

# Biodiversité des champs cultivés : l'enrichissement floristique

**Philippe Jauzein**

INA-PG  
Bâtiment du machinisme agricole  
BP 01, 78850 Thiverval-Grignon

La biodiversité des champs peut être analysée à des niveaux très variés, tous interactifs : l'approche peut concerner les milieux (polyculture, bocage...), les populations commensales des cultures (richesse spécifique, richesse fonctionnelle) ou la variabilité infraspécifique. Ce dernier aspect, peu étudié, est fondamental<sup>1</sup>. Nous n'aborderons donc ici que la richesse spécifique, en incluant tout au plus quelques taxons infraspécifiques de haut rang.

Sans entrer dans les grandes théories écologiques, nous appuierons notre discours sur les principes des stratégies adaptatives que l'on peut pédagogiquement caricaturer par le triangle de Grime (1977). Trois composantes principales, très gourmandes en énergie, déterminent la persistance d'une plante en un lieu donné :

- la compétition (**C**) qui regroupe toutes les interactions entre végétaux, qu'elles soient inter- ou intraspécifiques ;
- la résistance aux stress (**S**) comprenant les adaptations diverses à des facteurs (surtout climatiques ou édaphiques) limitant la croissance des végétaux, par excès ou par défaut ;
- la résistance aux perturbations (**R**) c'est-à-dire à des facteurs détruisant partiellement ou totalement les individus.

La culture, dans une acception traditionnelle, est pratiquement synonyme de travail du sol : l'agriculteur, par une série d'interventions, détruit la végétation indésirable pour ne tolérer qu'une ou quelques plantes cultivées, le plus souvent importées. Jamais, avant l'homme moderne, les végétaux n'avaient subi de perturbations si systématiques et ciblées ; ainsi, seules les espèces les plus évoluées dans une stratégie de type R ont pu survivre à l'intensification progressive. Rares sont les cas où cette pression de sélection a abouti à des modifications macroscopiques au niveau des taxons, permettant de les distinguer des formes sauvages originelles (voir 2.3.) : cette pression ne date que de quelques millénaires. Nous admettrons la plupart du temps que les espèces présentes dans les champs étaient préadaptées à cette situation et vivaient autrefois dans des milieux primaires soumis à des bouleversements fréquents du substrat ; il est cependant évident qu'elles n'ont cessé d'évoluer et que « quelque part » elles ne ressemblent peut-être plus à leurs ancêtres.

Après une première partie générale qui montre les difficultés d'étudier ces évolutions floristiques du passé, nous nous attacherons à deux exemples plus précis d'enrichissement des champs cultivés illustrant les deux périodes de l'histoire de l'humanité situées de part et d'autre du XVI<sup>e</sup> siècle.

---

<sup>1</sup> Il fera l'objet d'un article publié ultérieurement (J. Gasquez, INRA Dijon)

## 1. Description de la diversité spécifique : origine des mauvaises herbes

Si l'on analyse la flore d'une parcelle cultivée, on s'aperçoit de la grande diversité d'origine de ces mauvaises herbes (Aymonin, 1965 ; Maillet, 1993 ; Montegut, 1993).

### 1.1. Les espèces spontanées

La part logiquement la plus importante concerne les espèces qui ont toujours poussé naturellement dans la région la flore spontanée. Mais la notion de spontanéité n'est-elle pas trop relative pour être facilement appréciée ? La composition floristique a de tout temps changé et toute flore spontanée (au même titre qu'un Français « de souche ») n'est finalement que la somme d'anciennes migrations. À ce stade de la réflexion, nous admettrons donc comme spontanée la flore existant sur le territoire aux prémices de l'agriculture, il y a quelque 10 000 ans.

N'ayant pas vécu à cette époque, et faute de preuves archéologiques suffisantes, nous sommes obligés de rechercher des preuves indirectes. Ainsi sera considéré comme spontané tout végétal dont la présence dans des milieux primaires naturels est encore avérée, si tant est que de tels milieux existent encore dans leur pureté originelle.

Où se trouvaient donc les mauvaises herbes des champs cultivés ? Si l'on exclut les espèces pérennantes de formations végétales stables, généralement liées à la non-culture, il faut chercher ces plantes dans des milieux riches en taxons à stratégies R ou SR, pionniers et colonisateurs : c'est-à-dire dans des habitats souvent marginaux, fréquemment perturbés, ou dans des stades précoces d'évolution de ces habitats après stabilisation (Jauzein, 1995 ; 1997).

Pour confirmer définitivement la spontanéité, il faut rechercher des sites les plus isolés possible. Mais, à part quelques balnes inaccessibles, les milieux vierges n'existent plus en France ; le pâturage extensif, ovin ou caprin, entraîne des semences vers les zones les plus reculées. La présence de *Caucalis*, trouvé au pied d'une falaise du Sud des Alpes, ne suffit pas à prouver sa spontanéité : ses graines épineuses zoochores s'accrochent facilement aux toisons. Nous avons bien trouvé (en Languedoc), dans les mêmes conditions, du persil retourné à l'état sauvage ! Même hésitation quand on découvre *Chrysanthemum segetum* sur des talus littoraux des Albères ou des Maures, trop parcourus par les touristes. Que penser des stations d'*Anchusa arvensis*, fréquentes sur les arrière-dunes décalcifiées et rudéralisées ? Plus l'espèce se comporte en rudérale, et plus il est difficile de préciser son statut.

À l'échelle de la parcelle, la persistance du stock semencier des thérophytes (plantes annuelles) et la survie d'organes de multiplication végétative des géophytes permettent le renouvellement endémique de la plupart des espèces : stock endogène. Il faut y ajouter un contingent d'espèces allochtones, le plus souvent anémochores ou quelquefois zoochores (plus rarement hydrochore : dans les zones inondables), dont les diaspores pénètrent en permanence sur le site : introduction naturelle (apophytes) ou involontaire par l'homme (impuretés des lots de semences de la plante cultivée, terre agglomérée sur les roues...). Si elles appartiennent à des espèces préadaptées, elles pourront enrichir la

#### Types de dispersion des diaspores

Type de dispersion	Agent de dispersion
Anémochore	vent
Zoochore	animaux en général
Hydrochore	eau

**Allochtone** : adj., *Biogéographie*.  
Se dit d'une espèce (végétale ou animale) ou d'une végétation introduite dans une localité ou une région.

**Apophyte** : n.f., *Biogéographie*.  
Végétal spontané s'installant sur un terrain venant d'être défriché.

**Commensal** : n.m., *Écologie, entomologie*.  
Organisme qui est favorisé dans sa croissance par le voisinage immédiat d'un autre organisme, sans lui nuire, ni lui être indispensable. S'utilise aussi adjectivement.

**Monocarpique** : adj., *Physiologie végétale*.  
Se dit d'une plante qui ne fleurit qu'une fois avant de mourir.

banque déjà présente ; sinon, elles donneront naissance à des jeunes plants éliminés par la première perturbation (plantes ligneuses comme les saules ou les érables...). Cette migration incessante des espèces maintient une pression colonisatrice apte à modifier potentiellement la flore à la moindre modification du système cultural. L'évolution des techniques peut ainsi aboutir à un enrichissement de la parcelle en espèces régionales spontanées (Maillet, 1993) : modification du spectre des herbicides, simplification du travail du sol (bromes dans les céréales, autrefois cantonnés aux bordures car sensibles à un bon labour) et, surtout, adoption de la non-culture (désherbage chimique intégral sans travail du sol) dans les cultures pérennantes. Présente seulement sur le quart des parcelles du vignoble montpelliérain en 1979, la garance voyageuse (*Rubia peregrina*) se trouve maintenant dans 2 parcelles sur 3. En Languedoc, en 1987, 84 espèces ont été répertoriées dans les vignes labourées ; la richesse floristique atteignait 193 espèces en situation de non-culture !

Mais attention, cet enrichissement des parcelles n'est qu'un leurre : il ne représente qu'une redistribution des espèces régionales et masque en fait un appauvrissement floristique global que nous détaillerons dans l'article suivant<sup>2</sup>.

## 1.2. Les espèces étrangères (xénophytes)

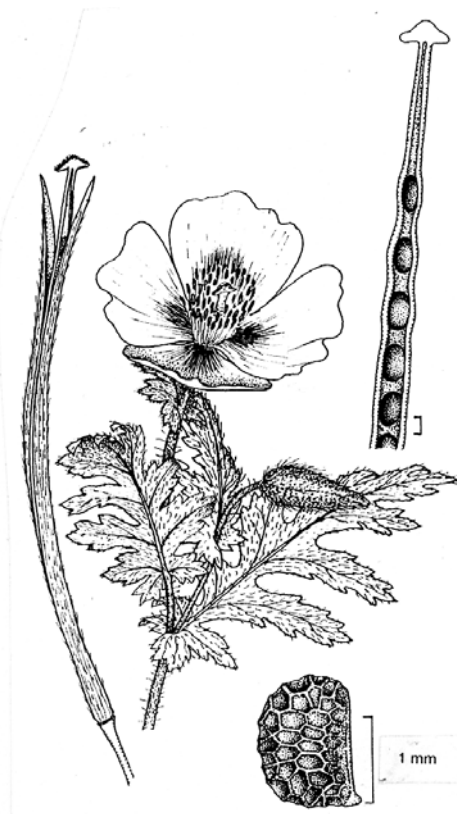
L'apport allochtone de semences ne concerne pas que les espèces spontanées. De tout temps, la flore s'est enrichie d'espèces migrantes provenant d'autres régions françaises, de pays voisins ou, généralement, de pays lointains. En effet, les migrations naturelles à l'échelle, par exemple, de l'Europe ont eu largement le temps, au cours du quaternaire, de se stabiliser. Pour qu'une espèce colonisatrice nouvelle arrive, il faut qu'elle puisse franchir une barrière qui jusque là l'avait isolée de la flore de notre pays, ce qui implique une migration à longue distance. L'extension récente d'espèces colonisatrices peut servir de preuve à l'origine étrangère. En effet, toute plante n'ayant pas encore colonisé des milieux pourtant potentiellement favorables et n'ayant pas encore atteint un niveau d'équilibre dans la flore locale fait sûrement partie des allochtones. Ainsi, *Crepis sancta* subsp. *nemausensis*, le Crépis de Nîmes, a été décrit du Languedoc par Gouan au XVIII<sup>e</sup> siècle et a, depuis, colonisé les cultures pérennantes ou fourragères jusque dans le Nord de la France ; malgré l'affirmation de beaucoup de flores, il est pour nous impossible que ce taxon soit spontané. Curieusement, un autre crépis s'étend actuellement dans le Midi : *Crepis bursifolia* ou Crépis à feuilles de capselle, originaire du Sud de l'Italie. Comment se fait-il qu'une telle migration, affectant surtout les milieux rudéraux, ait pu intervenir si récemment ? Pour nous, il ne fait aucun doute qu'une barrière naturelle a bloqué cette espèce pendant des millénaires ; il devait en fait s'agir d'une endémique de Sicile qui, au cours de la période historique, a franchi le bras de mer la séparant du continent, s'ouvrant ainsi un vaste domaine d'extension.

