Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 38 (1983)

Heft: 2

Artikel: Le Silene vulgaris s.l. (Caryophyllaceae) : évolution vers une mauvaise herbe

Autor: Aeschimann, David

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-879881

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: 08.01.2026

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

Le Silene vulgaris s.l. (Caryophyllaceae), évolution vers une mauvaise herbe

DAVID AESCHIMANN

RÉSUMÉ

AESCHIMANN, D. (1983). Le Silene vulgaris s.l. (Caryophyllaceae), évolution vers une mauvaise herbe. *Candollea* 38: 575-617. En français, résumé anglais.

Peut-on parler d'une mauvaise herbe à propos du *Silene vulgaris* s.l., espèce polymorphe et colonisatrice? La réponse à cette question était difficile, au regard de la subjectivité du terme de mauvaise herbe. Une analyse des caractéristiques des mauvaises herbes est donnée sur la base des modèles de stratégies *r* et *K*, ainsi que *C*, *S* et *R*. Ceci a permis de mieux cerner le concept de mauvaise herbe. Les problèmes de leurs origines et de leurs classifications sont abordés. Enfin, le comportement du *Silene vulgaris* s.l. est analysé, de même que sa stratégie évolutionnaire. Ce dernier aspect est aussi traité de façon tout à fait générale. En conclusion, il est possible de parler d'une mauvaise herbe à propos de cette espèce. Dans certains cas, une évolution vers une mauvaise herbe d'importance agronomique est même constatée.

ABSTRACT

AESCHIMANN, D. (1983). Silene vulgaris s.l. (Caryophyllaceae), evolution towards a weed. *Candollea* 38: 575-617. In French, English abstract.

Can one consider *Silene vulgaris* s.l., a polymorphous and colonizing species, a weed? It was difficult to answer this question, seeing the subjectivity of the term weed. An analysis of weeds characteristics is given, on the basis of the *r*- and *K*, as well as *C*-, *S*- and *R* strategy models. This allowed to better grasp the concept of weed. The problems of their origin and their classification are approached. Finally, the behaviour of *Silene vulgaris* s.l. is analysed, as well as its evolutionary strategy. This last aspect is also faced in a very general way. In conclusion, it is possible to consider this species a weed. In some cases, an evolution towards a weed of agronomic importance is even established.

CODEN: CNDLAR
ISSN: 0373-2967
38(2) 575 (1983)

© CONSERVATOIRE ET JARDIN BOTANIQUES DE GENÈVE 1983

Small herbs have grace, ill weeds do grow apace
And since, methinks, I would not grow so fast,
Because sweet flowers are slow and weeds make haste.

Richard III, II, 4, 11.

Le *Silene vulgaris* s.l. est un taxon de distribution eurasiatique, dont le centre de dispersion est l'est méditerranéen. Aujourd'hui, la plante est devenue cosmopolite, répandue grâce aux moyens de transport de l'Homme moderne. Dans de très diverses conditions d'environnement, le *Silene vulgaris* s.l. montre toujours une forte capacité à coloniser des milieux ouverts, instables, où la concurrence est réduite. Ce taxon est très dynamique et vit partiellement dans des milieux anthropogènes, tels que les talus routiers; la plante peut parfois s'y répandre massivement et semble être une mauvaise herbe.

Par ailleurs, la grande variabilité du *Silene vulgaris* pose un intéressant problème biosystématique (AESCHIMANN & BOCQUET, 1980; AESCHIMANN & al. 1981). Polymorphes et colonisatrices ("colonizing species" au sens de BAKER & STEBBINS, 1965), telles sont beaucoup de mauvaises herbes; mais peut-on réellement parler d'une mauvaise herbe à propos du *Silene vulgaris*, ou du moins de certaines de ses races? La réponse à cette question s'est avérée difficile, en raison des faits exposés ci-dessous. Par contre, il nous est apparu extrêmement important de tenter de répondre à cette question, ce qui nous a conduit à préciser notre connaissance génécologique de la plante, condition nécessaire à une étude biosystématique, puis à un traitement taxonomique moderne.

Avant de répondre à la question ci-dessus, il était donc nécessaire de préciser notre définition du terme de mauvaise herbe, chose difficile au regard de la profusion extrême de conceptions proposées par de nombreux auteurs. En plus de leur propre analyse, HARLAN & WET (1965), KING (1966) et ZWEEP (1979) ont donné des revues de définitions. Notre but n'est donc pas ici de dresser une nouvelle liste; notons toutefois qu'on peut classer ces définitions en trois grandes catégories. La première comprend les définitions subjectives, anthropomorphiques; les mauvaises herbes sont alors essentiellement considérées sous l'angle de la nuisance apportée à certaines activités de l'Homme, d'où le qualificatif "mauvais", qu'on retrouve dans de nombreuses langues. On verra notamment à ce propos les travaux suivants: ANDERSON (1939, 1967), CAMPBELL (1923), GRAY (1879), KORSMO (1930), MUENSCHER (1955), MUZIK (1970), RADEMACHER (1948) et SWARBRICK (1981). La seconde catégorie comprend des définitions plus écologiques; les auteurs tentent alors une approche plus "objective" du concept de mauvaise herbe. L'important pouvoir colonisateur des mauvaises herbes est surtout considéré. Pour cette catégorie, on consultera entre autres AESCHIMANN & BOCQUET (1982), BOCQUET & AESCHIMANN (1980), BAKER (1965, 1972a & b, 1974), BAKER & STEBBINS (1965), BUNTING (1960), CANDOLLE (1855), HARPER (1960), HILL (1977), HOLUB (1971), HOLZNER (1982), HOLZNER & NUMATA (1982), LAMP & COLLET (1979), McNEILL (1976), NAEGELI & THELLUNG

(1905), OKA & MORISHIMA (1982), RIKLI (1903), SALISBURY (1961), SCHROEDER (1969), STEBBINS (1965a), THELLUNG (1912, 1915, 1922), WET (1966) et WET & HARLAN (1975). Enfin, une troisième catégorie, beaucoup moins importante pour nous, comprend toutes les définitions "originales", qui sont le fruit d'"amateurs enthousiastes", pour reprendre les termes de HARLAN & WET (1965). Les auteurs cherchent alors en partie à défendre les mauvaises herbes, qui possèdent des vertus mal connues. Les analyses de COCANNOUER (1950), KING (1951) et WRIGHT (1972) entrent dans cette dernière catégorie.

Ci-dessous, nous analyserons brièvement le concept de mauvaise herbe. Ensuite, nous présenterons deux modèles des stratégies fondamentales adoptées par les êtres vivants en fonction du milieu, ce qui permettra de mieux comprendre la raison d'être des caractéristiques des mauvaises herbes. Nous donnerons enfin notre propre définition. Puis, nous étudierons le cas du *Silene vulgaris*, de manière à pouvoir conclure sur son degré d'affinité aux mauvaises herbes.

Le chêne un jour dit au roseau:
...
Mais vous naissez le plus souvent
Sur les humides bords des royaumes du vent.
La nature envers vous me semble bien injuste.
– Votre compassion, lui répondit l'arbuste,
Part d'un bon naturel; mais quittez ce souci:
Les vents me sont moins qu'à vous redoutables;
Je plie, et ne romps pas...

Jean de La Fontaine.

Le concept de mauvaise herbe

Définir ce qu'on entend par le terme "mauvaise herbe" comporte donc une grande part de subjectivité. En effet, dans un type donné de culture, les mauvaises herbes entrent en concurrence avec l'espèce cultivée; ou tout simplement, elles peuvent être gênantes sur le plan du confort ou de l'esthétique, le long d'un chemin ou dans une cour. Dans le cas des mauvaises herbes aquatiques, ce sont les voies d'eau qui peuvent être obstruées, par exemple par la jacinthe d'eau *(Eichhornia crassipes)* dans les pays tropicaux. Mais sur tout terrain abandonné par l'Homme, des "mauvaises herbes" se répandent activement, sans gêner personne. On saisit alors la limite des définitions essentiellement subjectives et l'on comprend qu'il faille trouver une définition plus objective.

En fait, si certaines espèces sont des mauvaises herbes, c'est avant tout parce qu'elles possèdent certaines potentialités, qu'elles montrent un comportement écologique particulier qui, entre autres, les rend préjudiciables à nos activités. Pour la plupart des espèces, les mauvaises herbes sont avant tout colonisatrices, ou "pionnières"; c'est-à-dire que dans la nature, elles vivent, ou vivaient,

dans des milieux dits ouverts, où la concurrence entre végétaux est réduite. De tels biotopes ne sont pas rares, même dans la végétation originelle, car bien avant les défrichements de l'Homme moderne, on trouvait déjà en permanence des aires marginales, offrant champ libre aux espèces colonisatrices. Sur un plan tout à fait général, pensons aux milieux suivants:

- clairières occasionnées par la chute des vieux arbres ou des ouragans;
- zones incendiées;
- aires de pacage ou d'activités animales diverses: sentiers des grands ongulés et des animaux grégaires de toutes sortes, taupinières, termitières, abords des terriers, etc.;
- lagunes, marais salants, grandes dépressions salées;
- affleurements de roches riches en métaux lourds ou en éléments toxiques;
- berges des fleuves, alluvions des méandres et des deltas;
- savanes ouvertes et semi-déserts;
- frange des glaciers et moraines;
- vires rocheuses, rocailles, éboulis, glissements de terrain divers, ruptures de pentes, zones d'érosion;
- couloirs d'avalanches permanents;
- pelouses écorchées en climat alpin ou méditerranéen, maquis-garrigue;
- littoral maritime et lacustre, dunes;
- abords perturbés des zones volcaniques.

La vie dans ces stades primitifs de successions ou séries de végétation, qu'elles soient primaires, ou secondaires, c'est-à-dire dues à une "ouverture" humaine, requiert pour les plantes en question l'adoption d'une stratégie particulière. Cette stratégie sera bien différente de celle retenue par les espèces de communautés plus stables, proches du stade climax. A propos d'analyses modernes du phénomène de succession, nous renvoyons à HORN (1974 & 1976), PICKETT (1976) et MILES (1979).

Ces dernières années, deux modèles ont été élaborés quant aux différentes stratégies fondamentales sélectionnées chez les organismes vivants, le long d'un gradient de succession. Ces modèles sont d'un intérêt essentiel pour comprendre ce que sont la plupart des mauvaises herbes, pour connaître les raisons profondes des modes de vie adoptés.

Le modèle de la sélection r et K

Il est une question fondamentale en biologie: quel est l'investissement consenti par un organisme pour sa reproduction? Ou encore, quel est le rapport

des ressources attribuées au soma et au germen? En 1930 déjà, FISHER posait cette question; de même, il se demandait quelles conditions générales d'environnement peuvent avoir une influence sur ce rapport.

Dans un travail sur l'évolution en milieu tropical, DOBZHANSKY (1950) aborde le problème de la sélection naturelle, qui peut être dépendante ou indépendante de la densité des populations. Pour Dobzhansky, dans le milieu tropical saturé d'espèces diverses d'êtres vivants, entre lesquels la compétition est très aiguë, la sélection est dépendante de la densité. Par contre, dans des milieux ouverts ou des facteurs tels que le froid ou la sécheresse peuvent détruire en grande masse les êtres vivants, de manière "aveugle", la sélection est alors indépendante de la densité.

Dans un ouvrage fondamental sur la génétique des espèces colonisatrices des îles, McARTHUR & WILSON (1967) ont repris ces idées et développé un modèle dans lequel les êtres vivants se distribuent sur un continuum , suivant leur stratégie reproductive et en corrélation avec leur position dans une succession. Ce modèle est celui de la sélection *r* et *K*.

Selon la théorie de McArthur & Wilson, une espèce est dite "sélectionnée *r*" au cas où elle attribue une forte proportion de ses ressources à sa reproduction. Le taux d'accroissement net par tête est alors très élevé. Le terme de "sélection *r*" vient de l'abréviation "*r*" des ouvrages de génétique des populations en langue anglaise, où elle signifie "intrinsic rate of increase" (taux intrinsèque d'accroissement de la population), ou paramètre de Malthus. Ce taux d'accroissement net (r) est égal à $\lambda - \mu$ (où λ est le taux de naissances et μ le taux de mortalité). Les espèces sélectionnées *r* se rencontrent dans des environnements ouverts, où la concurrence est réduite et la sélection indépendante de la densité. L'important est alors d'adopter la stratégie suivante: produire une quantité maximale d'unités de reproduction.

En revanche, une espèce est dite "sélectionnée *K*" si elle attribue une forte proportion de ses ressources à des fonctions non reproductives (c'est-à-dire chez les plantes dans les parties végétatives). De manière générale, la taille de la population d'une espèce "sélectionnée *K*" est proche de la capacité spécifique de charge de l'environnement. Le terme vient de l'abréviation "*K*", qui signifie "carrying capacity of the environment" (capacité de charge de l'environnement). Les espèces sélectionnées *K* sont alors celles qui adoptent la stratégie suivante: produire une quantité optimale d'unités de reproduction, dont l'ajustement au milieu est le meilleur, ce qui permet les plus grandes chances de survie dans un environnement où la concurrence est aiguë et la sélection dépendante de la densité.

Le modèle de McArthur & Wilson a été repris par PIANKA (1970 & 1978), ainsi que GADGIL & SOLBRIG (1972). Ces deux derniers auteurs ont montré que le paramètre de Malthus des espèces sélectionnées *K* est plus élevé que celui des espèces sélectionnées *r* en cas de forte densité de population. Lorsque la densité est faible, la valeur *r* des espèces sélectionnées *r* est par contre supérieure

(fig. 1). Par ailleurs, les sélections *r* ou *K* ne signifient pas uniquement une variation de l'investissement voué à la reproduction; au contraire, elles impliquent toute une série de caractéristiques opposées, citons par exemple: petite taille, croissance rapide, vie courte, population de taille variable, sélection indépendante de la densité, faible compétition, vie dans un environnement perturbé, ceci pour un organisme sélectionné *r;* en revanche, grande taille, croissance lente, vie longue, population stable et bien implantée, sélection dépendante de la densité, compétition aiguë, vie dans un environnement stable, cela pour un organisme sélectionné *K*. En fait, il n'existe probablement pas d'organismes entièrement sélectionnés *r* ou *K*. Tout être vivant se situe au contraire le long d'un continuum, dont une extrémité représente le vide biologique complet, l'autre un environnement complètement saturé d'espèces diverses.

