Zeitschrift: Botanica Helvetica
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 112 (2002)
Heft: 2

Artikel: Les xénophytes envahissants en France : écologie, types biologiques et polyploïdie

Autor: Verlaque, Régine / Aboucaya, Annie / Fridlender, Alain

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-74019

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 09.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Bot. Helv. 112/2 (2002): 121–136
0253-1453/02/020121-16
© Birkhäuser Verlag, Basel, 2002
Botanica Helvetica

Les xénophytes envahissants en France: Ecologie, types biologiques et polyploïdie

Régine Verlaque[1], Annie Aboucaya[2] et Alain Fridlender[3]

[1] Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (UMR 6116), Université de Provence, Aix-Marseille I, Centre St-Charles, Place Victor-Hugo, Case 4, F-13331 Marseille Cedex 3, France; e-mail: verlaque@up.univ-mrs.fr
[2] Conservatoire Botanique National de Porquerolles, Le Hameau Agricole, Porquerolles, F-83400 Hyères, France
[3] Rue du Cheix, Monton, F-63960 Veyre-Monton, France

Manuscrit accepté le 26 juin 2002

Abstract

Verlaque R., Aboucaya A. and Fridlender A. 2002. Invasive alien flora of France: Ecology, life-forms and polyploidy. Bot. Helv. 112/2: 121–136.

The expanding alien flora of France (221 taxa) have been classified in 3 groups: (1) the "patent or transformer invaders" (i.e. the most damaging taxa which change the character of natural ecosystems); (2) the "colonizers or potential invaders" of natural ecosystems, which have been hitherto non-proliferating; (3) the "pests or weeds" that essentially grow in man-made habitats. The geographical origin, habitats and regions colonized in France, the mode of introduction (intentional or not), the life-forms *sensu* Raunkiaer and the chromosome numbers have been sought for each taxon. Chromosome numbers of 53 exotic species (previously little or not at all studied) have been counted in populations in France: except for some hybrids, naturalization occurs without any change of chromosome number. All the studied traits have been analysed with regard to the 3 cytological categories (*sensu* Hodgson): diploids, recent polyploids, and relictual polyploids (i.e. without extant diploid relatives). The Mediterranean area, zones at low altitudes, wetlands and coastal habitats are the most strongly affected by the invasions in France. The human role is essential, not only through the increasing disturbances of the environment, but also because of the constant and often massive deliberate introductions (3/4 of invaders). Comparison of the life-forms and cytological types shows very wide differences between the native and the alien floras, but also between the 3 groups of invaders. Polyploidy constitutes a very favourable attribute for the success of alien plants, above all for the patent invaders (P = 77%) and those that are widespread in France (P = 86%). The polyploid percentage increases with the difficulties of the colonization, overall and irrespective of the life-form, but specially in the groups that are naturally the most vulnerable (Thero- and Cryptophytes). In conclusion, woody species, hydrophytes and polyploid aliens constitute the most serious threats for the conservation of natural ecosystems.

Key words: Invasion, alien flora (xenophytes), polyploidy, life-forms (biological types), ecology, France.

Introduction

Parmi les plus graves menaces qui pèsent sur la biodiversité végétale, juste après les pressions humaines directes se place l'expansion des taxons exotiques (Heywood 1989, Olivier et al. 1995, Muller 2000). En fait, ces phénomènes semblent liés puisque les sites très perturbés par l'homme sont les plus sujets aux invasions, avec une forte diminution des espèces indigènes au profit des xénophytes (Kruger et al. 1989, McIntyre et Lavorel 1994, Burke et Grime 1996), en croissance exponentielle depuis 25 ans (Natali et Jeanmonod 1996). A terme, le risque réside dans la perte de nombreux taxons spécialisés au bénéfice de quelques opportunistes devenus cosmopolites, d'où une baisse notable de la biodiversité et une banalisation déjà bien avancée de la flore, sans oublier le réel danger des pollutions génétiques par hybridation. Dans le monde, les plus sévères invasions concernent les zones tempérées-chaudes, en particulier les îles et le biome méditerranéen (Heywood 1989, D'Antonio et Dudley 1995, Cronk et Fuller 1995, Weber 1997).

De par les nuisances observées et les risques futurs, l'étude des xénophytes (taxons introduits depuis l'an 1500) constitue une priorité en France où il y a environ 25% de taxons indigènes menacés (Aboucaya et al. 2001) et le plus grand nombre d'exotiques naturalisées en Europe: 479 (Weber 1997, basé sur Tutin et al. 1964–1980). La Corse seule, pourtant sous-peuplée, en abrite 473, soit 17% de sa flore (Natali et Jeanmonod 1996), parmi lesquels 39% de taxons naturalisés, 10% en expansion et 11% de communs.

A l'inverse des autres données, la bibliographie caryologique comprend certaines lacunes, une partie de ces taxons a été très peu, ou pas du tout, comptée dans leur région d'origine, et encore moins en Europe. Or, comme le note Heywood (1989), les plantes introduites ne représentent pas vraiment leur espèce: inoculats réduits, phénomènes de sélection, d'hybridation ou de polyploïdie. Alors que l'étude de la polyploïdie de la flore indigène et des plantes de culture a déjà fourni plusieurs synthèses (Favarger 1967, 1984, Lewis 1980, Bretagnolles et al. 1998), à l'opposé son rôle dans les invasions a d'abord donné lieu à des interprétations contradictoires: effets majeurs (Baker 1965, Ehrendorfer 1965) à presque nuls ou obscurs (Gray 1986), puis a été totalement ignoré. En outre, si la polyploïdie d'une flore est liée à sa paléobiogéographie - ce qui limite les comparaisons (Favarger *l.c.*) - par contre on échappe à cet aléa avec les exotiques, d'implantation récente et d'origine variée. Leur étude devrait donc permettre de mieux cerner les stratégies de vie des types caryologiques, en les comparant avec celles déjà établies dans la flore indigène.

Face à ce problème, après le recensement des xénophytes envahissants en France (Aboucaya 1999), nous avons rassemblé certaines informations: région d'origine, zones d'occurrence et biotopes colonisés, types biologiques et caryologiques. Ces données ont été complétées par l'étude chromosomique de 53 taxons, afin de pouvoir établir des pourcentages fiables sur l'ensemble du cortège en France. Avec ces premiers résultats globaux, nous allons essayer de dégager: (1) les caractéristiques caryologiques des xénophytes envahissants, en particulier l'importance réelle de la polyploïdie suivant certains paramètres; (2) les différences entre ce contingent introduit et la flore indigène; (3) l'intérêt de ces critères pour la biologie de la conservation.

Matériel et méthodes

La synthèse d'une vaste enquête nationale sur les xénophytes en expansion du territoire métropolitain a permis d'en répartir l'inventaire en 3 listes d'espèces: (1) «les invasives avérées» qui perturbent fortement les communautés végétales dites naturelles, (2) «les invasives potentielles» bien implantées dans ces mêmes biotopes, mais pour l'instant moins dangereuses, et enfin (3) les exotiques des milieux anthropisés (Aboucaya 1999). Ces 3 listes récemment réactualisées totalisent 232 taxons. Pour tous, ont été recherchés: la région d'origine, les zones d'occurrence (Méditerranée, secteur Continental, Atlantique) et les milieux colonisés en France, la voie d'introduction (volontaire ou non), les types biologiques et caryologiques. Afin de simplifier les calculs, chaque taxon n'a été compté qu'une fois, globalement à la première citation (listes classées de 1 à 3), et seul le milieu principal envahi par chacun a été retenu. Les types biologiques attribués se réfèrent au classement de Raunkiaer (1934), plus les parasites stricts (Verlaque et al. 2001).

