le transect français, par contre, il existe une corrélation non paramétrique significative croissante entre le délai de germination et l'altitude (tableau 5). Celle-ci est significative pour un des coefficients non-paramétriques, marginalement significative pour l'autre ($\tau = 0,477$; $p = 0,055$; $R = 0,640$; $p = 0,046$). L'ANOVA ($F = 1,57$; d.l.= 4 ; $p = 0,313$) et l'analyse des corrélations (tableau 5) ne révèlent néanmoins pas de différence significative de délai de germination moyen entre zones climatiques. La figure 13 montre l'évolution du délai de première germination avec l'altitude des populations parentes.

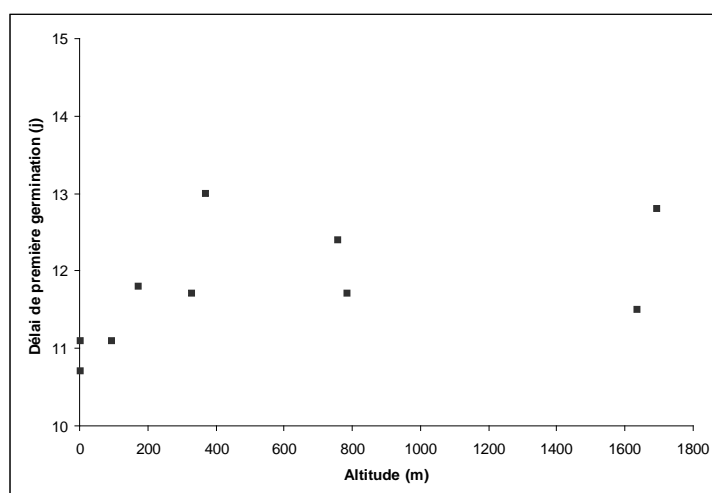


Figure 13 : Evolution du délai de première germination, en jours, en fonction de l'altitude des populations parentes.

1.2. Fenêtre de germination

La fenêtre de germination varie de 0 à 34 jours, avec une moyenne générale et un écart-type valant respectivement 8,0 et 7,2 jours. La dernière émergence de plantule a été comptabilisée le 2 mai, les comptages ont été effectués jusqu'au 15 mai.

Comparaisons générales

L'analyse de la variance n'indique pas qu'il y ait des différences significatives de fenêtre de germination entre cytotypes africains ($F = 0,02$; d.l.=1 ; $p = 0,913$), ni entre la zone d'origine et les points d'introduction ($F = 0,12$; d.l.= 2 ; $p = 0,889$), ni même entre pays pour l'ensemble des plants tétraploïdes ($F = 0,23$; d.l.= 2 ; $p = 0,809$). L'effet des populations est par contre avéré dans les trois cas.

Etude de l'évolution au sein des gradients altitudinaux de la zone d'introduction

Aucune corrélation, de la fenêtre de germination avec l'altitude ou la zone climatique, n'est significative pour le transect belge ou français (tableau 5). L'analyse de la variance n'indique pas non plus d'effet significatif de la zone climatique sur la fenêtre de germination, que ce soit en France ($F = 0,25$; d.l.= 4 ; $p = 0,758$) ou en Belgique ($F = 0,41$; d.l.= 3 ; $p = 0,758$).

1.3. Taux de germination final

Le taux de germination moyen, pour l'ensemble des 240 pots au sein des blocs, est de 66,0%. L'écart-type est de 28, 3%.

Comparaisons générales

Le taux de germination moyen n'est pas différent entre les deux cytotypes africains selon l'analyse ($F = 1,31$; d.l.= 1 ; $p = 0,348$). De même, on ne peut pas accepter l'hypothèse d'une première phase d'adaptation pour ce paramètre, au vu des résultats. En effet, il n'y a pas de différences de taux de germination moyen entre la zone d'origine et les points d'introduction ($F = 0,57$; d.l.= 2 ; $p = 0,611$).

Cependant, l'ANOVA relative à l'ensemble des plants tétraploïdes montre un effet significatif du pays sur le taux de germination ($F = 9,72$; d.l.= 2 ; $p = 0,024$). Après structuration des moyennes, il apparaît que les plants français ont un taux de germination global plus bas que les africains (LSD test : $p = 0,022$), comme le montre la figure 14.

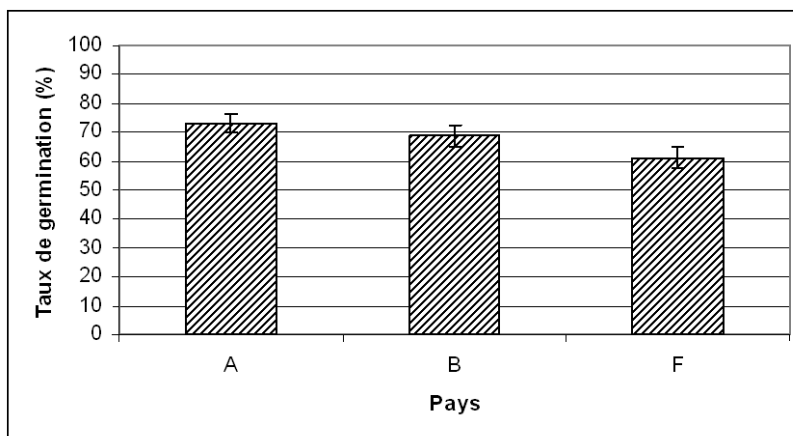


Figure 14 : Taux de germination moyen (avec intervalle de confiance) pour les différents pays (A= Afrique ; B= Belgique ; F= France).

Etude de l'évolution au sein des gradients altitudinaux de la zone d'introduction

Aucune tendance n'est décelée concernant l'évolution du taux de germination le long des zones climatiques de l'aire d'introduction. Aucun coefficient de corrélation n'est significatif (tableau 5) et les ANOVA ne présentent pas d'effets significatifs, ni en Belgique ($F = 0,60$; d.l.= 3 ; $p = 0,650$) ni en France ($F = 2,14$; d.l.= 4 ; $p = 0,213$).

Tableau 5 : Coefficients de corrélation (de Kendall, R de Spearman, r de Pearson) avec l'altitude et les zones climatique, et niveau de probabilité associé (p), pour les différentes variables étudiées au sein des deux transects d'étude. Les coefficients significatifs sont en gras.

| Transect français | | | | | | | |
|--|----|----------------|--------------|---------------|--------------|---------------|--------------|
| Couple de variables | N | Tau de Kendall | p | R de Spearman | p | r de Pearson | p |
| Altitude & Délai de première germination | 10 | 0,477 | 0,055 | 0,640 | 0,046 | 0,476 | 0,165 |
| Altitude & Fenêtre de germination | 10 | 0,135 | 0,587 | 0,255 | 0,476 | 0,194 | 0,591 |
| Altitude & Taux final de germination | 10 | -0,135 | 0,587 | -0,140 | 0,700 | -0,225 | 0,532 |
| Altitude & Délai de floraison (depuis germination) | 10 | -0,449 | 0,070 | -0,578 | 0,080 | -0,654 | 0,040 |
| Altitude & Délai de floraison (depuis semis) | 10 | -0,315 | 0,205 | -0,450 | 0,192 | -0,521 | 0,123 |
| Altitude & Hauteur 1 | 10 | -0,600 | 0,016 | -0,782 | 0,008 | -0,512 | 0,130 |
| Altitude & Hauteur 2 | 10 | -0,477 | 0,055 | -0,652 | 0,041 | -0,350 | 0,321 |
| Altitude & Hauteur 3 | 10 | -0,644 | 0,009 | -0,830 | 0,003 | -0,794 | 0,006 |
| Altitude & Hauteur 4 | 10 | -0,494 | 0,047 | -0,657 | 0,039 | -0,690 | 0,027 |
| Altitude & Volume 1 | 10 | -0,378 | 0,128 | -0,552 | 0,098 | -0,403 | 0,249 |
| Altitude & Volume 2 | 10 | -0,422 | 0,089 | -0,588 | 0,074 | -0,439 | 0,205 |
| Altitude & Volume 3 | 10 | -0,733 | 0,003 | -0,879 | 0,001 | -0,744 | 0,014 |
| Altitude & Volume 4 | 10 | -0,733 | 0,003 | -0,879 | 0,001 | -0,731 | 0,016 |
| Zone & Délai de première germination | 10 | 0,434 | 0,081 | 0,570 | 0,086 | 0,614 | 0,059 |
| Zone & Fenêtre de germination | 10 | 0,072 | 0,773 | 0,210 | 0,561 | 0,242 | 0,500 |
| Zone & Taux final de germination | 10 | -0,167 | 0,502 | -0,148 | 0,683 | -0,148 | 0,683 |
| Zone & Délai de floraison (depuis germination) | 10 | -0,501 | 0,044 | -0,630 | 0,051 | -0,720 | 0,019 |
| Zone & Délai de floraison (depuis semis) | 10 | -0,381 | 0,125 | -0,519 | 0,125 | -0,529 | 0,116 |
| Zone & Hauteur 1 | 10 | -0,613 | 0,014 | -0,763 | 0,010 | -0,688 | 0,028 |
| Zone & Hauteur 2 | 10 | -0,530 | 0,033 | -0,644 | 0,044 | -0,573 | 0,084 |
| Zone & Hauteur 3 | 10 | -0,707 | 0,004 | -0,837 | 0,003 | -0,837 | 0,003 |
| Zone & Hauteur 4 | 10 | -0,596 | 0,016 | -0,728 | 0,017 | -0,815 | 0,004 |
| Zone & Volume 1 | 10 | -0,377 | 0,129 | -0,542 | 0,106 | -0,630 | 0,051 |
| Zone & Volume 2 | 10 | -0,424 | 0,088 | -0,542 | 0,106 | -0,573 | 0,083 |
| Zone & Volume 3 | 10 | -0,801 | 0,001 | -0,886 | 0,001 | -0,861 | 0,001 |
| Zone & Volume 4 | 10 | -0,849 | 0,001 | -0,935 | 0,000 | -0,899 | 0,000 |
| Transect belge | | | | | | | |
| Couple de variables | N | Tau de Kendall | p | R de Spearman | p | r (linéaire) | p |
| Altitude & Délai de première germination | 8 | -0,400 | 0,166 | -0,635 | 0,091 | -0,538 | 0,169 |
| Altitude & Fenêtre de germination | 8 | 0,143 | 0,621 | 0,143 | 0,736 | 0,290 | 0,486 |
| Altitude & Taux final de germination | 8 | -0,400 | 0,166 | -0,587 | 0,126 | -0,561 | 0,148 |
| Altitude & Délai de floraison (depuis germination) | 8 | -0,214 | 0,458 | -0,238 | 0,570 | -0,537 | 0,170 |
| Altitude & Délai de floraison (depuis semis) | 8 | -0,400 | 0,166 | -0,491 | 0,217 | -0,481 | 0,227 |
| Altitude & Hauteur 1 | 8 | 0,357 | 0,216 | 0,429 | 0,289 | 0,478 | 0,231 |
| Altitude & Hauteur 2 | 8 | 0,500 | 0,083 | 0,667 | 0,071 | 0,627 | 0,096 |
| Altitude & Hauteur 3 | 8 | -0,071 | 0,805 | 0,000 | 1,000 | -0,069 | 0,872 |
| Altitude & Hauteur 4 | 8 | -0,500 | 0,083 | -0,667 | 0,071 | -0,626 | 0,097 |
| Altitude & Volume 1 | 8 | 0,143 | 0,621 | 0,143 | 0,736 | 0,387 | 0,343 |
| Altitude & Volume 2 | 8 | 0,143 | 0,621 | 0,214 | 0,610 | 0,192 | 0,648 |
| Altitude & Volume 3 | 8 | 0,071 | 0,805 | 0,071 | 0,867 | -0,212 | 0,614 |
| Altitude & Volume 4 | 8 | -0,357 | 0,216 | -0,476 | 0,233 | -0,581 | 0,131 |
| Zone & Délai de première germination | 8 | -0,432 | 0,134 | -0,663 | 0,073 | -0,541 | 0,166 |
| Zone & Fenêtre de germination | 8 | 0,077 | 0,789 | 0,098 | 0,818 | 0,097 | 0,820 |
| Zone & Taux final de germination | 8 | -0,432 | 0,134 | -0,565 | 0,145 | -0,530 | 0,177 |
| Zone & Délai de floraison (depuis germination) | 8 | -0,154 | 0,593 | -0,195 | 0,643 | -0,490 | 0,218 |
| Zone & Délai de floraison (depuis semis) | 8 | -0,354 | 0,221 | -0,491 | 0,217 | -0,552 | 0,156 |
| Zone & Hauteur 1 | 8 | 0,231 | 0,423 | 0,293 | 0,482 | 0,395 | 0,333 |
| Zone & Hauteur 2 | 8 | 0,463 | 0,109 | 0,683 | 0,062 | 0,656 | 0,078 |
| Zone & Hauteur 3 | 8 | 0,000 | 1,000 | 0,000 | 1,000 | 0,055 | 0,897 |
| Zone & Hauteur 4 | 8 | -0,540 | 0,061 | -0,683 | 0,062 | -0,657 | 0,076 |
| Zone & Volume 1 | 8 | 0,000 | 1,000 | 0,000 | 1,000 | 0,132 | 0,755 |
| Zone & Volume 2 | 8 | 0,077 | 0,789 | 0,146 | 0,729 | 0,176 | 0,676 |
| Zone & Volume 3 | 8 | 0,077 | 0,789 | 0,049 | 0,909 | -0,097 | 0,820 |
| Zone & Volume 4 | 8 | -0,386 | 0,181 | -0,488 | 0,220 | -0,551 | 0,157 |

2. Analyse de la phénologie de floraison

2.1. Délai de floraison depuis la germination

Les premiers plants de Sèneçon ont commencé à fleurir le 2 juin, les derniers le 16 juillet. Le délai moyen de première floraison, depuis germination, est de 83,4 jours (écart-type : 7,6 jours) avec un minimum de 52 et un maximum de 109 jours.

