

AFPP – 23^e CONFÉRENCE DU COLUMA
JOURNÉES INTERNATIONALES SUR LA LUTTE CONTRE LES MAUVAISES HERBES
DIJON – 6, 7 ET 8 DÉCEMBRE 2016

**RÉSISTANCE AUX INHIBITEURS DE L'ALS : LIÉE À LA CIBLE (RLC) OU NON LIÉE À LA CIBLE (RNLC) ?
LE CAS DE L'AMBROISIE À FEUILLES D'ARMOISE (*AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA*)**

L. MEYER⁽¹⁾, B. CHAUVEL⁽¹⁾, V. LE CORRE⁽¹⁾, G. BAILLY⁽²⁾ et C. DÉLYE⁽¹⁾

⁽¹⁾ Agroécologie, INRA, F-21000 Dijon, France, lucie.meyer@dijon.inra.fr

⁽²⁾ BASF France SAS, Département Agriculture Durable, F-69134 Ecully, France

RÉSUMÉ

A. artemisiifolia est une adventice majeure en tournesol, maïs, soja. Nous avons étudié la capacité de cette espèce à développer une résistance à des herbicides inhibiteurs de l'ALS par sélection récurrente en serre. Nous avons obtenu en une à deux générations des plantes résistantes à plusieurs inhibiteurs de l'ALS, très vraisemblablement par sélection de mécanismes de résistance non liée à la cible (RNLC). L'évolution de RNLC est peu fréquemment signalée chez les dicotylédones. La pertinence agronomique des résultats de sélection récurrente a été confirmée par l'identification, dans une population du champ, d'un cas de résistance à l'imazamox et/ou au tribénuron très probablement dû à une RNLC. Ceci démontre la capacité d'*A. artemisiifolia* à développer une RNLC à des herbicides.

Mots-clés : *Ambrosia artemisiifolia*, résistance non liée à la cible (RNLC), herbicides inhibiteurs de l'ALS, sélection récurrente, évolution au champ.

ABSTRACT

RESISTANCE TO ALS-INHIBITING HERBICIDES: TARGET-SITE-BASED (TSR) OR NON-TARGET-SITE BASED (NTSR)? A RAGWEED (*AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA*) STUDY

Ambrosia artemisiifolia is major noxious weed of sunflower, maize and soybean. Using a recurrent selection approach in the greenhouse, we assessed the capacity of this species to evolve a resistance to ALS-inhibiting herbicides. Within one or two generations, we obtained plants resistant to several ALS-inhibiting herbicides, most likely because of the selection of non-target-site resistance (NTSR) mechanisms. NTSR evolution has rarely been reported in broad-leaved weeds. The agronomical relevance of the recurrent selection outcome was confirmed by the identification of one case of resistance to imazamox and/or tribenuron most likely due to NTSR. This demonstrates the capacity of *A. artemisiifolia* to evolve NTSR to herbicides.

Keywords: *Ambrosia artemisiifolia*, non-target-site resistance (NTSR), ALS-inhibiting herbicides, recurrent selection, evolution in the field.

INTRODUCTION

L'ambrosie à feuilles d'armoise, *Ambrosia artemisiifolia*, est une espèce rudérale envahissante originaire d'Amérique du Nord. Elle est capable de coloniser différents types d'habitats : les terrains en friche, les zones de chantier et pavillonnaires, les bords de rivières ainsi que les espaces agricoles. Elle se développe préférentiellement dans les cultures d'été (maïs, soja, tournesol) et peut infester certaines cultures d'hiver (blé, orge). En interculture, l'ambrosie à feuilles d'armoise se développe rapidement dans les chaumes des céréales d'hiver, notamment du fait de l'absence de compétition avec d'autres espèces végétales et de sa tolérance à la sécheresse. Les cultures d'été infestées peuvent accuser de fortes pertes de rendement, qui peuvent aller jusqu'à la perte complète de la récolte (Observatoire des Ambrosies).

Les herbicides inhibiteurs de l'acétolactate synthase (ALS), groupe HRAC B, font partie des herbicides les plus couramment utilisés pour contrôler les adventices en milieu agricole. Ils rassemblent cinq familles chimiques : les sulfonylurées (SU), les triazolopyrimidines (TP), les imidazolinones (IMI), les sulfonlamino-carbonyltriazolinones (SCT) ainsi que les pyrimidinylthio(ou oxy)-benzoal (PB). Les herbicides inhibiteurs de l'ALS sont couramment utilisés en grandes cultures depuis 30 ans environ pour lutter contre les adventices. Ils sont actifs à de très faibles concentrations et présentent une très faible toxicité sur les animaux. Ils possèdent donc un profil toxicologique et écotoxicologique favorable par rapport à d'autres herbicides. Néanmoins, ces herbicides présentent le risque de résistance le plus élevé qui soit entre tous les modes d'action (Heap, 1999 ; Tranel et Wright, 2002 ; Zhou, *et al.*, 2007).