Les milieux rudéraux posent, nous l'avons vu, un gros problème pour la détermination de l'origine de leur flore. Le plus souvent, les espèces colonisatrices de type R qui pénètrent sur notre territoire commencent par s'exprimer dans ces zones rudérales plus ou moins anthropisées. Le cours de leur histoire, entre la date d'introduction et l'envahissement d'une parcelle, oscille entre des périodes d'expansion rapide et des périodes d'attente, voire de régression. On peut globalement y discerner deux phases de latence principales. La première intervient juste après introduction. Il faut un invraisemblable concours de circonstances pour que les conditions régnant dans l'environnement d'une adventice nouvellement introduite permettent sa survie. De nombreux échecs précèdent certainement, même pour les espèces pionnières, la réussite d'une population ; autant d'introductions successives seront nécessaires pour augmenter les chances de survie. La petite population de départ subit, quelques années durant, un purgatoire, isolée sur le quai d'un port ou d'une gare, ou perdue dans une friche industrielle avant de trouver un espace favorable lui permettant de dépasser un seuil de vitalité. Elle vagabonde alors de talus en ballast, de friche en jachère, guidée le plus souvent par les axes de communication. Là se situe la deuxième phase de latence. La pression de sélection très forte exercée par le désherbage freine toutes vellétés de pénétration dans la parcelle des plantes rudérales de la bordure, pourtant régulièrement soumises sur les bas-côtés à des fauches ou, maintenant, à des

<sup>2</sup> Jauzein P., 2001. L'appauvrissement floristique des champs cultivés. In S. Le Perche, P. Guy & A. Fraval (dir.) : *Agriculture et biodiversité des plantes*. Dossier de l'environnement de l'INRA, n°21, 65-82.

herbicides. Cet apprentissage les aidera peut-être à devenir mauvaises herbes le jour où coïncideront leurs exigences biologiques et les conditions culturales d'une parcelle adjacente.

Dès le début des activités humaines, la mise en culture progressive du territoire a certainement aidé nombre d'espèces à étendre leur aire de répartition en créant des corridors. Il est à peu près évident que le chrysanthème des moissons, *Chrysanthemum segetum* a bénéficié de ce moteur anthropique pour gagner l'Ouest de la France ; mais, sur les coteaux siliceux proches du littoral méditerranéen, les stations sont-elles primaires ou correspondent-elles à des populations échappées d'anciens champs cultivés envahis ? Il y a bien des cas où l'on ne peut répondre. Le doute est la règle dans le cas d'un isolat, c'est-à-dire d'un groupe de populations géographiquement détachées de l'aire principale. Pour des espèces à stratégie plutôt SC, on peut affirmer sans trop de risque que ces stations sont relictuelles : la présence d'astragale de Montpellier, *Astragalus monspes-sulanus*, sur les coteaux de la Seine représente un héritage d'une époque plus chaude où l'Île-de-France bénéficiait d'un climat subméditerranéen. Mais que dire des colonisatrices qui profitent de toute introduction pour tenter une implantation ? La Limagne illustre très bien ce dilemme ; ses coteaux abritent de nombreuses espèces relictuelles qui survivent grâce au climat particulier de ce fossé d'effondrement. Et dans les champs cultivés ? Le pavot cornu, *Glaucium corniculatum*, méditerranéenne présente dans les moissons de Limagne, a plus vraisemblablement été introduite comme la plupart des messicoles très abondantes dans cette région, (*Bupleurum rotundifolium* (Buplèvre à feuilles rondes), *Conringia orientalis* (Vélar d'Orient). Mais *Androsace elongata* (Androsace allongée) est-elle étrangère ou relictuelle sur les coteaux du Puy de Chanturgues ?



*Glaucium corniculatum*

Ainsi de très nombreux thérophytes méditerranéens ont pu gagner le territoire français grâce au tapis déroulé par les activités agricoles protohistoriques, soit par l'Espagne pour gagner le Languedoc-Roussillon (cf *Archéophytes de France*), soit par l'Italie pour gagner la Côte-d'Azur cas de *Carduus acicularis* (Chardon à épingles), *Delphinium halteratum* (Dauphinelle en haltère), *Linum nodiflorum* (Lin à fleurs nodales).

La notion d'étrangère n'est donc qu'une question d'échelle de temps et de lieu. Dans cet article, nous prendrons comme périmètre de référence le territoire français.

Les archéophytes sont traditionnellement traités comme les taxons spontanés par les botanistes ; certaines flores incluent même les néophytes anciens avec les espèces spontanées, ne distinguant que les plantes naturalisées dans la période historique récente.

Le terme « adventice », utilisé par les botanistes en référence au territoire national, est utilisé par les agronomes en référence à la parcelle ; désignant au départ toute espèce introduite sur la parcelle (étymologiquement « venant d'ailleurs »), il a été élargi à toute espèce non semée par l'agriculteur, c'est-à-dire à toute la flore commensale d'une parcelle cultivée.

#### Quelques définitions

Un vocabulaire complexe a été proposé pour répertorier ces nuances (Thellung, 1912 ; Kornas, 1990) ; les auteurs en ont donné des acceptions très diverses. Nous ne retiendrons ici que les termes les plus classiques, utilisés dans cet article :

- Échelle de temps	
Avant 1500	<b>archéophytes</b>
Après 1500	<b>néophytes</b>
- Degré d'installation d'une espèce introduite	
Implantation localisée	<b>fugace (quelques années)</b>
Importation volontaire	<b>subspontanées</b>
Importation involontaire	<b>adventices</b>
Extension naturelle persistante	<b>naturalisées</b>

Depuis les débuts de l'agriculture, l'enrichissement en espèces allochtones n'a pas vraiment cessé. Mais, pour illustrer ce phénomène, nous allons nous attacher à deux périodes charnières qui représentent certainement les deux principales vagues d'enrichissement floristique des milieux cultivés : l'arrivée et le développement des céréales, d'une part, et la découverte des Amériques, d'autre part.

## 2. Les périodes néolithique et protohistorique : histoire des messicoles

Depuis le début du pléistocène, l'homme, alors cueilleur, a commencé à gérer son environnement et à fortement modifier la structure de la végétation naturelle. Le sarclage avec des outils comme la houe a débuté sans doute pour éliminer la végétation indésirable, afin de dégager et de favoriser les espèces utiles. Mais, en travaillant la terre, les hommes ont créé des milieux perturbés prenant une place croissante par rapport aux milieux saturés dominés par les végétaux à stratégie C ; ils ont ainsi élargi considérablement la place disponible aux pionnières autrefois confinées à des biotopes marginaux, créant un large champ d'expérimentation pour leur évolution et ouvrant la porte à de nouvelles espèces...

Au néolithique, 8 000 ans environ avant JC, les céréales ont été domestiquées par l'homme et ont ensuite migré jusqu'en Europe occidentale : leur présence est attestée dès 6 000 avant JC dans le Languedoc. Ce nouveau mode d'acquisition de la nourriture de base va complètement bouleverser les habitudes et permettre la sédentarisation. S'en est suivi une sorte de cercle vicieux (productivité..., amélioration des conditions de vie et de la technicité..., besoins nouveaux...) toujours d'actualité et responsable d'une évolution incessante de la flore des moissons.

On a attribué à cette flore spécifique des moissons le qualificatif de « messicole » (Jauzein, 1997) ; on a de même attribué celui de « linicole » à la flore spécifique du lin. Ces termes ne doivent être appliqués que pour les espèces stables (jusqu'au XX<sup>e</sup> siècle) et donc parfaitement naturalisées sur notre territoire.

### 2.1. Origine des messicoles archéophytes

L'origine des messicoles est loin de faire l'unanimité parmi les botanistes. Il faut dire que le problème est complexe et rebondit sans cesse sur la relativité du temps et de l'espace. Cette flore s'est construite sur plusieurs millénaires et sa progression vers l'ouest, liée au transport de semences riches en impuretés, lui a permis de s'enrichir dans chaque pays traversé. Elle représente donc une somme dont l'analyse est rendue difficile par le recul.

La plupart des botanistes s'accordent cependant pour localiser au Proche et au Moyen-Orient le berceau des archéophytes les plus originales (Zohary, 1973). Trois arguments principaux permettent de confirmer cette thèse.

#### *Origine des céréales*

Les études archéologiques, biogéographiques, génétiques concordent toutes sur ce point. En étudiant la tribu des *Triticeae*, Sakamoto (1982) montre bien que la seule région où cohabitent les ancêtres du blé, de l'orge et du seigle se situe entre la Palestine et la mer Caspienne. Les premiers villages témoins d'une domestication se trouvent, d'une part, en Anatolie et, d'autre part, le long d'un arc montagneux bordant le Nord de la Mésopotamie (futur Croissant fertile).

Le blé et l'orge ont sans doute été les premières (Zohary, 1969). Secondairement, certaines graminées associées à ces céréales et, peut-être, considérées au départ comme mauvaises herbes ont montré des qualités qui ont permis une diversification : seigle et avoine (Sakamoto, 1982). Parallèlement, de

nombreuses autres plantes ont dès cette époque été cultivées et sélectionnées dans cette région comme diverses légumineuses et le lin (Harlan, 1975).

### *Flore du Proche-Orient*

Les zones steppiques montagneuses de cette région possèdent un sol pauvre et rocailleux, ainsi qu'un climat sec, très favorables à la sélection de plantes annuelles à germination automnale : leur cycle est calqué sur la période humide. Ce type biologique reste très représenté dans la région méditerranéenne qui a servi de relais, tout en apportant son propre contingent.

*Or, dans ces zones subarides, poussent en abondance non seulement les ancêtres des céréales, mais aussi diverses messicoles inféodées en France aux cultures céréalières. Les céréales de Turquie ou du Liban regorgent d'Adonis, Orlaya, Nigella, Valerianella... (Aymonin, 1962 ; 1965).*

On retrouve donc le même profil biologique en France, aussi bien pour les céréales que pour leurs commensales les plus fidèles : monocarpiques annuelles d'hiver (Jauzein, 1997). Malgré une évolution progressive ayant permis à certaines de s'adapter, en suivant les céréales, à de nouveaux climats, l'origine steppique ou méditerranéenne a limité beaucoup d'entre elles aux régions méridionales. Aymonin (1962) compte ainsi une dizaine de messicoles pour la région parisienne, une quarantaine pour les Causses. Les régions françaises les plus riches correspondent aux basses montagnes des départements méditerranéens : haut pays des Alpes-Maritimes et du Var, Lubéron, Causses, Cerdagne...

### *Arguments génétiques*

Plusieurs moyens permettent au phytogéographe de déterminer la patrie originelle d'un taxon. Dans un *complexe diploïde* (ou en tout cas à même valence chromosomique), on estime souvent que la zone de plus grande diversité du groupe désigne le berceau de ce groupe. Ainsi, chez les nigelles (Zohary, 1983), *Nigella arvensis* possède diverses sous-espèces toutes confinées à la Méditerranée orientale : Grèce, Anatolie, Proche-Orient ; seule la sous-espèce *arvensis* existe à l'Ouest et au Nord de la Grèce et peut être considérée comme migrante.

Dans un *complexe polyploïde*, les diploïdes représentent en général l'élément ancien, stable et à exigences écologiques strictes (Verlaque et Filosa, 1993 ; Lumaret, 1981) ; les descendants polyploïdes, plus tolérants, migrent et colonisent des milieux plus perturbés. Ainsi, chez les coquelicots, le complexe de *Papaver argemone* (Kadereit, 1986) présente une diversité maximale dans la même zone orientale : les taxons diploïdes restent cantonnés à cette région alors que la sous-espèce *argemone*, hexaploïde, a envahi toute l'Europe ouest et nord-ouest.