Comparaisons générales

Les comparaisons générales ne révèlent pas de différences de délai de floraison moyen entre cytotypes africains ($F = 5,14$; d.l.=1 ; $p = 0,150$), ni entre zones d'origine et points d'introduction ($F = 0,47$; d.l.= 2 ; $p = 0,662$), ni entre pays pour l'ensemble des plants tétraploïdes ($F = 1,28$; d.l.= 2 ; $p = 0,394$). Les populations ont par contre un effet dans les trois analyses, ce qui à nouveau, n'apporte pas d'éléments de réponses aux questions posées.

Etude de l'évolution au sein des gradients altitudinaux de la zone d'introduction

Le tableau 5 montre qu'il n'y a pas de relation entre le délai de floraison et l'altitude ou la zone climatique concernant le transect belge. Au sein du transect français, au contraire, il existe une relation linéaire décroissante et significative à la fois avec l'altitude ($r = -0,654$; $p = 0,040$) et les zones climatiques ($r = -0,720$; $p = 0,019$; $\tau = -0,501$; $p = 0,044$). Les plants croissant à plus haute altitude ont tendance à fleurir à un âge (depuis la germination) moins avancé. Le graphe de la figure 15 illustre cette tendance.

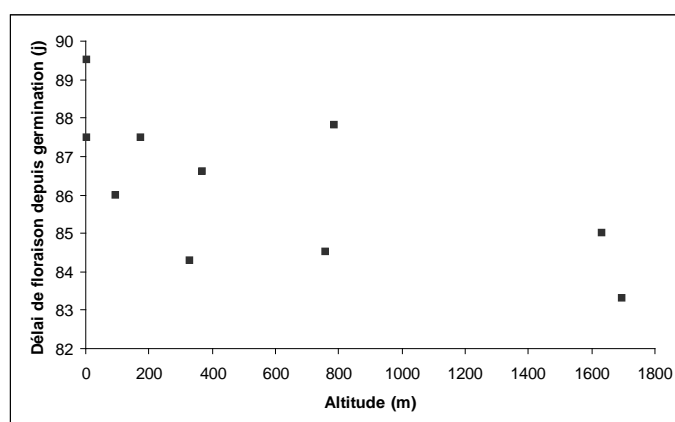


Figure 15 : Evolution du délai de première floraison (depuis germination), en jours, en fonction de l'altitude des populations parentes.

Les analyses de variance ne révèlent par contre pas de différences significatives pour le délai de floraison entre les zones climatiques, au sein de chacun des gradients (Belgique : $F = 0,48$; d.l.= 3 ; $p = 0,716$; France : $F = 2,05$; d.l.= 4 ; $p = 0,226$).

2.2. Délai de floraison depuis le semis

Depuis la date du semis, le délai de germination varie de 77 à 120 jours, avec une moyenne générale et un écart-type respectivement de 96,3 et 6,6 jours.

Comparaisons générales

De nouveau, les comparaisons générales ne dévoilent pas vraiment de différences de délai de floraison entre cytotypes africains ($F = 14,32$; d.l.=1 ; $p = 0,061$), ni entre zone d'origine et points d'introduction ($F = 0,48$; d.l.= 2 ; $p = 0,657$), ni entre pays pour l'ensemble des plants tétraploïdes ($F = 0,96$; d.l.= 2 ; $p = 0,472$).

Etude de l'évolution au sein des gradients altitudinaux de la zone d'introduction

Concernant l'évolution post-invasion, il n'y a plus de corrélation significative entre le délai de floraison depuis semis et l'altitude ou les zones climatiques (tableau 5), même si une tendance comparable à celle observée pour le délai depuis germination semble présente au sein du transect français (figure 16).

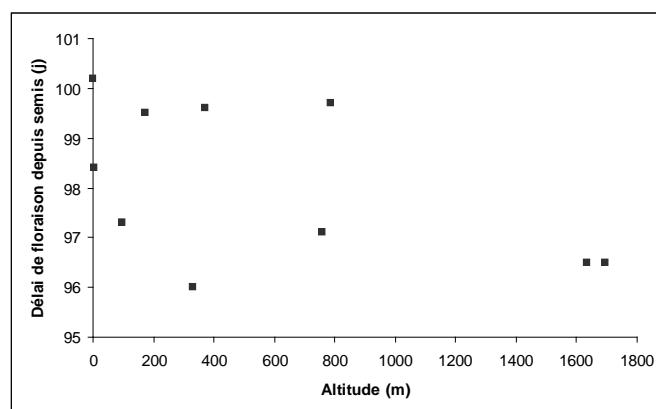


Figure 16 : Evolution du délai de première floraison (depuis semis), en jours, en fonction de l'altitude des populations parentes.

Les analyses de variance ne montrent pas de différences de délai de floraison entre les zones climatiques au sein des pays (Belgique : $F = 1,81$; d.l.= 3 ; $p = 0,285$; France : $F = 0,77$; d.l.= 4 ; $p = 0,589$).

3. Analyse de la taille des plants

3.1. Hauteur du plant

Les plants ont été mesurés quatre fois, à intervalle régulier. Les hauteurs moyennes de l'ensemble des plants valent 13,9 cm le 12 mai (écart-type = 2,8 cm) ; 25,8 cm le 6 juin (écart-type = 4,8 cm) ; 45,1 cm le 3 juillet (écart-type = 7,1 cm) et 60,3 cm le 27 juillet (écart-type = 8,3 cm).

Comparaisons générales

La comparaison des cytotypes, pour les quatre dates, ne dévoile pas de différences (hauteur 1 : $F = 0,57$; d.l. = 1 ; $p = 0,527$; hauteur 2 : $F = 0,90$; d.l. = 1 ; $p = 0,439$; hauteur 3 : $F = 0,69$; d.l. = 1 ; $p = 0,493$; hauteur 4 : $F = 0,89$; d.l. = 1 ; $p = 0,443$), si ce n'est entre populations. De même, aucune différence significative ne permet de valider, pour la hauteur, l'hypothèse d'une première phase d'adaptation telle qu'elle a été définie (hauteur 1 : $F = 1,00$; d.l. = 2 ; $p = 0,460$; hauteur 2 : $F = 6,34$; d.l. = 2 ; $p = 0,077$; hauteur 3 : $F = 0,56$; d.l. = 2 ; $p = 0,622$; hauteur 4 : $F = 0,11$; d.l. = 2 ; $p = 0,901$).

Enfin, la comparaison globale de tous les plants tétraploïdes en fonction du pays est significative pour la première mesure (hauteur 1 : $F = 9,17$; d.l. = 2 ; $p = 0,048$), les plants français étant plus grands que les africains (LSD test : $p = 0,000$), mais cette différence ne perdure pas par la suite (hauteur 2 : $F = 2,13$; d.l. = 2 ; $p = 0,259$; hauteur 3 : $F = 0,74$; d.l. = 2 ; $p = 0,548$; hauteur 4 : $F = 0,281$; d.l. = 2 ; $p = 0,775$).

Etude de l'évolution au sein des gradients altitudinaux de la zone d'introduction

Il n'y a pas de relation significative concernant le transect belge, quelle que soit la date de mesure (tableau 5), et les ANOVA s'y rapportant ne présentent pas de différence significative, sauf pour la deuxième mesure de hauteur (hauteur 1 : $F = 2,82$; d.l. = 3 ; $p = 0,171$; hauteur 2 : $F = 7,50$; d.l. = 3 ; $p = 0,040$; hauteur 3 : $F = 0,78$; d.l. = 3 ; $p = 0,562$; hauteur 4 : $F = 1,28$; d.l. = 3 ; $p = 0,394$). Dans ce cas, les plants des deux zones de Flandre sont plus petits que ceux de la zone d'introduction (LSD test : zones 1 & 3 $p = 0,002$; zones 2 & 3 $p = 0,003$).

En France, les relations avec l'altitude et avec les zones climatiques sont beaucoup plus nettes, comme le montre le tableau 5. Pour la relation avec l'altitude, les coefficients τ de Kendall sont significatifs pour les hauteurs aux dates 1, 3 et 4, les coefficients R de Spearman sont significatifs

pour toutes les dates et les coefficients r de Pearson montrent que la relation linéaire est significative pour les deux dernières dates de mesure (hauteur 1 : $r = -0,512$; $p = 0,130$; $\tau = -0,600$; $p = 0,016$; $R = -0,782$; $p = 0,008$; hauteur 2 : $r = -0,350$; $p = 0,321$; $\tau = -0,477$; $p = 0,055$; $R = -0,652$; $p = 0,041$; hauteur 3 : $r = -0,794$; $p = 0,006$; $\tau = -0,644$; $p = 0,009$; $R = -0,830$; $p = 0,003$; hauteur 4 : $r = -0,690$; $p = 0,027$; $\tau = -0,494$; $p = 0,047$; $R = -0,657$; $p = 0,039$). Tous les coefficients sont négatifs, indiquant clairement une relation décroissante de la hauteur du plant avec l'altitude.

Les mêmes tendances se retrouvent concernant les relations avec les zones climatiques (hauteur 1 : $r = -0,688$; $p = 0,028$; $\tau = -0,613$; $p = 0,014$; $R = -0,763$; $p = 0,010$; hauteur 2 : $r = -0,573$; $p = 0,084$; $\tau = -0,530$; $p = 0,033$; $R = -0,644$; $p = 0,044$; hauteur 3 : $r = -0,837$; $p = 0,003$; $\tau = -0,707$; $p = 0,004$; $R = -0,837$; $p = 0,003$; hauteur 4 : $r = -0,815$; $p = 0,004$; $\tau = -0,596$; $p = 0,016$; $R = -0,728$; $p = 0,017$).

Les résultats des ANOVA sont moins nets, mais montrent des différences significatives pour la troisième date de mesure et marginalement significatives pour la dernière (hauteur 1 : $F = 3,02$; d.l. = 4 ; $p = 0,128$; hauteur 2 : $F = 2,49$; d.l. = 4 ; $p = 0,172$; hauteur 3 : $F = 11,43$; d.l. = 4 ; $p = 0,010$; hauteur 4 : $F = 4,81$; d.l. = 4 ; $p = 0,058$). Ces différences vont évidemment dans le même sens que les régressions : les plants plus proches de la côte méditerranéenne sont plus grands, ceux d'altitude plus petits. Ceci peut être visualisé à la figure 17, montrant les hauteurs moyennes des plants pour chaque zone du transect français.

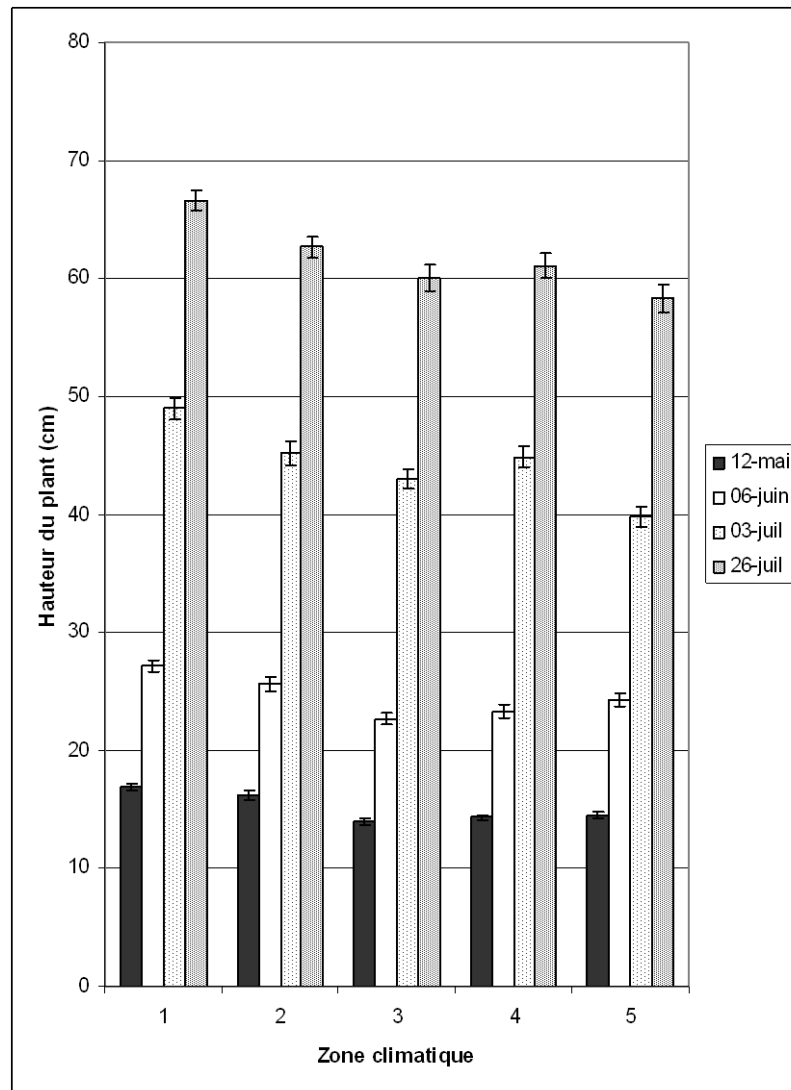


Figure 17 : Hauteurs moyennes des plants (avec intervalles de confiance), pour les quatre dates de mesures, pour les différentes zones du transect français.