Dans toute l'étude, seules les espèces et sous-espèces ont été prises en compte, en excluant les hybrides donnés comme tels (3 exotiques), les Cyperaceae et les Juncaceae (8 exotiques) caractérisées par de la pseudopolyploïdie: fragmentation des chromosomes (Stebbins 1971). Les 211 xénophytes ainsi obtenus ont été comparés à la flore indigène du Sud-Est de la France, située entre 0 et 1600 m (Var, Alpes-Maritimes, Corse: Anonymes 2000, Charpin et Salanon 1985–1988, Gamisans et Jeanmonod 1993, Jeanmonod et Burdet 1994–2000). Pour les genres complexes (*Taraxacum*, *Hieracium*, *Rubus*), seuls les grands taxons classiques ont été retenus. Les données caryologiques reposent sur la compilation des atlas chromosomiques (Bolkovskikh et al. 1969, Moore 1973–1977, Goldblatt 1981–1988, Goldblatt et Johnson 1990–1996), complétée par l'étude de 53 exotiques en France. Les méristèmes de ces taxons (détermination et nomenclature d'après Tutin et al. *l.c.*, témoins déposés dans l'herbier de Marseille) ont été fixés à l'éthanol-acétique (4/1), sur le terrain (boutons floraux) ou au laboratoire (plantules). Les dénombrements ont été réalisés avec la technique des écrasements, après coloration à chaud au carmin acétique-acétate ferrique.

Les types caryologiques ont été attribués en fonction du ou des nombres chromosomiques des taxons, indigènes ou introduits, par rapport à ceux de son genre et, si nécessaire, en se référant à la limite théorique entre les nombres de base primaires x et secondaires x': n=13 [Grant 1963, et non n=11 (Goldblatt 1980) un peu excessif]. D'après le classement de Hodgson (1987), sont considérés comme: (1) diploïdes «D», les taxons présentant 2n=2x; (2) polyploïdes *s.s.* ou récents «P», les taxons ayant plus de deux fois un nombre de base (x ou x') du genre; (3) polyploïdes anciens «A», les taxons caractérisés par 2n=2x' (genres où les diploïdes sont encore inconnus et sans doute éteints). Pour les complexes indigènes à plusieurs valences: le nombre présent dans notre région ou le plus commun a été choisi, et dans de rares cas le taxon a été écarté. Enfin, lors d'hésitations sur le ou les nombres de base x d'un genre, le statut diploïde a été privilégié.

Résultats et discussion

1. Nombres chromosomiques des 53 xénophytes en France

Les lacunes bibliographiques constatées incombent sans doute aux sérieux problèmes de systématique et de synonymie inhérents à maints xénophytes, ainsi qu'aux

réelles difficultés d'observation rencontrées. Les résultats obtenus (Tab. 1) ne reflètent pas l'ensemble du cortège, car nous avons vérifié en priorité les taxons peu ou pas connus, les diploïdes, et les complexes à plusieurs valences. Si cette étude confirme le nombre chromosomique d'une vingtaine d'espèces, elle apporte aussi 10 nombres nouveaux dont 5 polyploïdes. Pour les 20 cas où la littérature indiquait diverses valences, nous n'en avons trouvées qu'une seule, souvent la plus fréquente dans la zone d'origine et aussi la plus faible (13 diploïdes). Notons toutefois la présence de certains polyploïdes inattendus, comme les 3 taxons horticoles: *Nothoscordum inodorum* (2n = 19, n = 9 et 10), *Freesia refracta* et *Atriplex hortensis*, ou encore le redoutable *Senecio inaequidens*. Cependant, la stérilité partielle ou totale de plusieurs taxons ornementaux pourrait trahir leur origine hybridogène.

Parfois la caryologie aide à l'identification des groupes difficiles, comme les 3 *Senecio* lianescents souvent confondus en Europe: *S. mikanioides* (2n = 20 chromosomes longs), *S. deltoideus* (2n = 20 chromosomes courts) et *S. angulatus* (2n = 150 en Provence: nombre nouveau). Dans le genre très complexe *Ludwigia*, les deux hydrophytes naturalisés en France sont: *L. peploides* à 2n = 16 (aire à préciser) et surtout *L. hexapetala* à 2n = 80. Ce dernier et *L. grandiflora* (Michaux) Zardini et al. (1991a,b) à 2n = 48 (96) formaient précédemment *L. uruguayensis* (Camb.) Hara (Zardini et al. 1991a, b). Contrairement à l'avis de Heywood (1989), cette série de comptages montre, qu'à quelques exceptions près, l'implantation des xénophytes ne s'accompagne pas de profonds changements chromosomiques. La forte sélection (naturelle, ou sous l'action humaine) subie par ces espèces semble avant tout génétique et adaptative. Dans les recensements, on peut donc utiliser les données bibliographiques, avec une marge d'erreur raisonnable.

2. Caractéristiques des xénophytes envahissants en France

En France, les invasions de xénophytes surviennent surtout à basse et parfois à moyenne altitudes, mais avec des modalités très différentes selon les zones et les milieux. Sur les 221 taxons retenus, une large majorité sévit en Méditerranée: 150, soit 68% du total, contre 97 (44%) sur l'Atlantique et 94 (42,5%) en zone continentale. Nous avons donc choisi comme élément de comparaison la flore indigène du Sud-Est de la France, située entre 0 et 1600 m. Cette dernière restriction s'explique par les profondes variations des spectres biologiques avec l'altitude (Raunkiaer 1934) et leur influence probable sur le plan caryologique.

2.1 Types caryologiques dans les différents cortèges floristiques

Quel que soit le cortège de xénophytes, leurs taux de diploïdes sont toujours très inférieurs à celui de la flore indigène (Tab. 2), le maximum s'observe chez les invasives potentielles (liste 2, D = 41%) non proliférantes implantées dans les milieux naturels. Puis, viennent les pestes végétales (liste 3, D = 35,3%) des sites anthropisés, et enfin se place la liste 1 (23%) des invasives avérées qui perturbent vraiment les habitats naturels. Pour les polyploïdes récents l'ordre d'importance diffère: d'abord la liste 1, puis la liste 2, avant la n° 3. Ces résultats globaux nécessitent donc des explications complémentaires (Cf. 2e), toutefois d'ores et déjà il apparaît que la polyploïdie *s.l.* constitue un facteur étroitement corrélé avec le pouvoir invasif des taxons.

Trop souvent assimilés à l'élément ancien de la flore, les diploïdes comprennent aussi des espèces très dynamiques, voire jeunes, comme le sont de nombreux xéno-

Tab. 1. Nombres chromosomiques des xénophytes étudiés (en gras: invasives mondiales; zones touchées M: Méditerranée; A: Atlantique; C: zone continentale; entre parenthèses: zone relevant de la liste suivante).