Il existe deux types de mécanismes de résistance (Délye, *et al.*, 2013) : La résistance liée à la cible (RLC : monogénique, mutation dans le gène-cible de l'herbicide ou surproduction de la cible de l'herbicide) et la résistance non liée à la cible (RNLC : polygénique, qui implique des mécanismes tels que la détoxification de la substance active (notamment pour les inhibiteurs de l'ALS), sa pénétration réduite - translocation/compartimentation, etc). Ce type de résistance est le moins bien connu. Il est surtout signalé chez des graminées adventices, mais aussi, plus rarement, chez des dicotylédones adventices (Scarabel, *et al.*, 2015). Actuellement, des résistances à quatre modes d'actions différents (groupes B, C, E, G) ont été identifiées chez l'ambrosie à feuilles d'armoise dans son aire d'origine (Amérique du Nord), dont les herbicides inhibiteurs de l'ALS (groupe B) (Heap, 1999 ; Saint-Louis, *et al.*, 2005 ; Brewer et Oliver, 2009 ; Cseh, *et al.*, 2009 ; Taylor, *et al.*, 2009 ; Rousonelos, *et al.*, 2012).

L'ambrosie à feuilles d'armoise appartient à la famille des *Asteraceae*, au même titre que le tournesol cultivé, ce qui rend son contrôle dans cette culture relativement difficile *via* l'utilisation d'herbicides. En effet, les espèces adventices de mêmes familles botaniques que les cultures sont en général plus difficiles à contrôler chimiquement (problème de sélectivité des herbicides) et possèdent un cycle de développement proche de ces cultures. En 2010, en France, l'introduction de variétés de tournesol tolérantes aux herbicides (VTH), en l'occurrence tolérantes à deux herbicides inhibiteurs de l'ALS, a grandement facilité le contrôle de l'ambrosie à feuilles d'armoise dans cette culture. Ceci a en effet permis le désherbage chimique de post-levée de l'ambrosie, une solution efficace sous réserve de la mise en œuvre de mesures d'accompagnement, particulièrement en zones de forte infestation : emploi de pratiques complémentaires non-chimiques (faux semis puis destruction mécanique ou chimique [glyphosate], binage, gestion de l'interculture, de préférence par des méthodes de destruction mécanique), désherbage chimique de pré-levée et respect de la pleine dose et du stade d'application lors de l'utilisation des inhibiteurs de l'ALS. Ces accompagnements sont indispensables, car le risque de résistance associé aux inhibiteurs de l'ALS crée une situation fragile pour le contrôle chimique de cette espèce en tournesol, mais aussi en soja, voire en maïs (Délye et al 2015).

Dans ce contexte, les objectifs de cette étude sont de mieux comprendre comment évolue la résistance aux herbicides inhibiteurs de l'ALS chez l'ambrosie à feuilles d'armoise. Nous nous proposons (1) d'évaluer la pertinence d'un processus de sélection accéléré de résistance (sélection récurrente) pour sélectionner des résistances avant qu'elles ne soient détectées au champ, (2) de réaliser une surveillance des résistances en zones agricoles « à risque », c'est-à-dire les zones où l'ambrosie a été contrôlée par des herbicides inhibiteurs de l'ALS depuis une ou plusieurs campagnes, et particulièrement en zone de culture de tournesol et de soja où ces herbicides sont le levier chimique majeur de gestion de cette espèce.