3.2. Volume estimé du plant

Les volumes ont été calculés aux quatre mêmes dates que les hauteurs. Les moyennes générales valent 2290 cm³ le 12 mai (écart-type = 1219 cm³) ; 7109 cm³ le 6 juin (écart-type = 4257 cm³) ; 48095 cm³ le 3 juillet (écart-type = 24577 cm²) et 145021 cm³ le 27 juillet (écart-type = 49691 cm³).

Comparaisons générales

La comparaison des cytotypes africains, pour les quatre dates, ne montre des différences que pour le 6 juin (volume 1 : $F = 1,43$; d.l.= 1 ; $p = 0,345$; volume 2 : $F = 15,27$; d.l.= 1 ; $p = 0,008$;

volume 3 : $F = 6,05$; d.l.= 1 ; $p = 0,084$; volume 4 : $F = 1,19$; d.l.= 1 ; $p = 0,379$), alors qu'il n'y a pas de distinctions aux trois autres dates. Il n'y a donc pas de tendance globale et constante concernant la croissance en volume des cytotypes.

L'hypothèse d'une première phase d'adaptation, pour le volume des plants à une date donnée, ne peut de nouveau pas être admise. En effet si l'une des ANOVA dévoile une différence marquée le 6 juin (volume 3 : $F = 2,59$; d.l.= 2 ; $p = 0,178$), la structuration des moyennes révèle que la différence se situe entre plants français et belges, pas entre européens et africains. Les autres ANOVAs ne présentent pas de différences significatives (volume 1 : $F = 0,65$; d.l.= 2 ; $p = 0,579$; volume 2 : $F = 9,04$; d.l.= 2 ; $p = 0,024$; volume 4 : $F = 2,36$; d.l.= 2 ; $p = 0,233$).

Enfin, la comparaison globale de tous les plants tétraploïdes en fonction du pays ne renseigne aucune différence significative, quelle que soit la date de prises de mesure (volume 1 : $F = 7,50$; d.l.= 2 ; $p = 0,060$; volume 2 : $F = 0,88$; d.l.= 2 ; $p = 0,488$; volume 3 : $F = 1,04$; d.l.= 2 ; $p = 0,447$; volume 4 : $F = 2,22$; d.l.= 2 ; $p = 0,252$).

Etude de l'évolution au sein des gradients altitudinaux de la zone d'introduction

Il n'y a pas de relation entre volume du plant d'une part et altitude ou zone climatique d'autre part, au sein du transect belge (tableau 5). De plus, les ANOVA s'y rapportant ne montrent pas de différence significative (volume 1 : $F = 0,60$; d.l.= 3 ; $p = 0,648$; volume 2 : $F = 5,97$; d.l.= 3 ; $p = 0,058$; volume 3 : $F = 0,28$; d.l.= 3 ; $p = 0,836$; volume 4 : $F = 0,84$; d.l.= 3 ; $p = 0,537$).

En France par contre, on observe une relation décroissante entre le volume des plants et l'altitude. Cette relation est d'abord très peu marquée : seule la première ANOVA, marginalement significative (volume 1 : $F = 4,93$; d.l.= 4 ; $p = 0,055$), indique que les plants d'origine plus méditerranéenne (zone 1 et 2) sont plus volumineux.

Mais à partir du 3 juillet, la relation linéaire devient significative avec l'altitude (volume 3 : $r = 0,744$; $p = 0,014$; $\tau = -0,733$; $p = 0,003$; $R = -0,879$; $p = 0,001$; volume 4 : $r = 0,731$; $p = 0,016$; $\tau = -0,733$; $p = 0,003$; $R = -0,879$; $p = 0,001$) et très hautement significative avec les zones climatiques (volume 3 : $r = 0,861$; $p = 0,001$; $\tau = -0,801$; $p = 0,001$; $R = -0,886$; $p = 0,001$; volume 4 : $r = 0,899$; $p = 0,000$; $\tau = -0,849$; $p = 0,001$; $R = -0,935$; $p = 0,000$). Les coefficients de Spearman et Kendall sont aussi alors, tous, très hautement significatifs. De plus, les ANOVAs correspondant à ces dates sont significatives (volume 3 : $F = 5,94$; d.l.= 4 ; $p = 0,039$; volume 4 : $F = 31,70$; d.l.= 4 ; $p = 0,001$), renforçant encore l'indication d'une relation décroissante entre le volume et l'altitude des populations-parentes. Cette relation peut être visualisée à la figure 18.

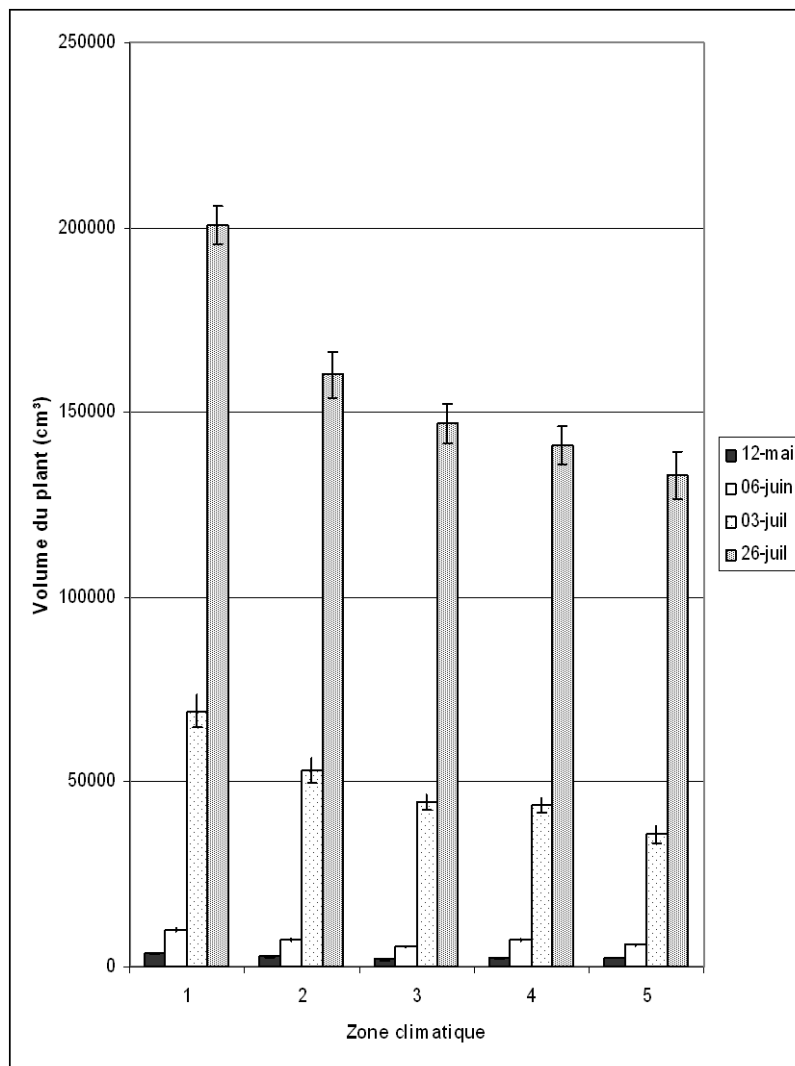


Figure 18 : Volumes moyens des plants (avec intervalles de confiance), pour les quatre dates de mesures, pour les différentes zones du transect français.

PARTIE 4 : DISCUSSION

1. Comparaison entre cytotypes

Les résultats montrent qu'il n'y a globalement pas, pour les caractères étudiés, de différence entre les cytotypes. Une seule différence a été décelée dans la croissance en volume, mais celle-ci ne semble pas perdurer dans le temps. On ne peut donc pas, sur base de ces chiffres, apporter de réponse directe quant à la raison de l'absence des diploïdes en Europe, pourtant avérée (Lafuma *et al.*, 2003). Les diploïdes montrent en effet un taux de survie comparable aux autres plants, germent correctement puis se développent bien.

La raison de leur absence dans la zone d'invasion se trouve donc ailleurs, et l'étude prévue d'autres traits d'histoires de vie pourrait apporter des explications. Ainsi, seront notamment considérés dans la suite de l'étude : le taux de survie pendant l'hiver, le succès reproducteur (production totale de diaspore sur une saison de végétation) et les capacités de dispersion. Les capacités de survie en hiver pourraient apporter une explication simple, s'il s'avère que les plants diploïdes ne se développent plus le printemps prochain.

Un autre hypothèse, expliquant que Lafuma *et al.* (2003) n'ait pas trouvé de diploïdes en Europe pourrait être la suivante. Il est possible que lors de l'introduction de l'espèce en France et en Belgique, les deux cytotypes aient été introduits mais en proportions très différentes : selon la zone de provenance, les diaspores introduites auraient été surtout tétraploïdes. Dès lors, les quelques plants diploïdes introduits se seraient retrouvés isolés dans des populations très majoritairement tétraploïdes, et les pertes de fitness liées à l'effet de fondation et la consanguinité auraient été beaucoup plus fortes pour ce cytotype, qui ne se serait pas maintenu. De plus dans une telle situation, une compétition pour le pollen « compatible » aurait pu avoir lieu : les plants diploïdes étant « noyés » dans une masse de pollen tétraploïdes, leurs descendants triploïdes, stériles, n'auraient pas permis le maintien du cytotype.

2. Comparaison entre continents

La comparaison des plants tétraploïdes présents d'une part en Afrique et d'autre part à Mazamet et Verviers ne valident pas l'hypothèse d'une première phase d'adaptation pour les traits étudiés. Si l'on prend en compte l'ensemble des populations de France, par rapport à celles d'Afrique, une différence existe cependant pour le taux de germination. Ce taux, de l'ordre de 12 % plus bas sur le territoire français, est cependant difficile à interpréter biologiquement.

En effet, ceci ne semble pas être à mettre en relation avec une perte de diversité génétique au sein de la zone française pour plusieurs raisons : la différence est faible en valeur absolue ; l'étude de Lafuma (2003) ne met pas de différence de variabilité génétique en évidence entre les deux zones et enfin ; cette différence ne se retrouve pas pour les autres caractères quantitatifs étudiés. Les plants français ont notamment une croissance similaire aux autres plants du jardin expérimental. Une autre explication serait que les conditions environnementales rencontrées lors de la germination dans le jardin commun étaient moins favorables aux plants français, notamment d'origine méditerranéennes, suite aux conditions climatiques relativement froides. Néanmoins si cette hypothèse était avérée, on devrait s'attendre à observer des différences de taux de germination entre les zones climatiques du transect français. Les plants originaires des zones de montagne devraient par exemple mieux germer que les plants de zones plus douces (exemple : côte Narbonnaise), ce qui n'est pas le cas. Les conditions de récolte et de stockage des graines ne sont, *a priori*, pas non plus la cause de cette différence. L'échantillonnage des diaspores en France s'est faite dans des conditions optimales, meilleures encore qu'en Belgique (temps sec, populations en pleine fructification). Toutes les graines ont été récoltées dans des conditions semblables et stockées dans les mêmes conditions. De plus, le tri des propagules au binoculaire assure que les graines utilisées n'étaient pas endommagées.

Idéalement, l'analyse des capacités de germinations de différentes populations élevées en jardins communs doit se faire sur les graines produites dans ce jardin, afin d'éviter un éventuels « pré-conditionnement » *in situ*, pendant la production des graines (Baskin ; Baskin, 1998). Quoiqu'il en soit, donc, les données supplémentaires qu'apportera la suite de l'étude devraient permettre de faciliter l'interprétation de ce résultat étonnant.

A part cela, très peu d'éléments corroborent la thèse d'une première phase d'adaptation lors de la naturalisation, liée au climat, qui expliquerait les capacités d'invasion de l'espèce en Europe de l'ouest. Pour les caractères étudiés dans cette étude, la plasticité phénotypique de l'espèce est donc à mettre en relation avec son succès sur notre continent. *S. inaequidens* ne semble pourtant pas être une plante envahissant simplement grâce à une grande plasticité (*general purpose genotype*). En effet :

- Il montre des adaptations locales au sein de la zone d'introduction, concernant la croissance ainsi que les délais de germination et de floraison (voir section suivante)
- Il présente très peu de possibilités de reproduction autogame (Lopez-Garcia ; Maillet, 2000)
- La variabilité génétique semble importante. Par exemple bien que la morphologie ne puisse être mise en relation directe avec les capacités d'invasion, les photos de la figure 19 illustre la variabilité au sein de l'espèce



Figure 19 : Variations morphologiques entre jeunes plants du jardins, d'origines différentes.