Verlaque et Filosa (1993) citent divers autres exemples de messicoles tétraploïdes en France mais possédant en Méditerranée orientale des populations diploïdes : en Palestine pour les *Adonis* et *Turgenia latifolia*, en Grèce et Anatolie pour *Agrostemma githago*. *Ceratocephala falcata*, hexaploïde en France, est tétraploïde dans le Nord de l'Iran ; une espèce voisine diploïde, *C. testiculata*, occupe une aire plus orientale encore, allant de l'Europe de l'Est à l'Asie centrale.

Un dernier phénomène permet de remonter aux sources : la dispoloïdie. Les restructurations chromosomiques conduisent quelquefois à une réduction progressive du nombre de base ; le taxon le plus archaïque possède alors le plus grand nombre de chromosomes : *Centaurea cyanus* à  $n = 12$  ( $n = 11$  pour certaines espèces proches,  $n = 8, 9$  ou  $10$  pour d'autres centaurées), *Valerianella echinata* à  $n = 8$  (certaines mâches ont  $n = 7$ ), *Bifora testiculata* à  $n = 11$  ( $n = 10$  chez *Bifora radians*). Ce nombre variant d'une étape à l'autre induit une barrière génétique efficace (les appariements ne peuvent plus se faire) et a donc un fort pouvoir de spéciation.

## 2.2. Bilan des messicoles

Les opinions très variées des auteurs rendent difficile l'établissement d'un bilan. L'observation des commensales des plantes cultivées dans des milieux supposés naturels et originels apporte de nombreuses données. L'idéal serait de pouvoir les recouper avec les données archéologiques sur la période néolithique. Mais, en plus de leur caractère exceptionnel, les trouvailles archéologiques donnent lieu à des interprétations faussées ; les seules preuves de l'origine néolithique de débris végétaux se trouvent en général dans les foyers, sous forme carbonisée (Marinval, 1985 ; Bouby, 1998) ; or, la seule présence de ces plantes dans un foyer implique leur utilisation par l'homme qui en a déjà séparé le « mauvais grain ».

Les découvertes archéologiques les plus intéressantes concernent les villages lacustres : la tourbe ou les sédiments ont permis une bonne conservation des débris végétaux, en Suisse par exemple (Baudais-Lundström, 1984). Au néolithique (2 800 ans avant JC), 19 espèces rudérales et 25 agrestes ont été répertoriées ; parmi les espèces les plus fréquentes, la moitié étaient des plantes plutôt prairiales. L'abondance des hémicryptophytes (plantes pérennantes à souches) peut indiquer un faible travail du sol et un mode de conduite mixte laissant une place importante à la pâture post-culturelle. Parmi les messicoles, ont été notés *Papaver rhoeas*, *P. argemone*, *Valerianella dentata* et *Camelina sativa*. Sur un site proche, à l'Âge du Bronze (800 ans avant JC) les céréales se sont diversifiées, ainsi que les cultures secondaires et, bien sûr, les mauvaises herbes ; *Camelina sativa* subsp. *sativa* devient suffisamment abondante pour que l'on soit sûr de sa domestication. Parmi les espèces fréquentes, seul *Galium aparine* subsp. *spurium* semble nouveau, mais plusieurs messicoles rares sont notées : *Avena fatua*, *Bromus secalinus*, *Camelina sativa* subsp. *microcarpa*, *Caucalis platycarpus*, *Centaurea cyanus*, *Valerianella rimosa*.

### *Spontanées dans toute la France*

Elles représentent la grande majorité des espèces des moissons du Midi. Beaucoup plus difficile à estimer pour le Nord, ce contingent représente environ 60% de la flore des moissons. Mais le thème de cet article concerne les catégories suivantes.

### *Subméditerranéennes*

Dans le Nord de la France, plusieurs messicoles proviennent de la région méditerranéenne : soit que cette région représente le berceau de ces espèces, soit qu'elle ait servi de relais. Ces plantes sont bien sûr considérées comme archéophytes dans les pays plus nordiques comme la Belgique (Fabri, 1993) :

<i>Androsace maxima</i>	<i>Anthemis arvensis</i>
<i>Bromus arvensis</i>	<i>Consolida ajacis</i>
<i>Fumaria parviflora</i>	<i>Fumaria vaillantii</i>
<i>Gagea villosa</i> (bulbeuse)	<i>Legousia hybrida</i>
<i>Orlaya grandiflora</i>	<i>Scandix pecten-veneris</i>
<i>Valerianella dentata</i>	<i>Valerianella rimosa</i>

Au cours des phases de régression (voir article suivant), ces espèces commencent à disparaître dans le Nord et leur aire se rétrécit progressivement vers la région méditerranéenne.

### *Plantes introduites volontairement : anciennes cultures*

Le jugement est faussé par différentes espèces, maintenant bien intégrées aux messicoles, mais dont l'historique montre leur utilisation dès l'époque protohistorique pour certaines (*Camelina* comme oléagineuse - voir 2.3.) ou plus souvent à partir du Moyen Âge ; simplement échappées de cultures alimentaires, médicinales, fourragères, tinctoriales..., maintenant abandonnées, elles ne peuvent faire partie des archéophytes (Jauzein, 1997).

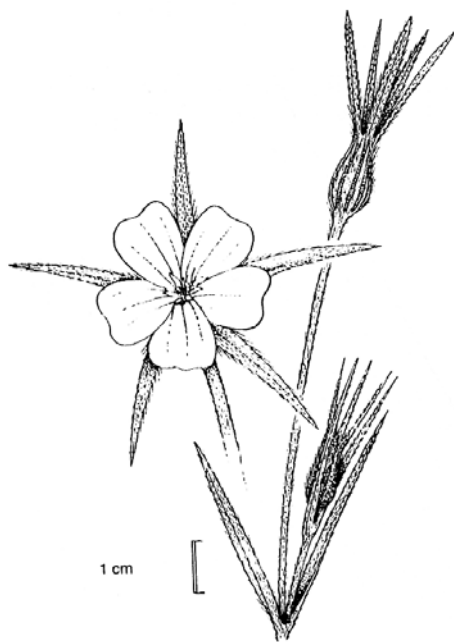
*Archéophytes de France*

Indiscutablement, certains archéophytes représentent une première sélection parmi la flore spontanée du Proche-Orient, enrichie d'espèces de Méditerranée orientale (Anatolie et Grèce). Mais, il est évident que cet apport ne concerne qu'un petit nombre d'espèces. Cette migration vers l'ouest a sans doute été complexe ; on peut y discerner plusieurs courants dont les deux principaux axes commerciaux protohistoriques.

Le courant méditerranéen ou « cardinal ». La liste qui suit n'est qu'une proposition. Plusieurs de ces espèces ont très bien pu migrer par l'Europe centrale. Toutes existent au Moyen-Orient, mais certaines y sont peut-être parvenues secondairement ; la seule exception est *Centaurea cyanus*, le Bleuet, absent de Palestine et sans doute originaire du Nord-Est de la Méditerranée :

*Adonis sp. pl.*  
*Anthemis altissima*  
*Bifora testiculata*  
*Bupleurum rotundifolium*  
*Caucalis platycarpus*  
*Cephalaria syriaca*  
*Consolida regalis*  
*Legousia speculum-veneri*  
*Neslia paniculata/thracica*  
*Papaver rhoeas* et *P. argemone...*  
*Ranunculus arvensis*  
*Vaccaria hispanica*

*Agrostemma githago*  
*Asperula arvensis*  
*Bromus secalinus*  
*Camelina sativa/microcarpa*  
*Centaurea cyanus*  
*Ceratocephala falcata*  
*Galium tricornutum*  
*Lolium temulentum*  
*Nigella arvensis*  
*Polygonum bellardii*  
*Turgenia latifolia*  
*Valerianella echinata*

*Agrostemma githago**Vaccaria hispanica*

L'expansion agraire jusqu'à l'Espagne a permis, par des échanges en retour, de créer un courant ibérique vers le Languedoc et, de là, vers le Sud-Ouest : la répartition de ces plantes montre une lacune importante entre la Ligurie et la Grèce qui exclut la voie précédente. La flore espagnole a aussi bénéficié d'un apport africain ; il n'est d'ailleurs pas exclu que certaines espèces soient archéophytes



et originaires du Proche-Orient, après avoir longé tout le Maghreb : ce contingent très thermophile (sinon, il aurait migré aussi par le nord) a sans doute eu du mal à migrer jusqu'en France.

Quelques espèces ibériques remarquables ornent ainsi les céréales du Midi :

Renonculacées : *Delphinium verdunense* et *Nigella gallica*  
 Papaveracées : *Glaucium corniculatum*, *Hypocoum pendulum*, *Roemeria hybrida*...

Le courant danubien. À partir de l'Europe centrale, l'agriculture a gagné le Nord-Est de la France vers 4 000 ans avant JC. Elle a entraîné son lot de messicoles :

<i>?Alopecurus myosuroides</i>	<i>?Apera spica-venti</i>
<i>Avena sativa/fatua</i>	<i>Neslia paniculata</i>
<i>Silene noctiflora</i>	<i>Thlaspi arvense</i>

*Neslia paniculata* comprend deux sous-espèces (souvent traitées comme des espèces distinctes) que l'on peut différencier nettement par la morphologie des fruits, mais seulement par ce caractère. La répartition de ces sous-espèces (Meusel *et al.*, 1965) suggère qu'à partir d'une souche orientale se sont différenciés deux taxons (de part et d'autre du Caucase ou de l'Altaï) qui ont suivi l'un la voie danubienne (subsp. *paniculata*), l'autre la voie méditerranéenne (subsp. *thracica*). Les deux se sont rejoints en France dans le Nord-Est.

Deux folles-avoines du groupe d'*Avena sativa* se partagent le territoire français. La sous-espèce *sterilis* occupe tout le Midi et l'Ouest, limitée vers le nord par les isothermes du mois le plus froid. Rien ne permet de penser qu'elle n'est pas spontanée en région méditerranéenne, avec une migration peut-être protohistorique dans l'Ouest. La sous-espèce *fatua* occupe la moitié nord de la France et échappe aux températures froides par une germination printanière. Cette adaptation physiologique est héritée d'une longue sélection par le climat continental subi en Europe centrale. Cet exemple illustre parfaitement la dichotomie des voies de migration méditerranéenne et danubienne.

### 2.3. Néotaxons

Le milieu cultural a donc permis à des plantes autrefois très localisées d'élargir considérablement leur aire de répartition. La pression de sélection sévère imposée à ces espèces par le désherbage les a certainement fait évoluer. Si, bien souvent, cette évolution reste discrète, interne, elle a quelquefois profondément modifié certaines messicoles.

#### *Remaniements chromosomiques*

Nous ne citerons que l'exemple de l'avoine-folle. *Avena sativa* subsp. *fatua* n'existe pas dans la nature. Elle peut s'hybrider aussi bien avec l'avoine cultivée qu'avec la subsp. *sterilis*. Ce taxon a sans doute pris naissance dans les champs d'avoine, par une délétion chromosomique (Aujas et Darmency, 1984).