MATERIEL ET MÉTHODE

TESTS DE SENSIBILITÉ AUX HERBICIDES INHIBITEURS DE L'ALS CHEZ L'AMBROISIE À FEUILLES D'ARMOISE

Les semences d'ambrosie à feuilles d'armoise sont stratifiées pendant trois semaines à une température de 4°C pour lever la dormance. Elles sont ensuite mises à germer en chambre de germination pendant huit jours (16h de jour à 20°C et 8h d'obscurité à 15°C), puis transférées en serre où elles resteront jusqu'à la fin de l'expérimentation. Les plantules sont repiquées en barquettes au stade cotylédons (20 plantules par barquette et 40 plantules par dose d'herbicide). Le traitement herbicide est appliqué au stade quatre feuilles vraies à l'aide d'un banc de traitement automatisé (débit : 300L/ha, pression : 400 kPa). La notation phénotypique est réalisée un mois après traitement comme suit :

Figure 1 : Caractéristiques des différentes classes phénotypiques. R : plante identique au témoin non traité ; r+ : plante de taille réduite de 20% à 50% par rapport à la taille du témoin non traité mais capable de reprendre son développement ; s- : plante de taille réduite de plus de 50% par rapport à la taille du témoin non traité, jaunissement et déformations foliaires, généralement incapable de reprendre leur développement ; S : plante morte.

Characteristics of the different phenotype classes. R, plants identical to the untreated control plants; r+, plants showing 20% to 50% growth reduction compared to the untreated control, able to recover and to produce seeds after herbicide treatment; s-, plants showing more than 50% growth reduction and yellowing, they are not able to recover and to produce seeds after the herbicides treatment; S: dead plants.



Dans les tests herbicides, les plantes de phénotype R ou r+ sont considérées résistantes à la dose appliquée ; les plantes de phénotype s- ou S sont considérées sensibles. Dans les expérimentations en serre, à la dose maximale d'imazamox ou de tribénuron applicable en non fractionné sur tournesol VTH (dose N) on observe 100% de phénotypes s- ou S dans les populations où la résistance n'a pas évolué (vérifié sur plus de 40 populations géographiquement différentes, non illustré ici). Dans l'ensemble des expérimentations, une population de référence notée P08 collectée en 2011 dans une parcelle à Pluvet prise au hasard (21) a été utilisée comme témoin pour vérifier l'efficacité des applications d'herbicide. Cette population a été choisie car montrant 100% de phénotypes S ou s- en serre à la dose N d'imazamox ou de tribénuron.

EXPÉRIMENTATION DE SÉLECTION RÉCURRENTÉ

Principe de base de la sélection récurrente

La sélection récurrente est une approche basée sur l'accumulation de loci à effets mineurs impliqués dans la résistance aux herbicides (Neve et Powles, 2005b). Un traitement herbicide effectué sur différentes populations d'une espèce adventice permet de sélectionner les plantes les moins sensibles. En général, ces plantes sont contrôlées à la dose au champ mais survivent à une dose inférieure à laquelle la majorité des autres plantes sont tuées. Ces plantes moins sensibles sont ensuite croisées entre elles pour accroître le niveau de résistance dans la génération suivante, afin de débiter un nouveau cycle de sélection. Les doses d'herbicides sont augmentées à chaque cycle de sélection.

Matériel végétal de départ : génération G0

Des expériences préliminaires n'ont pas permis de mettre en évidence une variabilité importante de sensibilité entre les plantes traitées à l'imazamox ou au tribénuron avec les doses-réponses testées. En revanche, des variations de sensibilité entre les plantes traitées au metsulfuron ont été observées (survie à la dose N de metsulfuron [4 g/ha], et même au-delà, de certaines plantes). Le metsulfuron a donc été choisi comme première base de la sélection récurrente.

Quatre populations d'ambrosie à feuilles d'armoise (identifiées P01, P13, P14 et P18) échantillonnées aléatoirement en milieu agricole ont servi à la production de semences pour le premier cycle de sélection au metsulfuron (Tableau I). Aucune plante survivante (R ou r+) à la dose N d'imazamox ou de tribénuron n'a été identifiée dans ces populations.

Tableau I: Populations d'origine (G0) utilisées pour produire la première génération de descendants (G1)

Population of origin G0 used to produce the first generation of progenies (G1)

Populations	Département	% de survivants à la dose N de :		
		Metsulfuron	Tribénuron	Imazamox
P08 (population de référence)	21	0	0	0
P01	01	2	0	0
P13	17	5	0	0
P14	69	10	0	0
P18	26	10	0	0

N = dose maximale applicable au champ. Metsulfuron : 4 g a.i./ha ; tribénuron : 30 g a.i./ha ; imazamox : 50 g a.i./ha.

Programme de sélection récurrente à partir des populations initiales (G0s)

À partir des quatre populations, un premier cycle de sélection a été réalisé avec le metsulfuron (doses $\geq N$). Les plantes survivantes ont été croisées dans des cages recouvertes de voile anti-pollen. Les graines ont été récoltées plante à plante. Les populations G1 obtenues ont été testées avec le metsulfuron, le tribénuron et l'imazamox.