L'absence de différence de taille (hauteur et volume) n'infirme pas l'hypothèse EICA (*Evolution of Increased Competitive Ability*). Elle ne la confirme pas non plus. Il aurait fallu suivre des plants dans la zone d'origine, ou recréer des conditions de prédation identiques à celles rencontrées là-bas, pour la tester. Ceci ne pouvait être envisagé dans le cadre de ce travail.

L'hypothèse des niches écologiques vides (*Empty Niche hypothesis*) ne peut être rejetée non plus, d'autant que celle-ci n'exclut pas explicitement les événements évolutifs lors de l'invasion. Car si cette hypothèse est critiquée par certains auteurs suite au manque de validations empiriques (Prieur-Richard ; Lavorel, 2000), elle est conceptuellement recevable. Maillet (1997) a notamment montré que les invasions récentes en France méditerranéenne ont principalement concerné des

annuelles estivales, une niche faiblement utilisée par la flore native. Si la plante envahit une niche vide, elle ne devrait en principe pas changer la structure des écosystèmes ou elle se répand (Simberloff, 1981), ce qui n'est pas souvent le cas les plantes invasives dont les impacts ont été bien étudiés (Holmes ; Cowling, 1997 ; Kwiatkowska *et al.*, 1997). Pour le Sénéçon du Cap néanmoins, les impacts renseignés dans la littérature ne concernent pas les effets sur les communautés végétales (Sheppard *et al.*, 2006). De fait, l'espèce envahit principalement les bords de routes, les voies ferrées, les parkings, les terroirs, etc. Pionnière par excellence, elle colonise les zones mises à nu ou restant nues. Les communautés lésées sont donc soit très jeunes soit en devenir, et composées d'espèces elles aussi pionnières. Or ces espèces ne manquent pas de nouveaux habitats, vu les perturbations croissantes de notre environnement par les activités humaines. Etant donné la faible occupation végétale des zones envahies par le Sénéçon, l'hypothèse liée à un succès invasif par allélopathie (*Novel Weapons hypothesis*) est peu probable, mais pas exclue. Des capacités allélopathiques ont notamment été montrées chez *Senecio jacobea* L. (Ahmed ; Wardle, 1994).

En attendant les prochaines données récoltées dans le jardin expérimental et de nouvelles recherches sur les impacts du Sénéçon sur les communautés, ainsi que sur ses propriétés allélopathiques, on ne peut catégoriquement choisir aucune hypothèse.

Il faut noter par ailleurs que la base de comparaison des plants européens par rapport à l'Afrique n'est constituée que de deux populations, représentée au total par 40 individus. Une base de comparaison plus large aurait peut-être été souhaitable, si plus de populations africaines avaient pu être considérées dans l'expérience.

3. Evolution au sein de la zone d'introduction

Si les différences entre continents et cytotypes ne sont pas évidentes, la différenciation de l'espèce lors de son invasion en Europe est au contraire claire. Elle se marque au niveau du transect français et peut être reliée à l'altitude. Etant donnée cette relation avec l'élévation, on peut interpréter le fait que la relation ne soit pas claire en Belgique par un transect belge nettement moins contrasté et des différences d'altitude bien moins importantes. Les variations de conditions climatiques rencontrées entre la côte méditerranéenne et les cols d'altitude pyrénéens sont en effet plus marquées qu'entre la côte belge et l'Ardenne.

L'analyse des données relatives au transect français révèle des différenciations au niveau de la germination, de la phénologie de la floraison et de la taille de développement. Plus les populations parents sont basse en altitude, plus les plantules émergent tôt. Ceci est surtout évident pour les deux

zones plus basses que la zone d'introduction (F1 : côte méditerranéenne et F2 : Minervois). Les différences, si elle sont donc avérées, ne sont néanmoins que de l'ordre de 1 ou 2 jours et ont peu de répercussions sur le développement de la plante. Les études mettant en relation l'altitude et la germination traitent en général du taux de germination (Holm, 1994 ; Ramirez *et al.*, 2006 ; Vera, 1997). Cependant il a été montré pour *Grayia brandegei* Gray. (Chenopodiaceae), *Penstemon* spp. (Scrophulariaceae) et *Artemisia tridentata* Nutt. (Asteraceae) qu'en conditions homogènes, des graines issues de populations connaissant des conditions hivernales plus rigoureuses avaient un délai de germination plus long que celles issues de population à climat hivernal plus doux (Meyer ; Kitchen, 1994 ; Meyer ; Monsen, 1991 ; Meyer ; Monsen, 1992 ; Meyer ; Pendleton, 1990). Ces résultats sur l'adaptation germinative au climat sont en accord avec nos observations.

Si les plants originaire de basse altitude germent plus tôt, il fleurissent par contre à un âge plus tardif (depuis germination). On ne peut cependant pas vraiment dire qu'ils fleurissent plus tard, car la tendance n'est pas significative depuis le semis. Sachant que la floraison du Sénéçon, très étalée sur l'année, est indépendante de la photopériode (Dajoz, 1996), celle-ci a forcément une base génétique (Larcher, 2003). Savoir si elle est conditionnée par l'âge du plant ou par sa taille est difficile dans cette étude, car ces deux facteurs sont fortement corrélés. Il aurait fallu mesurer chaque plant le jour de sa première floraison, ce qui pourra être envisagé la saison prochaine. Quoiqu'il en soit, on peut interpréter la tendance mise en évidence en considérant les plants d'altitude. Ceux-ci, pour maintenir un fitness élevé, doivent réaliser leur cycle de développement et produire un maximum de descendants sur une période de végétation courte, et d'autant plus courte qu'ils ont une germination plus tardive. Dès lors, on comprend aisément l'intérêt adaptatif d'une floraison à un âge précoce chez ces individus. Ce propos peut être nuancé par le fait que la période de végétation est également raccourcie en région méditerranéenne à cause de la sécheresse estivale, et que la production de fleurs est très ralentie en été (Alleaume-Benharira, 2005). Le Sénéçon du Cap est cependant une plante très résistante aux conditions hydriques difficiles et la présence de deux pics de floraisons n'est pas exclusif à la région méditerranéenne, puisqu'elle a été mise en évidence pour la Belgique (Pieret, 2004). Les données relative aux succès reproducteur, encore en cours de récolte, apporteront d'autres éléments d'interprétation de la relation mise en évidence.

Enfin, il existe aussi une relation décroissante entre la taille des plants, en hauteur et en volume, et l'altitude. En zone tempérée, les facteurs environnementaux tels que pression atmosphérique, teneur en CO₂, température et durée de la période de végétation diminuent avec l'altitude, alors que les précipitations, la fréquence des gelées pendant la saison de végétation et le rayonnement solaire tendent à augmenter. Ceci rend en général les conditions de croissances plus sévères, pour les plantes, en haute altitude (Körner, 2003 ; Mooney ; Billings, 1965 ; Pyke ; Kirkpatrick, 1994). En réponse à cela, les plantes d'altitude doivent allouer plus de ressources à la

croissance végétative pour atteindre un même niveau de développement que ceux de plaine, surtout dans le jeune âge, et produire alors moins de diaspores, allouant moins de ressources à la reproduction (Kozłowski, 1992 ; Roach ; Gampe, 2004 ; Wesselingh *et al.*, 1997). Si l'on retourne le raisonnement, pour continuer à produire beaucoup de diaspores et maintenir son fitness, un plant qui s'adapte aux conditions d'altitude doit allouer moins de ressources à sa croissance et rester plus petit. Il y aura donc lieu, dans la suite de l'expérience, de voir si le *trade-off* entre croissance et production de propagules a bien évolué dans le sens d'une réallocation à la reproduction chez les plants d'altitude. Un tel phénomène a été montré en Suède pour *Ranunculus acris* L. (Ranunculaceae) (Hemborg ; Karlsson, 1998) : les plants d'altitude sont plus petits et allouent une plus grande partie de leur biomasse à la reproduction. Cette hypothèse pourra être testée dans notre cas. La littérature renseigne une autre étude, menée en Pologne sur *Picea abies* (L.) Karst. (Pinaceae), pour laquelle une diminution de la taille des plants et du volume de la tige avec l'altitude est aussi observée (Oleksyn *et al.*, 1998). Cette diminution est mise en relation avec une augmentation de l'allocation de la biomasse aux racines et une activité métabolique plus importante.

Bref, tous les mécanismes de l'évolution de *S. inaequidens* lors de son invasion en France ne peuvent pas encore être identifiés avec certitude. Il est nécessaire de poursuivre les mesures dans le jardin expérimental, notamment concernant l'*output* reproductif et la biomasse. Par ailleurs, des caractérisations des populations *in situ* (taille moyenne des individus, date de floraison, taille à la floraison) permettraient de voir si la variation phénotypique est bel et bien observée au sein de la zone d'introduction.

Quoiqu'il en soit, la présente étude a mis en évidence une base génétique pour les variations de taille et de phénologie au sein de l'aire d'introduction. Les populations françaises, issues d'une même source d'introduction, diffèrent pour ces traits d'histoire de vie selon une variation clinale avec l'altitude et les zones climatiques graduelles du transect. Le facteur explicatif réel de cette variation, celui induisant la sélection, n'est peut-être pas directement l'altitude mais un facteur climatique très fortement corrélé à celle-ci. Les différences sont liées à des processus évolutifs ayant eu lieu sur une période de l'ordre du siècle, voire moins, et suggère donc un phénomène d'évolution rapide. La colonisation du territoire français a en effet réellement commencé dans les années 1950. Etant donné les introductions indépendantes et limitées, il existe un lien de parenté entre les populations du gradients. Le mécanisme ayant mené à une différenciation clinale de l'espèce après introduction implique l'apparition de nouveaux génotypes adaptés par mutation ou recombinaison, suivie d'une mortalité et d'une reproduction différentielle au sein des populations, en rapport avec la sélection. Comme cette sélection peut être relié avec l'altitude et les différentes zones climatiques envahies, les présents résultats tendent à illustrer que l'espèce est capable de s'adapter aux nouveaux climats

rencontrés. Dans un contexte de changement climatique global, ceci est de première importance pour les perspectives de gestion à long terme.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

L'étude préliminaire des traits d'histoire de vie de *S. inaequidens*, liés à la germination, la croissance et la phénologie, ont mis plusieurs tendances en évidence quant à l'aspect évolutif de l'invasion. Premièrement, il a été montré qu'à ce stade, on ne décèle pas (ou très peu) de différences entre plants originaires d'Afrique et d'Europe. L'hypothèse d'une première phase d'adaptation lors de la naturalisation n'est donc pas soutenue par nos résultats. Parallèlement, on ne voit pas de différences claires entre les deux cytotypes africains, diploïdes et tétraploïdes. Les caractères traités ne permettent donc pas d'expliquer l'absence du cytotype diploïde en Europe.

Deuxièmement, des variations de taille et de phénologie ont été montrées au sein de l'aire d'introduction. Elles se retrouvent le long du transect situé dans le sud de la France, mais pas en Belgique où le gradient est moins contrasté. Ces variations ont une base génétique et sont apparemment le résultat d'adaptations locales, suite à des pressions de sélections contrastées dans les différents milieux envahis. Elles peuvent d'ailleurs être mises en relation avec les variations d'altitude et de zone climatique le long du transect, ce qui implique que l'agent de sélection est très fortement corrélé à l'altitude. Comme ces adaptations sont survenues sur des temps relativement courts, on pourra parler d'un phénomène d'évolution rapide. Les plants dont la population d'origine est plus en altitude germent plus tard, fleurissent à un âge plus précoce et ont une taille (hauteur, volume) plus petite que les plants provenant de zones plus basses. Les possibilités d'adaptation rapide à des variations de climat, chez une espèce exotique invasive, montrent qu'il est important d'intégrer une approche évolutive dans les planifications de gestion à long terme de ces espèces problématiques.

Si les pressions de sélection ayant agi sur le Sénéçon sont fortement corrélées à l'altitude, ce paramètre n'est cependant pas nécessairement la cause même de l'évolution. Les effets de l'élévation rassemblent en fait les effets de divers facteurs écophysiologiques tels que la température moyenne, les précipitations, la durée de la période de végétation ou la date des premiers jours de gel. Une analyse plus fine, selon chacune de ces variables, permettra de mieux comprendre le patron de variation observé. Pour cela, des données de stations météorologiques proches de chacune des populations échantillonnées vont être acquises et traitées de façon comparable à celle développée ici pour l'altitude.

Par ailleurs, la croissance et la phénologie ne sont pas les seuls éléments susceptible d'évoluer lors de l'invasion. Il est par exemple prévu de suivre le succès reproducteur de l'espèce. Ceci permettra d'analyser l'existence, et l'éventuelle modification, de compromis (*trade-offs*) entre croissance et reproduction. Pour estimer le succès reproducteur, le nombre de capitules présents sur chaque plant est déjà comptabilisé de façon régulière. De plus, des capitules en fruits sont récoltés, sur lesquels le nombre d'akènes sera déterminé précisément. L'analyse morphologique de ces akènes pourra par ailleurs servir à analyser la variation des capacités de dispersion.

Il est également prévu, dans un avenir proche, de réaliser des croisement contrôlés au sein du jardin expérimental. Ceci afin d'obtenir des descendant « purs » de chaque population. Ces descendants serviront à tester, *ex situ*, différentes hypothèses quant à la résistance des plants au froid, à la sécheresse, etc. selon les résultats obtenus dans les autres parties de l'étude.