Espèces	Origine	2n publiés	Zones touchées	2n trouvés	Localités des récoltes (numéros des piluliers)
Liste 1 : ***Acacia dealbata*** Link	Australie	26	M (A)	26	Var (110), Bouches-du-Rhône (160)
Acacia saligna (Labill.) Wendl.	Australie	26	M	26	Alpes-Maritimes, Antibes (149)
Amorpha fruticosa L.	N. Amér.	40	M	40	Alpes-Maritimes, Nice (187)
Aster squamatus (Sprengel) Hieron.	S. Amér.	20	M	20	Bouches-du-Rhône (126)
Baccharis halimifolia L.	N-E Amér.	18	M A	18	Loire-Atlantique (132), Gironde (133)
Carpobrotus edulis (L.) N.E. Br.	S. Afrique	18	M A	18	Var, îles d'Hyères (2, 3)
C. acinaciformis (L.) L. Bolus	S. Afrique	18	M	18	Var, îles d'Hyères (1, 4)
Conyza canadensis (L.) Cronq.	N. Amér.	18	C (A M)	18	Calvados (138), Limousin (158)
Cotula coronopifolia L.	S. Afrique	20, 40	M (A)	20	Corse, Lavu-Santu (177)
Egeria densa Planchon	S. Amér.	46	A (C)	46	Puy-de-Dôme, Allier (31)
Ludwigia peploides (Kunth) Raven	S. Amér.	16 (32)	M (AC?)	16	Camargues (181), Vaucluse, Durance (193)
L. hexapetala (Hook. & Arn.) Zardini, Gu & Raven	S. Amér.	48, 80, 96	M A C	80	Alpes-Maritimes, Siagne (130) ; Puy-de-Dôme, Allier (32), Bretagne (2)
Myriophyllum brasiliense Camb.	S. Amér.		A (M)	42	Alpes-Maritimes, Siagne (131)
Oenothera biennis aggr.	N. Amér.	14 (28)	M A C	14	Calvados (141), Loire (108, 135), Var (116)
Robinia pseudacacia L.	N. Amér.	20, 22	M A C	22	Var, Sanary (102)
Senecio inaequidens DC. (*aggr.*)	S. Afrique	20, 40	M A C	38,40	Var, Sanary (178), Ollioules (179)
Solidago canadensis L.	N. Amér.	18, 36, 54	C	18	Haute-Loire (145), Var (123)
Liste 2 : *Acacia retinodes* Schlech.	Australie	26	M	26	Bouches-du-Rhône (117)
Acacia longifolia (Andr.) Willd.	Australie	26	M	26	Alpes-Maritimes, Nice (150)
Aptenia cordifolia (L.) N.E. Br.	S. Afrique	18	M	18	Bouches-du-Rhône (119, 120)
Araujia sericifera Brot.	S. Amér.	20 (22)	M	22	Bouches-du-Rhône (125)
Aristolochia sempervirens L.	E. Médit.	14	M	14	Var, Hyères (129)
Asclepias syriaca L.	N. Amér.	22, 24	M C	22	Bouches-du-Rhône (124)
Atriplex hortensis aggr.	C. Asie	? (18)	C	36	Calvados, Caen (139)
Asparagus asparagoides (L.) Druce	S. Afrique	?	M	20	Var, Hyères (174, 175)
Freesia refracta (Jacq.) Klatt.	S. Afrique	22 (44)	M	44	Bouches-du-Rhône (176, 194, 36, 37)
Lonicera japonica Thunb.	Sino-jap.	18	M A C	18	Var (103), Bouches-du-Rhône (133)
Lycium barbarum L.	Chine	24, 36	A (M)	24	Bouches-du-Rhône, Carry (121)
Nothoscordum inodorum (Ait.) Nichol.	S. Amér.	16->24, 32	M	19	Var, Hyères (180)
Lippia canescens Kunth	S. Amér.		M	36	Alpes-Maritimes, Nice (186)
Salpichroa origanifolia (Lam.) Baillon	S. Amér.	? (24)	A (M)	24	Var, Six-Fours (127, 128)
Senecio angulatus L. fil.	S. Afrique	60, 90, 18	M	ca 150	Bouches-du-Rhône, Carry (33)
Senecio deltoideus Lesser	S. Afrique		M	20	Alpes-Maritimes, Mont-Boron (189)
Senecio mikanioides Walpers	S. Afrique	20	M	20	Alpes-Maritimes, Mont-Boron (188)
Solanum sublobatum R. & S.	S. Amér.	24, 48, 72	M A	24	Corse, Ajaccio (170)
Liste 3 : *Bunias orientalis* L.	S-E Eur.	14, 42	C	14	Limousin, Limoges (154)
Boussaingaultia cordifolia Ten.	S. Amér.	24	M	24	Bouches-du-Rhône, Carry (192)
Chrysanthemoides monilifera (L.) Norl.	S. Afrique	20 (18, 36)	M	20	Alpes-Maritimes (134)
Cochlearia glastifolia L.	Ibéro-Mar.	38	M	38	B-d-R, Etang de Berre (146)
Collomia grandiflora Douglas	N-O Amér.	16	C	16	Haute-Loire (101)
Cordyline australis (Forst.) Endl.	Nlle Zél.	38, 120	A	38	Jardin botanique de Coimbra (168)
Datura innoxia Miller	C. Amér.	24, 48	M	24	Corse, Porto-Vecchio (153)
Eleusine indica (L.) Gaertner	Tropique	18, 36	M A	18	Pyrénées-Atlantiques (30)
Eupatorium adenophorum Sprengel	Mexique	50, 51	M	ca 50	Alpes-Maritimes (183)
Galinsoga ciliata (Rafin.) Blake	S. Amér.	32, 48, 64	M C	32	Alpes-Maritimes (184, 185), Limousin (155)
Galinsoga parviflora Cav.	S. Amér.	16, 32	M C	16	Marseille (137), Corse (172), Rhône (29)
Gazania rigens (L.) Gaertner	S. Afrique	10, 14	M	10	Bouches-du-Rhône, Carry (122)
Heteranthera limosa (Swartz) Willd.	S. Amér.		M	32	Bouches-du-Rhône, Camargues (192)
Ipheion uniflorum (Graham) Rafin.	S. Amér.	12	M	12	Bouches-du-Rhône, Carry-le-Rouet (159)
Melilotus albus Medicus	Eurasie	16, 32	M C	16	Calvados (142), Var (182), Auvergne (23)
Nonea pallens Petrovic	S-E Eur.		M	14	Vaucluse, Pertuis (34, 35)
Panicum capillare L.	N. Amér.	18	A C	18	Rhône, Lyon (25) ; Limousin (157)
Solanum bonariense L.	S. Amér.		M	24	Alpes-Maritimes, Mont-Boron (190)

Tab. 2. Pourcentages des trois types caryologiques dans les différents cortèges (Liste 1: taxons invasifs dans les milieux naturels; Liste 2: taxons en expansion dans les milieux naturels; Liste 3: taxons des sites anthropisés).

	Diploïdes	Polyploïdes récents	Polyploïdes anciens
Flore indigène (S-E France: n = 2748)	**49,3**	37,9	12,8
Total des xénophytes en France (n = 221)	33	**52,5**	14
Xénophytes de la liste 1 (n = 61)	23	**62,3**	14,7
Xénophytes de la liste 2 (n = 61)	41	54,1	4,9
Xénophytes de la liste 3 (n = 99)	35,3	45,5	19,2

phytes. Bien que minoritaire, leur taux ne peut descendre au-dessous d'un certain seuil, puisque 80% des diploïdes recensés appartiennent à des genres réputés fort envahissants, mais où la polyploïdie n'existe pas (*Pinus*, *Carpobrotus*, *Baccharis*, *Robinia*...) ou très peu (*Oenothera*, *Crepis*...). Par ailleurs, malgré l'avis de Ehrendorfer (1965), la dysploïdie ne joue pas un grand rôle dans les invasions, car le taux de diploïdes dotés d'un nombre de base très bas ou peu fréquent dans le genre est similaire (listes 1 et 2), voire inférieur, à celui de la flore indigène.

Chez les xénophytes polyploïdes *s.s.*, les nombres supérieurs à 2n = 100 sont exceptionnels, et seuls 20% possèdent la valence maximale de leur genre (*Ailanthus*, *Spartina*, *Saccharum*, *Prunus*, *Setaria*, *Helianthus*, *Alternanthera*...) – genre parfois même à prédominance diploïde (*Conyza*, *Medicago*, *Ambrosia*...). En fait, ils comprennent une majorité de tétraploïdes (62%) et 55% de complexes à plusieurs nombres (polyploïdes, voire aneuploïdes), il s'agit donc avant tout de néopolyploïdes *sensu* Favarger (1967).