Comme des plantes G1 ont survécu à la dose maximale applicable au champ d'imazamox ou de tribénuron (Dose N, Tableau II), elles ont été croisées entre elles pour donner des descendance G2 sélectionnées par l'imazamox ou par le tribénuron (Figure 2). Les plantes des populations G2 ont ensuite été testées avec les trois herbicides utilisés (Tableau II).

Figure 2 : Schéma de la sélection récurrente : herbicides utilisés, doses appliquées et date de production des plantes (G0s) et de récolte des semences (G1s à G2s)
 Recurrent selection approach : herbicides used, doses applied, dates of plant production (G0s) and dates of seed sampling (G1s to G2s)

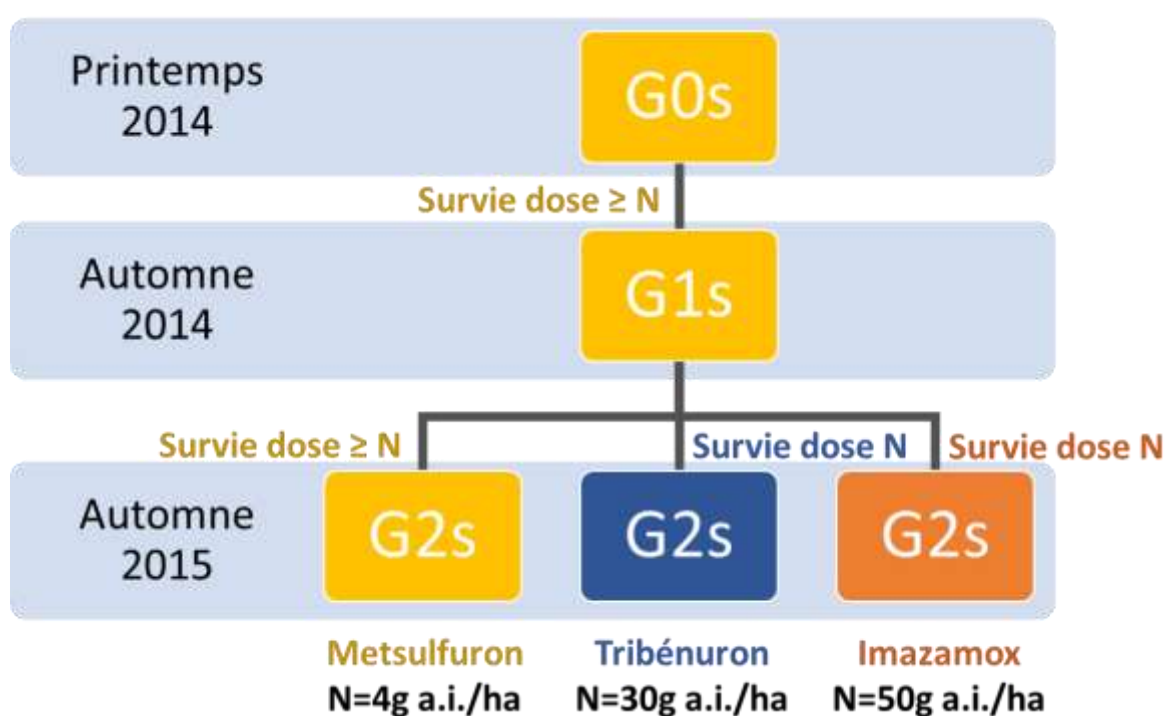


Tableau II : Herbicides inhibiteurs de l'ALS utilisés et dose maximale applicable au champ pour chaque herbicide.
 ALS inhibiting herbicides used herein and maximal allowed field rate for each herbicide

Herbicide (a.i.)	Famille	Nom Commercial	Concentration en a.i.	N = Dose maximale recommandée en g a.i./ha	Culture concernée
Metsulfuron	SU	Allié SX	20%	4	Céréales
Imazamox	IMI	Pulsar 40	40 g/L	50	Tournesol VTH
Tribénuron	SU	Express SX	50%	30	Tournesol VTH

RECHERCHE DE CAS DE RÉSISTANCE AU CHAMP

L'imazamox et le tribénuron ont été testés (Tableau II) sur 42 populations d'ambrosie à feuilles d'armoise échantillonnées en parcelles agricoles en 2013, 2014 et 2015. Ces parcelles ont été désherbées au moins une fois contre l'ambrosie à feuilles d'armoise avec de l'imazamox au cours des cinq dernières campagnes.