#### *Polypléidie*

Nous avons vu que les polypléides apparus dans les zones de diversification des taxons ont bénéficié de leur spectre écologique plus large et ont proliféré, alors que les ancêtres diploïdes restaient souvent localisés. Mais ces tétraploïdes préexistaient-ils toujours, avant l'expansion néolithique de l'agriculture ? Les populations tétraploïdes d'*Agrostemma githago* vivent-elles en milieu naturel à côté des diploïdes de Grèce et d'Anatolie ? Dans certains cas, il est possible que de tels polypléides soient nés en milieu cultivé et n'existent pas dans la nature. C'est sans doute le cas du cytotype autohexaploïde de *Roemeria hybrida* signalé en Provence.

### Nouvelles « espèces »

Parmi les archéophytes, existent quelques exemples d'espèces mimétiques (nommées ainsi pour leurs similitudes avec la plante cultivée) que l'on ne trouve pas en milieu naturel et dont on peut supposer qu'elles sont nées dans les céréales (Jauzein, 1997).

*Lolium temulentum* faisait encore partie des principales mauvaises herbes des céréales au début du siècle. En plus de sa nuisibilité directe sur le rendement du blé, il rendait le pain toxique : son grain possède une couche mycélienne formée par un champignon symbiotique proche de l'Érgot du seigle (responsable du « mal des ardents »). Son seul cousin naturel est une petite ivraie autogame du Moyen-Orient : *Lolium persicum*. Une hypothèse passionnante serait d'envisager le rôle du symbiote dans la spéciation ; un champignon identique (genre *Neotyphodium* de la famille des Clavicipitacées) améliore la productivité de la Féтуque élevée ou du Ray-grass anglais dans des conditions de stress (sécheresse ou carence en azote, attaque par des ravageurs ou des agents pathogènes).

*Bromus secalinus*, le Faux-seigle, présente une variabilité étonnante, à mettre en relation avec la diversité des céréales : certaines populations à gros caryopses (subsp. *velutinus*) envahissent les blés à gros grains. Elles ne semblent exister qu'en Europe centro-occidentale et doivent dériver du type d'origine plus oriental. Une mutation originale a même vu le jour dans les cultures d'Épeautre (*Triticum spelta*) de Belgique : le Brome des Ardennes, maintenant disparu. Seules des observations récentes de populations intermédiaires désignent le parent sauvage probable, *Bromus racemosus* subsp. *commutatus*, fréquent dans les fourrières des parcelles céréalières.

De la même façon, *Bromus lepidus* et *B. interruptus* d'Europe du Nord ont pu dériver de *B. hordeaceus* (Lloret-Sabate, 1990).

### Dichotomie céréales-lin

Un exemple extraordinaire illustre bien cette évolution mimétique : la coévolution parallèle entre la flore des céréales et celle du lin. Le lin a été cultivé dès le néolithique à côté des céréales. Lors des migrations, des taxons se sont adaptés à chacune de ces cultures. Le tri des semences constituait sans doute la plus forte pression de sélection : les taxons spécifiques du lin possèdent ainsi des semences beaucoup plus petites que ceux liés aux céréales.

En Europe centrale, *Agrostemma githago* a donné naissance à une lignée originale (var. *linicola*), à graines plus petites et calice plus étroit et moins velu : cette variété se rapproche donc plus de l'ancêtre diploïde.

Le cas le plus spectaculaire s'observe chez *Lolium temulentum* avec deux lignées assez isolées génétiquement (Naylor, 1960) : la sous-espèce *temulentum* endémique des céréales, la sous-espèce *linicolum* favorisée par le lin. Seule la taille du grain permet de les différencier.

Chez les camélines, *Camelina sativa* subsp. *dentata*, chez les moutardes, *Sinapis alba* subsp. *dissecta* font aussi partie des « linicoles ».

### Plantes cultivées

La sélection volontaire de l'homme vient quelquefois compliquer le problème en se surimposant à une sélection culturelle involontaire.

La Vachère (*Vaccaria hispanica*) possède plusieurs sous-espèces dans sa région d'origine, en Anatolie et en Perse. Sans doute simple mauvaise herbe au départ, elle a montré son efficacité sur la lactation des vaches ; après une utilisation secondaire dans les pâtures post-culturelles, elle a été sélectionnée et incluse dans des mélanges fourragers céréale-vesce-vachère qui ont contribué grandement à son extension. On trouve le plus souvent, en Europe de l'Ouest, une variété à grandes fleurs, la taille des pétales permettant la reconnaissance des cultivars ; elle a aussi été favorisée par son attrait ornemental.

Le cas le plus complexe s'observe chez les camélines. Une révision complète de *Camelina sativa* s.l. s'impose, en vérifiant avec précaution la détermination avant d'effectuer les comptages

chromosomiques. Le type le plus archaïque devait être proche de la sous-espèce *microcarpa*, autrefois fréquente en France, ou de la sous-espèce *rumelica* d'Europe centrale (à confirmer en France) ; mais les populations françaises semblent tétraploïdes et hexaploïdes : la recherche et l'analyse de diploïdes doivent être poursuivies. En revanche, la sous-espèce *sativa* regroupe divers cultivars sélectionnés pour les graines oléagineuses ; la culture (ou en tout cas la récolte) de cette espèce est confirmée depuis l'Âge du Bronze en Europe Centrale et en Syrie, et depuis l'Âge du Fer en France (Bouby, 1998). Sa répartition plutôt européenne risque de découler de cette domestication, et non d'une répartition naturelle. La subsp. *dentata* (cf. *Dichotomie céréales-lin*) pourrait être secondairement dérivée de cultivars hexaploïdes de la subsp. *sativa* (fréquents dans le Nord de l'Europe), après migration dans les cultures de lin.

## 2.4. Conclusions

L'histoire des messicoles passionne à divers titres. Elle colle tellement à celle des céréales que l'on retrouve au travers de leur évolution les axes migratoires, et qu'en cherchant leurs origines on rejoint un des berceaux de l'humanité, une zone privilégiée où naquit l'agriculture, le Croissant fertile. De ce vaste berceau, les messicoles ont migré de façon plus ou moins rayonnante, vers l'Europe de l'Ouest bien sûr, mais aussi vers le nord en Russie, ou vers l'est jusqu'en Afghanistan (Verlaque et Filosa, 1993). Notre éloignement nous incite à globaliser cette zone originelle ; en fait, dans le détail, ces espèces ne proviennent pas du même lieu, mais chacune d'une région particulière de ce large périmètre.

Il est fascinant de trouver dans ces régions des parcelles traditionnelles où les semences récoltées renferment de nombreuses impuretés parmi lesquelles du Seigle sauvage (Sakamoto, 1982), témoignage actuel de l'histoire de l'humanité. Il faut sauver cette flore spectaculaire rien que pour préserver leur qualité d'« archives » biologiques et historiques.

Au-delà de la période étudiée, le phénomène migratoire a continué, enrichissant la flore française de mauvaises herbes orientales : *Bifora radians*, *Conringia orientalis* (entre les VIII<sup>e</sup> et XV<sup>e</sup> siècles), *Myagrurn perfoliatum* (entre les XVI<sup>e</sup> et XVII<sup>e</sup> siècles), *Crepis setosa* et *Crepis sancta* (XVIII<sup>e</sup> pour le Midi, XIX<sup>e</sup> pour le Centre et la Corse, XX<sup>e</sup> pour le Nord), *Veronica persica* (début XIX<sup>e</sup>). La limite est donc difficile à préciser entre les archéophytes, les néophytes et les espèces orientales récemment naturalisées.

## 3. La période historique : la découverte des Amériques

Par rapport à notre perception du temps, l'enrichissement de la flore française liée à l'agriculture néolithique et protohistorique semble très lent : il s'étire sur plusieurs milliers d'années et concerne assez peu d'espèces. Rien à voir donc avec le rythme actuel des introductions. La plus forte accélération donnée à ce rythme a suivi bien sûr la découverte des Amériques, qui a ouvert les échanges à une flore complètement différente de la flore paléo-tempérée. Même si la plupart des familles botaniques se retrouvent en Amérique tempérée, la séparation très ancienne entre les deux continents a permis une évolution indépendante ; en dehors des régions froides où existent de nombreuses plantes holarctiques (aire de répartition formant une couronne au sud du cercle polaire), il y a très peu d'espèces en commun dans les latitudes plus chaudes.

Mais l'accélération n'a pas été immédiate. Il a fallu, au-delà de la découverte de Christophe Colomb de 1492 à 1502, une longue période de mise en place de relations suffisamment suivies pour que de nouvelles espèces s'échappent des cultures, des jardins botaniques (plantes subspontanées), ou s'installent après introduction involontaire avec des semences ou des matières premières (plantes adventices). Un autre temps de latence important sépare l'introduction de la naturalisation, c'est la durée du processus d'installation (voir 1.2.). L'augmentation sensible de la richesse floristique n'a été

perceptible qu'à la fin du XVIII<sup>e</sup> siècle. Un des exemples les plus classiques est l'extension de *Conyza canadensis* : la première mention de cette espèce en France date de 1655 (index du jardin botanique de Blois)... Il a fallu attendre le début du XIX<sup>e</sup> siècle pour que l'espèce soit considérée comme banale par les botanistes.

Au Royaume-Uni, l'accélération a été bien suivie (Clement et Foster, 1994). Entre le XVI<sup>e</sup> et la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, 1 000 espèces étrangères ont été déterminées ; de 1900 à 1930, la liste s'est allongée de 1 000 espèces ; en 1994, les auteurs citent au total 3 586 espèces sans les graminées ! Au cours du XX<sup>e</sup> siècle, la pente correspond à environ 30 espèces nouvelles par an.

### 3.1. Causes favorables

Parmi les multiples causes d'introduction (Clement et Foster, 1994 ; Jauzein, 1998), nous ne retiendrons que celles responsables d'un impact important en milieu agricole.

#### *Développement des transports*

Le rythme des introductions a suivi une accélération parallèle au développement des transports. L'intensification des trafics augmente logiquement la fréquence des introductions et, en conséquence, la probabilité d'installation d'espèces étrangères (Di Castri, 1989). Les moyens modernes ont permis non seulement des transferts à longue distance, intercontinentaux, mais également une dissémination très rapide des espèces introduites les mieux adaptées. Il suffit pour s'en convaincre d'étudier la flore des bords de voies de communications car les transports routiers ou ferroviaires participent à la migration d'adventices anémophiles comme *Senecio inaequidens* (originaire d'Afrique du Sud) qui, en Île-de-France, forme des cordons sur les talus d'autoroutes et sur les ballasts.

#### *Importation de denrées agricoles*

Les matières premières importées représentent la principale source d'introduction de semences adventices. Les zones les plus riches en adventices éphémères se situent aux abords des ports, des gares, des aéroports, mais aussi des industries de traitement : métallurgie utilisant des minerais (ancienne usine de Toga, en Corse ; usines du Creusot, en Saône-et-Loire), industrie textile utilisant la laine (semences zoochores) ou le coton, industries alimentaires...