2.2 Types caryologiques suivant l'origine et la localisation en France

Souvent imprécise, l'origine géographique des xénophytes apporte peu d'informations, et reflète surtout l'importance des échanges internationaux (multipliés par 20 en 30 ans): Amérique: 57% (N: 28%, C et S: 29%), Méditerranée:12%, S. Afrique: 10,6%, S-E Asie: 7,8%, C et N Eurasie: 6,9%, Australie: 3,2% et pantropical: 2,5%. Ce sont pour l'essentiel des zones tempérées, voire chaudes, et rarement des régions froides pourtant réputées riches en polyploïdes. Chez les invasives avérées, les polyploïdes ont une origine et une dispersion plus variées que celles des diploïdes. Au sein de chaque élément géographique, seul le taux des diploïdes sud-africains dépasse vraiment la moyenne de cette liste 1 (67 contre 23%). Ceux du S-E de l'Asie, d'Afrique et d'Amérique du Sud s'implantent en priorité en Méditerranée et parfois sur l'Atlantique (littoral et zones humides), alors que les autres diploïdes, nord-américains et eurasiens, s'installent surtout dans le secteur continental (zones humides et parfois pelouses).

Dans les 3 listes confondues, le petit lot d'exotiques (35) occupant les 3 secteurs français se caractérise par les taux records de polyploïdes récents et anciens: 65,7 et 20% (Tab. 3); par contre, les taxons situés dans une ou deux zones seulement ont des pourcentages globaux très voisins entre eux et bien inférieurs aux précédents. Parmi les 50 xénophytes couvrant deux secteurs, les 19 des régions Méditerranée et Atlantique se démarquent par leur taux exceptionnel de diploïdes (52,6%), supérieur même à

Tab. 3. Pourcentages des trois types caryologiques pour l'ensemble des xénophytes suivant leur localisation dans les trois secteurs français.

	Diploïdes	Polyploïdes récents	Polyploïdes anciens
Xénophytes présents en France dans:			
les trois secteurs (MAC; n = 35)	14,3	**65,7**	20
deux secteurs (n = 50)	38	50	12
un seul secteur (n = 136)	36,8	50	13,2
Deux et un secteurs détaillés:			
Méditerranée – Atlantique (n = 19)	**52,6**	36,8	10,5
Méditerranée – Continental (n = 14)	42,9	50	7,1
Atlantique – Continental (n = 17)	17,6	**64,7**	**17,6**
Méditerranée (n = 82)	32,9	50	**17,1**
Atlantique (n = 26)	42,3	50	7,7
Continental (n = 28)	42,9	50	7,1
Total dans chaque secteur:			
Méditerranée (n = 150)	**32**	52	**16**
Atlantique (n = 97)	30	55,6	14,4
Continental (n = 94)	27,7	**58,5**	13,8

celui de la flore indigène (49,3%); ces diploïdes colonisent presque tous les milieux naturels: littoral en priorité et zones humides. A l'inverse, les 17 taxons des secteurs Atlantique et Continental offrent les plus forts taux de polyploïdes *s.l.*, et se développent surtout dans les zones humides et les friches. Enfin, 136 exotiques n'occupent qu'un seul secteur, la majorité relève de la liste 3 (73) et se trouve en Méditerranée (82 contre 26 et 28).

La comparaison du cortège total de chaque secteur révèle un maximum de diploïdes et de polyploïdes anciens en Méditerranée, et de polyploïdes récents en zone continentale. Ces données globales sont à mettre en parallèle avec le célèbre gradient Sud-Nord de polyploïdie croissante dans la flore indigène d'Europe, dont la signification reste très controversée: climatique (Tischler 1955), liée à la jeunesse de la flore (Reese 1958) ou historique (Favarger 1967). Dans le cas des xénophytes, on ne peut évoquer qu'une relation entre la polyploïdie des taxons et leur meilleure résistance face aux conditions bioclimatiques difficiles.

2.3 Milieux envahis par les xénophytes en France

Parmi les habitats naturels, les zones humides sont de loin les plus touchées, puisque 45% des exotiques (listes 1 et 2, Juncaceae et Cyperaceae exclues) s'y implantent en Méditerranée et 59% d'entre eux dans le reste du pays. Ces taxons colonisent aussi: le littoral à 28 et 14% respectivement, les pelouses à 17% et parfois les communautés ligneuses (ripisylves exclues) à 10%. En fait, parmi les invasives avérées, 62% habitent les zones humides, et les polyploïdes sont presque les seuls à pénétrer les milieux fermés ou boisés *s.l.*

Une constatation s'impose, les xénophytes polyploïdes montrent en général une amplitude écologique plus large que les exotiques diploïdes souvent cantonnés à un seul milieu. De plus, parmi les grands biotopes, seuls deux ont un taux de diploïdes

supérieur à la valeur globale des listes 1 et 2 (32%): le littoral (42%) et les lieux toujours inondés (38%). Les autres habitats en comptent bien moins: berges 26%, pelouses et fruticées 25% chacune, ripisylves 18%. Pourquoi en France, les diploïdes se naturalisent-ils surtout dans ces deux milieux spécialisés soumis à un stress intense, alors qu'ailleurs ces biotopes à faibles ressources sont les moins sujets aux invasions, en l'absence de sévères perturbations (Baker 1986, Alpert et al. 2000)? Plusieurs hypothèses se présentent: (1) la forte dégradation de ces habitats qui favorise leur colonisation, même par des diploïdes; (2) la préadaptation écologique et climatique de ces taxons vivant dans des conditions similaires, voire plus drastiques, dans leur zone d'origine; (3) et, peut-être aussi, le fait que les diploïdes soient en majorité des taxons stress-tolérants inféodés à des milieux spécialisés, à faible concurrence, dans des végétations souvent azonales (Pignatti 1960, Ehrendorfer 1962, Favarger 1967, Lumaret 1981, Médail 1996).

2.4 Rôle de l'homme dans le succès des xénophytes

L'homme porte une grande responsabilité puisque 2/3 des xénophytes ont été plantés (ornement, reboisement, fourrage): phanérophytes (lianes incluses) à 98%, chamae- et géophytes à 90%, hydrophytes à 70%, hémicryptophytes à 50% et thérophytes à 35%. Le spectre biologique des exotiques, sans aucun équivalent dans la nature (Raunkiaer 1934), s'apparente donc plutôt à la flore d'un jardin d'agrément (Tab. 4). Or, la majorité des taxons importés sciemment étaient déjà connus pour leur pouvoir colonisateur et leur tolérance écologique. En vente libre, ils sont toujours introduits en masse dans tout le pays; de plus, les origines variées, les sélections et les croisements éventuels confèrent à la plupart d'entre eux un dynamisme supérieur à celui des taxons venus par accidents (graines sporadiques). Les hybrides, souvent insoupçonnés, ont une importance croissante (Baker 1965, Mulligan 1965): diploïdes (*Carpobrotus*) et surtout polyploïdes (*Aster*, *Freesia*...), issus de croisements (volontaires ou non) entre xénophytes (*Reynoutria*, *Helianthus*...) ou, plus graves, entre ces derniers et des taxons indigènes (*Spartina*, *Pinus*...). Rappelons que maintes plantes introduites ont séjourné en jardins botaniques ou en parcs d'acclimatation aux côtés d'autres espèces du même genre, ce qui peut expliquer les problèmes taxonomiques actuels et l'étonnante vigueur de certains taxons.