MÉCANISME DE RÉSISTANCE : RECHERCHE DE MUTATIONS DANS LE GÈNE DE L'ALS

Le gène de l'ALS a été séquencé chez un individu sensible d'ambrosie à feuilles d'armoise afin d'obtenir une séquence de référence. Le logiciel BioEdit a ensuite permis de comparer la séquence ADN de l'ALS de l'individu sensible avec les séquences des individus résistants afin de vérifier si la résistance observée chez les plantes résistantes est due à une mutation dans le gène de l'ALS (RLC) ou à des mécanismes différents (RNLC).

Le gène de l'ALS a été séquencé chez toutes les plantes notées résistantes (R ou r+) obtenues dans les deux types d'expérimentations (recherche de résistants au champ et sélection récurrente).

RÉSULTATS

EXPÉRIMENTATION DE SÉLECTION RÉCURRENTÉ

Pour l'ensemble des traitements herbicides effectués, aucun individu résistant n'a été identifié à la dose N de chaque herbicide dans la population de référence P08.

Populations initiales (G0)

Les réponses au metsulfuron des plantes des quatre populations initiales G0 étaient similaires et des plantes R et r+ ont été identifiées à des doses \geq N (Tableau III, Figure 3). Aucune plante n'a survécu aux doses N d'imazamox ou de tribénuron. Aucune mutation liée à la résistance n'a été identifiée dans le gène de l'ALS des plantes résistantes.

Tableau III : Évolution du % de plantes ayant survécu à différentes doses de pour chaque herbicide testé (globalement sur chaque génération de sélection).

Evolution of the % of plants that survived at different doses of each herbicide tested (overall at each selection generation)

Génération	Metsulfuron					Tribénuron	Imazamox
	N	2N	4N	6N	10N	N	N
G0	6,75	3,75	2,5	nt	nt	0	0
G1	nt	nt	100	60	45	25	7,5
G2 metsulfuron	nt	nt	100	100	95	nt	nt
G2 tribénuron	nt	nt	nt	nt	nt	46,25	nt
G2 imazamox	nt	nt	nt	nt	nt	nt	nt

nt: non testé.

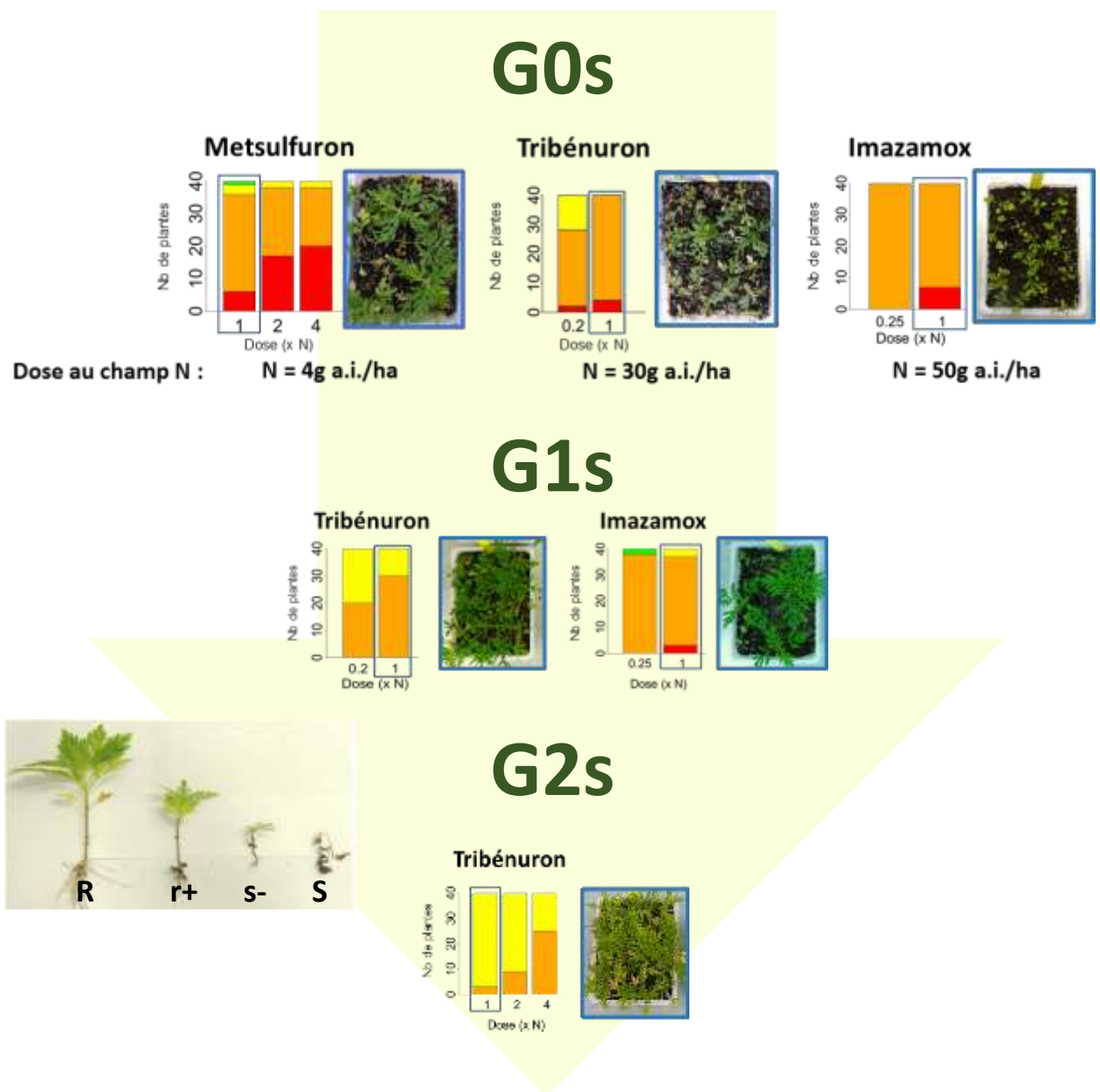
Populations issues du premier cycle de sélection par le metsulfuron (G1)