En botanique, plusieurs auteurs ont mis en relation la biologie de la reproduction et le modèle de la stratégie *r* et *K*. On consultera notamment à ce propos LEVIN & KERSTER (1974), PICKETT (1976) et SOLBRIG (1976). Il est démontré que les organismes sélectionnés *r* adoptent souvent l'autogamie ou l'apomixie comme mode de reproduction, alors que l'allogamie est liée à la sélection *K*. Ces questions sont d'une importance fondamentale et nous y reviendrons plus bas.

Notons enfin que la stratégie *r* ou *K* d'un organisme n'est pas forcément constante; c'est en fait un caractère variable au sein de l'espèce. On trouvera des données expérimentales dans plusieurs travaux: ABRAHAMSON & GADGIL (1973) et WERNER (1976) pour *Solidago*, GADGIL & SOLBRIG (1972)

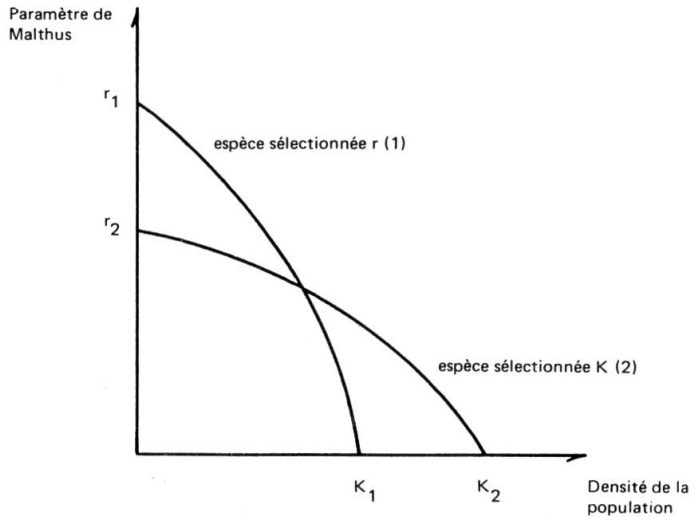


Fig. 1. – Paramètre de Malthus (*r*), en fonction de la densité de la population, pour une espèce sélectionnée *r* (1) et pour une espèce sélectionnée *K* (2). On remarque l'avantage de la première espèce en cas de faible densité de population; la seconde est par contre avantagée par une forte densité. D'après GADGIL & SOLBRIG (1972: 16).

pour *Taraxacum* et *Solidago*, ROOS & QUINN (1977) pour *Andropogon*. La variation peut être d'ordre systématique, c'est-à-dire liée aux différentes races d'une espèce. Ou alors, suivant la densité de la population, ou bien la compétition à laquelle doit faire face une espèce, les individus seront plus ou moins *r*- ou *K*-sélectionnés; on trouvera par exemple des données à ce sujet chez BRADSHAW (1965). Certaines espèces peuvent ainsi s'adapter à une certaine portion du continuum *r-K*, c'est-à-dire changer leur stratégie suivant l'emplacement dans la succession, toutes proportions gardées bien entendu.

Le modèle de la sélection C, S et R

Le modèle de la sélection *r* et *K* a été développé par des zoologues. Plus récemment, GRIME (1977, 1978 & 1979), qui travaille en écologie végétale, a élaboré un modèle plus complet et mieux adapté aux caractéristiques des végétaux. Contrairement aux animaux, qui peuvent mieux échapper aux contraintes physiques du milieu, les plantes sont soumises très directement aux conditions extérieures, (BRADSHAW, 1972). Ceci a conduit Grime vers un modèle de stratégies tenant compte d'une troisième dimension, en sus de la présence ou de l'absence de compétition.

Grime définit le "stress" comme toute contrainte extérieure limitant la production de matière végétale sèche. Ces contraintes seront par exemple des limitations de lumière, d'eau et d'éléments nutritifs, ou bien des températures inadéquates. D'autre part, cet auteur définit la "compétition" entre deux organismes voisins comme la tendance qu'ils ont à utiliser les mêmes ressources physiques du milieu et le même espace. Enfin, Grime définit la "perturbation" (disturbance) comme tout facteur pouvant causer une destruction partielle ou totale de la phytomasse.

Pour Grime, une plante est alors soit "compétitive" et vit dans un milieu assez fertile, sans stress et peu perturbé; soit "tolérante au stress", dans un milieu pauvre avec d'importantes contraintes, mais peu perturbé; ou enfin "tolérante aux perturbations" ou "rudérale" et prospère alors dans des zones perturbées, mais sans contraintes (ou "stress") et de fertilité variable. Dans le troisième cas, nous regrettons le choix du terme de "rudéral", qui dans la tradition botanique française signifie vivant dans les décombres (du latin *rudus:* décombres). L'acception de Grime est donc plus large; malgré cette différence, et pour respecter entièrement le modèle de l'auteur, nous utiliserons tout de même le terme de rudéral sous cette acception, chaque fois qu'il sera fait allusion au modèle de la sélection *C, S* et *R*. Par contre, nous nous tiendrons à l'usage de la tradition botanique en langue française dans tous les autres cas.

Les trois stratégies primaires définies par Grime peuvent se placer aux trois extrémités d'un triangle (fig. 2); les plantes adoptant ces stratégies sont alors soit sélectionnées *C* (compétitives), soit sélectionnées *S* (tolérantes au stress),

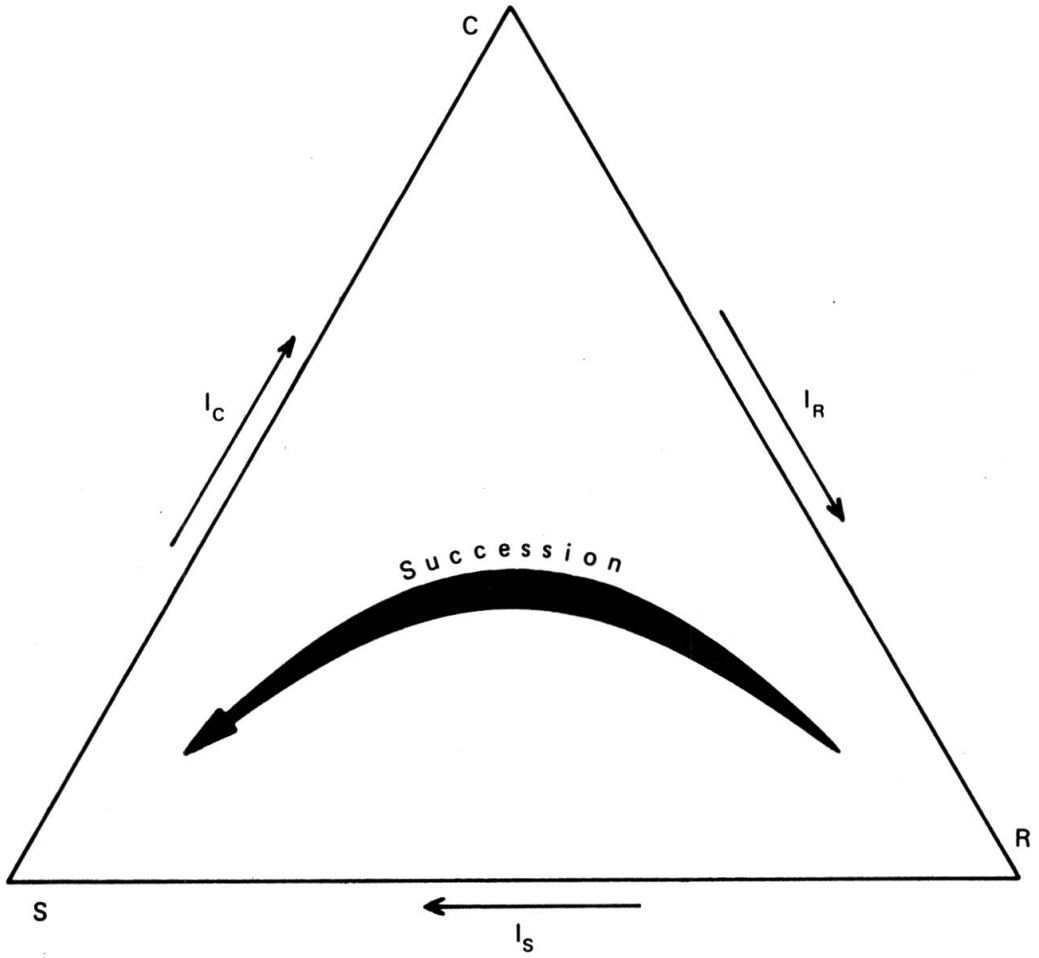


Fig. 2. – Le modèle en triangle élaboré par GRIME (1977, 1978 & 1979). *C*: pôle de sélection "compétitive"; *S*: pôle de sélection "stress"; *R*: pôle de sélection "rudérale". I_C, I_S et I_R: importance relative de chaque stratégie, de 0 à 100%. La flèche indique l'évolution de la biomasse au cours d'une succession, pour un milieu de fertilité moyenne.

soit encore sélectionnées *R* (rudérales). Entre ces trois extrêmes existent bien entendu toutes les combinaisons possibles; beaucoup de plantes montrent une stratégie intermédiaire *C-S-R*.

Au cours d'une succession, la composition spécifique de la biomasse évolue de manière continue entre les extrémités *r* et *K* du modèle de McArthur & Wilson. Pour Grime, la sélection *r* correspond à la sélection *R*, tandis que la sélection *K* correspond à la sélection *S*; la sélection *C* occupe alors une position intermédaire sur le continuum *r-K*. Ainsi, dans les premiers stades d'une succession, nous rencontrons des espèces sélectionnées *R*; le milieu est en effet ouvert, suite à une perturbation. Plus tard, les espèces sélectionnées *C* prennent le relais, lorsque le milieu est spécifiquement saturé, mais encore riche en ressources; la concurrence est alors aiguë. Dans les derniers stades de la succession, seules les espèces sélectionnées *S* peuvent se maintenir, dans un milieu aux ressources moins

abondantes; des unités de reproduction de "qualité" sont alors nécessaire, non la quantité comme chez les plantes sélectionnées *R*. Voir le traçé de l'évolution spécifique d'une succession sur la fig. 2.

De même que dans le modèle de la sélection *r* et *K*, ce n'est pas uniquement le taux d'accroissement choisi qui fait toute la stratégie d'une espèce à l'intérieur du triangle *C-S-R,* mais également bien d'autres attributs. Pour la stratégie *R,* on consultera notamment, parmi les travaux récents, BAZZAZ (1979), BAZZAZ & CARLSON (1982), GRIME & HUNT (1975) et PICKETT (1976). Selon ce dernier auteur, la position occupée par une espèce le long d'un gradient de succession intègre tous les aspects de sa stratégie évolutionnaire, dont les plus fondamentaux sont d'une part le système reproductif et d'autre part les choix d'attribution des ressources. Notons encore que le modèle de Grime n'a qu'une valeur comparative: la place d'un organisme donné dans le triangle *C-S-R* n'est en effet définie que par comparaison avec un organisme différent.

Le modèle de Grime est le plus récent du genre; nous le croyons plus proche de la réalité végétale que le modèle de McArthur & Wilson. Les origines profondes des caractéristiques dont font preuves les organismes, notamment les mauvaises herbes, nous paraissent ainsi clairement mises en évidence; il nous semble donc tout à fait justifié d'utiliser le triangle *C-S-R* comme modèle de base dans notre travail, comme l'ont d'ailleurs déjà fait plusieurs auteurs (notamment OKA & MORISHIMA, 1982).

En se référant à la liste proposée ci-dessus, on s'aperçoit que les milieux ouverts dont il est question se situent tous dans la partie inférieure du triangle de Grime, avec une plus forte concentration vers l'extrémité *R*. Ce sont des milieux où la concurrence est faible, les perturbations fréquentes. La réduction du taux de recombinaison génétique, ainsi que l'attribution élevée de ressources dans les unités de reproduction sont d'importantes caractéristiques chez des organismes sélectionnés "plutôt *R*".

Nous passerons maintenant en revue certaines caractéristiques des mauvaises herbes; toutes ne se rencontrent pas simultanément chez chaque espèce, mais elles représentent une palette de différents choix, adoptés en vue de la mise en œuvre d'une certaine stratégie.

Caractéristiques des mauvaises herbes

La réduction du taux de recombinaison génétique

Beaucoup de mauvaises herbes sont autocompatibles, autogames, voire franchement cléistogames. Il a été démontré qu'elles doivent leur "succès" à leur autogamie même; à ce propos, on consultera entre autres STEBBINS (1957); nous reviendrons abondamment sur ce sujet fondamental un peu plus

bas. La recherche bibliographique sur ce problème nous a rapidement conduit à comprendre que l'autogamie (''inbreeding'' des auteurs anglo-saxons) n'était pas un phénomène isolé. Au contraire, il fait partie de toute une série de facteurs permettant à la plante de réduire son taux de recombinaison génétique. C'est donc en fait, de manière fondamentale, cette réduction de recombinaison qui est sélectionnée chez beaucoup de mauvaises herbes, l'autogamie n'étant qu'un facteur permettant d'atteindre cette réduction. Toutefois, nous verrons plus bas que l'autogamie donne, aux espèces colonisatrices qui l'ont ''choisie'', une série d'autres avantages, raison pour laquelle ce facteur est en lui-même tout à fait fondamental et qu'on l'a souvent étudié et présenté hors de son contexte général.