Comme ailleurs (Pysek et al. 1995, Baker 1986), en France l'action humaine favorise la colonisation des habitats naturels, car 72% des xénophytes de ces milieux furent introduits volontairement, contre 57% dans les sites anthropisés. Ceci se vérifie dans tous les types biologiques, excepté les thérophytes semés à 30 et 38% respectivement. Le succés des types caryologiques dépend aussi de ce facteur, puisque les diploïdes plantés sciemment atteignent 75% dans la nature et 65% sur les sites anthropisés, contre 70 et 53% respectivement chez les polyploïdes. Dans tous les cas, les diploïdes, qui s'installent par hasard plus rarement que les polyploïdes, ont besoin d'une action humaine plus forte pour s'imposer. De plus, ils semblent s'implanter mieux dans la nature que dans les lieux anthropisés, et l'inverse pour les polyploïdes. Ces différences globales, assez minimes en raison de la prépondérance des introductions volontaires, s'accentuent si l'on considère les seuls hémicrypto- et thérophytes (arrivés en majorité par accidents).

2.5 Caryologie et types biologiques

L'analyse comparée des spectres biologiques s'impose, compte tenu des caractéristiques bioclimatiques (Raunkiaer 1934) et caryologiques bien distinctes des divers

Tab. 4. Spectres des types biologiques (en %) dans les différents cortèges et pour l'ensemble des xénophytes de chaque secteur français (Th: thérophytes; H: hémicryptophytes; G: géophytes; Hy: hydrophytes; Par: parasites; Ch: chamaephytes; Ph: phanérophytes).

	Th	H	G	Hy	Par	Ch	Ph
Flore indigène (n = 3023)	29,3	37,2	12,4	3,4	1,7	9	7,4
Total des xénophytes (n = 221)	28,5	21,3	8,6	**9**	0,5	8,1	**24**
Liste 1 (n = 61)	16,4	**31,1**	9,8	**14,8**	0	8,2	**19,7**
Liste 2 (n = 61)	16,4	19,7	9,8	6,6	1,6	8,2	**37,7**
Liste 3 (n = 99)	**43,4**	16,2	7,1	7,1	0	8,1	**18,2**
Xénophytes de chaque secteur:							
Méditerranée (n = 150)	26	18,7	**9,3**	8	0,7	8	**29,3**
Atlantique (n = 97)	35,1	16,5	8,2	10,3	0	8,2	21,7
Continental (n = 94)	**39,4**	**26,6**	6,4	**10,6**	0	3,2	13,8

types. Par rapport au spectre de la flore indigène (Tab. 4), celui de l'ensemble des xénophytes présente une baisse des types herbacés terrestres (théro-, géo-, hémicryptophytes et parasites) et des chamaephytes, tandis que les phanéro- et hydrophytes accusent une forte hausse. S'il existe une certaine ressemblance entre les spectres biologiques des exotiques de Méditerranée et de l'Atlantique, par contre celui du secteur Continental se singularise par: ses minima en phanéro-, chamae- et géophytes, et ses maxima en hémicryptophytes et, contre toute attente, en thérophytes. Outre ces variations géographiques, les 3 listes diffèrent aussi nettement; dans les habitats naturels, les phanérophytes dominent dans la liste 2, alors que les hémicrypto- et hydrophytes atteignent leur optimum parmi les invasives avérées (liste 1). A l'opposé, dans les lieux anthropisés (liste 3), on trouve – et là seulement – une suprématie des thérophytes: 43,4% (contre 16,4% en milieux naturels); en Tchéquie, Pysek et al. (1995) donnent d'ailleurs des valeurs semblables (45 et 16%). Si répandue dans la littérature (ex: Baker 1965, Stebbins 1965, Guillerm et al. 1990, Quézel et al. 1990), la réputation de «mauvaises herbes envahissantes» des annuelles se vérifie donc dans le seul cas des lieux anthropisés (surtout en Méditerranée).

Pour simplifier les calculs, nous avons recherché dans la flore indigène des groupes dotés d'effectifs suffisants, avec des caractères morphologiques et caryologiques (D/P/A) similaires. En fonction des résultats obtenus, 4 unités naturelles se sont imposées: les thérophytes, les hémicryptophytes (bisannuels et pérennes), les cryptophytes (géo-, hélo-, hydrophytes et parasites) et les ligneux (chamae- et phanérophytes). En France comme ailleurs (Stebbins 1965, Hodgson 1987, Médail 1996), dans la flore indigène la première distinction se situe entre les annuelles à prédominance diploïde et les vivaces riches en polyploïdes (Tab. 5). Si ce hiatus capital justifie certaines réticences (Gray 1986) face aux comparaisons entre végétations trop différentes, il explique en partie le gradient latitudinal de polyploïdie de la flore d'Europe: la diminution des thérophytes vers le Nord (Raunkiaer 1934) va de pair avec celle des taux de diploïdes. Or, ce n'est pas le cas avec les xénophytes (Tab. 4), ce qui autorise certains parallèles.

En totalité comme dans chaque groupe biologique, de profondes différences séparent la flore indigène et l'ensemble des xénophytes, caractérisé par une baisse des diploïdes et une hausse des polyploïdes récents (Tab. 2, 5). Mais, cette tendance se

Tab. 5. Pourcentages des types caryologiques (D/P/A) de chaque groupe biologique dans les 2 cortèges floristiques (D: taxons diploïdes; P: polyploïdes récents; A: polyploïdes anciens; Cryptophytes: parasites, géo- et hydrophytes; Ligneux: chamae- et phanérophytes).

	Flore indigène: D/P/A (S-E France; n = 2748)	Ensemble des Xénophytes (n = 221)
Thérophytes	**66** / 29,8 / 4,2	36,5 / **47,6** / 15,9
Hémicryptophytes	46 / **45,2** / 8,8	38,3 / **55,3** / 6,4
Cryptophytes	32,5 / 38,5 / **29**	15 / **80** / 5
Ligneux	44,3 / 35,4 / **20,3**	38 / **39,5** / 22,5
Total des vivaces	**42,3** / 41,3 / 16,4	32,3 / **54,4** / 13,3

manifeste plus ou moins selon les groupes, avec des écarts importants chez les thérophytes (effondrement des diploïdes) et les cryptophytes (P = 80% et chute des polyploïdes anciens liée au manque de Ptéridophytes et d'Orchidées), et des écarts plus modérés chez les hémicryptophytes et les ligneux. A ce sujet un parallèle s'impose, les théro- et cryptophytes (non visibles à la mauvaise saison: graines et bourgeons enfouis) s'avèrent les plus vulnérables dans la flore française (rareté et extinction maximales: Verlaque et al. 2001), alors que les hémicryptophytes et surtout les ligneux sont les moins menacés.

En raison du classement des xénophytes basé sur des critères dynamiques et écologiques tranchés, l'analyse des 3 listes révèle des comportements fort distincts entre les groupes biologiques et les types caryologiques. Les comparaisons ont été réalisées de deux façons complémentaires, par le calcul des pourcentages: (1) des types caryologiques et biologiques composant chacun des 4 cortèges floristiques (ceci respecte l'importance des éléments: Fig. 1), et (2) des 3 types caryologiques dans chaque groupe biologique au sein des 4 cortèges, pour s'affranchir des variations numériques des spectres (Fig. 2).

Si l'annexion d'un territoire par les exotiques se résume au passage progressif de la liste 3, à la 2, puis à la 1 (Richardson et al. 2000), la figure 1 montre un net parallèle entre cette conquête et la hausse des polyploïdes récents. Dans le détail, l'examen des graphes (Fig. 2) met tout d'abord en évidence la singularité des polyploïdes anciens, ce qui justifie leur séparation: tous les groupes y ont leurs minima dans la liste 2 (taxons non-proliférants) et des taux bien supérieurs, mais voisins, au sein des envahisseurs (listes 3 et 1). Par contre, les taux de diploïdes opposent deux stratégies de vie: (1) celle des annuelles plutôt adaptées aux perturbations (destruction de biomasse), d'où leur optimum dans les sites anthropisés (liste 3), et (2) celle des vivaces qui s'implantent surtout en milieux naturels, mais sans proliférer (maxima dans la liste 2). Soulignons que dans tous les groupes les minima de diploïdes se trouvent parmi les invasives avérées (liste 1).