Concernant les champs cultivés, l'importation de matériel végétal et tout particulièrement celle de semences permet de positionner directement les diaspores dans les parcelles. Ce circuit simplifié raccourcit considérablement le temps de latence, épargnant à l'espèce introduite le purgatoire des zones rudérales. Par contre, le système cultural impose de suite une pression de sélection qui ne donne aucune chance à une espèce non adaptée. L'exemple des rizières de Camargue illustre bien cette particularité (Maillet et Guillerm, 1992) ; même si quelques espèces aquatiques ont migré secondairement dans les rizières à partir des berges humides des rivières très riches en espèces étrangères, un grand nombre ont été implantées *in situ* grâce à des lots de semences provenant d'Italie ou directement d'Extrême-Orient et constituent maintenant un ensemble floristique très original.

#### *La déprise agricole*

En augmentant la surface des zones de transition, l'abandon de parcelles agricoles ouvre une porte à l'installation de nouvelles espèces, leur laissant la possibilité d'atteindre un taux suffisant d'accroissement démographique. À un moindre degré, la modification des techniques culturales qui s'oriente actuellement vers un travail du sol simplifié, et donc une moindre pression culturale, aboutit au même résultat (Maillet, 1993).

Ainsi l'homme agit sur toutes les étapes en augmentant à la fois la probabilité d'importation et la probabilité d'installation.

Quand on pense que sur chaque bateau, dans chaque avion venant d'un pays lointain arrivent de plusieurs dizaines à plusieurs milliers de diaspores ! Le nombre considérable de semences qui rentrent chaque jour sur notre territoire est sûrement très sous-estimé et la plupart finissent dans une poubelle, un incinérateur, une machine à laver... Salisbury (1933) a estimé que la seule importation de semences de légumineuses ou de graminées cultivées en Grande-Bretagne a permis d'introduire environ mille milliards de semences étrangères durant l'année 1912 ! On arrive actuellement, tous apports confondus, à des chiffres astronomiques.

### 3.2. Quelles espèces ? Quels milieux ?

#### *La pénétrabilité des milieux*

De nombreux écologues ont depuis longtemps essayé d'expliquer les facteurs qui favorisent l'intégration de néophytes et de comprendre, dans un premier temps, pourquoi certains milieux semblent plus perméables que d'autres, puis d'essayer, dans un deuxième temps, de prévoir les chances d'implantation d'un végétal dans un milieu donné.

Nous ne détaillerons pas ces théories écologiques complexes, encore trop instables et difficiles à généraliser à cause de la multiplicité des facteurs en jeu (Joly, 2000). Nous ne retiendrons que quelques faits évidents.

#### *Le rôle des perturbations*

Simple constatation lorsque l'on pratique la botanique de terrain en France : plus le milieu est perturbé et plus il contient d'allochtones. L'explication en est simple : toute perturbation va dans un premier temps déstructurer la végétation en place mais, surtout, elle va créer des ouvertures où la compétition sera moindre et où diverses espèces à stratégie R pourront s'installer. Or, deux observations suggèrent une prédominance de ces espèces (Jauzein, 1998) :

- la probabilité d'introduction accidentelle est bien plus importante pour des espèces à stratégie R très fertiles (Cf *caractères bionomiques des invasives*), d'autant plus qu'elles prolifèrent aux abords des activités humaines ;

- la probabilité d'installation dans un milieu ouvert aléatoire est bien plus importante pour des espèces pionnières (thérophytes et géophytes) et l'arrêt de la perturbation déclenche une évolution des stades qui élimine rapidement ces pionnières.

En étudiant les espèces américaines en France, Maillet (1996) a noté que seules 2% d'entre elles s'insinuent dans les milieux naturels terrestres. *Senecio inaequidens*, en provenance d'Afrique du Sud, est une des rares espèces aptes à coloniser des garrigues et des pelouses, voire des prés-bois (Lopez et Maillet, 1998) ; mais, en fait, il bénéficie, d'une part, du pâturage extensif qui crée des ouvertures et, d'autre part, de l'écobuage (Cottrel *et al.*, 1998). Les incendies ont un effet immédiat et spectaculaire sur la flore provoquant la disparition des compétiteurs, l'enrichissement par les cendres et la levée de dormance des semences qui contribuent à l'explosion des thérophytes pendant quelques années - porte ouverte aux étrangères.

Les berges des rivières, en permanence remaniées par les crues qui déposent de riches limons, servent de foyer à nombre d'exotiques (Planty-Tabacchi, 1997 ; Loiseau et Felzines, 1992 ; Corillon, 1991). Tout favorise une richesse optimale de ces corridors fluviaux : place libre après exondation, ressources importantes, humidité, transport des diaspores et, quelquefois, enrichissement exogène lié à des industries locales (lessivage des toisons et des peaux en particulier : Bernard et Fabre, 1977). Schnitzler et Muller (1998) ont bien montré que l'extension des *Fallopia* dans ces milieux a suivi l'artificialisation des berges.

Les milieux cultivés sont ainsi les mieux placés pour accueillir les nouveaux arrivants. Sur 278 taxons d'origine américaine, Maillet (1992) en note 78 (28%) dans les cultures. Si la flore totale du Bassin

méditerranéen ne contient que 1,1% de néophytes (Quezel *et al.*, 1990), celle des vignes méditerranéennes en contient 4 fois plus.

Non seulement les milieux perturbés facilitent l'introduction des adventices, mais ils servent aussi d'espaces de propagation, surtout quand l'homme crée des « degrés élevés de connexité » avec, par exemple, les talus du réseau routier (Joly, 2000).

#### *Le rôle de la compétition (disponibilité en ressources)*

La compétition interfère en permanence avec les perturbations. On peut dire que plus le milieu est fermé, c'est-à-dire riche en compétiteurs (stratégie C), moins il accepte d'allochtones. Le long des stades de succession, la proportion d'allochtones diminue progressivement ; exception faite, peut-être, des stades initiaux (cultures annuelles) souvent soumis à une pression destructrice : l'optimum floristique se situe souvent en friche post-culturale, situation qui réunit la végétation pionnière, les premiers individus des stades suivants et l'absence de désherbage.

Ce rôle de la compétition est déjà sensible en comparant différentes cultures. Parmi les adventices américaines, seulement 3% s'observent dans des cultures denses comme les céréales, pour 27% en maïs ou sorgho, alors que les vignes et vergers en hébergent la moitié (Maillet, 1993).

La compétitivité de l'adventice peut lui donner un réel avantage : par exemple, l'efficacité de la photosynthèse. Ainsi, la flore spontanée ne contient que 3% de mauvaises herbes en C4 ; les espèces américaines introduites, souvent subtropicales, en contiennent 13% en zones rudérales et près du tiers dans les champs (Maillet, 1993).

#### *L'absence d'ennemis*

Face à une compétition moindre de la flore spontanée affaiblie par une perturbation, l'espèce étrangère oppose souvent une meilleure compétitivité (par rapport à son comportement originel) grâce à l'absence de ses ennemis habituels : ravageurs spécialisés, pathogènes... De nombreuses études ont montré l'efficacité d'une lutte biologique sur ces plantes introduites. En Australie, *Chondrilla juncea*, mauvaise herbe fréquente dans les vignes du Midi de la France, devenait de plus en plus invasive dans les vastes pâturages extensifs ; l'introduction d'une rouille spécifique a nettement ralenti sa pénétration.

Dans bien des cas, le ralentissement observé après une phase invasive spectaculaire pourrait être imputé à une adaptation des parasites ou ravageurs locaux au nouvel intrus.

#### *Les niches vides*

Cette théorie ne reçoit pas l'adhésion de tous les écologues. Cependant, certaines observations illustrent assez bien la notion de vacuité d'une niche. On peut très bien concevoir que l'évolution n'a pas toujours, en un lieu donné, abouti à des profils optimaux des espèces spontanées. Le mixage entre flores éloignées permet une confrontation permanente : certaines espèces peuvent quelquefois présenter un profil écologique original non représenté dans la flore locale.

Cette hypothèse pourrait expliquer en partie (voir aussi compétition) la disproportion entre flore hivernale et estivale en France. Parmi les néophytes d'origine lointaine, 60% sont strictement estivales pour 16% strictement hivernales ; le rapport s'inverse pour les mauvaises herbes spontanées, ou les néophytes d'origine proche (35% hivernales pour 7% estivales : Jauzein, 1998). Maillet (1993) estime à 82% la part des estivales dans la flore américaine du Midi. On peut penser qu'en Europe de l'Ouest, existe une déficience originelle en thérophytes d'été.

Inversement, les annuelles d'hiver européennes introduites en Amérique du Nord sont devenues invasives non seulement dans les champs, mais aussi dans les pâtures sèches, en particulier en Californie (Robinson *et al.*, 1995). Or, une caractéristique importante des groupements végétaux de l'Ouest des États-Unis est la pauvreté en annuelles hivernales.

### *La diversité floristique*

Pour ce dernier critère, nous entrons dans un débat de fond encore non résolu (Joly, 2000). La diversité concerne, d'une part, les espèces et, d'autre part, les groupes fonctionnels (différents types biologiques en fonction du cycle de développement et du port des plantes). La composition de la communauté, en particulier au niveau des groupes fonctionnels, serait prépondérante pour expliquer la résistance aux invasions (Prieur-Richard et Lavorel, 2000). Mais peu d'expériences ont été menées en parcelles cultivées et on peut regretter que la plupart d'entre elles ne tiennent compte que de la présence ou de la fréquence, rarement de l'abondance-dominance, des espèces.

En fait, plus la communauté est riche et plus il y a de chances qu'un groupe fonctionnel déterminant soit représenté et, donc, que toutes les niches soient occupées. À l'inverse, en culture annuelle, le désherbage chimique déstructure tellement les groupements qu'il crée une grande disponibilité : toute espèce, étrangère ou non, apte à contourner l'action herbicide, peut profiter rapidement de la situation et devenir envahissante.

On observe ainsi une coévolution entre le programme de désherbage et la flore dominante, dont les changements peuvent survenir brutalement, un phénomène improprement appelé « inversion de flore ». Si la mauvaise herbe en cause appartient à la flore spontanée, elle ne bénéficie que d'un sursaut temporaire dont la source se situe dans le stock semencier de la parcelle ; s'il s'agit d'une étrangère nouvelle, cette perméabilité du milieu lui permet de conforter une tête de pont, relais pour de futures étapes de progression.

### *Caractères bionomiques des invasives*

#### *Chances de succès*

Le temps de latence important entre première introduction et installation durable d'une espèce s'explique surtout par l'inadaptation des végétaux introduits. Beaucoup des premières espèces importées provenaient de régions plus chaudes et ne pouvaient supporter l'hiver froid. Parmi elles, seront considérées comme introduites celles qui se maintiennent à l'état sauvage (subspontanées + adventices) ; ne se naturaliseront que celles dont les caractéristiques bionomiques et écologiques leur permettent de survivre et de se multiplier naturellement ; et, parmi les naturalisées, ne seront considérées comme invasives que celles dont la prolifération produit des changements significatifs de composition, de structure et/ou de fonctionnement des écosystèmes (Cronk et Fuller, 1995).

Williamson (1996) a défini à leur sujet la règle des 3 x 10, ou règle des dizaines : il y a 1 chance sur 10 pour qu'une espèce importée se maintienne temporairement, 1 chance sur 10 pour qu'une espèce introduite s'installe durablement, et 1 chance sur 10 pour qu'une espèce naturalisée prolifère au point de créer un impact sur les communautés ou les écosystèmes. En conclusion, sur 1 000 espèces importées, 1 seule devient une mauvaise herbe notoire. Il ne s'agit bien sûr que d'un ordre de grandeur très approximatif ; mais il peut être intéressant, dès que les chiffres observés divergent fortement de cette estimation théorique, d'analyser les causes de cet écart : les chances de succès augmentent ainsi sensiblement pour les adventices de denrées agricoles.