Enfin, dans un avenir plus éloigné, d'autres jardins expérimentaux pourront être mis en place. Les plus pertinents pour notre étude seraient des jardins de transplantation réciproque (*reciprocal transplants*), car ceux-ci permettent de bien mieux interpréter les variations observées entre les origines, face au climat. Ce genre d'expérience nécessitant des collaborations entre plusieurs unités de recherches distantes l'une de l'autre, il est difficile de dire à ce jour quelles seront les possibilités d'implantation de jardins expérimentaux. Si l'on se concentre sur des comparaisons entre continents, un jardin expérimental en Afrique du Sud est nécessaire. Si l'on suit plutôt l'évolution de l'espèce hors de sa zone d'origine, des transplantations entre zones d'altitude très différentes sont à prévoir. Dans ces jardins, ne seraient suivies que les variables pour lesquelles des différenciations génétiques ont été validées par le jardin commun présenté dans ce document.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ahmed M., Wardle DA. (1994). Allelopathic potential of vegetative and flowering ragwort (*Senecio jacobaea* L.) plants against associated pasture species. *Plant and soil* **164** (1), 61-68.
- Alleaume-Benharira M. (2005). *Etude théorique et expérimentale de l'évolution des aires de répartition des espèces dans un contexte de changement globaux*. PhD Thesis. Montpellier University II, Montpellier.
- Baker HG. (1965). Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker HG., Stebbins GL. (eds.). *The genetics of colonizing species*. New York: Academic press.
- Baker HG. (1974). The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* **7**, 1-24.
- Barrett SCH., Husband BC. (1990). Genetics of plant migration and colonization. In: Brown AHD., Clegg MT., Kahler AL., Weir BS. (eds.). *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*. Sunderland: Sinauer.
- Barrett SCH., Richardson BJ. (1986). Genetic attributes of invading species. In: Groves RH., Burdon JJ. (eds.). *Ecology of biological invasions: an Australian perspective*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Baskin CC., Baskin JM. (1998). *Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. San Diego: Academic Press.
- Bennett MD., Leitch IJ., Hanson L. (1998). DNA amounts in two samples of angiosperm weeds. *Annals of Botany* **82**, 121-134.
- Blamey M., Grey-Wilson C. (1989). *La Flore d'Europe Occidentale*. Paris: Arthaud.
- Blossey B., Notzold R. (1995). Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants - a Hypothesis. *Journal of Ecology* **83** (5), 887-889.
- Booth BD., Murphy SD., Swanton CJ. (2003). *Weed ecology in natural and agricultural systems*. Wallingford: CABI Publishing.
- Bossdorf O., Prati D., Auge H., Schmid B. (2004). Reduced competitive ability in an invasive plant. *Ecology Letters* **7** (4), 346-353.
- Brennenstul G. (1995). *Senecio inaequidens* DC. bei Salzwedel - Neu für Sachsen - Anhalt. *Floristische Rundbriefe* **29**, 181-183.
- Brooks ML. (1999). Habitat invasibility and dominance by alien annual plants in the Western Mojave Desert. *Biological Invasions* **1** (4), 325 - 337.
- Brown AHD., Marshall DR. (1981). Evolutionary changes accompanying colonization in plants. In: Scudder GGE., Reveal JL. (eds.). *Evolution today*. Pittsburgh: Carnegie-Mellon University.
- Buckley YM., Downey P., Fowler SV., Hill R., Memmot J., Norambuena H., Pitcairn M., Shaw R., Sheppard AW., Winks C., Wittenberg R., Rees M. (2003). Are invasives bigger? A global study of seed size variation in two invasive shrubs. *Ecology* **84** (6), 1434-1440.
- Buschmann H., Edwards PJ., Dietz H. (2005). Variation in growth pattern and response to slug damage among native and invasive provenances of four perennial Brassicaceae species. *Journal of Ecology* **93** (2), 322-334.
- Callaway RM., Aschehoug ET. (2000). Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science (Washington)* **290** (5491), 521 - 523.

- Carroll SP., Dingle H. (1996). The biology of post-invasion events. *Biological Conservation* **78**, 207-214.
- Cordell S., Goldstein G., Mueller-Dombois D., Webb D., Vitousek PM. (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 MJ. (1987). What makes a community invisable? In: Gray AJ., Crawley MJ., Edwards PJ. (eds.). *Colonization, succession and stability*. Oxford: Blackwell.
- Cronck QCB., Fuller JL. (2001). *Plant invadres: The threat to natural ecosystems*. London and Sterling.
- Crooks JA., Soule ME. (1999). Lag times in population explosions of invasive species: causes and implications. In: *Invasive species and biodiversity management. Based on papers presented at the Norway/United Nations (UN) Conference on Alien Species, 2nd Trondheim Conference on Biodiversity, Trondheim, Norway, 1-5 July 1996*.
- Dajoz R. (1996). *Précis d'écologie*. Paris: Dunod.
- Davis MA., Thomson K. (2001). Invasion terminology: Should ecologists define their terms differently than others? No, not if we want to be of any help. *Bulletin of the Ecological Society of America* **82** (3), 206.
- Dimitrakopoulos PG., Galanidis A., Siamantziouras ASD., Troumbis AY. (2005). Short-term invasibility patterns in burnt and unburnt experimental Mediterranean grassland communities of varying diversities. *Oecologia* **143** (3), 428 - 437.
- Ellstrand NC., Schierenbeck KA. (2000). Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? In: *Variation and evolution in plants and microorganisms: toward a new synthesis 50 years after Stebbins. Proceedings of a colloquium, Irvine, California, USA, 27-29 January, 2000*.
- Elton CS. (1958). *The ecology of invasions*. London: Methuen.
- Ernst WHO. (1998). Invasion, dispersal and ecology of the South African neophyte *Senecio inaequidens* in the Netherlands: from wool alien to railway and road alien. *Acta Botanica Neerlandica* **47** (1), 131-151.
- Fine PVA. (2002). The invasibility of tropical forests by exotic plants. *Journal of Tropical Ecology* **18** (5)
- Fowler SV., Harman HM., Memmott J., Paynter Q., Shaw R., Sheppard AW., Syrett P. (1996). Comparing the population dynamics of broom, *Cytisus scoparius*, as a native plant in the United Kingdom and France and as an invasive alien weed in Australia and New Zealand. In: *Proceedings of the 9th international symposium on biological control of weeds, Stellenbosch, South Africa, 19-26 January 1996*.
- Grotkopp E., Rejmanek M., Rost TL. (2002). Toward a causal explanation of plant invasiveness: Seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *American Naturalist* **159** (4), 396-419.
- Guillerm JL., Floc'h El., Maillet J., Boulet C. (1990). The invading weeds within the Mediterranean Basin. In: di Castri F., Hansen AJ., Debussche M. (eds.). *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Hänfling B., Kollmann J. (2002). An evolutionary perspective on invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **17**, 545-546.
- Hemborg AM., Karlsson PS. (1998). Altitudinal variation in size effects on plant reproductive effort and somatic costs of reproduction. *Ecoscience* **4** (4), 517-525.
- Hierro JL., Maron JL., Callaway RM. (2005). A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology (Oxford)* **93** (1), 5-15.

- Hiesey WM., Milner HW. (1965). Physiology and ecological races and species. *Annual Review of Plant Physiology* **16**, 203-213.
- Holm SO. (1994). Reproductive patterns of *Betula pendula* and *B. pubescens* coll. along a regional altitudinal gradient in northern Sweden. *Ecography* **17** (1), 60-72.
- Holmes PM., Cowling RM. (1997). The effects of invasion by *Acacia saligna* on the guild structure and regeneration capabilities of South African fynbos shrublands. *Journal of Applied Ecology* **34** (2), 317-332.
- Imbert E., Escarre J., Lepart J. (1999). Local adaptation and non-genetic maternal effects among three populations of *Crepis sancta* (Asteraceae). *Ecoscience* **6** (2), 223-229.
- Jäger EJ. (1988). Möglichkeiten der Prognose synanthroper Pflanzenausbreitungen. *Flora* **180**, 101-131.
- Kolar CS., Lodge DM. (2001). Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* **16** (4), 199-204.
- Kollmann J., Banuelos MJ. (2004). Latitudinal trends in growth and phenology of the invasive alien plant *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae). *Diversity and Distributions* **10** (5/6), 377-385.
- Körner C. (2003). *Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Berlin: Springer-Verlag.
- Kowarik I. (1995). Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In: *Plant invasions: general aspects and special problems. Workshop held at Kostelec nad Cernými lesy, Czech Republic, 16-19 September 1993*.
- Kozłowski J. (1992). Optimal allocation of resources to growth and reproduction: implications for age and size at maturity. *Trends in Ecology & Evolution* **7** (15-19)
- Kuffer C., Edwards PJ., Fleischmann K., Schumacher E., Dietz H. (2003). Invasion of woody plants into the Seychelles tropical forests: habitat invasibility and propagule pressure. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH* **69**, 65-75.
- Kuhbier H. (1977). *Senecio inaequidens* DC. ein Neubürger der nordwestdeutschen flora. *Abhandlungen. Naturwissenschaftlicher Verein zu Bremen* **38**, 383-396.
- Kwiatkowska AJ., Spalik K., Michalak E., Palinska A., Panufnik D. (1997). Influence of the size and density of *Carpinus betulus* on the spatial distribution and rate of deletion of forest-floor species in thermophilous oak forest. *Plant Ecology* **129** (1), 1-10.
- Lafuma L. (2003). *L'invasion de Senecio inaequidens (Asteraceae) en Europe: une approche évolutive*. PhD thesis. Montpellier University II, Montpellier.
- Lafuma L., Balkwill K., Imbert E., Verlaque R., Maurice S. (2003). Ploidy level and origin of the European invasive weed *Senecio inaequidens* (Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution* **243** (1/2), 59-72.
- Larcher W. (2003). *Physiological plant ecology*. Berlin: Springer-Verlag.
- Lavelle S., Prieur-Richard AH., Grigulis K. (1999). Invasibility and diversity of plant communities: from patterns to processes. *Diversity & Distributions* **5** (1/2), 41-49.
- Lebeau J., Duvignaud J., Delvosalle L., Depasse S. (1978). *Senecio inaequidens* DC., *S. vernalis* WALDST. et *S. squalidus* L., trois Sénéçons adventices en voie d'extension progressive et de naturalisation en Belgique. *Natura Mosana* **31** (1), 28-36.
- Lee CE. (2002). Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology & Evolution* **17** (8), 386-391.
- Leger EA., Rice KJ. (2003). Invasive California poppies (*Eschscholzia californica* Cham.) grow larger than native individuals under reduced competition. *Ecology Letters* **6** (3), 257-264.
- Levin DA. (1983). Polyploidy and Novelty in Flowering Plants. *American Naturalist* **122**, 1-25.

- Levine J., D'Antonio C. (1999). Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* **87**, 15-26.
- Lopez-Garcia MC., Maillet J. (2000). XIeme colloque international sur la biologie des mauvaises herbes.
- Lopez-Garcia MC., Maillet J. (2004). Biological characteristics of an invasive African species. *Biological Invasions* **7** (2), 181-194.
- Lousley JE. (1961). A census list of wool alien found in Britain, 1946-1960. *Proceedings of the Botanical Society of the British Isles* **4**, 221-247.
- Lumaret R. (1988). Adaptive strategies and ploidy levels. *Oecologia plantarum* **9**, 83-93.
- MacArthur RH. (1972). *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. New York: Harper & Row.
- Mack RN., Simberloff D., Lonsdale WM., Evans H., Clout M., Bazzaz FA. (2000). Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. *Ecological Applications* **10** (3), 689-710.
- Maillet J. (1997). Caractéristiques bionomiques des mauvaises herbes d'origine américaine en France. *Monographia Del Jardin Botanico de Cordoba* **5**, 99-120.
- Maron JL., Vila M. (2001). When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* **95**, 361-373.
- Maron JL., 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 JL., Vila M., Bommarco R., Elmendorf S., Beardsley P. (2004b). Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs* **74**, 261-280.
- Meyer SE., Kitchen SG. (1994). Habitat-correlated variation in seed germination response to chilling in *Penstemon* section *Glabri* (Scrophulariaceae). *American Midland Naturalist* **132** (2).
- Meyer SE., Monsen SB. (1991). Habitat-correlated variation in mountain big sagebrush (*Artemisia tridentata* ssp. *vaseyana*) seed germination patterns. *Ecology* **72** (2).
- Meyer SE., Monsen SB. (1992). Big sagebrush germination patterns: subspecies and population differences. *Journal of Range Management* **45** (1).
- Meyer SE., Pendleton RL. (1990). Seed germination biology of spineless hopsage: between-population differences in dormancy and response to temperature. *General Technical Report - Intermountain Research Station, USDA Forest Service* (No. INT-276).
- Milbau A., Nijs I. (2004). The role of species traits (invasiveness) and ecosystem characteristics (invasibility) in grassland invasions: a framework. *Weed Technology* **18** (5), 1301-1304.
- Monson RK., Smith SD., Gehring JL., Bowman WD., Szarek SR. (1992). Physiological Differentiation within an *Encelia farinosa* Population Along a Short Topographic Gradient in the Sonoran Desert. *Functional Ecology* **6** (6), 751-759.
- Mooney HA., Billings WD. (1965). Effects of altitude on carbohydrate content of mountain plants. *Ecology* **46**, 750-751.
- Mousseau TA., Fox CW. (1998). The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology & Evolution* **13** (10), 403-407.
- Ohlemuller R., Walker S., Wilson JB. (2006). Local vs regional factors as determinants of the invasibility of indigenous forest fragments by alien plant species. *Oikos* **112** (3), 493-501.
- Oleksyn J., Modrzyński J., Tjoelker MG., Ytkowiak RZ., Reich PB., Karolewski P. (1998). Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Functional Ecology* **12**, 573-590.