Le taux de recombinaison génétique chez les végétaux, qui est fonction des méchanismes contrôlant la variabilité, tels que la biologie de la reproduction (''breeding systems''), les nombres chromosomiques de base, la fréquence des chiasmas, le mode de pollinisation, etc. est héréditaire; il est contrôlé par le génome. Ce taux est aussi, par conséquent, sujet à sélection et adaptation. DARLINGTON (1939) et MATHER (1943) furent les premiers à mettre ce fait en évidence; voir également GRANT (1958) à ce propos, dans un travail de base sur la régulation du taux de recombinaison chez les végétaux. Pour reprendre MATHER (1943: 62): ''The frequency of recombinations between polygenes affecting a character will control the rate of variability release. Consequently the effective recombination frequency is itself an adaptive character and will be subject to selective action. The evolution of genetic systems is largely the history of this selective control of effective recombination''. Selon Mather, l'évolution des systèmes génétiques est donc largement fonction du contrôle sélectif du taux de recombinaison. La sélection pour une réduction de ce taux constitue une part non négligeable de la sélection R, et parfois également de la sélection S, comme l'ont par exemple montré ANTONOVICS (1968), BRADSHAW (1972) et WALLACE (1959). On touvera dans les travaux suivants des analyses à propos de la régulation ou de la réduction du taux de recombinaison: DARLINGTON (1939, 1956), GRANT (1958), MATHER (1943, 1953), PICKETT (1976) et STEBBINS (1957, 1958).

Comme l'a souligné GRANT (1958: 349), le système de recombinaison génétique permet un compromis entre les demandes contradictoires d'ajustement immédiat et uniforme d'une population et de variabilité à long terme. Un spectre de compromis existe dans la nature, entre des taux de recombinaison très faibles et au contraire très élevés. Tous ces compromis sont viables, mais la sélection conditionnera la place occupée par un organisme dans le triangle *C-S-R* de Grime. Un taux élevé de recombinaison permet un accroissement de la variabilité, ou du ''pool génétique'' d'une espèce. Ceci représente un accroissement des chances de survie pour les espèces vivant dans des milieux saturés (extrémité *C* du triangle). En effet, l'important pour ces espèces est de pouvoir compter sans cesse sur quelques recombinants nouveaux plus compétitifs ''à placer'' lors de l'apparition d'un espace libre dans la communauté. En revanche, un faible taux de recombinaison permet la production d'une grande quan-

tité de descendants, uniformes et bien ajustés, qui pourront rapidement coloniser une importante surface libre. On trouve ici un accroissement des chances de survie pour les espèces des milieux perturbés (extrémité *R* du triangle); chez ces dernières, la production d'un éventail de recombinants, dont seuls quelques-uns seront bien adaptés, est sans intérêt.

Après avoir exposé l'importance de la réduction du taux de recombinaison génétique pour les espèces sélectionnés *R,* nous analyserons maintenant les différents facteurs ayant une influence sur ce taux de recombinaison.

La biologie de la reproduction

L'autogamie. – Depuis un peu plus de trois décennies, une quantité considérable d'information a été accumulée au sujet de l'autogamie chez les mauvaises herbes, ainsi que les espèces colonisatrices en général. Les auteurs se sont attachés à mettre en évidence l'existence de liens étroits entre un certain comportement écologique et un système reproducteur spécialisé: l'autogamie. A ce propos, on consultera notamment les travaux suivants: pour l'*Armeria maritima:* LEFEBVRE (1970); pour les *Avena barbata* et *A. fatua:* ALLARD (1975), IMAM & ALLARD (1965), JAIN & MARSHALL (1967) et MARSHALL & ALLARD (1970); pour les *Boisduvalia:* RAVEN & MOORE (1965); pour le *Bromus carinatus:* HARLAN (1945a & b); pour le *Bromus tectorum:* YOUNG & EVANS (1976) et YOUNG & al. (1969); pour les *Camissonia:* MOORE & RAVEN (1970); pour le *Clarkia xantiana:* MOORE & LEWIS (1965); pour le *Festuca microstachys:* ALLARD, JAIN & WORKMANN (1968) et KANNENBERG & ALLARD (1967); pour les races cultivées du genre *Hordeum:* ALLARD & JAIN (1962); pour les *Leavenworthia:* LLOYD (1965), ROLLINS (1963) et SOLBRIG & ROLLINS (1977); pour le *Lithospermum caroliniense:* LEVIN (1972a); pour les *Oenotheraceae:* RAVEN (1979); pour les *Papaver:* ROGERS (1971); pour le *Phaseolus lunatus:* ALLARD & WORKMANN (1963); pour le *Pinus radiata:* BANNISTER (1965); pour les *Poaceae:* CONNOR (1979 & 1981); pour le *Poa annua:* ELLIS (1973); pour les *Polemoniaceae:* GRANT & GRANT (1965); pour les *Silene:* BOCQUET (1968a); pour le *Trifolium subterraneum:* MORLEY & KATZNELSON (1965). D'autre part, les auteurs suivants ont abordé la question de façon très générale, ou pour plusieurs espèces, appartenant à des catégories systématiques très différentes: ALLARD (1965), ANTONOVICS & LEVIN (1980), BAKER (1953, 1955 & 1965), BAKER & STEBBINS (1965), BAWA & BEACH (1981), BRADSHAW (1965 & 1972), DARLINGTON (1939 & 1956), GRANT (1958), HILL (1977), HOLZNER (1982), HOLZNER & NUMATA (1982), JAIN (1961 & 1976), KING (1966), LEVIN (1972b), LEVIN & KERSTER (1974), LLOYD (1979), MATHER (1943 & 1953), McNEILLY & ANTONOVICS (1968), MULLIGAN (1972), MULLIGAN & FINDLAY (1970), OKA & MORISHIMA (1982), PICKETT (1976), SCHUTZ & USANIS (1969), SOLBRIG (1976), STEBBINS (1950, 1957, 1958, 1965a, 1970 & 1974) et WALLACE (1959).

Des travaux expérimentaux de plusieurs chercheurs, comme tout particulièrement l'équipe de Allard, sur les *Avena* et le *Festuca microstachys*, ou de Young et ses collaborateurs, sur le *Bromus tectorum*, mais bien d'autres encore (voir ci-dessus) se dégagent les faits qui vont suivre. Les espèces étudiées montre un taux très élevé d'autogamie, pouvant aller jusqu'à 99%; ce taux est toutefois extrêmement variable. Il a été démontré qu'un taux d'allogamie même très bas est suffisant pour conserver une structure génétique coordonnée à l'intérieur de l'espèce. Malgré l'autogamie, la variabilité génétique reste importante, car les populations sont constituées d'une multitude d'individus homozygotes aux génomes différents. Il est tout particulièrement important de constater que le taux d'autogamie varie en fonction de deux facteurs: le milieu et le temps. Les diverses populations d'une espèce, soumises à des conditions environnementales différentes, montrent des taux d'autogamie variés. Dans le cas du *Festuca microstachys*, les populations des milieux secs sont beaucoup plus autogames que celles des zones plus humides; ces dernières serviraient en quelque sorte de réservoirs de recombinants. Dans le temps, la variation est cyclique. Lors d'années favorables, le taux d'allogamie peut augmenter dans des proportions très importantes; on a alors une phase de recombinaison, durant laquelle une foule de différents individus hétérozygotes apparaissent. Au cours des années défavorables qui vont suivre, l'autogamie redeviendra dominante et la sélection va opérer pour ne retenir qu'un certain nombre de lignées homozygotes, les mieux adaptées, qui pourront se multiplier rapidement dans un environnement aux contingences défavorables.

Il n'est pas sans intérêt de remarquer, comme l'a fait GRANT (1958), que cette alternance de courtes phases allogames et de longues phases de multiplication autogame est à mettre en parallèle avec la biologie de la reproduction de beaucoup d'organismes unicellulaires ou inférieurs, et d'insectes, dont bon nombre sont d'ailleurs parasites. Ce sont les cycles classiques d'alternance de reproduction sexuée et de reproduction asexuée pour la multiplication des biotypes favorables ou résistants. Notons que ces organismes sont aussi des colonisateurs, et qu'ils doivent précisément cette faculté à leur cycle reproductif.

Plusieurs auteurs sont d'avis que les espèces qui s'engagent sur une voie autogame sont condamnées sur le plan évolutif, citons entre autres STEBBINS (1957, 1974) et JAIN (1976). Par la réduction du taux de recombinaison, les autogames sacrifieraient la variabilité génétique à long terme au profit d'un succès immédiat, dû à la multiplication de biotypes favorables, mais condamnés lors d'un changement ultérieur du milieu. Une analyse plus nuancée de la question nous parait nécessaire.

En effet, il semble clair qu'une espèce ayant choisi une solution entièrement autogame s'engage sur une "voie sans issue" et soit condamnée à plus ou moins long terme. De tels cas sont toutefois rarement mentionnés. Citons le travail de BOCQUET (1968a), où dans certains cas, comme le précise l'auteur, "la cléistogamie paraît l'aboutissement final d'une évolution autogame"; il parle

alors d'"autogamie de résistance" pour certaines espèces de la section *Physolychnis* du genre *Silene*. De telles espèces s'engagent alors vers "une fossilisation très conservatrice, morphologiquement et géographiquement". Dans ce cas, DARLINGTON (1956) a raison quand il mentionne que l'évolution vers une réduction du taux de recombinaison est "usually irreversible". Toutefois, comme le pense GRANT (1958), nous sommes d'avis que dans la plupart des cas, une baisse de la recombinaison est tout à fait réversible. A ce propos, examinons l'évolution précoce d'un grand phylum, comme par exemple les *Magnoliophyta*. Les premiers représentants d'un tel groupe étaient, en toute logique, des colonisateurs, comme ont notamment tenté de le montrer AXELROD (1952), CROIZAT (1962: 399) et STEBBINS (1965b). Il est probable que ces colonisateurs ont réduit leur taux de recombinaison, notamment par l'autogamie, mais alors l'"autogamie de conquête" invoquée par BOCQUET (1968a), qui "caractérise les espèces jeunes, actives". Dans ce cas, le taux d'autogamie est tout à fait variable, souvent de façon cyclique, comme il a été mentionné plus haut; la réversibilité est alors garantie, comme le prouve le succès des *Magnoliophyta*.

Il est intéressant de relever, comme l'ont entre autres fait LEVIN & KERSTER (1974), que le fractionnement d'une espèce à autogamie de conquête en une multitude de lignées isolées, chacune bien adaptée à son environnement, mais intégrée à la population entière par un faible taux d'allogamie, correspond tout à fait au modèle proposé par WRIGHT (1931) et notamment relevé par FORD (1955, 1964). Ce modèle prévoit en effet que la meilleure configuration pour l'évolution rapide d'une espèce est celle d'une subdivision en de nombreux petits groupes, génétiquement uniformes, mais bénéficiant tout de même d'une certain nombre de croisements hétérologues. La variabilité génétique d'une telle espèce est importante et l'apparition constante de nouveaux recombinants, dont certains sont mieux adaptés, augmente la rapidité de son évolution. Nous verrons plus bas que le *Silene vulgaris* s.l. paraît correspondre à ce modèle. Dans l'analyse de Wright, ce sont des barrières géographiques et écologiques qui fractionnent l'espèce en plusieurs populations semi-isolées. Dans les populations étudiées par Allard & al. (entres autres), l'autogamie joue ce rôle, mais le résultat final est identique: évolution et multiplication rapide d'une espèce colonisatrice. Les espèces chez lesquelles une autogamie "de conquête", c'est-à-dire prédominante mais non totale a été sélectionnée jouent sur deux tableaux: elles bénéficient de la variabilité génétique garantie par l'allogamie, ainsi que de la multiplication rapide et uniforme due à l'autogamie.

L'autogamie procure par ailleurs d'autres avantages, n'ayant pas de relation avec une réduction du taux de recombinaison. Nous pensons par exemple à la possibilité d'une reproduction précoce, pouvant s'étaler sur toute l'année et s'effectuer également en présence de mauvaises conditions extérieures. La plante peut se passer totalement d'insectes pollinisateurs, voir notamment MULLIGAN (1972) et MULLIGAN & FINDLAY (1970). D'autre part, l'autogamie est avantageuse dans tous les cas où la densité d'une population devient très faible (ANTONOVICS & LEVIN, 1980), en raison d'une réduction des

chances de pollinisation. L'autogamie permet l'établissement, après dispersion à longue distance, de quelques ou même un seul individu dans un territoire nouveau, comme l'ont entre autres mentionné BAKER (1955, 1959), BANNISTER (1965) et LEFEBVRE (1970). Enfin, une "barrière" au flux de gènes peut être créée par l'autogamie; une telle barrière est nécessaire à l'établissement de certaines populations adaptées à des environnements particuliers, nous pensons notamment aux sols riches en métaux lourds. En effet, une nouvelle population, ayant par exemple acquis une tolérance au zinc, ne pourrait pas s'établir sans l'intervention d'un mécanisme d'isolation face aux populations voisines non tolérantes. Le flux de gènes en provenance de ces populations empêche en effet toute expansion de la combinaison tolérante, voir les travaux de ANTONOVICS (1968), BRADSHAW (1972), McNEILLY & ANTONOVICS (1968) et WALLACE (1959). Notons à ce propos que bien entendu, l'autogamie n'est pas le seul facteur permettant la création d'une barrière au flux de gènes. BROEKER (1963) a par exemple montré, chez le *Silene vulgaris*, qu'une floraison plus précoce chez les populations tolérantes au zinc est sélectionnée, ce qui permet alors l'isolement.

L'apomixie. – La reproduction végétative et l'agamospermie, phénomènes réunis sous le nom d'apomixie (par opposition à l'amphimixie), peuvent procurer à certaines plantes les mêmes avantages que l'autogamie: multiplication rapide de biotypes favorables, reproduction assurée en l'absence d'insectes, etc. On trouvera entre autres des données de base sur l'apomixie dans les travaux suivants: GUSTAFSSON (1946-1947), RUTISHAUER (1967), NYGREN (1954, 1967) et STEBBINS (1941, 1950).

Un certain nombre de plantes doivent leurs capacités colonisatrices à la reproduction végétative; nous reviendrons sur cette question à propos des choix d'attribution des ressources. Quant à l'agamospermie, on citera par exemple les genres *Taraxacum*, *Hieracium*, ou *Rubus*. Il semble toutefois que l'agamospermie ne soit pas aussi avantageuse que l'autogamie, en raison même de ses causes. En effet, c'est souvent à la suite d'hybridation introgressive que naissent beaucoup de complexes agamospermes, dont l'armature chromosomique tourmentée pose de gros problèmes méiotiques. Ainsi, à court terme, l'agamospermie permet le même opportunisme que l'autogamie, en revanche les possibilités évolutives à long terme sont inexistantes. On a alors, comme dans le cas de l'autogamie de résistance, une voie évolutive sans issue.