À titre d'exemple, en Corse, sur 170 espèces naturalisées, une centaine reste très rare, pour seulement 16 espèces devenues communes (Natali et Jeanmonod, 1996) : 8 sont américaines qui font toutes parties des 12 espèces aptes à pousser dans les champs.

#### *Caractéristiques bionomiques*

Si l'on étudie l'ensemble des milieux, il est très difficile de trouver des traits communs à toutes les invasives car trop d'exceptions entachent les profils types proposés par différents chercheurs. Comme pour la pénétrabilité des milieux, nous n'entrerons pas dans les théories trop complexes et souvent litigieuses (Joly, 2000) et nous nous en tiendrons à quelques aspects intuitifs concernant les champs cultivés.

Suivant le niveau d'évolution d'une végétation en place, la plante apte à la pénétrer aura une stratégie compétitive C dans les milieux climaciques, une stratégie CR dans les milieux herbeux (prairies), une stratégie R dans les milieux perturbés comme les champs. Cette stratégie a été acquise dans son milieu d'origine et l'espèce est prédéterminée, bien que certains facteurs biotiques (absence d'ennemis) puissent la modifier en la rendant plus compétitive (exemple de *Lythrum salicaria* aux États-Unis : Blossey et Notzold, 1995).

Cet ensemble de caractères biologiques, démographiques, génétiques adaptés à une stratégie précise, à un habitat particulier, constitue le type bionomique (Maillet et Godron, 1993). Un profil type de mauvaise herbe a ainsi été proposé par Baker (1965). Cet auteur applique cependant la notion de mauvaise herbe à des milieux variés et propose donc des caractères mixtes des stratégies C et R. Il est vrai qu'une espèce à stratégie R dominante sera avantagée dans un champ cultivé si elle présente un caractère complémentaire de type C (photosynthèse en C4, par exemple) plutôt qu'un caractère de type S (cas de la plupart des messicoles strictes).

L'adaptation aux perturbations correspond à un investissement massif dans le remplacement systématique des individus détruits, au détriment du pouvoir compétitif. Une plante de type R est donc une espèce qui oriente l'essentiel de son métabolisme vers la multiplication, tout en positionnant des diaspores à l'abri des perturbations, en profondeur dans le sol (sélectivité de position). Cette évolution a donc abouti à deux types biologiques presque exclusifs (Jauzein, 1998) :

- les thérophytes, ou plantes annuelles, qui privilégient la reproduction sexuée et s'épuisent dans la formation des semences ;
- les géophytes à forte multiplication végétative, qui alimentent, par des gradients descendants, des organes de survie tels que des rhizomes, des tubercules caulinaires, des caïeux, des racines à bourgeons adventifs.

Il est aberrant de proposer un seul profil bionomique pour les mauvaises herbes ; il faut au moins distinguer deux groupes de profils :

Thérophytes	Géophytes
fertilité importante	multiplication végétative importante
dormances fortes et hétérogènes des semences (accentuées par l'enfouissement)	capacité de vie ralentie (allant quelquefois jusqu'à une dormance)
longévité importante	profondeur des organes de survie : phase de géotropisme négatif
induction florale rapide (quelquefois dès le stade juvénile)	réserves métaboliques : forte capacité de bouturage en profondeur
floraison échelonnée	dominance apicale (organes de multiplication.)
autogamie facultative	allogamie

Pour mériter l'inclusion dans une liste rouge, une espèce étrangère devra :

- posséder cette stratégie R, et donc pousser dans les champs dans son pays d'origine ;
- vivre sous un climat identique (Jauzein, 1998) : le moindre facteur limitant oblige la plante à lutter, et cette perte d'énergie atténue son dynamisme ou sa compétitivité (cas de *Cynodon dactylon* au nord de la Loire) ;
- démontrer son excellence pour un critère favorable à l'invasion tel que l'efficacité de la reproduction sexuée ou l'efficacité de la multiplication végétative, la capacité de dissémination (surtout pour les anémophiles), la compétitivité physiologique (vitesse de croissance ; efficacité photosynthétique ; allélopathie). L'observation de la dynamique de l'espèce dans son pays d'origine fournit des indices importants : une mauvaise herbe très répandue, à large amplitude d'habitat aura toutes chances de devenir nuisible.

Malheureusement, même pour la flore spontanée française, nous n'avons pas de références précises et nous sommes incapables de classer les mauvaises herbes selon leur agressivité dans une culture donnée. Des données de base sur les attributs intrinsèques ne suffisent d'ailleurs pas car, suivant les espèces et pour une même espèce suivant les conditions mésologiques, la caractéristique biologique



dominante peut changer. D'où la difficulté de prédiction du potentiel d'expansion d'une espèce étrangère.

### 3.3. Bilan phytogéographique : la prédominance des américaines

Divers auteurs ont essayé d'estimer le nombre d'espèces introduites. Il y aurait environ 400 à 500 espèces naturalisées en France, ce qui représente près de 10% de la flore (Vitousek *et al.*, 1996 ; Weber, 1997). Concernant les mauvaises herbes, sur les 1 200 espèces des champs cultivés (dont le quart seulement pose des problèmes de désherbage), environ 200 sont naturalisées, ce qui représente 17% de cette flore.

Le risque économique engendré par les plantes invasives a attisé l'inquiétude des pouvoirs publics, sensibilisés par quelques épisodes spectaculaires surtout dans les milieux aquatiques. Des enquêtes ont ainsi été menées. En France, Aboucaya (1999) énumère (tous milieux confondus) une soixantaine d'espèces invasives dans le Midi, auxquelles elle ajoute une soixantaine d'espèces potentielles (déjà bien implantées) et une centaine d'espèces à surveiller... éliminant les autres plantes naturalisées trop rares pour être mentionnées.

#### *Dans les champs du Midi*

Parmi la flore méditerranéenne des champs cultivés, 58% des espèces naturalisées proviennent du Nouveau Monde et, si l'on ne considère que les introductions à longue distance (élimination des méditerranéennes et subtropicales), plus de 90% sont américaines (Jauzein, 1998).

**Tableau I. Principales espèces envahissantes**  
(en gras les espèces localement nuisibles)

<b>en provenance d'Amérique du Nord</b>	
<i>Amaranthus albus</i> , <i>blitoides</i> , <b><i>hybridus</i></b> et <b><i>retroflexus</i></b>	
<b><i>Ambrosia artemisiifolia</i></b>	<i>Bidens frondosa</i>
<b><i>Conyza canadensis</i></b>	<i>Erigeron annuus</i>
<i>Euphorbia maculata</i> , <i>prostrata</i> et <i>serpens</i>	
<i>Lepidium densiflorum</i> et <i>virginicum</i>	
<b><i>Panicum capillare</i></b> et <b><i>dichotomiflorum</i></b>	
<b><i>Setaria parviflora</i></b>	
<b>en provenance d'Amérique sub-tropicale (N et S)</b>	
<b><i>Conyza bonariensis</i></b> et <b><i>sumatrensis</i></b>	<b><i>Datura stramonium</i></b>
<b><i>Dichanthium saccharoides</i></b>	<i>Eragrostis mexicana</i>
<b><i>Galinsoga quadriradiata</i></b>	<i>Gamochoaeta subfalcata</i>
<i>Veronica peregrina</i>	<b><i>Xanthium stumarium</i> / <i>italicum</i></b>
<b>en provenance d'Amérique du Sud</b>	
<i>Amaranthus deflexus</i>	<b><i>Aster squamatus</i></b>
<b><i>Bidens subalternans</i></b>	<b><i>Bromus catharticus</i></b>
<i>Conyza blakei</i>	<b><i>Paspalum dilatatum</i></b>
<i>Solanum chenopodioides</i> et <i>physalifolium</i>	
<i>Tagetes minuta</i>	

### *Vers le Nord*

Dans le Nord de la France, les proportions ne sont pas très différentes, mais le nombre de néophytes diminue beaucoup. Cette diminution s'accroît pour les pays plus nordiques (Weber, 1997) : environ 300 espèces exotiques naturalisées en France, environ 150 pour l'Allemagne ou le Royaume-Uni, environ 50 en Suède et seulement 3 en Islande.

L'explication vient en partie de l'origine de beaucoup d'espèces à stratégie R. Les thérophytes, végétaux les plus caractéristiques des milieux perturbés, sont très abondants dans les régions à climat méditerranéen ou montagnard subaride, très rares par contre en zone arctique. Bien sûr, la flore globale est déjà beaucoup plus pauvre dans les pays nordiques ; mais, même en pourcentage, les thérophytes sont mieux représentés en pays chauds et plutôt secs car leur cycle biologique y a été sélectionné par les facteurs climatiques.

Nous avons déjà signalé une autre constatation : la flore holarctique<sup>3</sup> qui occupe une couronne froide de l'hémisphère Nord présente beaucoup moins de différenciations entre continents que la flore méridionale sans doute isolée depuis plus longtemps. On compte donc une majorité de plantes invasives thermophiles (Cronk et Fuller, 1995).

### *Conséquences taxonomiques*

La reconnaissance de ces invasives n'est pas toujours facile. Bien souvent, elles appartiennent à des genres riches en mauvaises herbes et de *taxonomie complexe*. Ces groupes peuvent être entièrement exotiques (genre *Conyza*, annuelles du genre *Panicum*...), ou venir compliquer la floristique locale (genre *Bidens*). Cette complexité peut toucher les niveaux infra-spécifiques. Ainsi les populations françaises de *Cyperus esculentus* auraient trois origines différentes (Borg et Schippers, 1992) : spontanée en région méditerranéenne, culturelle pour les envahissements horticoles, américaine pour les stations riveraines (bords de Loire).

En cas de proximité taxonomique entre l'adventice et les espèces spontanées, des *hybridations* peuvent intervenir, modifiant ainsi le pool génique et l'avenir des populations. Au Royaume-Uni, Clement et Foster (1994) ont noté 60 cas d'hybridation. En France, *Epilobium ciliatum* illustre bien ce problème (Jauzein, 1987). D'origine américaine, cette espèce s'hybride tellement avec les épilobes européens que des populations hybridogènes se créent. En plus, le désherbage chimique a sélectionné des populations d'Épilobe cilié résistantes à la famille des triazines.

Des introductions successives vont permettre aussi de recréer en France une *variabilité* importante. *Amaranthus bouchonii* a été introduite à Bordeaux au début du siècle ; depuis, elle a migré dans toute la France tout en s'intégrant génétiquement à un taxon déjà largement répandu : *Amaranthus hybridus* s.l. Il s'agissait en fait de deux pôles d'une même espèce américaine. Les hybridations ont même créé des néotaxons autonomes dans le genre *Oenothera*.

### *Pourquoi l'Amérique?*

Très peu d'invasives proviennent d'Extrême Orient (*Artemisia verlotiorum*, *Matricaria discoidea*, toutes deux médicinales...), guère plus de l'hémisphère Sud, Afrique du Sud avec *Senecio inaequidens* et *Oxalis pes-caprae*, Australie avec *Chenopodium pumilio*... Or il n'y a aucune raison qu'un potentiel particulier existe au Nouveau Monde. On pourrait penser que Europe et Asie ont déjà échangé leurs espèces potentielles, que l'Afrique du Sud et l'Australie souffrent de leur isolement... Mais il y a toute chance que l'explication soit plus simple et ne reflète que l'historique des échanges commerciaux, que le hasard des importations.