- Parker IM., Rodriguez J., Loik ME. (2003). An evolutionary approach to understanding the biology of invasions: local adaptation and general-purpose genotypes in the weed *Verbascum thapsus*. *Conservation Biology* **17** (1)
- Parker IM., Simberloff D., Lonsdale WM., Goodell K., Wonham M., Kareiva PM., Williamson MH., Holle Bv., Moyle PB., Byers JE., Goldwasser L. (1999). Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* **1** (1), 3 - 19.
- Perrins J., Williamson M., Fitter A. (1992). Do annual weeds have predictable characters? *Acta Oecologica* **13** (5), 517-533.
- Petit C., Thompson JD. (1999). Species diversity and ecological range in relation to ploidy level in the flora of the Pyrenees. *Evolutionary Ecology* **13** (1), 45-65.
- Pieret N. (2004). *Etude de la régénération d'une espèce exotique invasive en Belgique: Senecio inaequidens DC. (Asteraceae)*. Mémoire de fin d'études. Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Gembloux.
- Prati D., Bossdorf O. (2004). A comparison of native and introduced populations of *Senecio inaequidens* in the field. In: Breckle SW., Schweizer B., Frangmeier A. (eds.). *Results of worldwide ecological studies*. Stuttgart.: Verlag Günter Heimbach.
- Prieur-Richard A-H., Lavorel S. (2000). Invasions: the perspective of diverse plant communities. *Austral Ecology* **25** (1), 1-7.
- Prinzing A., Durka W., Klotz S., Brandl R. (2002). Which species become alien? *Evolutionary Ecology Research* **4**, 385-405.
- Pyrke AF., Kirkpatrick JB. (1994). Growth-rate and basal area response curves of four Eucalyptus species on Mt. Wellington, Tasmania. *Journal of Vegetation Science* **5**, 13-24.
- Pysek P. (1995). On the terminology used in plant invasion studies. In: *Plant invasions: general aspects and special problems. Workshop held at Kostelec nad Cernými lesy, Czech Republic, 16-19 September 1993*.
- Pysek P., Richardson DM., Rejmanek M., Webster GL., Williamson M., Kirschner J. (2004). Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon* **53** (1), 131-143.
- Ramirez JM., Rey PJ., Alcantara JM., Sanchez-Lafuente AM. (2006). Altitude and woody cover control recruitment of *Helleborus foetidus* in a Mediterranean mountain area. *Ecography* **29** (3), 375-384.
- Reichard SH., 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: Pysek P., Prach K., Wade M. (eds.). *Plant Invasions: General aspects and special problems*. Amsterdam: SPB Academic Publishing.
- Rejmanek M., Richardson DM. (1996). What attributes make some plant species more invasive. *Ecology* **77**, 1655-1661.
- Rice KJ., Mack RN. (1991). Ecological genetics of *Bromus tectorum*. II. Intraspecific variation in phenotypic plasticity. *Oecologia* **88** (1)
- Richardson DM., Pysek P., Rejmanek M., Barbour MG., Panetta FD., West CJ. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity & Distributions* **6** (2), 93-107.
- Roach DA., Gampe J. (2004). Age-specific demography in *Plantago*: uncovering age-dependent mortality in a natural population. *American Naturalist* **164**, 60-69.
- Roach DA., Wulff RD. (1987). Maternal Effects in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**, 209-235.

- Sakai AK., Allendorf FW., Holt JS., Lodge DM., Molofsky J., With KA., Baughman S., Cabin RJ., Cohen JE., Ellstrand NC., McCauley DE., O'Neil P., Parker IM., Thompson JN., Weller SG. (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**, 305-332.
- Sanz-Elorza M., Dana ED., Sobrino E. (2006). Invasibility of an inland area in NE Spain by alien plants. *Acta Oecologica* **29** (1), 114-122.
- Sheppard AW., Shaw RH., Sforza R. (2006). Top 20 environmental weeds for classical biological control in Europe: a review of opportunities, regulations and other barriers to adoption. *Weed Research* **46** (2), 93-117.
- Simberloff D. (1981). Community effects of introduced species. In: Nitecki MH. (ed.). *Biotic Crisis in Ecology and Evolutionary Time*. New York: Academic Press.
- Sokal RR., Rohlf FJ. (1995). *Biometry*. New York: W.H. Freeman and company.
- Stebbins GL. (1985). Polyploidy, Hybridization, and the Invasion of New Habitats. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **72**, 824-832.
- Suehs CM., Affre L., Medail F. (2004). Invasion dynamics of two alien *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa on a Mediterranean island: I. Genetic diversity and introgression. *Heredity* **92** (6), 550-556.
- Thompson JD. (2005). *Plant Evolution in the Mediterranean*. Oxford: Oxford University Press.
- Thompson JN. (1998). Rapid evolution as an ecological process. *Trends in Ecology & Evolution* **13** (8), 329-332.
- Turesson JN. (1992). The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas* **3**, 329-332.
- Vera ML. (1997). Effects of altitude and seed size on germination and seedling survival of heathland plants in north Spain. *Plant Ecology* **133** (1), 101-106.
- Vitousek PM., D'Antonio C., Loope L., Westbrooks R. (1996). Biological Invasions as Global Environmental Change. *American Scientist* **84** (5), 468-478.
- Weber E., Schmid B. (1998). Latitudinal population differentiation in two species of *Solidago* (Asteraceae) introduced into Europe. *American Journal of Botany* **85** (8), 1110-1121.
- Weber EF. (1997). The alien flora of Europe: a taxonomic and biogeographic review. *Journal of Vegetation Science* **8** (4), 565-572.
- Wesselingh RA., Klinkhamer PGL., DeJong TJ., Boorman LA. (1997). Threshold size for flowering in different habitats: effects of size-dependent growth and survival. *Ecology* **78**, 2118-2132.
- Williamson MH. (1996). *Biological invasions*. London: Chapman & Hall.
- Xu K., Ye W. (2003). Community invasibility and environmental stress. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* **11** (1), 75-82.
- Xu K., Ye W., Cao H., Huang Z. (2004). An experimental study on the relationship between biodiversity and invasibility of plant communities. *Acta Phytoecologica Sinica* **28** (3), 385-391.

ANNEXES

ANNEXE 1 : Tableaux ANOVA relatifs à la comparaison entre cytotypes africains

Analyse de la variance pour Délai de première germination :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|---------|
| Cytotype | 1 | 0,833 | 0,833 | 0,833 | 0,02 | 0,913 x |
| populati(Cytotype) | 2 | 122,800 | 122,800 | 61,400 | 8,36 | 0,001 |
| bloc | 9 | 44,933 | 44,933 | 4,993 | 0,68 | 0,723 |
| Erreur | 47 | 345,367 | 345,367 | 7,348 | | |
| Total | 59 | 513,933 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Fenêtre de germination :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|-------|---------|
| Cytotype | 1 | 6,08 | 6,07 | 6,07 | 0,02 | 0,913 x |
| populati(Cytotype) | 2 | 882,67 | 882,67 | 441,34 | 11,03 | 0,000 |
| bloc | 9 | 228,40 | 228,40 | 25,38 | 0,63 | 0,762 |
| Erreur | 47 | 1881,25 | 1881,25 | 40,03 | | |
| Total | 59 | 2998,40 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Taux de germination final :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|---------|
| Cytotype | 1 | 700,8 | 700,8 | 700,8 | 1,31 | 0,348 x |
| populati(Cytotype) | 2 | 1062,5 | 1062,5 | 531,2 | 0,91 | 0,408 |
| bloc | 9 | 8341,7 | 8341,7 | 926,9 | 1,59 | 0,145 |
| Erreur | 47 | 27353,3 | 27353,3 | 582,0 | | |
| Total | 59 | 37458,3 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Délai de floraison depuis germination :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|-------|---------|
| Cytotype | 1 | 1665,08 | 1665,08 | 1665,08 | 5,14 | 0,150 x |
| populati(Cytotype) | 2 | 726,02 | 726,02 | 363,01 | 26,56 | 0,000 |
| bloc | 9 | 185,75 | 185,75 | 20,64 | 1,51 | 0,172 |
| Erreur | 47 | 642,40 | 642,40 | 13,67 | | |
| Total | 59 | 3219,25 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Délai de floraison depuis semis :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|-------|---------|
| Cytotype | 1 | 1606,01 | 1606,01 | 1606,01 | 14,32 | 0,061 x |
| populati(Cytotype) | 2 | 249,22 | 249,22 | 124,61 | 9,76 | 0,000 |
| bloc | 9 | 177,48 | 177,48 | 19,72 | 1,54 | 0,161 |
| Erreur | 47 | 600,27 | 600,27 | 12,77 | | |
| Total | 59 | 2632,98 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Hauteur 1 (12 mai) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|---------|
| Cytotype | 1 | 16,133 | 16,133 | 16,133 | 0,57 | 0,527 x |
| populati(Cytotype) | 2 | 62,412 | 62,412 | 31,206 | 4,26 | 0,020 |
| bloc | 9 | 37,621 | 37,621 | 4,180 | 0,57 | 0,814 |
| Erreur | 47 | 344,579 | 344,579 | 7,331 | | |
| Total | 59 | 460,746 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Hauteur 2 (6 juin) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|---------|
| Cytotype | 1 | 91,88 | 91,88 | 91,88 | 0,90 | 0,439 x |
| populati(Cytotype) | 2 | 224,34 | 224,34 | 112,17 | 6,01 | 0,005 |
| bloc | 9 | 280,54 | 280,54 | 31,17 | 1,67 | 0,123 |
| Erreur | 47 | 877,16 | 877,16 | 18,66 | | |
| Total | 59 | 1473,91 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Hauteur 3 (3 juillet) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|-------|---------|
| Cytotype | 1 | 357,07 | 357,07 | 357,07 | 0,69 | 0,493 x |
| populati(Cytotype) | 2 | 1161,27 | 1161,27 | 580,64 | 16,19 | 0,000 |
| bloc | 9 | 375,73 | 375,73 | 41,75 | 1,16 | 0,339 |
| Erreur | 47 | 1685,32 | 1685,32 | 35,86 | | |
| Total | 59 | 3579,40 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Hauteur 4 (27 juillet) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|---------|
| Cytotype | 1 | 374,53 | 374,53 | 374,53 | 0,89 | 0,443 x |
| populati(Cytotype) | 2 | 936,45 | 936,45 | 468,22 | 7,57 | 0,001 |
| bloc | 9 | 693,02 | 693,02 | 77,00 | 1,24 | 0,292 |
| Erreur | 47 | 2908,18 | 2908,18 | 61,88 | | |
| Total | 59 | 4912,18 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Volume 1 (12 mai) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|----------|----------|----------|------|---------|
| Cytotype | 1 | 3126425 | 3126425 | 3126425 | 1,43 | 0,345 x |
| populati(Cytotype) | 2 | 4698846 | 4698846 | 2349423 | 2,72 | 0,076 |
| bloc | 9 | 14046965 | 14046965 | 1560774 | 1,81 | 0,092 |
| Erreur | 47 | 40591395 | 40591395 | 863647 | | |
| Total | 59 | 62463631 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Volume 2 (6 juin) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|------------|-----------|----------|-------|---------|
| Cytotype | 1 | 80094043 | 80094043 | 80094043 | 15,27 | 0,008 x |
| populati(Cytotype) | 2 | 6766218 | 6766218 | 3383109 | 0,17 | 0,846 |
| bloc | 9 | 372845472 | 372845472 | 41427275 | 2,06 | 0,053 |
| Erreur | 47 | 946659160 | 946659160 | 20141684 | | |
| Total | 59 | 1406364894 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Volume 3 (3 juillet) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|------------|------------|------------|------|---------|
| Cytotype | 1 | 1656013593 | 1656013593 | 1656013593 | 6,05 | 0,084 x |
| populati(Cytotype) | 2 | 480047799 | 480047799 | 240023900 | 0,44 | 0,645 |
| bloc | 9 | 8962660963 | 8962660963 | 995851218 | 1,83 | 0,087 |
| Erreur | 47 | 2,5518E+10 | 2,5518E+10 | 542933465 | | |
| Total | 59 | 3,6617E+10 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Volume 4 (27 juillet) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|------------|------------|------------|------|---------|
| Cytotype | 1 | 4866256352 | 4866256352 | 4866256352 | 1,19 | 0,379 x |
| populati(Cytotype) | 2 | 8693907743 | 8693907743 | 4346953871 | 2,10 | 0,134 |
| bloc | 9 | 3,1633E+10 | 3,1633E+10 | 3514820074 | 1,70 | 0,117 |
| Erreur | 47 | 9,7420E+10 | 9,7420E+10 | 2072770820 | | |
| Total | 59 | 1,4261E+11 | | | | |

x Pas un test F exact.