Enfin, de par l'ampleur et la diversité de leurs variations, les taux de polyploïdes récents sont le meilleur reflet des potentialités naturelles très différentes des groupes biologiques, en particulier si on se réfère à leurs comportements dans la flore indigène (Verlaque et al. *l.c.*). Plus l'écart avec la flore est important, plus le groupe a besoin de la polyploïdie pour s'implanter, voire proliférer, dans un nouveau territoire. Ainsi, de loin les plus résistants de la flore, les ligneux se démarquent nettement par leur stabilité (Fig. 2). Certains auteurs ont d'ailleurs souligné la relation positive entre le pouvoir

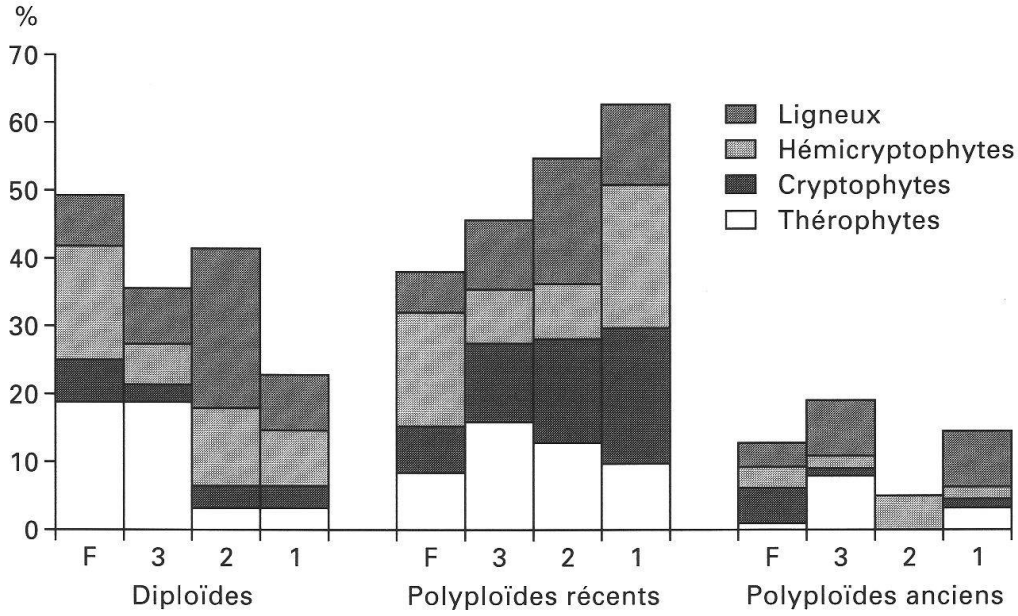

Fig. 1. Pourcentages des types caryologiques et biologiques composant chacun des 4 cortèges; F: flore indigène; 3, 2, 1: xénophytes, des sites anthropisés (liste 3), en expansion dans la nature (liste 2), invasifs dans la nature (liste 1).

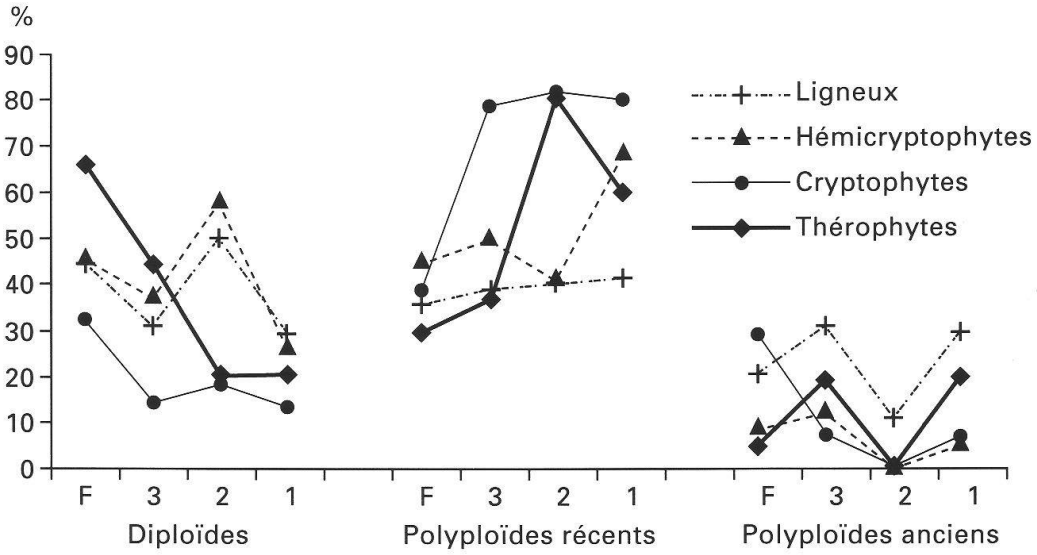

Fig. 2. Pourcentages des types caryologiques dans chaque groupe biologique au sein des 4 cortèges (F: flore indigène; 3, 2, 1: listes 3, 2, 1 respectivement).

invasif et la taille des plantes, et le danger majeur des ligneux (Pysek et al., Heywood *l.c.*): 60% des envahisseurs mondiaux (Cronk et Fuller 1995). A l'opposé se situent les cryptophytes qui regroupent les types biologiques les plus vulnérables de la flore, pour eux la polyploïdie s'avère indispensable quel que soit le cortège d'exotiques. Les fluctuations inverses des théro- et hémicryptophytes sont d'autant plus instructives qu'ils comptent le moins d'introductions volontaires. Le taux de polyploïdes *s.s.* des hémicryptophytes, par nature assez compétitifs et peu menacés, chute dans la liste 2 et atteint son maximum parmi les taxons invasifs (liste 1) où ils dominent. On note le contraire chez les thérophytes beaucoup plus vulnérables et moins compétiteurs: 80% de polyploïdes *s.l.* dans les listes 1 et 2.

Ces résultats rejoignent en grande partie les constatations générales sur les stratégies de vie (*sensu* Grime 1979) des 3 types caryologiques. Les diploïdes des flores indigènes d'Europe, en général stress-tolérants, à rudéraux (pour les annuels), se caractérisent surtout par leur inaptitude à la concurrence (Hogdson 1987 et Médail 1996, basés sur Grant 1963), tout comme ceux des xénophytes. Le phénomène opposé s'observe chez les polyploïdes anciens (natifs ou introduits) qui sont de très bons compétiteurs. Enfin, dans la flore, les polyploïdes récents présentent une inaptitude au stress, mais une plasticité écologique certaine; plutôt compétiteurs-rudéraux, ils affectionnent les situations intermédiaires assez instables (Pojar 1973): séries progressives et régressives (Ehrendorfer 1962, Pignatti 1960). De ce fait, ils prédominent chez les xénophytes et occupent en «opportunistes» les milieux disponibles, selon le dynamisme du groupe biologique.