Les nombres chromosomiques de base

GRANT (1958) a montré que la courbe de distribution des nombres chromosomiques de base des dicotylédones est bimodale. De plus, la plupart des dicotylédones herbacées ont des nombres chromosomiques de base proches du premier mode ($x = 7$), tandis que les ligneuses ont des nombres proches du second ($x = 14$). Grant montre aussi que 128 combinaisons chromosomiques sont possibles avec $n = 7$, 16384 avec $n = 14$. Il est donc clair que les plantes ligneuses augmentent leur taux de recombinaison au moyen de nombres chro-

mosomiques plus élevés. En revanche, pour beaucoup de colonisateurs herbacés, leurs petits nombres chromosomiques garantissent une baisse du taux de recombinaison. STEBBINS (1958), dans une étude sur certaines composées arrive aux mêmes conclusions. Le genre *Crepis* (BABCOCK, 1947) est aussi dans ce cas là, contrairement au genre voisin *Hieracium*, chez lequel c'est l'apomixie qui domine.

La fréquence des chiasmas

On pourrait s'attendre à ce qu'une réduction de la fréquence des chiasmas soit, comme l'autogamie, un attribut de beaucoup d'espèces sélectionnées *R*. C'est en fait le contraire qui se produit, comme l'a souligné GRANT (1958). En effet, chez les autogames, une haute fréquence de chiasmas permet justement un fort taux de recombinaison au moment où l'espèce se trouve dans une courte phase allogame, phase au cours de laquelle l'apparition d'un maximum de recombinants est recherchée (voir plus haut).

Le mode de pollinisation

La dispersion du pollen sur une courte distance permet aussi une réduction du taux de recombinaison. L'autogamie et l'apomixie viennent d'être étudiés. Chez les espèces allogames, ce sont les anémophiles qui sont favorisées. En effet, bien que le pollen soit dispersé sur d'importantes distances par le vent, seule une forte densité permet une fécondation vraiment efficace, or la densité de pollen diminue très rapidement en fonction du rayon. On trouvera chez BRADSHAW (1972), GRANT (1958) et LEVIN & KERSTER (1974) une série de références à des travaux expérimentaux sur ce sujet; ils confirment le modèle mathématique. De plus, les anémophiles ont aussi l'avantage de se passer d'insectes pollinisateurs, s'ils viennent à manquer.

Les choix d'attribution des ressources

La colonisation dynamique de nouvelles surfaces nécessite de puissantes capacités reproductrices (sélection *R*). Les choix de beaucoup de mauvaises herbes sont donc les suivants: produire une quantité énorme de graines (la plupart du temps de petite taille) ou se multiplier de façon végétative. Une active reproduction sexuelle peut d'ailleurs s'accompagner d'une importante multiplication végétative, au moyen de bulbilles, stolons, etc.

Certaines mauvaises herbes, comme celles des pâtures, ou bien les espèces colonisatrices ligneuses (voir ici principalement le milieu tropical), choisissent évidemment d'attribuer moins de ressources à la reproduction. Dans ces exemples, la sélection *C* joue un rôle important et il est alors nécessaire d'investir dans les parties souterraines (la concurrence au niveau radiculaire est aiguë) et dans le tronc. Notons toutefois qu'un colonisateur ligneux comme le *Populus tremula* attribue beaucoup de ressources dans ses drageons, qui sont bel et bien des unités de reproduction!

On peut classer les espèces colonisatrices herbacées en deux grandes catégories de formes biologiques efficaces, où l'attribution de ressources dans les unités de reproduction est importante. Ce seront d'une part des annuelles, comme le *Cardamine hirsuta* ou le *Capsella bursa-pastoris*; d'autre part des pérennants à vie longue, de type rhizomateux ou stolonifère, dont les parties végétatives sont multipliées par le labourage et le sarclage, comme le *Convolvulus arvensis* ou l'*Aegopodium podagraria*.

La figure 3 illustre la variation du taux de recombinaison génétique et de l'attribution de ressources dans le triangle de Grime.

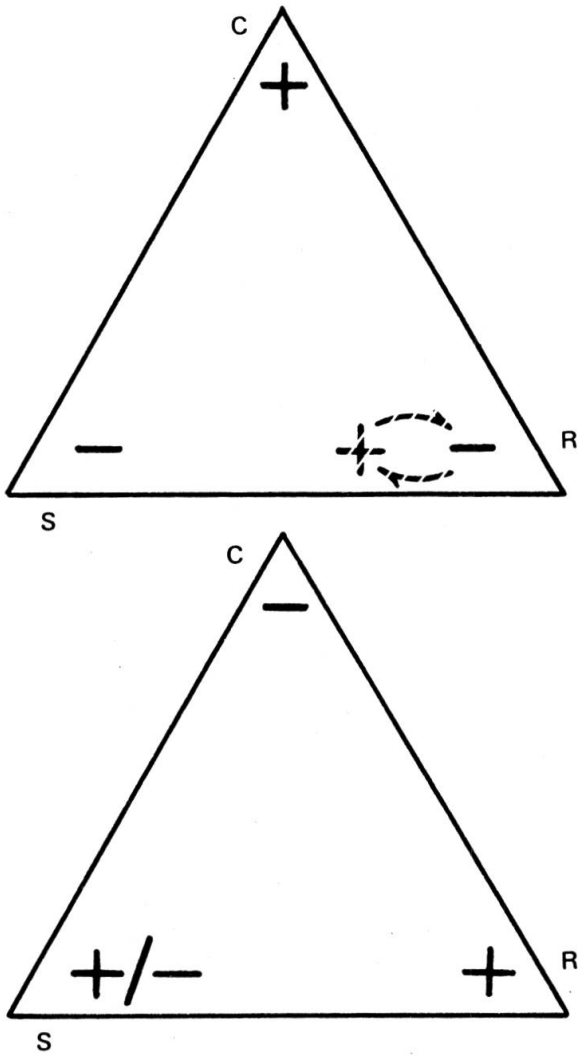


Fig. 3. – En haut: variation du taux de recombinaison génétique dans le triangle de GRIME (1977, 1978 & 1979). On remarque qu'il est faible pour les plantes sélectionnées *R;* toutefois, certaines mauvaises herbes très dynamiques peuvent "jouer sur deux tableaux" et bénéficier des avantages de courtes phases au cours desquelles le taux de recombinaison est élevé (hachuré).

En bas: variation de l'attribution des ressources aux unités de reproduction dans le triangle de Grime; elle est forte pour les plantes sélectionnées *R*.

La polyploïdie

La polyploïdie accroît de façon importante les facultés de multiplication végétative, voir notamment à ce propos le travail de GUSTAFSSON (1948).

Par ailleurs, il faut aussi remarquer que la polyploïdie favorise une plus grande tolérance vis-à-vis des diverses contingences défavorables du milieu.

Il est également intéressant de constater que la polyploïdie peut abaisser considérablement la barrière à l'autocompatibilité, comme l'a fait LUNDQVIST (1969), reprenant entre autres les travaux de BREWBAKER (1953), LEWIS (1947), LUNDQVIST (1966 & 1968) et SAMPSON (1960). La barrière physiologique d'autocompatibilité est contrôlée par une ou plusieurs paires d'allèles "S". Comme le fait remarquer LUNDQVIST (1969: 368), "... tetraploids with gametophytic systems frequently show self-fertility due to competitive interaction in heterogenic pollen with mutual weakening of the S alleles"; d'autre part: "Such populations will become increasingly self-fertile in successive generations and less protected against inbreeding".

Cette diminution de l'autoincompatibilité, due à une compétition entre allèles S dans les grains de pollen diploïdes hétérogènes, existe chez beaucoup de polyploïdes et ouvre en conséquence la voie à l'autogamie.

En résumé, la polyploïdie favorise une plus forte attribution de ressources dans les unités de reproduction (multiplication végétative), une réduction du taux de recombinaison génétique (autocompatibilité) et une plus grande tolérance écologique. Grâce à ces caractéristiques, certaines plantes peuvent devenir de véritables mauvaises herbes par le biais de la polyploïdisation. A ce propos, les pourcentages donnés par WARBURG (1960) pour les îles britanniques sont suggestifs: 42.4% de mauvaises herbes annuelles polyploïdes, 38.2% d'annuelles polyploïdes "non mauvaises herbes".

Comme exemple de plantes devenues de véritables mauvaises herbes grâce à la polyploïdisation, le cas des *Ageratum microcarpum* ($n = 10$) et *A. conyzoides* ($n = 20$) est classique (BAKER, 1965). La plante diploïde vit dans les prés de montagne en Amérique centrale; elle est vivace et autoincompatible. Le polyploïde s'est par contre répandu en mauvaise herbe dans les régions chaudes du globe; il est annuel et autogame. EHRENDORFER (1965) donne aussi des exemples très frappants dans le genre *Galium*. ("Polyploid elements of the strictly annual and predominantly autogamous *Galium aparine* complex are among the most successful colonizing weeds of angiosperms and have followed man over the world").

Le cas du *Silene vulgaris* subsp. *macrocarpa* (tétraploïde) est également intéressant et nous y reviendrons en détail plus bas.

Le génotype multiprogrammé

La plasticité phénotypique d'une espèce se mesure aux proportions dans lesquelles l'expression d'un génotype particulier peut varier en fonction de l'en-

vironnement (BRADSHAW, 1965). On peut constater que beaucoup de mauvaises herbes ont la possibilité de s'adapter à diverses conditions au moyen de nombreuses réactions phénotypiques. BAKER (1965, 1972b) propose l'expression de "general purpose genotype", que l'on pourrait traduire en français par "génotype multiprogrammé". Les mauvaises herbes possédant un tel génotype semblent donc adaptées à une série de conditions différentes; en contrepartie, elles ne peuvent être ajustées de façon précise à un milieu particulier, ce que Baker a voulu exprimer ainsi: "Jack-of-all-trades-but-master-of-none". C'est pourquoi les mauvaises herbes typiques sont si dynamiques et deviennent gênantes. En revanche, une plante adaptée de manière très élaborée à un type particulier d'environnement ne pourra que très difficilement devenir une mauvaise herbe. C'est par exemple le cas de beaucoup de plantes protégées: on pourrait dire que ces plantes ont un "génotype uniprogrammé".

Le pouvoir germinatif

On trouvera dans le travail de BAZZAZ (1979) des données récentes sur le pouvoir germinatif des graines en fonction de la position des espèces le long d'une succession. La dormance des graines d'espèces sélectionnées *R* est très longue, ce qui leur permet d'attendre les conditions d'ouverture du milieu voulues pour germer.

Certaines espèces, comme l'*Ambrosia artemisiifolia*, ont développé un mécanisme de dormance induite. Les graines de cette espèce ont, comme d'autres espèces sélectionnées *R*, besoin d'une perturbation du sol pour germer. En cas d'absence de perturbation en début de saison, le taux de germination est faible et la plupart des graines vont alors montrer une dormance induite. En effet, une perturbation tardive dans la saison n'aura pas d'influence sur la germination. Il faut alors attendre les effets d'une restratification et d'une perturbation au début de la saison suivante pour voir toutes les graines germer (BAZZAZ, 1970 & 1979 et WILLEMSEN & RICE, 1972).

La croissance et la maturité sexuelle

Dès sa germination, une espèce sélectionnée *R* croît de manière très rapide et atteint sans tarder sa maturité sexuelle (GRIME & HUNT, 1975). Ceci est rendu possible grâce à la très faible attribution de ressources dans les parties végétatives et dans les tissus de soutien. Souvent, les mauvaises herbes fleurissent sans discontinuer pendant une longue période et même dans de mauvaises conditions. Citons le *Veronica persica* et le *Poa annua*. Ainsi, le nombre élevé de générations par saison s'ajoute à la longue période de floraison pour produire un grand nombre de graines annuellement.

La dispersion des graines

Pour une espèce colonisatrice, la multiplication localisée ainsi que la "recherche" de nouveaux milieux ouverts est nécessaire. Par conséquent, des graines simultanément adaptées à la dispersion sur de courtes et longues distances seront favorables.

Les imitations de plantes cultivées

Chaque mauvaise herbe possède un certain nombre des caractéristiques que nous venons d'exposer. De plus, certaines espèces deviennent particulièrement gênantes dans un type donné de culture en raison d'une ressemblance avec la plante cultivée. L'élimination de la mauvaise herbe est alors difficile, car le traitement risque de nuire à la culture.

Autrefois, les graines de certaines espèces étaient difficiles à éliminer de la semence, comme par exemple l'*Agrostemma githago*. Aujourd'hui, il est bien connu que les cultures de céréales sont riches en graminées, alors que dans le colza, on trouve beaucoup de crucifères; dans les cultures de laitue, les composées sont fréquentes. Ceci est dû aux herbicides sélectifs, qui n'éliminent pas les mauvaises herbes imitant le mieux la plante cultivée.

La définition du terme de mauvaise herbe

Il est relativement aisé de cerner ce qu'on entend par le terme d'espèce colonisatrice, ou pionnière. Nous savons en effet que la stratégie d'une telle espèce est d'occuper des milieux où la concurrence est faible; dans la plupart des cas, ce seront des milieux perturbés. La stratégie évolutionnaire d'une espèce colonisatrice intègre deux facteurs fondamentaux: la réduction du taux de recombinaison génétique et une importante attribution des ressources dans les unités de reproduction (PICKETT, 1976). Une espèce colonisatrice possédera par conséquent toujours une partie des caractéristiques analysées ci-dessus.

Comme nous l'avons souligné au début, définir le terme de "mauvaise herbe" comporte par contre une grande part de subjectivité. Les mauvaises herbes sont un sous-ensemble des espèces colonisatrices. Toute la question est alors de savoir où l'on va placer les limites de ce sous-ensemble.