Après le premier cycle de sélection au metsulfuron, non seulement on observe un accroissement global de la fréquence des plantes résistantes au metsulfuron (100% des plantes ont survécu à la dose de sélection 4N (Tableau III), mais encore 25% des plantes ont survécu à la dose N de tribénuron, et 7,5% des plantes ont survécu à la dose N d'imazamox, comparé au 0% de survie dans les populations G0 aux mêmes dose (Tableau III, Figure 3).

Le gène de l'ALS a été séquencé dans l'ensemble des plantes résistantes (R ou r+) à la dose N d'imazamox ou de tribénuron. Aucune mutation du gène de l'ALS liée à la résistance (RLC) n'a été identifiée.

Figure 3 : Sélection récurrente à partir de plantes résistantes à des doses $\geq N$ de metsulfuron (populations G0) : évolution de la fréquence des survivants à la dose N d'imazamox et de tribénuron dans les populations G1 et G2. Légende des histogrammes (fréquence des phénotypes): Vert: R, jaune, r+, orange: s-, rouge, S. Les photos des terrines correspondent à la dose N (encadrée sur les histogrammes).

Recurrent selection approach starting from plants surviving metsulfuron rates $\geq N$ (G0 populations) : evolution of the frequencies of plants surviving imazamox or tribenuron rates N in G1 and G2 populations. Barplot legend: Green, R; yellow, r+; orange, s-; red, S. Pictures correspond to rate N (boxed on the barplots).



Populations issues du second cycle de sélection par l'imazamox ou le tribénuron (G2)

95% des plantes ont survécu à la dose de sélection 10N de metsulfuron, 90% et 77,5% ont survécu aux doses 20N et 30N de metsulfuron (non représenté sur la Figure 4). 92,5% des plantes ont survécu à la dose N de sélection de tribénuron comparé aux 25% de survie dans les populations G1 (Figure 4). L'expérimentation herbicide pour l'imazamox conduite en 2015-2016 sur les populations G2 n'est pas exploitable (problème de contrôle des températures en serre) ; elle est de nouveau en cours de réalisation mais les résultats ne sont pas encore disponibles.

Le gène de l'ALS a été séquencé dans l'ensemble des plantes résistantes (R ou r+) à la dose N d'imazamox ou de tribénuron. Aucune mutation du gène de l'ALS liée à la résistance (RLC) n'a été identifiée.