ANNEXE 2 : Tableaux ANOVA relatifs à l'hypothèse d'une première phase d'adaptation, c'est-à-dire à la comparaison entre zone d'origine et zone précise d'introduction

Analyse de la variance pour Délai de première germination :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|----|---------|----------|----------|-------|---------|
| pays_3 | 2 | 83,638 | 83,638 | 41,819 | 1,07 | 0,445 x |
| populati(pays_3) | 3 | 124,250 | 124,250 | 41,417 | 13,41 | 0,000 |
| bloc | 9 | 26,263 | 26,263 | 2,918 | 0,94 | 0,493 |
| Erreur | 65 | 200,737 | 200,737 | 3,088 | | |
| Total | 79 | 434,887 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Fenêtre de germination :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|----|---------|----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 64,91 | 64,91 | 32,46 | 0,12 | 0,889 x |
| populati(pays_3) | 3 | 838,32 | 838,32 | 279,44 | 7,40 | 0,000 |
| bloc | 9 | 343,31 | 343,31 | 38,15 | 1,01 | 0,441 |
| Erreur | 65 | 2453,64 | 2453,64 | 37,75 | | |
| Total | 79 | 3700,19 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Taux de germination final :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|----|---------|----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 502,5 | 502,5 | 251,3 | 0,57 | 0,611 x |
| populati(pays_3) | 3 | 1287,5 | 1287,5 | 429,2 | 0,64 | 0,591 |
| bloc | 9 | 10930,0 | 10930,0 | 1214,4 | 1,82 | 0,082 |
| Erreur | 65 | 43435,0 | 43435,0 | 668,2 | | |
| Total | 79 | 56155,0 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Délai de floraison depuis germination :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|----|---------|----------|----------|-------|---------|
| pays_3 | 2 | 216,07 | 216,08 | 108,04 | 0,47 | 0,662 x |
| populati(pays_3) | 3 | 725,47 | 725,47 | 241,82 | 15,05 | 0,000 |
| bloc | 9 | 190,05 | 190,05 | 21,12 | 1,31 | 0,247 |
| Erreur | 65 | 1044,20 | 1044,20 | 16,06 | | |
| Total | 79 | 2175,80 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Délai de floraison depuis semis :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|----|---------|----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 81,21 | 81,21 | 40,61 | 0,48 | 0,657 x |
| populati(pays_3) | 3 | 266,02 | 266,02 | 88,67 | 5,19 | 0,003 |
| bloc | 9 | 190,01 | 190,01 | 21,11 | 1,24 | 0,290 |
| Erreur | 65 | 1111,14 | 1111,14 | 17,09 | | |
| Total | 79 | 1648,39 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Hauteur 1 (12 mai) :

| Source | DL | SC seq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|----|---------|----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 25,934 | 25,934 | 12,967 | 1,00 | 0,460 x |
| populati(pays_3) | 3 | 40,212 | 40,212 | 13,404 | 2,22 | 0,094 |
| bloc | 9 | 39,466 | 39,466 | 4,385 | 0,73 | 0,683 |
| Erreur | 65 | 392,384 | 392,384 | 6,037 | | |
| Total | 79 | 497,997 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Hauteur 2 (6 juin) :

| Source | DL | SC seq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|----|---------|----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 445,63 | 445,63 | 222,82 | 6,34 | 0,077 x |
| populati(pays_3) | 3 | 108,84 | 108,84 | 36,28 | 1,98 | 0,125 |
| bloc | 9 | 136,50 | 136,50 | 15,17 | 0,83 | 0,592 |
| Erreur | 65 | 1189,75 | 1189,75 | 18,30 | | |
| Total | 79 | 1880,72 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Hauteur 3 (3 juillet) :

| Source | DL | SC seq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|----|---------|----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 359,42 | 359,42 | 179,71 | 0,56 | 0,622 x |
| populati(pays_3) | 3 | 1026,27 | 1026,27 | 342,09 | 9,63 | 0,000 |
| bloc | 9 | 702,45 | 702,45 | 78,05 | 2,20 | 0,033 |
| Erreur | 65 | 2309,80 | 2309,80 | 35,54 | | |
| Total | 79 | 4397,95 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Hauteur 4 (27 juillet) :

| Source | DL | SC seq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|----|---------|----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 45,94 | 45,94 | 22,97 | 0,11 | 0,901 x |
| populati(pays_3) | 3 | 668,85 | 668,85 | 222,95 | 4,92 | 0,004 |
| bloc | 9 | 1109,11 | 1109,11 | 123,23 | 2,72 | 0,009 |
| Erreur | 65 | 2947,09 | 2947,09 | 45,34 | | |
| Total | 79 | 4770,99 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Volume 1 (12 mai) :

| Source | DL | SC seq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|----|----------|----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 1856754 | 1856754 | 928377 | 0,65 | 0,579 x |
| populati(pays_3) | 3 | 4373497 | 4373497 | 1457832 | 1,36 | 0,262 |
| bloc | 9 | 13369300 | 13369300 | 1485478 | 1,39 | 0,212 |
| Erreur | 65 | 69520770 | 69520770 | 1069550 | | |
| Total | 79 | 89120321 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Volume 2 (6 juin) :

| Source | DL | SC seq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|----|------------|------------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 153512638 | 153512638 | 76756319 | 9,04 | 0,024 x |
| populati(pays_3) | 3 | 21439140 | 21439140 | 7146380 | 0,25 | 0,861 |
| bloc | 9 | 283323470 | 283323470 | 31480386 | 1,10 | 0,376 |
| Erreur | 65 | 1860678045 | 1860678045 | 28625816 | | |
| Total | 79 | 2318953292 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Volume 3 (3 juillet) :

| Source | DL | SC seq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|----|------------|------------|-----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 1088277578 | 1088277578 | 544138789 | 2,59 | 0,178 x |
| populati(pays_3) | 3 | 546416573 | 546416573 | 182138858 | 0,29 | 0,833 |
| bloc | 9 | 7592661348 | 7592661348 | 843629039 | 1,34 | 0,234 |
| Erreur | 65 | 4,0913E+10 | 4,0913E+10 | 629428752 | | |
| Total | 79 | 5,0140E+10 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Volume 4 (27 juillet) :

| Source | DL | SC seq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|----|------------|------------|------------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 1,5958E+10 | 1,5958E+10 | 7979171302 | 2,36 | 0,233 x |
| populati(pays_3) | 3 | 1,0405E+10 | 1,0405E+10 | 3468289110 | 1,64 | 0,188 |
| bloc | 9 | 3,0026E+10 | 3,0026E+10 | 3336203212 | 1,58 | 0,139 |
| Erreur | 65 | 1,3709E+11 | 1,3709E+11 | 2109114150 | | |
| Total | 79 | 1,9348E+11 | | | | |

ANNEXE 3 : Tableaux ANOVA relatifs à la comparaison entre pays (Afrique, France, Belgique)

Analyse de la variance pour Délai de première germination :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|-----|----------|----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 135,502 | 135,502 | 67,751 | 1,79 | 0,306 x |
| populati(pays_3) | 3 | 119,673 | 119,673 | 39,891 | 8,07 | 0,000 |
| bloc | 9 | 49,405 | 49,405 | 5,489 | 1,11 | 0,357 |
| Erreur | 205 | 1013,870 | 1013,870 | 4,946 | | |
| Total | 219 | 1318,450 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Fenêtre de germination :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|-----|----------|----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 113,51 | 113,51 | 56,76 | 0,23 | 0,809 x |
| populati(pays_3) | 3 | 786,76 | 786,76 | 262,25 | 5,21 | 0,002 |
| bloc | 9 | 311,71 | 311,71 | 34,63 | 0,69 | 0,719 |
| Erreur | 205 | 10321,36 | 10321,36 | 50,35 | | |
| Total | 219 | 11533,35 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Taux de germination final :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|-----|----------|----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 5207,0 | 5207,0 | 2603,5 | 9,72 | 0,024 x |
| populati(pays_3) | 3 | 703,5 | 703,5 | 234,5 | 0,29 | 0,833 |
| bloc | 9 | 7400,5 | 7400,5 | 822,3 | 1,01 | 0,429 |
| Erreur | 205 | 166148,5 | 166148,5 | 810,5 | | |
| Total | 219 | 179459,5 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Délai de floraison depuis germination :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|-----|---------|----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 667,47 | 667,47 | 333,74 | 1,28 | 0,394 x |
| populati(pays_3) | 3 | 819,90 | 819,90 | 273,30 | 7,04 | 0,000 |
| bloc | 9 | 305,65 | 305,65 | 33,96 | 0,87 | 0,549 |
| Erreur | 205 | 7960,81 | 7960,81 | 38,83 | | |
| Total | 219 | 9753,84 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Délai de floraison depuis semis :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|-----|---------|----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 165,31 | 165,31 | 82,66 | 0,96 | 0,472 x |
| populati(pays_3) | 3 | 267,66 | 267,66 | 89,22 | 2,84 | 0,039 |
| bloc | 9 | 274,31 | 274,31 | 30,48 | 0,97 | 0,465 |
| Erreur | 205 | 6431,71 | 6431,71 | 31,37 | | |
| Total | 219 | 7139,00 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Hauteur 1 (12 mai) :

| Source | DL | SC seq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|-----|----------|----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 277,286 | 277,286 | 138,643 | 9,17 | 0,048 x |
| populati(pays_3) | 3 | 46,931 | 46,931 | 15,644 | 2,33 | 0,075 |
| bloc | 9 | 29,595 | 29,595 | 3,288 | 0,49 | 0,880 |
| Erreur | 205 | 1375,533 | 1375,533 | 6,710 | | |
| Total | 219 | 1729,345 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Hauteur 2 (6 juin) :

| Source | DL | SC seq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|-----|---------|----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 161,29 | 161,29 | 80,64 | 2,13 | 0,259 x |
| populati(pays_3) | 3 | 117,05 | 117,05 | 39,02 | 1,90 | 0,131 |
| bloc | 9 | 220,43 | 220,43 | 24,49 | 1,19 | 0,302 |
| Erreur | 205 | 4212,78 | 4212,78 | 20,55 | | |
| Total | 219 | 4711,55 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Hauteur 3 (3 juillet) :

| Source | DL | SC seq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|-----|----------|----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 494,22 | 494,22 | 247,11 | 0,74 | 0,548 x |
| populati(pays_3) | 3 | 1057,83 | 1057,83 | 352,61 | 8,91 | 0,000 |
| bloc | 9 | 1175,64 | 1175,64 | 130,63 | 3,30 | 0,001 |
| Erreur | 205 | 8114,54 | 8114,54 | 39,58 | | |
| Total | 219 | 10842,23 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Hauteur 4 (27 juillet) :

| Source | DL | SC seq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|-----|----------|----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 146,18 | 146,18 | 73,09 | 0,28 | 0,775 x |
| populati(pays_3) | 3 | 827,49 | 827,49 | 275,83 | 5,28 | 0,002 |
| bloc | 9 | 2167,25 | 2167,25 | 240,81 | 4,61 | 0,000 |
| Erreur | 205 | 10704,52 | 10704,52 | 52,22 | | |
| Total | 219 | 13845,44 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Volume 1 (12 mai) :

| Source | DL | SC seq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|-----|-----------|-----------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 26130571 | 26130571 | 13065286 | 7,50 | 0,060 x |
| populati(pays_3) | 3 | 5306345 | 5306345 | 1768782 | 1,33 | 0,265 |
| bloc | 9 | 27061602 | 27061602 | 3006845 | 2,27 | 0,019 |
| Erreur | 205 | 271893887 | 271893887 | 1326312 | | |
| Total | 219 | 330392405 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Volume 2 (6 juin) :

| Source | DL | SC seq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|-----|------------|------------|----------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 19780138 | 19780138 | 9890069 | 0,88 | 0,488 x |
| populati(pays_3) | 3 | 32483882 | 32483882 | 10827961 | 0,60 | 0,619 |
| bloc | 9 | 372745233 | 372745233 | 41416137 | 2,28 | 0,019 |
| Erreur | 205 | 3729093684 | 3729093684 | 18190701 | | |
| Total | 219 | 4154102938 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Volume 3 (3 juillet) :

| Source | DL | SC seq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|-----|------------|------------|------------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 1787827907 | 1787827907 | 893913954 | 1,04 | 0,447 x |
| populati(pays_3) | 3 | 2626567276 | 2626567276 | 875522425 | 1,50 | 0,216 |
| bloc | 9 | 1,3600E+10 | 1,3600E+10 | 1511152901 | 2,59 | 0,008 |
| Erreur | 205 | 1,1963E+11 | 1,1963E+11 | 583538298 | | |
| Total | 219 | 1,3764E+11 | | | | |

x Pas un test F exact.

Analyse de la variance pour Volume 4 (27 juillet) :

| Source | DL | SC seq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|------------------|-----|------------|------------|------------|------|---------|
| pays_3 | 2 | 3,0908E+10 | 3,0908E+10 | 1,5454E+10 | 2,22 | 0,252 x |
| populati(pays_3) | 3 | 2,1774E+10 | 2,1774E+10 | 7257996022 | 3,21 | 0,024 |
| bloc | 9 | 3,9919E+10 | 3,9919E+10 | 4435470890 | 1,96 | 0,045 |
| Erreur | 205 | 4,6299E+11 | 4,6299E+11 | 2258469545 | | |
| Total | 219 | 5,5559E+11 | | | | |

x Pas un test F exact.