Pour BAKER (1965), une espèce devient mauvaise herbe au cas où "in any specified geographical area, its populations grow entierly or predominantly in situations markedly disturbed by man". Quant à WET (1966): "Organisms become weedy when they start to compete with man for the habitat he is creating for himself, and true weeds when they become adapted to the permanently disturbed man-made habitat". Ces définitions paraissent assez bonnes, toutefois, il faut noter que certaines espèces colonisatrices transportées par l'Homme dans

un habitat naturel éloigné de leur contrée d'origine peuvent y devenir de gênantes mauvaises herbes. Elles sont ce qu'HOLZNER (1982) a nommé des "environmental weeds" dans sa classification. Cet auteur cite un certain nombre de mauvaises herbes qui se sont répandues chez nous dans des milieux naturels; nous retenons les exemples suivants: *Impatiens parviflora, Polygonum cuspidatum, Solidago canadensis* et *Robinia pseudoacacia*. Sur d'autres continents, la situation peut être bien plus grave qu'en Europe, la végétation autochtone étant envahie par une série de mauvaises herbes étrangères, comme le signalent AMOR & STEVENS (1975) en Australie.

Dans cet ordre d'idées, il nous parait important de citer ici une remarque de THELLUNG (1912: 626): "L'élément anthropophile d'un domaine floristique comprend toutes les plantes des stations artificielles et celles d'entre les plantes des stations naturelles qui n'y sont pas indigènes; ce sont donc les espèces qui doivent à l'Homme soit leur introduction dans le pays, soit leur station (artificielle)". S'il est impossible de reprendre sans l'adapter cette remarque comme définition des mauvaises herbes, étant donné que l'ensemble de l'élément anthropophile n'est pas entièrement constitué de mauvaises herbes, il faudra tenir compte des idées d'introduction et de station artificielle dans une définition.

BUNTING (1960) a proposé une définition intéressante: "Weeds are pioneers of secondary succession, of which the weedy arable field is a special case". Cette définition a l'avantage de tenir compte des faits suivants: les mauvaises herbes sont des espèces pionnières et elles vivent dans des successions secondaires, c'est-à-dire des habitats anthropogènes. Par ce dernier élément, la définition de Bunting rejoint celle de BAKER (1965). La définition de WET (1966) est par contre plus restrictive, mais tout aussi subjective, étant donné qu'elle fait intervenir la question de la compétition, donc de nuisance pour l'Homme, facteur dont l'appréciation est très variable. A ce propos, on se rappelera que beaucoup de plantes cultivées sont issues de mauvaises herbes; ou que dans les pâtures, la subjectivité du concept de mauvaise herbe est particulièrement flagrante (HOLZNER, 1982).

Nous pensons que la définition du terme de mauvaise herbe ne doit pas tenir compte de la nuisance apportée; libre choix au praticien, dans chaque cas, de l'apprécier à sa façon. Il est par contre beaucoup plus important de comprendre que certaines espèces colonisatrices des milieux naturels (successions primaires) retrouvent dans certains milieux artificiels (successions secondaires) les conditions de vie correspondant à leur stratégie évolutionnaire; elles vont s'y répandre. Simultanément, il faut tenir compte du problème des espèces colonisatrices déplacées par l'Homme sur de grandes distances; elles retrouvent dans des communautés naturelles qui leurs sont étrangères les conditions nécessaires d'absence de concurrence. Ainsi, même si le milieu étranger paraît proche de l'extrémité *C* du triangle de GRIME (1977, 1978 & 1979), l'espèce déplacée retrouvera des conditions de sélection *R* (fig. 4).

Nous donnerons maintenant notre propre définition: *les mauvaises herbes sont toutes les espèces colonisatrices, ou pionnières, qui vivent spontanément*

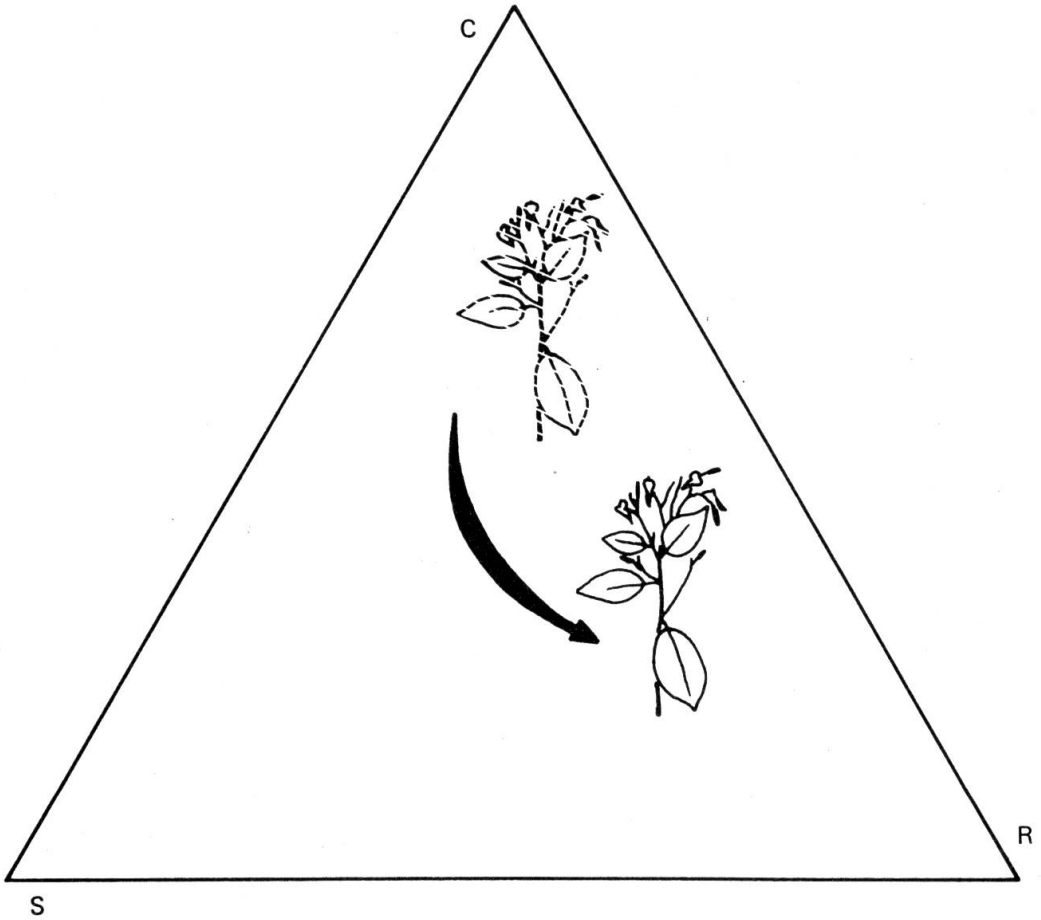


Fig. 4. – Hachuré: position "virtuelle" dans le triangle de GRIME (1977, 1978 & 1979) d'une espèce introduite dans une communauté étrangère, qui est proche de l'extrémité *C*.

Trait plein: position "réelle" de la plante dans le triangle, tenant compte du fait qu'elle ne rencontre que peu de concurrence de la part des membres de cette nouvelle communauté, qui lui sont étrangers (niches écologiques vides). Paradoxalement, l'espèce trouve dans une telle communauté proche de l'extrémité *C* du triangle des conditions de sélection à tendance *R*, ce qui peut lui permettre de se répandre en mauvaise herbe ("environmental weed", HOLZNER, 1982).

soit dans des successions secondaires, obligatoirement ou facultativement, soit dans des stations naturelles qui leur sont étrangères, grâce à l'introduction humaine.

Origines et classification des mauvaises herbes

De nombreuses mauvaises herbes et plantes cultivées sont originaires du bassin méditerranéen et du Proche-Orient (SAKAMOTO, 1982); à l'heure actuelle, pour l'Europe, on peut estimer que plus des trois quarts des espèces sont dans ce cas. Beaucoup de stades initiaux de successions secondaires, comme les champs et les bordures des chemins, imitent assez bien les conditions

d'ouverture, de qualité du sol et de climat qui existent de manière naturelle dans diverses stations en érosion du bassin méditerranéen.

Dans leurs travaux sur l'origine et l'évolution des mauvaises herbes, WET (1966) et WET & HARLAN (1975) ont souligné les liens étroits qui existent entre plantes cultivées et mauvaises herbes. La limite entre ces deux catégories est floue; d'autre part, les passages et les intermédiaires sont fréquents. C'est d'ailleurs ainsi qu'on explique l'origine de beaucoup de plantes cultivées, à rechercher parmi certaines mauvaises herbes primitives. Nous ne traiterons toutefois pas cette question, car cela constituerait un travail en soit.

Indépendamment de la classification systématique classique des espèces en genres, familles, etc., plusieurs auteurs ont proposé des classifications des mauvaises herbes se basant sur d'autres critères. C'est le cas de KORSMO (1930), qui classe les espèces selon leur mode de reproduction. ANDERSON (1939) prend par contre en considération les divers milieux colonisés par les mauvaises herbes pour classer ces dernières. En ce sens, il a été rejoint par HOLZNER (1982), qui considère sept divisions principales: les agrestes ou segetales, dans les champs cultivés; les rudérales, sur les décombres et les bords des voies de communications; les mauvaises herbes de pâtures; les aquatiques; les forestières; les mauvaises herbes environnementales (voir plus haut); enfin, une dernière division où il classe toutes les variantes de mauvaises herbes de friches.

Un système extrêmement détaillé développé par THELLUNG (1912, 1915 & 1918) et NAEGELI & THELLUNG (1905), puis récemment revu par SCHROEDER (1969) et HOLUB (1971), est basé sur les origines, l'histoire et le degré de naturalisation de chaque espèce. En fait, cette classification comprend non seulement les mauvaises herbes, mais aussi toutes les plantes liées à l'activité humaine en général; ce sont les anthropophytes. Les deux principales divisions de cette classification sont d'une part les anthropochores (RIKLI, 1903), espèces introduites par l'Homme depuis l'étranger, et d'autre part les apophytes, espèces indigènes croissant dans les stations artificielles. Notons encore que THELLUNG (1912: 630-634) donne une analyse au sujet de la controverse qui existe à propos du terme "adventice". L'acception de ce terme est très variable. A l'heure actuelle, les "malherbologues" auraient tendance à l'utiliser approximativement comme synonyme de mauvaise herbe, ce qui l'éloigne passablement de l'acception de CANDOLLE (1855: 643), maintenue par les systématiciens francophones: "plante étrangère d'origine, mais mal établie, pouvant disparaître d'une année à l'autre". Nous pensons qu'une mise au point acceptée par tout le monde est souhaitable.

Le comportement du Silene vulgaris s.l.

Après avoir répondu à la question de savoir ce qu'il faut entendre par les termes d'espèce colonisatrice, ou pionnière, et de mauvaise herbe, nous pou-

vons maintenant poursuivre notre analyse. Il s'agit, comme nous l'avons exposé au tout début, de savoir si l'on peut parler de mauvaise herbe à propos du *Silene vulgaris* s.l. Nous examinerons tout d'abord la place de cette espèce dans le triangle de GRIME (1977, 1978 & 1979).

Dans un récent travail (AESCHIMANN & BOCQUET, 1980), nous avons effectué un recensement et une description des diverses formes biologiques, au sens de RAUNKIAER (1934), présentes chez cette espèce complexe. Nous avons montré que la plante croit dans des milieux aussi divers que les clairières de la forêt montagnarde et subalpine, les prés montagnards perturbés, les talus des voies de communications, les décombres, les friches, les lisières de la forêt collinéenne, les éboulis calcaires, schisteux, serpentiniques ou riches en métaux lourds des étages collinéen à alpin, les pelouses alpines en escaliers, certaines garrigues caillouteuses ouvertes, les fentes et petites vires terreuses des rochers calcaires, les prés et pelouses en érosion, les aires incendiées dans le maquis, les lieux secs et les cultures en zone méditerranéenne, les dunes de sable du littoral atlantique français et espagnol, les vires terreuses des pentes rocheuses et les plages de gros galets du domaine atlantique, les rochers de Madère. Les milieux considérés dans cette liste sont très variés; ils ont toutefois un point commun: ils sont perturbés, ou montrent un niveau de concurrence relativement faible. Une étude d'herbier au moyen de l'index de HART (1976) permettrait de conclure à la présence d'une espèce colonisatrice.

Selon nos connaissances générales de la plante et du terrain, nous avons placé chacune des quinze formes biologiques du travail mentionné ci-dessus dans le triangle proposé par Grime (fig. 5). Par ailleurs, nous avons également placé les diverses populations aptes à vivre sur des terrains riches en métaux lourds (voir plus bas) et une autre espèce de la section *Inflatae*: le *Silene csereii*, qui est annuel.

On constate une forte concentration de formes dans la partie inférieure du triangle. La forme biologique "Arcine", adoptée par le subsp. *vulgaris* du domaine alpin est peu spécialisée; elle est sélectionnée *C-S-R*. D'autres formes sont plus sélectionnées *C*, comme "Cap de Long", qui correspond à des pelouses en escaliers, où la concurrence, par exemple avec le *Festuca eskia*, peut être assez forte. Un groupe important de formes est celui des plantes à sélection *R* prépondérante, comme "Galibier" (éboulis), "Gironde" (dunes) ou "Port-Vendres" (cultures méditerranéennes). On notera, à titre de compararaison, la présence du *Silene csereii* dans l'extrémité *R*, en raison de son caractère annuel. Par ailleurs, nous avons quelques formes où la sélection *S* prend une certaine importance, ce sont par exemple les plantes des parois calcaires méditerranéennes, de forme "Acrocorinthe". Enfin, la sélection *S* nous paraît la plus forte chez les populations tolérantes aux métaux lourds.