RECHERCHE DE CAS DE RESISTANCE AU CHAMP

Les criblages à l'imazamox et au tribénuron des 42 populations d'ambrosie à feuilles d'armoise échantillonnées en parcelle agricoles en 2013, 2014 et 2015 ont montré 100% de plantes sensibles (S ou s-) à la dose N de chacun de ces herbicides dans 41 populations. Dans la 42^{ème} population d'Auvergne-Rhône Alpes, 43% des plantes étaient résistantes (phénotype r+) à la dose N d'imazamox. Le tribénuron n'a pu être testé sur cette population par manque de semences. Aucune mutation liée à la résistance (RLC) n'a été identifiée dans le gène de l'ALS de ces plantes.

DISCUSSION

OBTENTION PAR SÉLECTION RÉCURRENTÉ DE PLANTES RÉSISTANTES PAR RNLC À L'IMAZAMOX ET/OU AU TRIBÉNURON

Sur la base d'une sélection à partir de plantes ayant survécu à des doses \geq la dose maximale applicable de metsulfuron (sulfonylurée), qui est un inhibiteur de l'ALS mais n'est pas utilisé contre l'ambrosie à feuilles d'armoise en culture de tournesol, nous avons obtenu des individus (G1) résistants à la dose maximale applicable en tournesol VTH de tribénuron (sulfonylurée) et/ou d'imazamox (imidazolinone). La sélection de résistance croisée à d'autres herbicides suite à sélection de mécanismes de RNLC avec une première substance a déjà été observée dans d'autres études (Busi et Powles, 2011 ; Scarabel, *et al.*, 2015).

L'ensemble des individus résistants ne portait aucune mutation liée à une résistance dans le gène de l'ALS (RLC). Par ailleurs, la fréquence des résistants et leur niveau de résistance individuel augmentent d'une génération de sélection à l'autre (Tableau III). Ceci suggère très fortement que la sélection récurrente a permis d'obtenir des individus d'ambrosie résistants par « construction » d'une RNLC *via* l'accumulation de mécanismes de RNLC dans un même individu. Ce type de résultats a déjà été obtenu pour différents modes d'action herbicides chez des graminées (Neve et Powles, 2005a ; Neve et Powles, 2005b ; Busi, *et al.*, 2013 ; Busi et Powles, 2009 ; Busi et Powles, 2011). Il avait également été obtenu pour la résistance à des inhibiteurs de l'ALS chez le coquelicot (Scarabel *et al.*, 2015).

L'utilisation de la sélection récurrente a donc permis de montrer la capacité de l'ambrosie à feuilles d'armoise à développer rapidement une RNLC à des inhibiteurs de l'ALS.

IDENTIFICATION D'UN CAS DE RESISTANCE PAR RNLC AUX INHIBITEURS DE L'ALS SÉLECTIONNE AU CHAMP CHEZ L'AMBROISIE A FEUILLES D'ARMOISE

Au champ, un cas de résistance à l'imazamox par RNLC a été identifié dans un échantillon d'ambrosie à feuilles d'armoise collecté en 2014 en région Auvergne-Rhône Alpes. Il s'agit d'une population échantillonnée dans une parcelle agricole. L'historique fragmentaire dont nous disposons fait état d'au moins une culture de tournesol VTH Clearfield® sur les cinq dernières années et de l'utilisation du metsulfuron. Aucune mutation dans le gène de l'ALS des plantes résistantes à la dose maximale applicable au champ d'imazamox ou de tribénuron n'a été identifiée. Par conséquent, la sélection de mécanismes de RNLC est la cause la plus vraisemblable de résistance dans cette population. La capacité de l'ambrosie à feuilles d'armoise à développer une RNLC à des inhibiteurs de l'ALS montrée par notre expérimentation de sélection récurrente se trouve confirmée par ces résultats issus de la sélection « agronomique » au champ.

CONCLUSION

Les résultats de cette étude confirment que la RNLC peut être sélectionnée chez des espèces dicotylédones comme l'ambrosie à feuilles d'armoise. La sélection récurrente a permis d'obtenir très rapidement (en une à deux générations) des individus résistants à l'imazamox et/ou au tribénuron par RNLC, et de tels individus ont également été sélectionnés au champ par les traitements herbicides. Il reste à déterminer si les mécanismes sélectionnés en serre et au champ sont similaires. Dans tous les cas, ce travail montre tout l'intérêt qu'offre la sélection récurrente pour anticiper l'évolution de résistances au champ.