Conclusions

En se substituant aux taxons natifs en déclin (Kruger et al. 1989), les xénophytes font maintenant partie du paysage avec, en France comme ailleurs, une prépondérance des implantations à basse altitude, en Méditerranée et dans les milieux ouverts les plus dégradés (Cronk et Fuller 1995, Kruger et al. 1989, Heywood *l.c.*). Malgré maintes tentatives, il demeure impossible d'établir le profil-type d'une invasive (Muller 2000), car tous les critères prédictifs proposés comportent des exceptions. Ainsi, il y a même parmi les envahisseurs mondiaux 14% d'espèces qui étaient endémiques avant leur introduction volontaire (*Pinus*, *Carpobrotus*, *Lagarosiphon*...). Tout au plus existe-t-il certains traits favorables, mais facultatifs, propres à un cortège dûment prédéfini (ex: «ideal weeds» de Baker 1965). En effet, vu leurs régimes inverses de perturbations, les milieux anthropisés et naturels offrent des spectres biologiques très différents qui reflètent globalement deux stratégies de conquête: les annuelles rudérales pionnières (Daget 1980) et les vivaces compétitrices. De plus, les résultats caryologiques divergents, opposant la liste 2 (taxons non-proliférants) aux listes 1 et 3, prouvent la pertinence du critère: intensité de la colonisation. Tout ceci justifie donc les récentes restrictions de termes: invasives (Cronk et Fuller 1995, IUCN 1999) ou «transformers» (Richardson et al. 2000) pour les espèces qui modifient vraiment les communautés naturelles, et «pestes ou weeds» pour les nuisibles des sites anthropisés. Pour l'instant, notre liste 2 ne comprend que de simples «exotiques en expansion».

Seul fait reconnu par tous (Muller 2000), pour s'imposer les xénophytes doivent développer une stratégie de compétiteurs en milieux naturels et de rudéraux-compétiteurs dans les sites anthropisés (Pysek et al. *l.c.*). Or, cette caractéristique rejoint la

caryologie, car s'il existe de profondes différences entre les flores indigène et exotique, leur seul point commun réside dans les compétences et les inaptitudes presque inchangées des types caryologiques. Notre étude montre une relation indéniable entre les très forts taux de polyploïdes *s.l.* et les réussites accomplies: liste 1 des invasives (77%), taxons occupant 3 secteurs (86%) ou l'ensemble Atlantique-Continental (82%). Ceci traduit leur bonne aptitude à la compétition, leur résistance et leur plasticité écologique et climatique. Ces constatations corroborent aussi le comportement généraliste ou opportuniste des polyploïdes dans la flore (Lumaret 1981, Hodgson 1987) et leur aptitude étonnante à survivre à la fragmentation et à l'isolement, même en très petites populations (Médail 1996, Lumaret et al. 1997), grâce à leurs systèmes variés de multiplication et de reproduction (Lewis 1980).

Même si l'importance des types caryologiques varie avec le groupe biologique, quel que soit ce dernier et sa stratégie de colonisation, la polyploïdie *s.l.* constitue un attribut capital pour tous les xénophytes, en conférant un dynamisme indispensable notamment aux moins compétitifs (crypto- et thérophytes). A la série d'atouts favorables au succès des exotiques (compétiteur, tolérance écologique, bon semencier, multiplication végétative, longévité, allélopathie...), en toute objectivité, on peut donc ajouter la polyploïdie. Néanmoins, il reste 23% de diploïdes invasifs (à 84% vivaces), souvent inféodés aux habitats très spécialisés, qui ont largement bénéficié de l'eutrophisation et de la rudéralisation des zones humides et littorales (Natali et Jeanmonod 1996), mais aussi de massives implantations volontaires. Si les xénophytes conservent souvent leur niveau de ploïdie habituel, par contre avec le temps, on observe le recul des diploïdes introduits, face à la concurrence de congénères polyploïdes (*Ludwigia*, *Senecio*, *Conyza*, *Solidago*).

Les invasions s'avèrent d'autant plus néfastes que les sites affectés recèlent de nombreuses espèces rares. Or, les milieux les plus touchés sont de ceux-là: le littoral riche en endémiques et les zones humides où survit une flore en total déclin (aux 3/4 protégée par la loi). Par exemple sur le littoral varois, deux *Carpobrotus* menacent à eux seuls 21 communautés végétales de la directive «Habitat» et au moins 26 espèces patrimoniales dont 7 endémiques (Suehs et al. 2001). Dans les moyens de lutte figurent en bonne place les herbicides, avec des résultats décevants sur la plupart des invasives, mais un impact réel sur l'environnement. Rien d'étonnant, puisque les biocides déciment d'abord les diploïdes, les annuelles et les espèces vulnérables (Tomkins et Grant 1978), comme il advint aux messicoles d'antan (D = 75%), d'ailleurs très vite remplacées par des pestes polyploïdes devenues résistantes (Verlaque et Filosa 1997).

En conclusion, parmi les xénophytes, les arbres, les hydrophytes et les polyploïdes présentent a priori le plus grand risque d'expansion. Avec les changements climatiques, les exotiques thermophiles devraient profiter encore davantage des hausses de températures, notamment les ligneux en Méditerranée. Alors que des campagnes d'éradications et de vastes études s'amorcent, ne pourrait-on pas d'abord, en toute logique, arrêter le commerce et les plantations abusives des plus néfastes invasives aux 3/4 introduites volontairement?

Nous tenons à exprimer notre sincère gratitude aux botanistes qui nous ont aidés à rassembler le matériel indispensable à cette l'étude: G. Alziar, P. Antonetti, l'association Inflovar, D. Filosa, P. Grillas, I. Guyot, F. Médail, H. Michaud, D. Penin et G. Largier, R. Salanon et J.-M. Tison. Nous remercions aussi très vivement Mlle Dupouyer S. et Mme Perrachon N. pour la réalisation des illustrations et la dactylographie de cet article. Ce travail s'inscrit dans le cadre du programme Invabio *Carpobrotus* (IMEP-UMR 6116, Marseille).

Références

Aboucaya A. 1999. Premier bilan d'une enquête nationale destinée à identifier les xénophytes invasifs sur le territoire métropolitain français (Corse comprise). Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, mém. sp. 19: 463–482.

Aboucaya A., Verlaque R. et Guyot I. 2001. La conservation des plantes rares et menacées en France. In: Gomez Campo C. (ed.), Conservacion de species vegetales amenazadas en la region mediterranea occidental. Madrid: 199–227.

Alpert P., Bone E. and Holzapfel C. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-invasive plants. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 3: 52–66.

Anonymes 2000. Liste des plantes vasculaires du Var. Document Inflovar.

Baker H.G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker H.G. and Stebbins G.L.(eds). The genetics of colonizing species. Academic Press, New York: 147–168.

Baker H.G. 1986. Patterns of plants invasion in North America. In: Mooney H. and Drake J.A. (eds). Ecology of Biological invasions of North America and Hawaï. Ecologia studies 58: 44–57.

Bolkovskikh Z., Grif V., Matrejeva O. and Zakharyeva T. 1969. Chromosome numbers of flowering plants. Fedorov ed., Leningrad.

Bretagnolle F., Felber F., Calame F.G. et Küpfer P. 1998. La polyploïdie chez les plantes. Bot. Helv. 5: 5–37.

Burke M.J.W. and Grime J.P. 1996. An experimental study of plant community invasibility. Ecology 77: 776–790.

Charpin A. et Salanon R. 1985–1988. Catalogue de l'herbier Burnat des Alpes-Maritimes. Boissiera, vol. 36 et 41.

Cronk Q.C.B. and Fuller J.L. 1995. Plant Invaders: The threat to natural ecosystems. Chapman and Hall, London.

Daget P. 1980. Les types biologiques botaniques en tant que stratégie adaptative (cas des thérophytes). In: Barbault R., Blandin P. et Meyer J.A. (éds.). Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives. Maloine, Paris: 89–114.

D'Antonio C. and Dudley T. 1995. Biological invasions as agents of change on islands versus mainlands. In: Vitousek P. and Loope L. (eds.). Islands: Biological diversity and ecosystem function. Ecol. Studies 115, Springer, Berlin: 103–121.

Ehrendorfer F. 1962. Cytotaxonomische Beiträge zur Genese der mitteleuropäischen Flora und Vegetation. Ber. dt. bot. Ges. 75: 137–152.