La stratégie évolutionnaire

Le *Silene vulgaris* s.l. est une espèce colonisatrice, "spécialiste de la non concurrence"; cela correspond à un choix bien défini de stratégie évolution-

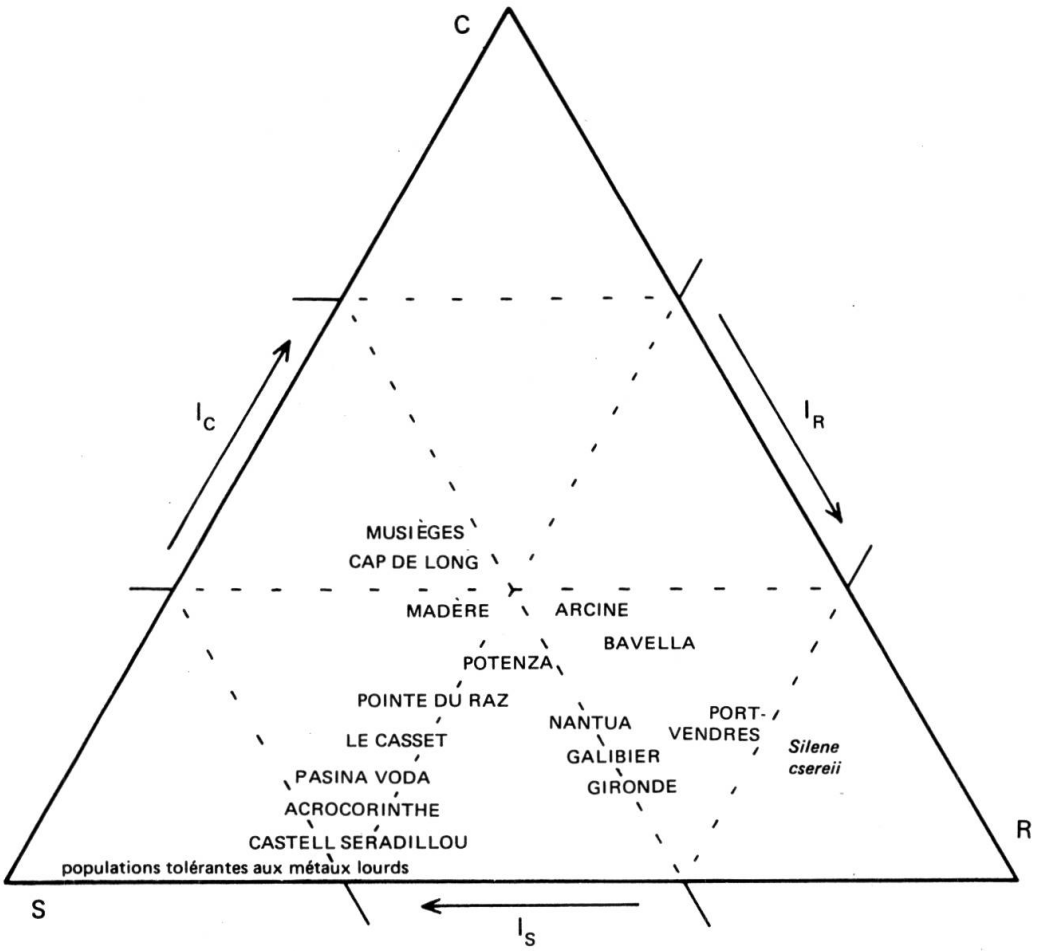


Fig. 5. – Position relative supposée des formes biologiques du *Silene vulgaris* s.l. (AESCHIMANN & BOCQUET, 1980), de ses populations tolérantes aux métaux lourds et du *Silene csereii* dans le triangle de GRIME (1977, 1978 & 1979). Voir aussi la fig. 2.

naire. Il ne faudrait pas croire que le *Silene vulgaris* soit rejeté dans les milieux ouverts par des espèces plus concurrencielles et exigentes. Ce phénomène s'observe par exemple chez beaucoup d'espèces de tourbières qui, en "déphasage" avec le monde vivant actuel, y trouvent refuge à l'abri de la concurrence.

Nous analyserons maintenant la stratégie du *Silene vulgaris*, sous les deux aspects fondamentaux mentionnés par PICKETT (1976): la biologie de la reproduction, qui se rattache au problème de la régulation du taux de recombinaison génétique, et les choix d'attribution des ressources.

La biologie de la reproduction

Le *Silene vulgaris* est allogame, mais franchement autocompatible. Malgré une protérandrie marquée (MARSDEN-JONES & TURILL, 1957), le nombre des fleurs par pied permet un certain taux d'autofécondation; l'interfécondation avec les pieds voisins et parents est forte.

Comme l'ont entre autres souligné BRADSHAW (1959, 1972), GRANT (1958) et LEVIN & KERSTER (1974), des distances très courtes, de l'ordre de quelques mètres à quelques dizaines de mètres suffisent pour isoler des populations; en général, on aurait plutôt surestimé l'intensité du phénomène de flux de gènes.

La connaissance du *Silene vulgaris* dans le terrain permet de conclure, du moins pour ce qui est de la situation avant la profonde intervention humaine sur le milieu, que les individus de cette espèce sont dispersés en petites populations semi-isolées, comme par exemple dans les clairières des forêts montagnardes et subalpines. Il existe une "autogamie" au niveau de chaque petite population. L'ensemble de ces populations est coordonné sur le plan génétique par un certain nombre de croisements hétérologues, rendus possible par un taux élevé de gynodiœcie. On se référera à ce propos aux pourcentages publiés dans le travail de BROCKMANN & BOCQUET (1978), où il est aussi démontré que dans de grandes populations, le taux de gynodiœcie est faible: le taux de recombinaison génétique est donc très bien réglé. Mais revenons aux petites populations où en effet, la structure observée dans la nature correspond tout à fait au modèle d'évolution rapide de WRIGHT (1931) cité plus haut. Une certaine analogie avec la situation des mauvaises herbes autogames étudiées par Allard & al. est même possible, dans la mesure où, de façon cyclique, les populations peuvent être mises en contact par destruction de la forêt (nous pensons entre autres aux avalanches), phases au cours desquelles la production de recombinants sera forte.

A une toute autre échelle, la compartimentation en races géographiques semi-isolées, régulièrement remises en contact par des "accidents" géologiques majeurs correspond aussi au modèle de Wright. Nous pensons ici aux différents cycles glaciaires, qui ont brassé les races et permis l'expression de recombinants, ensuite sélectionnés et multipliés lors de phases de stabilité, comme ce fut le cas depuis le dernier retrait glaciaire. A l'heure actuelle, la modification profonde de la nature par l'Homme permet à nouveau la mise en contact et même le brassage des taxons; nous assistons aujourd'hui à l'expression d'une foule de recombinants, qui rendent l'étude taxonomique difficile. Certains pourraient s'adapter à des environnements nouveaux (LEWONTIN & BIRCH, 1966).

Les choix d'attribution des ressources

Le *Silene vulgaris* s.l. est, du moins pour ce qui est de ses formes biologiques les moins spécialisées, une plante herbacée, pérennante, à vie courte. Peu de ressources sont attribuées à la constitution de la tige. La croissance est assez rapide, la maturité sexuelle relativement précoce. Par contre, la racine est forte et la souche parfois développée.

Les choix d'attribution sont donc nuancés; nous n'avons ni une plante fortement ligneuse, sélectionnée *C*, ni une plante annuelle, sélectionnée *R*. A partir d'une forme de base peu différenciée, comme "Arcine", des dérivations vers

les autres formes sont possibles, c'est-à-dire vers d'autres hémicryptophytes, vers des géophytes, ainsi même que des chaméphytes (BOCQUET & AESCHIMANN, 1981).

La structure génécologique décrite ci-dessus, associée à une forme biologique de base non spécialisée, permet des adaptations physiologiques et morphologiques à des milieux très divers. Nous analyserons maintenant quelques cas particuliers.

Les populations tolérantes aux métaux lourds

Des populations tolérantes aux terrains riches en métaux lourds, que ce soit la serpentine ou des gîtes métallifères de zinc, plomb, cuivre, ou baryum, sont assez fréquentes chez le *Silene vulgaris* s.l. On trouvera de nombreuses données à ce sujet dans les travaux suivants: ANTONOVICS & al. (1971), BAKER (1978a, b & c), BAKER & DALBY (1980), BAUMEISTER (1954, 1967), BAUMEISTER & BURGHARDT (1956), BROEKER (1963), CARLES & PULOU (1968), DESPREZ (1976), ERNST (1965, 1966, 1968a & b, 1974, 1978), GRIES (1966, 1968), KOCH (1932), LIBBERT (1930), SCHILLER (1974), SCHOOP-BROCKMANN & EGGER (1980), SCHUBERT (1954), SCHULZ (1912), SCHWICKERATH (1930) et SCHWANITZ & HAHN (1954).

Comme l'ont remarqué BAKER & DALBY (1980), l'origine de ces populations est tout à fait polytopique. Des populations tolérantes se retrouvent un peu partout, dans différentes sous-espèces. Une fois la tolérance aquise par mutation, une population peut se développer de façon isolée; une barrière de quelques dizaines de mètres est suffisante. D'autre part, selon BROEKER (1963), ce sont les populations tolérantes à floraison précoce qui sont sélectionnées, par le simple fait qu'elles peuvent plus rapidement s'isoler. La tolérance est également liée à un plus fort taux d'anthocyanes, comme l'a montré BAUMEISTER (1967), ce que nous avons observé personnellement, notamment sur des plantes récoltées dans les anciennes mines de cuivre du vallon de Saint-Véran, dans les Hautes-Alpes françaises (leg. G. Bocquet). Des études plus approfondies sur les questions systématiques et chorologiques relatives aux problèmes de tolérance chez le *Silene vulgaris* s.l. sont en cours.

Les formes biologiques halophiles

On peut observer, dans le domaine atlantique, deux formes biologiques halophiles, dénommées "Gironde" et "Pointe du Raz" (AESCHIMANN & BOCQUET, 1980); elles se rencontrent chez les subsp. *thorei* et *maritima* respectivement. Les plantes ont développé des adaptations au milieu halophile, notamment des feuilles extrêmement charnues, si l'on compare au reste du groupe. On trouvera une étude de ces adaptations dans le travail de DESPREZ (1976).

Le subsp. macrocarpa, ou la polyploïdisation

Récemment, un certain nombre d'auteurs ont relevé la présence de tétraploïdes (2n = 48), tous chez le subsp. *macrocarpa*: BARI (1973), BLACKBURN & MORTON (1957), DAMBOLDT & PHITOS (1966, 1968), LARSEN (1960), MELZHEIMER & DAMBOLDT (1973) et MORISSET (1966). D'autre part, nous avons pu examiner un certain nombre de "vouchers" (leg. G. Bocquet). Les plantes sont en provenance des régions suivantes: Canaries, Maroc, Portugal, Espagne, Majorque, France méridionale, Italie, Malte et Grèce. (Voir "Port-Vendres" sur la fig. 5).

Nous avons mentionné plus haut le travail de GUSTAFSSON (1948), où cet auteur montre que la polyploïdie favorise les facultés de multiplication végétative. Par ce biais, certaines populations peuvent attribuer plus de ressources dans les unités de reproduction, ici végétatives. D'autre part, l'avantage de pouvoir se passer d'insectes pour la multiplication est certain, de même qu'une baisse du taux de recombinaison génétique et une plus grande tolérance vis-à-vis du milieu (voir plus haut et en conclusion). Dans certaines régions méditerranéennes, le subsp. *macrocarpa* se répand dans les cultures, dans les zones incendiées du maquis, etc.

A ce stade de l'analyse, il nous paraît intéressant de signaler que HOLM & al. (1979) mentionnent le *Silene inflata* (= *S. vulgaris*) en Tasmanie comme une mauvaise herbe "largement répandue et constituant le principal problème". D'autre part, chez LAMP & COLLET (1979: 230), on peut lire: "This erect, perennial herb is a declared noxious weed in South Australia and Tasmania"; or, la photographie publiée par ces auteurs nous semble correspondre parfaitement au subsp. *macrocarpa*. Il est donc probable que des graines tétraploïdes en provenance du bassin méditrerranéen trouvent là-bas les conditions nécessaires à leur multiplication dans les cultures. Notons toutefois que CURTIS (1975: 68) ne signale la plante que comme occasionnelle.

Tout récemment, UL'YANOVA (1982) a publié une étude sur la flore des mauvaises herbes de la péninsule du Kamchatka. Pour l'auteur, cette flore représente "a striking example of weed migrations carried out with the help of man...". Selon les chiffres de Ul'Yanova, le *Silene vulgaris* serait fréquent dans environ 60% des champs de pommes de terre, d'avoine et de pois. Pour certaines régions, les chiffres de 92% pour les pommes de terre et de 100% pour les champs d'avoine et de pois sont même mentionnés. Par ailleurs, l'auteur cite la plante au dixième rang des mauvaises herbes de grandes cultures au Kamchatka, aux côtés d'espèces telles que le *Stellaria media* et le *Chenopodium album*! D'autre part, Komarov (1950, ex UL'YANOVA, 1982) parle de grands tapis de *Silene vulgaris* sur le territoire d'une ferme aux alentours du village de Milkov, vers 1850. Ul'Yanova signale que vers 1908-1909, le *Silene vulgaris* n'était présent qu'aux alentours de Milkov; il s'est répandu ensuite. Malheureusement, nous ne sommes en possession d'aucune description ou iconographie quelconque de la plante. Nous ne pouvons donc ici que supposer qu'il s'agisse

du subsp. *macrocarpa*, tétraploïde, introduit depuis la Méditerranée au siècle passé: des vérifications seraient nécessaires et très intéressantes.

En Amérique du nord par contre, la plante semble se cantonner au bord des voies de communications et appartenir au subsp. *vulgaris*, selon GLEASON (1968: 141), SCOGGAN (1978: 701) et MUHLENBACH (1979: 60).

Les formes biologiques ligneuses

A propos des choix d'attribution des ressources, nous avons mentionné que la forme biologique de base chez le *Silene vulgaris* s.l., que nous avons nommée "Arcine", est indifférenciée (AESCHIMANN & BOCQUET, 1980). Les autres formes correspondent à des spécialisations, comme par exemple un développement plus ou moins important de la souche ligneuse. On lira à ce propos les séries de caractères "non spécialisés" et "dérivés" données par BOCQUET (1968b: 241-242) dans son travail sur la section *Physolychnis* du genre *Silene*. Une généralisation des idées de cet auteur est possible, sous réserve d'aménagements appropriés.

Sur les parois rocheuses et dans les rocailles, comme en Méditerranée avec les formes "Acrocorinthe" et "Potenza", ou sur la côte atlantique avec la forme "Pointe du Raz", nous rencontrons des chaméphytes. L'attribution plus importante de ressources dans une lignification de la tige est caractéristique de plantes plutôt sélectionnées *S* (voir ci-dessus). Toutefois, on pourrait se poser la question de savoir si ces chaméphytes ne sont pas les ancêtres de plantes du type "Arcine": il y aurait réduction de la souche ligneuse en suite d'adaptation aux conditions d'un climat plus froid et humide. Une telle explication peut être préférée. Nous ne l'acceptons pas; mais alors voici ravivée la longue controverse entamée au début du siècle: de manière tout à fait générale, les plantes herbacées sont-elles primitives ou dérivées? Nous pensons qu'une mise au point est ici nécessaire, car nous verrons que cette question est intimément liée aux mécanismes fondamentaux qui gravitent autour du problème de la stratégie évolutionnaire.