Si tel est le cas et s'il suffit d'avoir plus de recul, on verra peut-être se diversifier l'origine des mauvaises herbes avec l'élargissement du commerce international. *Le siècle qui vient franchira un nouveau pas dans l'homogénéisation du monde biologique.*

<sup>3</sup> Holarctique : adj. Se dit de la région botanique formée par les régions froides et tempérées de l'hémisphère Nord. *Grand usuel Larousse* : dictionnaire encyclopédique. Larousse-Bordas, Paris, 1997, vol. 3.

## En conclusion

Dans l'évolution de la diversité floristique d'une parcelle, il est important de distinguer deux phénomènes. D'une part, le cas d'espèces spontanées, momentanément en expansion, favorisées par l'évolution des techniques. Suivant le type de travail du sol et le type d'herbicides, certaines espèces appartenant au stock endémique de la parcelle ou de parcelles voisines vont dominer. Le lien est suffisamment étroit avec le système cultural pour que l'on puisse parler de mimétisme entre mauvaise herbe et plante cultivée et, souvent, les espèces sélectionnées appartiendront à la même famille, comme les diverses graminées nuisibles aux céréales.

Même si des plantes nouvelles apparaissent à la faveur d'un changement radical de technique (adoption, par exemple, de la « non-culture »), on ne peut pas parler d'augmentation de diversité floristique tant que ces espèces proviennent de groupements spontanés dans la région. Il vaut alors mieux parler de redistribution du potentiel floristique.

L'autre phénomène est l'enrichissement en taxons allochtones dont les distances et les vitesses de migration varient considérablement suivant les types biotiques. Les échanges internationaux croissants, en particulier de denrées agricoles, facilitent l'importation de plantes exotiques n'ayant jusque là eu aucun contact avec ces milieux qui les accueillent. Le bilan de cette riche flore peut être apprécié dans l'ouvrage de l'INRA, *Flore des champs cultivés* (Jauzein, 1995).

Certains minimisent ce problème en arguant que, de tout temps, les phénomènes d'invasion ont joué un rôle déterminant dans l'évolution de la végétation. Mais l'homme a une lourde responsabilité à la fois dans la fréquence et dans les modalités de ces introductions. C'est à un véritable bouleversement des milieux anthropiques que l'on assiste actuellement. Or, par l'emprise croissante de l'homme, ces milieux deviennent prépondérants - les champs cultivés en font partie.

D'un rythme négligeable avant le XVI<sup>e</sup> siècle, on est passé à 3 espèces par an importées en Europe jusqu'au XIX<sup>e</sup>, pour atteindre 30 par an au cours du XX<sup>e</sup> siècle. Heureusement, peu d'introductions se soldent par une modification profonde des communautés. À l'image des messicoles, venues autrefois du Moyen-Orient ou de Méditerranée orientale, la plupart des néophytes s'intègrent en douceur dans les groupements végétaux. En France, dans les champs cultivés, milieux privilégiés pour accueillir de nouvelles espèces dynamiques, une trentaine seulement de mauvaises herbes nous sont venues de l'étranger (durant la période récente) et ont posé des problèmes de désherbage.

Ces évolutions, accélérées par la vie moderne, sont cependant suffisamment importantes pour préoccuper le monde agricole. Jusqu'à présent, l'attitude a toujours été curative. La difficulté de prévision des risques, surtout concernant des espèces exotiques n'ayant jamais eu de passé coévolutif avec notre flore, dissuade d'une approche préventive. Mais de plus en plus de travaux concernent les invasions et on peut espérer qu'avec le recul et l'accumulation de données internationales on pourra prochainement prévoir les capacités d'extension des adventices.

À l'heure des OGM et des risques d'interférence entre culture et flore sauvage, l'INRA parle de biovigilance. Espérons que ces aspects botaniques, jusque là complètement délaissés, seront pris en compte, et qu'une structure, appelée par les trop rares spécialistes (Muller, 2000), sera enfin désignée comme responsable de la veille nécessaire à l'égard de ces évolutions floristiques ■

## Références bibliographiques

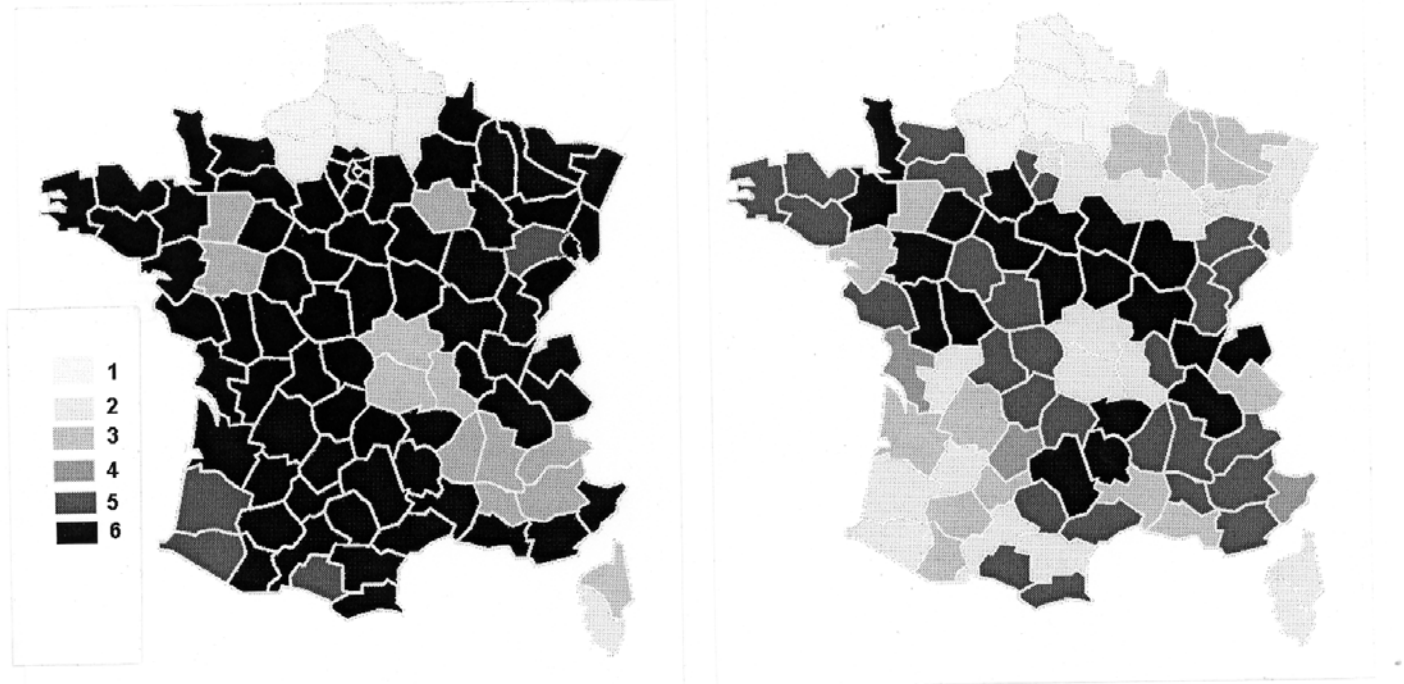
- ABOUCAAYA A., 1999. Premier bilan d'une enquête nationale destinée à identifier les xénophytes invasifs sur le territoire français (Corse comprise). *Coll. « Les plantes menacées de France »*, *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, N.S. n°19, 463-482.
- AUJAS C., DARMENCY H., 1984. Le concept d'espèce chez les folles-avoines : *Avena fatua* L. et *Avena sterilis* L. *VII<sup>e</sup> Coll. Biol. Ecol. des mauvaises herbes*, Dijon, 219-227.
- AYMONIN G., 1962. Les messicoles vont-elles disparaître? *Science et Nature*, 49, 3-9.
- AYMONIN G., 1965. Origines présumées et disparition progressive des adventices messicoles calcicoles en France. *In* L. GUYOT (ed.) : *Colloque sur la biologie des mauvaises herbes*, INA-PG. *II<sup>e</sup> Coll. Biol. des mauvaises herbes*, Grignon, 1965/11/29, 11 p.
- BAKER H.G., 1965. Characteristics and modes of origin in weeds. *In* H.G. BAKER & C.L. STEBBINS : *The genetics of colonizing species*, Academic Press, London. 1. International union of biological sciences symposia on general biology, Asilomar CA (USA), 1964/02/12-16.
- BAUDAIS-LUNDSTRÖM K., 1984. Comparaison des flores anthropogènes de l'Âge néolithique et de l'Âge du Bronze. *Recherche Agron. Suisse*, 23, 171-173.
- BERNARD C., FABRE G., 1977. Florule adventice... des berges du Tarn en aval de Millau. *Monde Plantes*, 391, 6-8.
- BLOSSEY B., NOTZOLD R., 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive non indigenous plants : a hypothesis. *Journal of Ecology*, 83, 887-889.
- BORG S., SCHIPPERS P., 1992. Distribution of varieties of *Cyperus esculentus* L. and their possible migration in Europe. *Biologie des mauvaises herbes*, ANPP, Paris. *Annales ANPP, XIX<sup>e</sup> Coll. Int. Biol. des mauvaises herbes*, Dijon, 417-425.
- BOUBY L., 1998. Two early finds of gold-of-pleasure (*Camelina* sp.) in middle Neolithic and Chalcolithic sites in western France. *Antiquity*, 72 (276), 391-398.
- CLEMENT E.J., FOSTER M.C., 1994. *Alien plants of the British Isles : a provisional catalogue of vascular plants (excluding grasses)*. Botanical Society of the Br. Isles, London, 590 p.
- CORILLON R., 1991. Variations récentes de la composition de la flore ligérienne (Anjou et proche Touraine). *Monde Plantes*, 440, 6-9.
- COTTREL V., MAILLET J., MANGEOT A., 1998. Mécanismes de l'invasion par *Senecio inaequidens* sur le territoire de Nohèdes. *In* Symposium méditerranéen EWRS : Comptes rendus. ENSAM Montpellier. VI<sup>e</sup> Symp. Médit. EWRS, Montpellier, 1988/05/13-15, 41-42.
- CRONK Q., FULLER J., 1995. *Plant Invaders*. Chapman & Hall, London, 241 p.
- DI CASTRI F., 1989. History of biological invasions with special emphasis on the old world. *In* J.A. DRAKE *et al.* : *Biological invasions : a global perspective*. John Wiley & Sons, Chichester, 1-30.
- FABRI R., 1993. Ombellifères messicoles et adventices en Belgique : disparitions, regressions et nouvelles acquisitions depuis 1850. *In* Conservatoire botanique national de Gap-Charence : *Actes du colloque*, Coll. « Faut-il sauver les mauvaises herbes ? », Gap, 1993/06/09-12, 57-66.
- GRIME J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Naturalist*, 112, 1169-1194.
- HARLAN J.R., 1975. *Crops and Man*. American Soc. of Agronomy Inc. and Crop Sci. Soc. America Inc., Madison, 295 p.
- JAUZEIN P., 1987. Compléments sur *Epilobium ciliatum* Rafin et sur les espèces spontanées voisines. *Monde Plantes*, 427-428, 16-18.
- JAUZEIN P., 1995. *Flore des champs cultivés*. INRA Éditions, Paris, 898 p.
- JAUZEIN P., 1997. La notion de messicole ; tentative de définition et de classification. *Monde Plantes*, 458, 19-23.
- JAUZEIN P., 1998. Bilan des espèces naturalisées en France méditerranéenne. *In* Symposium méditerranéen EWRS : Comptes rendus. ENSAM Montpellier. VI<sup>e</sup> Symp. Médit. EWRS, Montpellier, 1988/05/13-15.
- JOLY P., 2000. Invasions biologiques : état de l'art et perspectives. *Revue d'Écol.*, suppl. 7, 21-35.
- KADEREIT J.W., 1986. A revision of *Papaver* section *Argemonidium*. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinb.*, 44, 25-43.
- KORNAS J., 1990. Plant invasions in Central Europe: historical and ecological aspects. *In* F. DI CASTRI, A.J. HANSEN & M. DEBUSSCHE : *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Kluwer Acad. Publishers, Dordrecht, 19-36.
- LLORET-SABATE F., 1990. *Estudis citogenetics, citogeographics i evolutius en las seccions Genea Dumort. i Bromus del genere Bromus L.* Tesis doct., Univ. Aut. Barcelona, 361 p.
- LOISEAU J.E., FELZINES J.C., 1992. Variations du peuplement végétal alluvial constatées dans la partie moyenne du bassin ligérien entre 1990 et 1991. *Monde Plantes*, 445, 14-16.
- LOPEZ C., MAILLET J., 1998. Impact de perturbation sur l'installation d'une espèce envahissante, *Senecio inaequidens*. *In* Symposium méditerranéen EWRS : Comptes rendus. ENSAM Montpellier. VI<sup>e</sup> Symp. Médit. EWRS, Montpellier, 1988/05/13-15, 47-48.