L'existence de RNLC chez une adventice aussi difficile à contrôler que l'ambrosie, qui est de surcroît une espèce ayant un impact important sur la santé publique, est une mauvaise nouvelle pour le contrôle chimique de cette espèce. En effet, la RNLC peut concerner non seulement l'herbicide qui l'a sélectionnée, mais aussi d'autres substances ayant le même mode d'action (comme illustré dans cette étude), voire des modes d'actions différents. En outre, il n'existe aucun test rapide (de type « ADN ») pour détecter ce type de résistance : les seuls tests utilisables sont les tests de sensibilité biologique effectués sur plantules. Il est donc important d'élucider les bases moléculaires de la RNLC chez l'ambrosie à feuilles d'armoise, afin, notamment, de faciliter son diagnostic et donc d'optimiser la gestion chimique de cette espèce.

REMERCIEMENTS

Nous remercions BASF France SAS pour l'appui financier dédié à ce projet. Nous remercions également l'Observatoire des Ambrosies ainsi que BASF France SAS pour avoir fourni les lots de semences d'ambrosie à feuilles d'armoise.

BIBLIOGRAPHIE

- Brewer CE, Oliver LR. 2009.** Confirmation and Resistance Mechanisms in Glyphosate-Resistant Common Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) in Arkansas. *Weed Science*. Vol. 57(6), pp.567–573.
- Busi R, Powles SB. 2009.** Evolution of glyphosate resistance in a *Lolium rigidum* population by glyphosate selection at sublethal doses. *Heredity*. Vol. 103(4), pp. 318–325.

- Busi R, Powles SB. 2011.** Reduced sensitivity to paraquat evolves under selection with low glyphosate doses in *Lolium rigidum*. *Agronomy for Sustainable Development*. Vol. 31(3), pp. 525–531.
- Busi R, Neve P, Powles S. 2013.** Evolved polygenic herbicide resistance in *Lolium rigidum* by low-dose herbicide selection within standing genetic variation. *Evolutionary Applications*. Vol. 6(2), pp.231–242.
- Cseh A, Cernak I, Taller J. 2009.** Molecular characterization of atrazine resistance in common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.). *Journal of Applied Genetics*. Vol. 50(4), pp. 321–327.
- Délye C, Jasieniuk M, Le Corre V. 2013.** Deciphering the evolution of herbicide resistance in weeds. *Trends in Genetics*. Vol. 29(11), pp. 649–658.
- Délye C, Meyer L, Causse R, Pernin F, Michel S, Chauvel B. 2015.** Résistances aux herbicides : les estivales en force! *Phytoma – LdV* 689, pp. 39-42.
- Heap I. 1999.** International Survey of Herbicide Resistant Weeds. Available from: <http://www.weedscience.org>
- Neve P, Powles S. 2005a.** High survival frequencies at low herbicide use rates in populations of *Lolium rigidum* result in rapid evolution of herbicide resistance. *Heredity*. Vol. 95(6), pp. 485–492.
- Neve P, Powles S. 2005b.** Recurrent selection with reduced herbicide rates results in the rapid evolution of herbicide resistance in *Lolium rigidum*. *Theoretical and Applied Genetics*. Vol. 110(6), pp. 1154–1166.
- Observatoire des Ambroisies.** Available from: <http://www.ambroisie.info/>
- Rousonelos SL, Lee RM, Moreira MS, VanGessel MaJ, Tranel PJ. 2012.** Characterization of a Common Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) Population Resistant to ALS- and PPO-Inhibiting Herbicides. *Weed Science*. Vol. 60, pp. 335–344.
- Saint-Louis S, DiTommaso A, Watson A. 2005.** A Common Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) Biotype in Southwestern Québec Resistant to Linuron 1. *Weed Technology*. Vol. 19, pp. 737–743.
- Scarabel L, Pernin F, Délye C. 2015.** Occurrence, genetic control and evolution of non-target-site based resistance to herbicides inhibiting acetolactate synthase (ALS) in the dicot weed *Papaver rhoeas*. *Plant Science*. Vol. 238, pp. 158–169.
- Taylor J, Loux M, Harrison S, Regnier E. 2009.** Response of ALS-Resistant Common Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) and Giant Ragweed (*Ambrosia trifida*) to ALS-Inhibiting and Alternative Herbicides1. *Weed Technology*. Vol.16, pp. 815–825.
- Tranel PJ, Wright TR. 2002.** Resistance of weeds to ALS-inhibiting herbicides : what have we learned ? *Weed Science*. Vol. 50, pp. 700–712.
- Zhou Q, Liu W, Zhang Y, Liu KK. 2007.** Action mechanisms of acetolactate synthase-inhibiting herbicides. *Pesticide Biochemistry and Physiology*. Vol. 89(2), pp. 89–96.