Ehrendorfer F. 1965. Dispersal mechanisms, Genetic systems and Colonizing abilities in some Flowering plant families. In: Baker H.G. and Stebbins G.L.(eds). The genetics of colonizing species. Academic Press, New York: 331–351.

Favarger C. 1967. Cytologie et distribution des plantes. Biol. Rev. 42: 163–206.

Favarger C. 1984. Cytogeography and Biosystematics. In: Grant W. (ed.). Plant Biosystematics. Academic Press, Ontario: 453–476.

Gamisans J. et Jeanmonod D. 1993. Catalogue des plantes vasculaires de la Corse. In: Jeanmonod D. et Burdet H.M. (éds.). Compléments au Prodrome de la flore corse. Conserv. et Jard. bot. Genève.

Goldblatt P. 1980. Polyploidy in Angiosperms: Monocotyledons. In: Lewis W.H. (ed.). Polyploidy: biological relevance. Plenum Press, New York: 219–239.

Goldblatt P. 1981, 1984, 1985, 1988. Index to plant chromosome numbers: 1975–1985. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard., vol. 5, 8, 13, 23.

Goldblatt P. and Johnson D.E. 1990, 1991, 1994, 1996. Index to plant chromosome numbers: 1986–1993. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard., vol. 30, 40, 51, 58.

Grant V. 1963. The origin of adaptations. Columbia Univ. Press, New York.

Gray A.J. 1986. Do invading species have definable genetic characteristics? Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 314: 655–674.

Grime J.P. 1979. Plant Strategies and Vegetation processes. John Wiley and Sons, Chichester.

Guillerm J.L., Le Floc'h E., Maillet J. and Boulet C. 1990. The invading weeds within the western

Mediterranean Basin. In: Di Castri F., Hansen A.J. and Debussche M. (eds.). Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht: 61–83.
Heywood V.H. 1989. Patterns, extents and modes of invasions by terrestrial plants. In: Drake J., Mooney H., Di Castri F. et al. (eds.). Biological Invasions: a global perspective. Wiley, New York: 31–60.
Hodgson J.G. 1987. Why do so few plant species exploit productive habitats? An investigation into cytology, plant strategies and abundance within a local flora. Funct. Ecol. 1: 243–250.
I.U.C.N. 1999. IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss due to biological invasion. Species 31–32: 28–42.
Jeanmonod D. et Burdet H.M. 1994–2000. Notes et contributions à la flore de Corse, X à XVI. Candollea 49: 571–612, 50: 553–583, 51: 515–557, 52: 239–279, 53: 171–210, 54: 385–416, 55: 41–74.
Kruger F., Breytenbach G., Macdonald I. and Richardson D. 1989. The characteristics of invaded Mediterranean-climate Regions. In: Drake J., Mooney H., Di Castri F. et al. (eds.). Biological Invasions: a global perspective. Wiley, New York: 181–213.
Lewis W.H. 1980. Polyploidy: biological relevance. Plenum Press, New York.
Lumaret R. 1981. Structure génétique d'un complexe polyploïde: *Dactylis glomerata* L. Thèse d'Etat, Montpellier.
Lumaret R., Guillerm J.-L., Maillet J. and Verlaque R. 1997. Plant species diversity and polyploidy in islands of natural vegetation isolated in extensive cultivated lands. Biodiversity and Conservation 6: 591–613.
McIntyre S. and Lavorel S. 1994. How environmental and disturbance factors influence species composition in temperate Australian grasslands. J. Veg. Sci. 5: 373–384.
Médail F. 1996. Structuration de la biodiversité de peuplements végétaux méditerranéens en situation d'isolement. Thèse Doct. Sci., Univ. Aix-Marseille III.
Moore R.J. 1973, 1974,1977. Index to plant chromosome numbers: 1967–1975. Regnum vegetabile vol. 90, 91, 96.
Muller S. 2000. Les espèces végétales invasives en France: Bilan des connaissances et propositions d'actions. Rev. Ecol. (Terre Vie), Suppl. 7: 53–69.
Mulligan G.A. 1965. Recent colonization by herbaceous plants in Canada. In: Baker H.G. and Stebbins G.L.(eds). The genetics of colonizing species. Academic Press, New York: 127–146.
Natali A. et Jeanmonod D. 1996. Flore analytique des plantes introduites en Corse. In: Jeanmonod D. et Burdet H.M. (éds.). Compléments au Prodrome de la flore Corse. Conserv. & Jard. bot. Genève.
Olivier L., Galland J.P., Maurin H. et Roux J.P. 1995. Livre rouge de la flore menacée de France. Tome I: Espèces prioritaires. Coll. Patrimoine naturel Vol. 20. MNHN, CBN Porquerolles, Ministère de l'Environnement, Paris.
Pignatti S. 1960. Il significato delle specie poliploidi nelle associazioni vegetali. Atti Isti. Venet. Sc. 118: 75–98.
Pojar J. 1973. Levels of polyploidy in four vegetation types of S-W British Columbia. Can. J. Bot. 51: 621–628.
Pysek P., Prach K. and Smilauer P. 1995. Relating invasion success to plant traits: an analysis of the Czech alien flora. In: Pysek P., Prach K., Rejmanek M. and Wade M. (eds.). Plant invasions. SPB Academic, Amsterdam: 39–60.
Quézel P., Barbero M., Bonin G. and Loisel R. 1990. Recent plant invasions in the Circum-Mediterranean region. In: Di Castri F., Hansen A.J. and Debussche M. (eds.). Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht: 51–60.
Raunkiaer C. 1934. The life-forms of plants and plant geography. Clarendon Press, Oxford.
Reese G. 1958. Polyploidie und Verbreitung. Zeitsch. Bot. 46: 339–354.
Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D. and West C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Diversity and Distributions 6: 93–107.
Stebbins G.L. 1965. Colonizing species of the native California Flora. In: Baker H.G. and Stebbins G.L. (eds). The genetics of colonizing species. Academic Press, New York: 173–195.
Stebbins G.L. 1971. Chromosome evolution in higher plants. E. Arnold ed., London.

Suehs C., Médail F. and Affre L. 2001. Ecological and genetic features of the invasion by the alien Carpobrotus plants in Mediterranean island habitats. In: Brundu G., Brock J., Camarda I., Child L. and Wade M. (eds). Plant Invasions: Species Ecology and Ecosystem Management. Backhuys Publ., Leiden: 145–158.

Tischler G. 1955. Der Grad der Polyploidie bei den Angiospermen in verschiedenen Grossarealen. Cytologia 20: 101–118.

Tomkins D.J. and Grant W.F. 1978. Morphological and genetic factors influencing the response of weed species to herbicides. Can J. Bot. 56: 1466–1471.

Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M. and Webb D.A. 1964–1980. Flora Europaea. 5 vol. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Verlaque R. et Filosa D. 1997. Caryologie et biogéographie des messicoles menacées du Sud-Est de la France. In: Faut-il sauver les mauvaises herbes? Bureau des Ressources Génétiques et Conserv. Bot. Nat. de Gap. Gap, 105–124.

Verlaque R., Médail F. et Aboucaya A. 2001. Valeur prédictive des types biologiques pour la conservation de la flore méditerranéenne. C. R. Acad. Sc., Sc. Vie, 324: 1157–1165.

Weber E. 1997. The alien flora of Europe: a taxonomic and biogeographic review. J. Veg. Sci. 8: 565–572.

Zardini E., Gu H. and Raven P. 1991a. On the separation of two species within the *Ludwigia uruguayensis* complex (Onagraceae). Syst. Bot. 12: 242–244.

Zardini E., Peng C-I. and Hoch P. 1991b. Chromosome numbers in *Ludwigia* sect. *Oligospermum* and sect. *Oocarpon* (Onagraceae). Taxon 40: 221–230.