La stratégie évolutionnaire, ou la régulation du taux de recombinaison génétique et les choix d'attribution des ressources

Pour une origine ligneuse des plantes herbacées

C'est HALLIER (1905) qui s'est prononcé le premier sans ambiguité pour une origine ligneuse des *Magnoliophyta*. Pour cet auteur, les *Magnoliaceae*, de par leur structure florale primitive, sont les *Magnoliophyta* les plus anciens. Toutes les plantes herbacées en sont issues, directement ou indirectement, par réduction.

EAMES (1911) et JEFFREY (1917) pensent que les faisceaux ligneux séparés des herbacées seraient nés d'une fragmentation du cylindre central des ligneuses ancestrales.

SINNOTT & BAILEY (1914), puis SINNOTT (1916b) ont avancé une série d'arguments fondamentaux pour étayer leur thèse d'une origine ligneuse des *Magnoliophyta*: le caractère arborescent des premiers fossiles connus de *Magnoliophyta*; l'association fréquente d'une organisation florale primitive au caractère ligneux; le pourcentage régulièrement croissant des espèces herbacées en fonction de la latitude, en réponse au climat inhospitalier; les très hauts pourcentages d'espèces ligneuses observés dans les flores d'un certain nombre d'îles tropicales, où les espèces primitives se conservent mieux; enfin, Sinnott & Bailey reprennent l'argument anatomique de Eames et de Jeffrey.

SINNOTT (1916a) souligne également la plus grande rapidité d'évolution des herbacées, qui sont moins nombreuses que les ligneuses dans la flore mondiale actuelle. Il y voit un argument supplémentaire; en effet, si les herbacées étaient plus anciennes que les ligneuses, elles devraient être actuellement plus nombreuses que ces dernières, en vertu de leur rapidité d'évolution.

Tous ces arguments, ainsi que les interprétations qui en découlent, ont influencé un certain nombre d'auteurs; citons par exemple BURTT DAVY (1922), SEWARD (1925), RAUNKIAER (1934), STEBBINS (1938), THOMAS (1947), CORNER (1949, 1970), ZIMMERMANN (1959), TAKHTAJAN (1959, 1980), KUZMANOV (1969), MEUSEL (1952, 1970), EHRENDORFER (1970, 1977), BECK (1976), WHITE (1977), PIGNATTI (1978, 1979) et Landolt (communication personnelle).

Pour une origine herbacée des plantes ligneuses

Le premier auteur en faveur d'une origine herbacée des *Magnoliophyta* fut VELENOVSKY (1907). Pour lui, les premiers fossiles connus de *Magnoliophyta*, tous de caractère ligneux, ne nous donnent pas d'indications réelles sur les premières plantes à fruits, apparues avant le Crétacé; leur structure aurait été en effet trop délicate pour permettre une fossilisation. Cette argumentation a notamment été reprise et développée par AXELROD (1952). Velenovsky donne par ailleurs un certain nombre d'exemples de plantes ayant acquis un caractère ligneux en Méditerranée, en raison, pense-t-il, de la douceur du climat hivernal; il cite entre autres le *Brassica cretica*.

C'est Agnès ARBER (1928) qui donne l'analyse la plus complète de la question; elle reprend les arguments de SINNOTT & BAILEY (1914), tout en donnant chaque fois une interprétation différente. Par exemple, à l'instar de Velenovsky, elle pense que les *Magnoliophyta* ont existé sous une forme herbacée, non fossilisable, bien avant l'apparition des fossiles ligneux du Crétacé. Un second exemple: Arber pense que les caractères primitifs des plantes ligneuses, notamment en morphologie florale, ne prouvent en aucun cas que les herbacées, qui ont atteint un niveau évolutif plus élevé, en soient dérivées. Au contraire,

la durée des générations plonge immanquablement les plantes ligneuses dans un "enlisement évolutif", notre traduction de "evolutionary lag". C'est pourquoi elles gardent des caractères primitifs ancestraux, tout en se spécialisant.

Tous ces arguments ont influencé un certain nombre d'auteurs; citons par exemple WORSDELL (1919), HUTCHINSON (1923), SENN (1938), DAVIS (1951), AXELROD (1952, 1961), SCOTT et al. (1960), CROIZAT (1962), STEBBINS (1965b, 1974), MEEUSE (1967), BOCQUET (1968b), WIDLER & BOCQUET (1979).

L'enlisement évolutif

L'argument le plus important en faveur d'une origine herbacée des plantes ligneuses est à rechercher dans la fossilisation vivante des groupes chez lesquels la lignification est importante. Il s'agit en fait de répondre à la question posée par DOBZHANSKY (1950: 210): "Should the tropical zone be regarded as an evolutionary cradle of new types of organization which sends out migrants to colonize the extratropical world? Or do the tropics serve as sanctuary for evolutionary old age where organisms that were widespread in the geological past survive as relics?". C'est sans doute le second volet de l'alternative qu'il faut choisir. En effet, chez tous les végétaux chargés de bois, comme ceux des grandes forêts tropicales, l'allongement des générations évoqué entre autres par DARLINGTON (1956), FORD (1964) et BOCQUET (1968b) est tel que leur évolution se voit très ralentie. Ce sont précisément les représentants ligneux qui conservent les caractères primitifs d'un groupe, en s'écartant du courant évolutif dans lequel se trouvent les formes plus délicates. On trouvera un bon exemple chez les *Fabaceae*, où les *Mimosoideae*, et à un degré moindre les *Cesalpinioideae*, ne sont pas obligatoirement les ancêtres des *Faboideae*, bien que leur organisation florale se situe à des niveaux évolutifs inférieurs. Ils donnent un aperçu de ce que pourrait être l'ancêtre commun des *Fabaceae* sur le plan de la morphologie florale, ancêtre de structure végétative certainement beaucoup plus délicate.

Nous rejoignons donc entièrement les idées d'Agnès Arber, pour qui les plantes ligneuses ont une origine herbacée. Cela s'applique donc au *Silene vulgaris* s.l. et les formes biologiques ligneuses sont bien dérivées d'un ancêtre de forme "Arcine".

Le problème de l'enlisement évolutif dépasse en fait le cadre étroit de la lignification plus ou moins importante d'une catégorie systématique.

La stratégie évolutionnaire

Le degré de lignification d'une espèce végétale est conséquence des choix d'attribution des ressources. Comme l'a souligné PICKETT (1976), ces choix sont une part importante de la stratégie évolutionnaire. Mais l'allongement des générations, fonction d'une lignification croissante, influe lui-même sur le taux

de recombinaison génétique, autre composante principale de la stratégie. GRANT (1958) a montré qu'il existe un système de balance entre les facteurs influant sur le taux de recombinaison. Ainsi, de courtes générations s'associent à de petits nombres chromosomiques, à l'autocompatibilité, l'autogamie et de petites populations semi-isolées chez les plantes herbacées. En revanche, de longues générations s'associent à de grands nombres chromosomiques, à l'autoincompatibilité, l'allogamie et de grandes populations panmictiques chez les plantes ligneuses.

Les plantes aux générations courtes tendent donc à réduire leur taux de recombinaison aux moyen des autres facteurs à disposition. Par contre, les plantes très lignifiées, dont l'évolution est considérablement ralentie par l'allongement des générations, vont pouvoir en partie compenser ce ralentissement grâce à des facteurs tels qu'une allogamie très marquée.

LEVIN & KERSTER (1974) ont aussi mis en évidence un système de balance au niveau du flux de gènes, dû plutôt à la dispersion des graines chez les herbacées, alors que c'est le pollen qui joue un rôle important chez les ligneuses.

Toute la stratégie évolutionnaire d'une plante, et donc sa place dans le triangle de GRIME (1977, 1978 & 1979), c'est à dire le long d'un gradient de succession, est le fruit de la sélection: elle joue sur ces facteurs interdépendants que sont la régulation du taux de recombinaison et les choix d'attribution des ressources.

Les plantes annuelles autogames sont spécialisées, de même que les cléistogames (de conquête ou de résistance) et les agamospermes, où un enlisement évolutif marqué peut survenir. Spécialisées, les plantes ligneuses le sont aussi; malgré la présence d'un certain nombre de facteurs favorables à un taux élevé de recombinaison, elles sont également souvent "enlisées". Définir la stratégie évolutionnaire de végétaux peu spécialisés, ceux qui en fait constituent la "sève évolutive", revient d'une part à dire que leur taux de recombinaison génétique est moyen, et d'autre part que leurs choix d'attribution des ressources sont partagés, de façon nuancée, entre unités de reproduction et partie végétative.

Conclusion

Le *Silene vulgaris* de forme biologique "Arcine" (AESCHIMANN & BOCQUET, 1980) montre une stratégie évolutionnaire peu spécialisée, comme nous l'avons montré plus haut dans l'analyse de son comportement. Une telle stratégie permet une diversification rapide en de multiples races géographiques et formes biologiques, d'où la grande variabilité du taxon dans son ensemble. L'origine de toutes les variantes rencontrées est à rechercher chez un ancêtre de forme "Arcine", "sève évolutive" du groupe.

Le *Silene vulgaris* s.l. est une espèce colonisatrice, volontiers pionnière de successions secondaires assez diverses; elle répond donc à notre définition du terme de mauvaise herbe. Toutefois, répandue sur les talus des voies de communications, les friches, les décombres, les amas de déchets miniers, la plante est à considérer comme une rudérale. En Europe moyenne, elle n'est pas gênante pour l'activité agricole; elles est même d'une certaine valeur dans les prés de fauche rocailleux des étages montagnard et subalpin.

Il semble manquer quelques attributs à cette plante colonisatrice afin qu'elle puisse se répandre en mauvaise herbe des grandes cultures. La structure naturelle en populations semi-isolées, telle qu'elle existe dans les clairières montagnardes et subalpines, serait rompue par le passage à de grandes populations panmictiques continues, dans les cultures modernes. L'acquisition de l'autogamie pourrait permettre de retrouver une structure en petites populations semi-isolées. D'autre part, une plus grande attribution de ressources dans les unités de reproduction serait aussi nécessaire à l'évolution vers une véritable mauvaise herbe agreste.

En fait, cette évolution vers une mauvaise herbe agreste est en cours sous nos yeux. En Méditerranée, les populations tétraploïdes, désignées sous le nom de subsp. *macrocarpa* (voir "Port-Vendres" sur la fig. 5), ont acquis de fortes capacités de reproduction végétative au moyen de stolons. Une plus grande attribution de ressources dans les unités de reproduction est garantie et, faute d'avoir acquis l'autogamie, cette reproduction végétative permet une réduction du taux de recombinaison génétique et la multiplication rapide de populations bien ajustées à une station particulière. Ces plantes semblent introduites dans le sud de l'Australie et en Tasmanie, où elles poseraient un problème sérieux.

Une autre solution consisterait à se spécialiser en annuelle, choix de beaucoup de mauvaises herbes. Si l'on considère l'ensemble de la section *Inflatae*, dont l'ancêtre est aussi une plante de forme "Arcine", on constate que cette évolution vers une plante annuelle est aussi en cours. En effet, le *Silene csereii*, espèce encore très proche du *Silene vulgaris* s.l., s'est spécialisé vers la stratégie annuelle: l'attribution de ressources dans les graines est très élevée. La réussite comme mauvaise herbe grâce à cette autre voie semble également se concrétiser: selon FRANKTON & MULLIGAN (1974), le *Silene csereii* est une peste aux

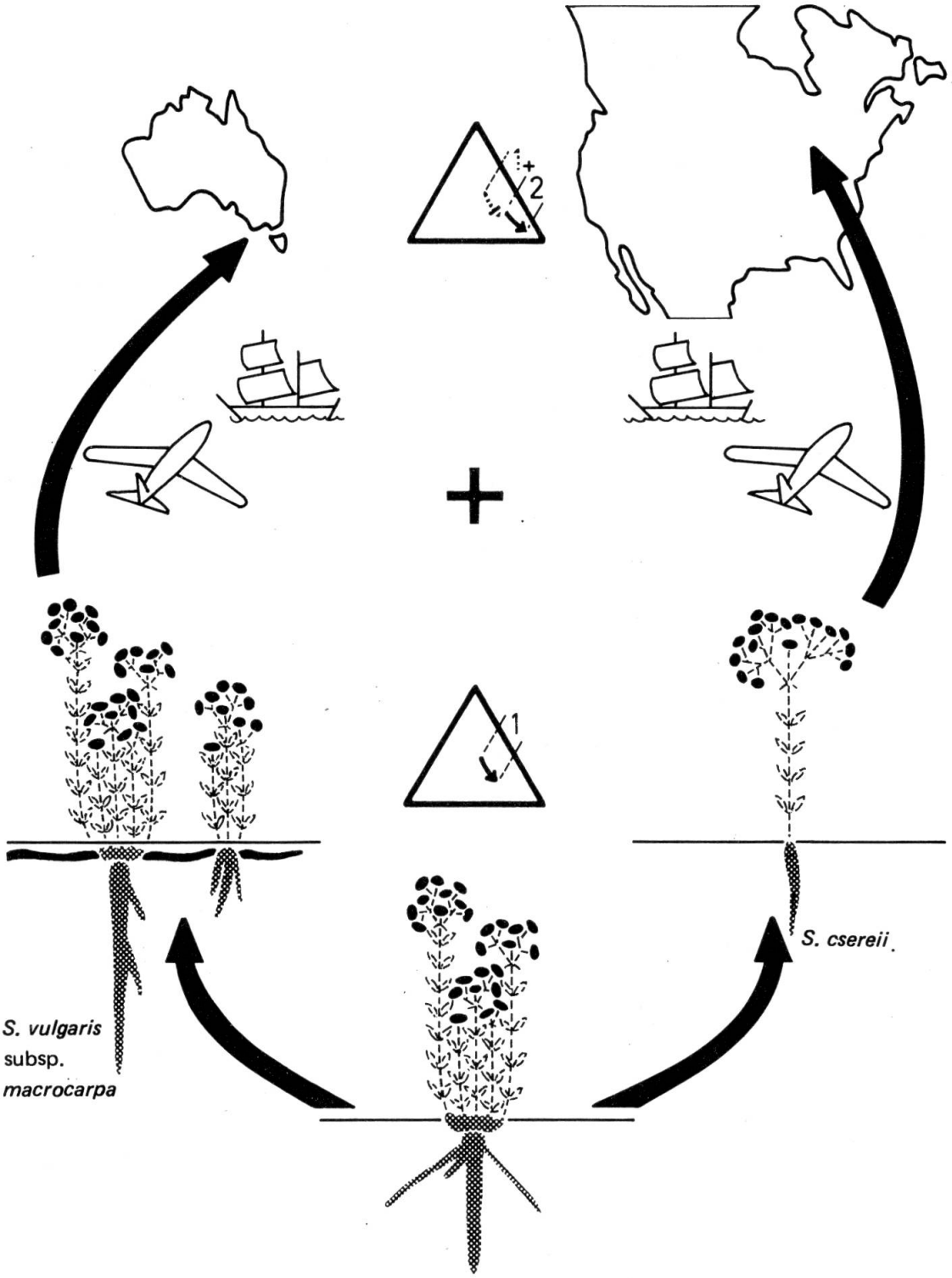
Fig. 6. – Deux voies évolutives du *Silene vulgaris* s.l. vers une mauvaise herbe de type agreste.