ANNEXE 4 : Tableaux ANOVA relatifs à la comparaison des zones climatiques du transect français

Analyse de la variance pour Délai de première germination :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 4 | 28,360 | 28,360 | 7,090 | 1,57 | 0,313 |
| populati(zone bio) | 5 | 22,600 | 22,600 | 4,520 | 3,09 | 0,013 |
| bloc | 9 | 33,760 | 33,760 | 3,751 | 2,57 | 0,012 |
| Erreur | 81 | 118,440 | 118,440 | 1,462 | | |
| Total | 99 | 203,160 | | | | |

Analyse de la variance pour Fenêtre de germination :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 4 | 167,06 | 167,06 | 41,76 | 0,25 | 0,897 |
| populati(zone bio) | 5 | 827,35 | 827,35 | 165,47 | 4,46 | 0,001 |
| bloc | 9 | 177,21 | 177,21 | 19,69 | 0,53 | 0,848 |
| Erreur | 81 | 3004,49 | 3004,49 | 37,09 | | |
| Total | 99 | 4176,11 | | | | |

Analyse de la variance pour Taux de germination final :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 4 | 2070,0 | 2070,0 | 517,5 | 2,14 | 0,213 |
| populati(zone bio) | 5 | 1210,0 | 1210,0 | 242,0 | 0,26 | 0,931 |
| bloc | 9 | 7940,0 | 7940,0 | 882,2 | 0,96 | 0,475 |
| Erreur | 81 | 74080,0 | 74080,0 | 914,6 | | |
| Total | 99 | 85300,0 | | | | |

Analyse de la variance pour Délai de floraison depuis germination :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 4 | 207,20 | 207,20 | 51,80 | 2,05 | 0,226 |
| populati(zone bio) | 5 | 126,60 | 126,60 | 25,32 | 0,58 | 0,718 |
| bloc | 9 | 284,80 | 284,80 | 31,64 | 0,72 | 0,688 |
| Erreur | 81 | 3555,40 | 3555,40 | 43,89 | | |
| Total | 99 | 4174,00 | | | | |

Analyse de la variance pour Délai de floraison depuis semis :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 4 | 85,36 | 85,36 | 21,34 | 0,77 | 0,589 |
| populati(zone bio) | 5 | 139,00 | 139,00 | 27,80 | 0,64 | 0,672 |
| bloc | 9 | 314,56 | 314,56 | 34,95 | 0,80 | 0,616 |
| Erreur | 81 | 3534,44 | 3534,44 | 43,64 | | |
| Total | 99 | 4073,36 | | | | |

Analyse de la variance pour Hauteur 1 (12 mai) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 4 | 129,325 | 129,325 | 32,331 | 3,02 | 0,128 |
| populati(zone bio) | 5 | 53,488 | 53,488 | 10,698 | 2,21 | 0,061 |
| bloc | 9 | 43,312 | 43,312 | 4,812 | 0,99 | 0,452 |
| Erreur | 81 | 392,562 | 392,562 | 4,846 | | |
| Total | 99 | 618,687 | | | | |

Analyse de la variance pour Hauteur 2 (6 juin) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 4 | 264,99 | 264,99 | 66,25 | 2,49 | 0,172 |
| populati(zone bio) | 5 | 132,88 | 132,87 | 26,57 | 1,73 | 0,136 |
| bloc | 9 | 318,86 | 318,86 | 35,43 | 2,31 | 0,023 |
| Erreur | 81 | 1240,84 | 1240,84 | 15,32 | | |
| Total | 99 | 1957,56 | | | | |

Analyse de la variance pour Hauteur 3 (3 juillet) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|-------|-------|
| zone bio | 4 | 895,90 | 895,90 | 223,98 | 11,43 | 0,010 |
| populati(zone bio) | 5 | 97,95 | 97,95 | 19,59 | 0,43 | 0,824 |
| bloc | 9 | 997,05 | 997,05 | 110,78 | 2,45 | 0,016 |
| Erreur | 81 | 3657,85 | 3657,85 | 45,16 | | |
| Total | 99 | 5648,75 | | | | |

Analyse de la variance pour Hauteur 4 (27 juillet) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 4 | 782,56 | 782,56 | 195,64 | 4,81 | 0,058 |
| populati(zone bio) | 5 | 203,20 | 203,20 | 40,64 | 0,77 | 0,577 |
| bloc | 9 | 1798,76 | 1798,76 | 199,86 | 3,77 | 0,001 |
| Erreur | 81 | 4297,64 | 4297,64 | 53,06 | | |
| Total | 99 | 7082,16 | | | | |

Analyse de la variance pour Volume 1 (12 mai) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|-----------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 4 | 35553186 | 35553186 | 8888296 | 4,93 | 0,055 |
| populati(zone bio) | 5 | 9019823 | 9019823 | 1803965 | 1,94 | 0,097 |
| bloc | 9 | 23335087 | 23335087 | 2592787 | 2,78 | 0,007 |
| Erreur | 81 | 75506633 | 75506633 | 932181 | | |
| Total | 99 | 143414729 | | | | |

Analyse de la variance pour Volume 2 (6 juin) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|------------|-----------|----------|------|-------|
| zone bio | 4 | 251593640 | 251593640 | 62898410 | 1,94 | 0,242 |
| populati(zone bio) | 5 | 162026450 | 162026450 | 32405290 | 3,76 | 0,004 |
| bloc | 9 | 225048551 | 225048551 | 25005395 | 2,90 | 0,005 |
| Erreur | 81 | 697660171 | 697660171 | 8613089 | | |
| Total | 99 | 1336328812 | | | | |

Analyse de la variance pour Volume 3 (3 juillet) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|------------|------------|------------|------|-------|
| zone bio | 4 | 1,2858E+10 | 1,2858E+10 | 3214386910 | 5,94 | 0,039 |
| populati(zone bio) | 5 | 2704206282 | 2704206282 | 540841256 | 0,95 | 0,454 |
| bloc | 9 | 7264376168 | 7264376168 | 807152908 | 1,42 | 0,195 |
| Erreur | 81 | 4,6142E+10 | 4,6142E+10 | 569657173 | | |
| Total | 99 | 6,8968E+10 | | | | |

Analyse de la variance pour Volume 4 (27 juillet) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|------------|------------|------------|-------|-------|
| zone bio | 4 | 5,6935E+10 | 5,6935E+10 | 1,4234E+10 | 31,70 | 0,001 |
| populati(zone bio) | 5 | 2245371098 | 2245371098 | 449074220 | 0,23 | 0,950 |
| bloc | 9 | 2,8025E+10 | 2,8025E+10 | 3113889232 | 1,57 | 0,138 |
| Erreur | 81 | 1,6060E+11 | 1,6060E+11 | 1982722177 | | |
| Total | 99 | 2,4781E+11 | | | | |

ANNEXE 5 : Tableaux ANOVA relatifs à la comparaison des zones climatiques du transect belge

Analyse de la variance pour Délai de première germination :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 3 | 47,537 | 47,537 | 15,846 | 2,73 | 0,179 |
| populati(zone bio) | 4 | 23,250 | 23,250 | 5,812 | 0,66 | 0,620 |
| bloc | 9 | 59,012 | 59,012 | 6,557 | 0,75 | 0,664 |
| Erreur | 63 | 552,088 | 552,088 | 8,763 | | |
| Total | 79 | 681,887 | | | | |

Analyse de la variance pour Fenêtre de germination :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 3 | 80,65 | 80,65 | 26,88 | 0,41 | 0,758 |
| populati(zone bio) | 4 | 265,50 | 265,50 | 66,37 | 0,97 | 0,431 |
| bloc | 9 | 567,45 | 567,45 | 63,05 | 0,92 | 0,514 |
| Erreur | 63 | 4316,35 | 4316,35 | 68,51 | | |
| Total | 79 | 5229,95 | | | | |

Analyse de la variance pour Taux de germination final :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 3 | 865,0 | 865,0 | 288,3 | 0,60 | 0,650 |
| populati(zone bio) | 4 | 1930,0 | 1930,0 | 482,5 | 0,54 | 0,705 |
| bloc | 9 | 5525,0 | 5525,0 | 613,9 | 0,69 | 0,714 |
| Erreur | 63 | 55955,0 | 55955,0 | 888,2 | | |
| Total | 79 | 64275,0 | | | | |

Analyse de la variance pour Délai de floraison depuis germination :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 3 | 119,64 | 119,64 | 39,88 | 0,48 | 0,716 |
| populati(zone bio) | 4 | 335,05 | 335,05 | 83,76 | 1,99 | 0,107 |
| bloc | 9 | 556,01 | 556,01 | 61,78 | 1,47 | 0,179 |
| Erreur | 63 | 2649,69 | 2649,69 | 42,06 | | |
| Total | 79 | 3660,39 | | | | |

Analyse de la variance pour Délai de floraison depuis semis :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 3 | 196,65 | 196,65 | 65,55 | 1,81 | 0,285 |
| populati(zone bio) | 4 | 144,70 | 144,70 | 36,17 | 1,42 | 0,238 |
| bloc | 9 | 178,80 | 178,80 | 19,87 | 0,78 | 0,637 |
| Erreur | 63 | 1607,40 | 1607,40 | 25,51 | | |
| Total | 79 | 2127,55 | | | | |

Analyse de la variance pour Hauteur 1 (12 mai) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 3 | 37,209 | 37,209 | 12,403 | 2,82 | 0,171 |
| populati(zone bio) | 4 | 17,612 | 17,612 | 4,403 | 0,58 | 0,677 |
| bloc | 9 | 22,778 | 22,778 | 2,531 | 0,33 | 0,960 |
| Erreur | 63 | 477,397 | 477,397 | 7,578 | | |
| Total | 79 | 554,997 | | | | |

Analyse de la variance pour Hauteur 2 (6 juin) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 3 | 303,67 | 303,67 | 101,22 | 7,50 | 0,040 |
| populati(zone bio) | 4 | 53,98 | 53,97 | 13,49 | 0,57 | 0,689 |
| bloc | 9 | 74,18 | 74,18 | 8,24 | 0,35 | 0,956 |
| Erreur | 63 | 1503,48 | 1503,48 | 23,86 | | |
| Total | 79 | 1935,30 | | | | |

Analyse de la variance pour Hauteur 3 (3 juillet) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 3 | 37,34 | 37,34 | 12,45 | 0,78 | 0,562 |
| populati(zone bio) | 4 | 63,45 | 63,45 | 15,86 | 0,57 | 0,684 |
| bloc | 9 | 289,76 | 289,76 | 32,20 | 1,16 | 0,335 |
| Erreur | 63 | 1747,34 | 1747,34 | 27,74 | | |
| Total | 79 | 2137,89 | | | | |

Analyse de la variance pour Hauteur 4 (27 juillet) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|---------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 3 | 262,30 | 262,30 | 87,43 | 1,28 | 0,394 |
| populati(zone bio) | 4 | 272,30 | 272,30 | 68,07 | 1,49 | 0,217 |
| bloc | 9 | 716,95 | 716,95 | 79,66 | 1,74 | 0,099 |
| Erreur | 63 | 2885,65 | 2885,65 | 45,80 | | |
| Total | 79 | 4137,20 | | | | |

Analyse de la variance pour Volume 1 (12 mai) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|-----------|----------|----------|------|-------|
| zone bio | 3 | 2115504 | 2115504 | 705168 | 0,60 | 0,648 |
| populati(zone bio) | 4 | 4693598 | 4693598 | 1173400 | 0,76 | 0,552 |
| bloc | 9 | 7917534 | 7917534 | 879726 | 0,57 | 0,814 |
| Erreur | 63 | 96716561 | 96716561 | 1535184 | | |
| Total | 79 | 111443197 | | | | |

Analyse de la variance pour Volume 2 (6 juin) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|------------|------------|----------|------|-------|
| zone bio | 3 | 137893660 | 137893660 | 45964553 | 5,97 | 0,058 |
| populati(zone bio) | 4 | 30776240 | 30776240 | 7694060 | 0,37 | 0,829 |
| bloc | 9 | 112414679 | 112414679 | 12490520 | 0,60 | 0,791 |
| Erreur | 63 | 1307386581 | 1307386581 | 20752168 | | |
| Total | 79 | 1588471160 | | | | |

Analyse de la variance pour Volume 3 (3 juillet) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|------------|------------|-----------|------|-------|
| zone bio | 3 | 385534807 | 385534807 | 128511602 | 0,28 | 0,836 |
| populati(zone bio) | 4 | 1819946861 | 1819946861 | 454986715 | 0,88 | 0,481 |
| bloc | 9 | 3125376621 | 3125376621 | 347264069 | 0,67 | 0,731 |
| Erreur | 63 | 3,2579E+10 | 3,2579E+10 | 517124021 | | |
| Total | 79 | 3,7910E+10 | | | | |

Analyse de la variance pour Volume 4 (27 juillet) :

| Source | DL | SC séq | SC ajust | CM ajust | F | P |
|--------------------|----|------------|------------|------------|------|-------|
| zone bio | 3 | 1,1995E+10 | 1,1995E+10 | 3998240733 | 0,84 | 0,537 |
| populati(zone bio) | 4 | 1,8942E+10 | 1,8942E+10 | 4735537001 | 2,34 | 0,065 |
| bloc | 9 | 1,1789E+10 | 1,1789E+10 | 1309857351 | 0,65 | 0,753 |
| Erreur | 63 | 1,2754E+11 | 1,2754E+11 | 2024486198 | | |
| Total | 79 | 1,7027E+11 | | | | |