- LUMARET R., 1981. *Structure génétique d'un complexe polypléide* : *Dactylis glomerata* L. (Fam. Graminacées). *Relations entre le polymorphisme enzymatique et certains aspects de la biologie, de l'écologie et de l'évolution de l'espèce*. Thèse d'État, Univ. Sc. Tech. Languedoc, Montpellier II, 168 p.
- MAILLET J., 1992. Caractéristiques bionomiques des mauvaises herbes d'origine américaine introduites en France. *Symp. Etnobotanica* 92, Cordoba.
- MAILLET J., 1993. Nouvelles pratiques culturelles et nouvelles mauvaises herbes. In Conservatoire botanique national de Gap-Charence : *Actes du colloque*, Coll. « Faut-il sauver les mauvaises herbes ? », Gap, 1993/06/09-12, 33-40.
- MAILLET J., 1996. Les invasions biologiques. Cas des mauvaises herbes de nos cultures. *Phytoma-La Défense des végétaux*, 484, 17-20.
- MAILLET J., GODRON M., 1993. Caractéristiques bionomiques des messicoles et incidence sur leurs capacités de maintien dans les agrosystèmes. In Conservatoire botanique national de Gap-Charence : *Actes du colloque*, Coll. « Faut-il sauver les mauvaises herbes ? », Gap, 1993/06/09-12, 125-137.
- MAILLET J., GUILLERM J.L., 1992. Les invasions de mauvaises herbes dans les rizières de Camargue. In ANPP : *Biologie des mauvaises herbes*, ANPP, Paris. IX<sup>e</sup> Coll. Int. Biol. des mauvaises herbes, Dijon, 239-248.
- MARINVAL P., 1985. La paléocarpologie : ses approches, les problèmes d'acquisition des données et l'avancement de la recherche en France. In : *Palynologie archéologique*. Notes et Monographies techniques, CNRS, n°17, 117-132.
- MEUSEL H., JAGER E., RAUSCHERT S., WEINERT E., 1965-1978. *Vergleichende chorologie der zentraleuropäischen flora*. Jena G. Fischer, 4 vol.
- MONTEGUT J., 1993. Évolution et régression des messicoles. In Conservatoire botanique national de Gap-Charence : *Actes du colloque*, Coll. « Faut-il sauver les mauvaises herbes ? », Gap, 1993/06/09-12, 11-32.
- MULLER S., 2000. Les espèces végétales invasives en France: bilan des connaissances et propositions d'actions. *Rev. Ecol.*, suppl. 7, 53-69.
- NATALI A., JEANMONOD D., 1996. *Flore analytique des plantes introduites en Corse. Compléments au Prodrome de la flore corse*. Éd. Conservatoire et Jardin botanique de Genève, 211 p.
- NAYLOR B., 1960. Species differentiation in the genus *Lolium*. *Heredity*, 15, 219-233.
- PLANTY-TABACCHI A.M., 1997. Invasion des corridors fluviaux du Sud-Ouest par des espèces végétales exotiques. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 344-345, 427-439.
- PRIEUR-RICHARD A.H., LAVOREL S., 2000. Les communautés végétales plus diverses sont-elles plus résistantes aux invasions ? *Revue d'Écol.*, suppl.7, 37-51.
- QUEZEL P., BARBERO M., BONIN G., LOISEL R., 1990. Recent plant invasions in the Circum-Mediterranean region. In F. DI CASTRI, A.J. HANSEN & M. DEBUSSCHE : *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Kluwer Acad. Publishers, Dordrecht, 51-60.
- RAYNAL G., 1999. Ergots, quenouilles et champignons endophytes des graminées. *Phytoma-La défense des végétaux*, 514, 12-16.
- ROBINSON G.R., QUINN J.F., STANTON M.L., 1995. Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grassland. *Ecology*, 76, 786-794.
- SAKAMOTO S., 1982. The Middle East as a cradle for crops and weeds. In W. Holzner & W. Numata : *Biology and ecology of weeds*. Kluwer, Boston. Chapter 9, 97-109.
- SALISBURY E.J., 1933. The influence of man on vegetation. *Trans South Eastern Union Sci. Soc.*, 1935, 1-17.
- SCHNITZLER A., MULLER S., 1998. Écologie et biogéographie de plantes hautement invasives en Europe : les renouées géantes du Japon (*Fallopia japonica* et *F. sachalinensis*). *Rev. Écol. (Terre Vie)*, 53, 3-38.
- THELLUNG A., 1912. *La flore adventice de Montpellier*. Ed. Universität Zürich, 728 p.
- VERLAQUE R., FILOSA D., 1993. Caryologie et biogéographie des messicoles menacées du Sud-Est de la France. In Conservatoire botanique national de Gap-Charence : *Actes du colloque*, Coll. « Faut-il sauver les mauvaises herbes ? », Gap, 1993/06/09-12, 105-124.
- VITOUSEK P.M., D'ANTONIO C.M., LOOPE L.L., 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84, 468-478.
- WEBER E.F., 1997. The alien flora of Europe: a taxonomic and biogeographic review. *Journal of Vegetation Science*, 8, 565-572.
- WILLIAMSON H., 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, Londres, 244 p.
- ZOHARY D., 1969. The progenitors of wheat and barley in relation to domestication and agricultural dispersal in the Old World. In P.J. UCKO & G.W. DIMBLEBY : *The Domestication and Exploitation of Plants and Animals*. Duckworth, Londres. Research seminar in archaeology, Londres, 1968/05/18-19, 47-66.
- ZOHARY D., 1973. *Geobotanical Foundations of the Middle East*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 739 p.
- ZOHARY D., 1983. The genus *Nigella* : a taxonomic revision. *Pl. Syst. Evol.*, 142, 71-107.

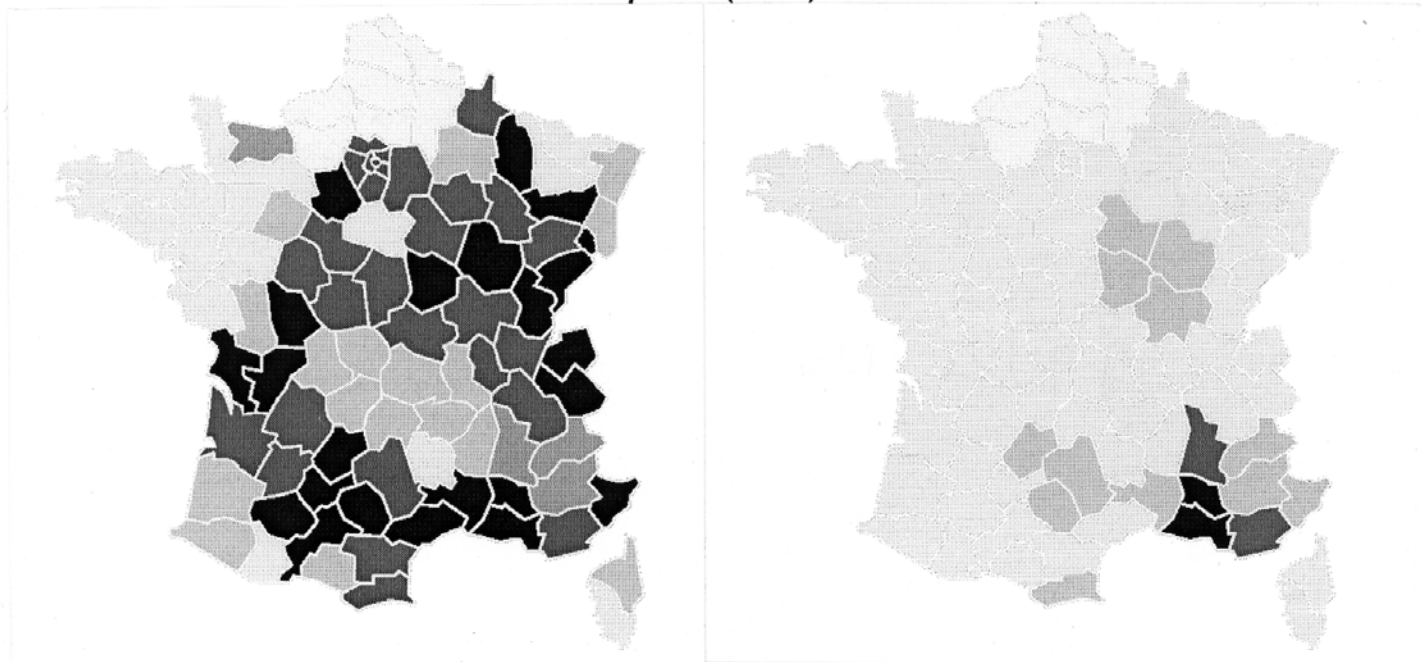
## Cartes de répartition pour une sélection de 3 taxons\*

Répartition ancienne (antérieure à 1970) et récente (postérieure à 1990)

### *Centaurea cyanus* L.



### *Vaccaria hispanica* (Miller) Rauschert



1 : pas de donnée ; 2 : absent ou présumé disparu ; 3 : très rare ; 4 : présent ; 5 : rare ; 6 : assez commun

\* In *Plan national d'action pour la conservation des plantes messicoles*, A. Aboucaya, P. Jauzein, L. Vinciguerra & M. Virevaire. Rapport final au ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, sous-direction de la Nature et des Paysages. Lettre de commande n°4703 du 22 septembre 1998. Annexes, n.p.