A gauche: la tétraploïdie du subsp. *macrocarpa* favorise la reproduction végétative (passage de la forme biologique "Arcine" à la forme "Port-Vendres", AESCHIMANN & BOCQUET, 1980).

A droite: le caractère annuel à bisannuel acquis par le *Silene csereii* permet également une plus forte attribution de ressources dans les unités de reproduction.

L'une ou l'autre des solutions permet un certain déplacement (1) vers l'extrémité *R* du triangle de GRIME (1977, 1978 & 1979). De plus introduites dans le sud de l'Australie où en Amérique du nord, les plantes peuvent devenir de gênantes mauvaises herbes; en effet, un nouveau déplacement (2) vers l'extrémité *R* du triangle de Grime s'effectue selon le principe exposé en figure 4.

Les unités de reproduction (sexuée et végétative) sont indiquées en noir.


2
1
S. vulgaris
subsp.
macrocarpa
S. csereii
S. vulgaris subsp. vulgaris

alentours des installations de chemins de fer au Canada. L'évolution du *Silene vulgaris* s.l. vers une mauvaise herbe agreste, au moyen des deux voies décrites ci-dessus, est illustrée en figure 6.

Le *Silene vulgaris* s.l. est un complexe en évolution très rapide. Cette évolution est garantie par un "tronc commun" de plantes de forme biologique "Arcine", allogames mais autocompatibles, structurées en petites populations semi-isolées, structure qui se retrouve au niveau supérieur des races géographiques. Ce "tronc commun" correspond d'ailleurs à l'archétype proposé pour l'ensemble des *Silene* (BOCQUET, 1968b: 246; voir aussi la liste des caractères non spécialisés: 241-242). Cette espèce colonisatrice qu'est le *Silene vulgaris* s.l. s'est diversifiée, les spécialisations sont nombreuses et dans certains cas, on constate même l'évolution vers une mauvaise herbe d'importance agronomique. Mais cette stucture en petites populations, accompagnée d'un choix nuancé d'attribution des ressources, n'est-elle pas précisément celle qui a permis l'évolution rapide et la diversification d'une autre espèce colonisatrice: l'espèce humaine?

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement le Fonds National suisse de la Recherche Scientifique (projets n°s 3.571-0.79 et 3.278-0.82) pour son généreux appui.

Nous remercions également Line Guibentif, qui a dessiné la figure 6.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABRAHAMSON, W. G. & M. GADGIL (1973). Growth form and reproductive effort in goldenrods (Solidago, Compositae). *Amer. Naturalist* 107: 651-661.

AESCHIMANN, D. & G. BOCQUET (1980). Les types biologiques du Silene vulgaris s.l. (Caryophyllaceae). *Candollea* 35: 451-495.

– (1982). *Genève / Promenades botaniques*. Sér. Doc. Conserv. Jard. Bot. n° 5, Genève, 134 pp.

– J.-M. MASCHERPA & G. BOCQUET (1981). Etude biosystématique du Silene vulgaris s.l. (Caryophyllaceae) dans le domaine alpin. Méthodologie. *Candollea* 36: 379-396.

ALLARD, R. W. (1965). Genetic systems associated with colonizing ability in predominantly self-pollinated species. *In:* BAKER, H. G. & G. L. STEBBINS (eds.), *The genetics of colonizing species:* 49-76. Academic Press, New-York & London.

– (1975). The mating system and microevolution. *Genetics* 79: 115-126.

– & S. K. JAIN (1962). Population studies in predominantly self-pollinated species. 2.Analysis of quantitative genetic changes in a bulk-hybrid population of barley. *Evolution* 16: 90-101.

– & P. L. WORKMANN (1963). Population studies in predominantly self-pollinated species. 4.Seasonal fluctuation in estimated values of genetic parameters in Lima bean populations. *Evolution* 17: 470-480.

– S. K. JAIN & P. L. WORKMANN (1968). The genetics of inbreeding populations. *Advances Genet.* 14: 55-131.

AMOR, R. L. & P. L. STEVENS (1975). Spread of weeds from a roadside into sclerophyll forests at Dartmouth, Australia. *Weed Res.* 16: 111-118.

ANDERSON, E. (1939). A classification of weeds and weed-like plants. *Science* 89: 364-365.

– (1967). *Plants, man and life*. University of California Press, Berkeley & Los Angeles, 251 pp.

ANTONOVICS, J. (1968). Evolution in closely adjacent populations. V. Evolution of self-fertility. *Heredity* 23: 219-238.

– & D. A. LEVIN (1980). The ecological and genetic consequences of density-dependant regulation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 411-452.

– & al. (1971). Heavy metal tolerance in plants. *Adv. Ecol. Res.* 7: 1-85.

ARBER, A. (1928). The tree habit in angiosperms, its origin and meaning. *New Phytol.* 27(2): 69-84.

AXELROD, D. I. (1952). A theory of angiosperm evolution. *Evolution* 6: 29-60.

– (1961). How old are the angiosperms? *Amer. J. Bot.* 259: 447-459.

BABCOCK, E. B. (1947). *The genus crepis*. University of California Press, Los Angeles & Berkeley, 1030 pp.

BAKER, A. J. M. (1978a). Ecophysiological aspects of zinc tolerance in Silene maritima With. *New Phytol.* 80: 635-642.

– (1978b). The uptake of zinc and calcium from solution culture by zinc-tolerant and non-tolerant Silene maritima With. in relation to calcium supply. *New Phytol.* 81: 321-330.

– (1978c). Zinc-phosphorus interactions in a zinc-tolerant and non-tolerant population of Silene maritima With. *New Phytol.* 81: 331-339.

– & D. H. DALBY (1980). Morphological variation between some isolated populations of Silene maritima With. in the British Isles with particular reference to inland populations on metalliferous soils. *New Phytol.* 84: 123-138.

BAKER, H. G. (1953). Race formation and reproductive method in flowering plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 7: 114-145.

– (1955). Self-compatibility an establishment after "long-distance" dispersal. *Evolution* 9: 347-349.

– (1959). Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24: 177-191.

– (1965). Characteristics and modes of origin of weeds. *In:* BAKER, H. G. & G. L. STEBBINS (eds.), *The genetics of colonizing species:* 147-172. Academic Press, New-York & London.

– (1972a). Human influences on plant evolution. *Econ. Bot.* 26(1): 32-43.

– (1972b). Migrations of weeds. *In:* VALENTINE, D.H. (ed.), *Taxonomy, Phytogeography and Evolution:* 327-347. Academic Press, London.

– (1974). The evolution of weeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 1-24.

– & G. L. STEBBINS (1965). *The genetics of colonizing species*. Academic Press, New-York & London, 588 pp.

BANNISTER, M. H. (1965). Variation in the breeding system of Pinus radiata. *In:* BAKER, H. G. & G. L. STEBBINS (eds.), *The genetics of colonizing species:* 353-372. Academic Press, New-York & London.

BARI, E. A. (1973). Cytological studies in the genus Silene L. *New Phytol.* 72(4): 833-838.

BAUMEISTER, W. (1954). Über den Einfluss des Zinks bei Silene inflata Smith. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 67: 205-213.

BAUMEISTER, W. (1967). Schwermetall-Pflanzengesellschaften und Zinkresistenz einiger Schwermetallpflanzen. *Angew. Bot.* 40: 185-204.

– & H. BURGHARDT (1956). Über den Einfluss des Zinks bei Silene inflata Smith. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 69: 161-168.

BAWA, K. S. & J. H. BEACH (1981). Evolution of sexual systems in flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 254-274.

BAZZAZ, F. A. (1970). Secondary dormancy in the seeds of the common ragweed Ambrosia artemisiifolia. *Bull. Torrey Bot. Club* 97: 302-305.

– (1979). The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 351-371.

– & R. W. CARLSON (1982). Photosynthetic acclimatation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54: 313-316.

BECK, C. B. (1976). *Origin and early evolution of angiosperms.* Columbia University Press, New-York, 341 pp.

BLACKBURN, K. B. & J. K. MORTON (1957). The incidence of polyploidy in the Caryophyllaceae of Britain and Portugal. *New Phytol.* 56: 344-351.

BOCQUET, G. (1968a). Cléistogamie et évolution chez les Silene L. sect. Physolychnis (Benth.) Bocquet (Caryophyllaceae). *Candollea* 23: 67-80.

– (1968b). De evolutione annotamenta aliqua Silenis et imprimis earum sectione Physolychnide inducta. *Arch. Sci.* 21(2): 239-262.

– & D. AESCHIMANN (1980). Aire-la-Ville: une nouvelle excursion du Conservatoire botanique. *Mus. Genève* 205: 14-17.

– (1981). Une modification de la classification des formes biologiques d'Ellenberg & Müller-Dombois. *Candollea* 36: 271-278.

BRADSHAW, A. D. (1959). Population differentiation in Agrostis tenuis Sibth. I. Morphological differentiation. *New Phytol.* 58(2): 208-227.

– (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances Genet.* 13: 115-155.

– (1972). Some of the evolutionary consequences of being a plant. *Evol. Biol.* 5: 25-47.

BREWBAKER, J. L. (1953). Oppositional allelism in diploid and autotetraploid Trifolium hybridum L. *Genetics* 38: 444-455.

BROCKMANN, I. & G.BOCQUET (1978). Ökologische Einflüsse auf die Geschlechtsverteilung bei Silene vulgaris (Moench) Garcke. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 91: 217-230.

BROEKER, W. (1963). Genetisch-physiologische Untersuchungen über die Zinkverträglichkeit von Silene inflata Sm. *Flora* 153: 122-156.

BUNTING, A. H. (1960). Some reflections on the ecology of weeds. *In:* HARPER, J. L. (ed.), *The biology of weeds:* 11-26. Blackwell, Oxford.

BURTT DAVY, J. (1922). The suffrutescent habit as an adaptation to environment. *J. Ecol.* 10: 211-219.

CAMPBELL, E. G. (1923). What is a weed? *Science* 58: 50.

CANDOLLE, A. DE (1855). *Géographie botanique raisonnée (vol. 2).* Masson, Paris.

CARLES, J. & R. PULOU (1968). Plantes indicatrices des gisements de zinc dans les Pyrénées. *Monde Pl.* 361: 1-2.

COCANNOUER, J. (1950). *Weeds, guardians of the soil.* Devin-Adair, New-York, 179 pp.

CONNOR, H. E. (1979). Bredding systems in the grasses: a survey. *New Zealand J. Bot.* 17: 547-574.

CONNOR, H.E. (1981). Evolution of reproductive systems in the gramineae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 48-74.

CORNER, E. J. H. (1949). The durian theory or the origin of the modern tree. *Ann. Bot., London* 13: 367-414.

– (1970). *La vie des plantes*. Bordas, Paris, 383 pp.

CROIZAT, L. (1962). *Space, time, form: the biological synthesis*. Caracas, 881 pp.

CURTIS, W. M. (1975). *The student's flora of Tasmania. (Ed. 2, vol. 1)*. Hughes, Government Printer, Tasmania.

DAMBOLDT, J. & D. PHITOS (1966). Ein Beitrag zur Zytotaxonomie der Gattung Silene L. in Griechenland. *Österr. Bot. Z.* 113: 169-175.

– (1968). Zur Cytotaxonomie einiger Arten der Gattung Silene L. (Caryophyllaceae). *Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg* 105: 44-51.

DARLINGTON, C. D. (1939). *Evolution of genetic systems*. Cambridge University Press.

– (1956). *Chromosome botany*. Allen & Unwin, London, 186 pp.

DAVIS, P. (1951). Cliff vegetation in the eastern mediterranean. *J. Ecol.* 39: 63-93.

DESPREZ, C. (1976). *Adaptations génécologiques de Silene vulgaris (Moench) Garcke aux conditions extrêmes: le milieu halophile et le milieu calaminaire*. Diplôme d'études approfondies, Lille, 46 pp., ronéotypé.

DOBZHANSKY, T. (1950). Evolution in the tropics. *Amer. Sci.* 38: 209-221.

EAMES, A. J. (1911). On the origin of the herbaceous type in the angiosperms. *Ann. Bot., London* 25(1): 215-224.

EHRENDORFER, F. (1965). Dispersal mechanisms, genetic systems and colonizing abilities in some flowering plant families. *In:* BAKER, H. G. & G. L. STEBBINS (eds.), *The genetics of colonizing species:* 331-352. Academic Press, New-York & London.

– (1970). Mediterran-Mitteleuropäische Florenbeziehungen im Lichte cytotaxonomischer Befunde. *Feddes Repert.* 81: 3-32.

– (1977). New ideas about the early differentiation of angiosperms. *Pl. Syst. Evol.; Suppl.* 1: 227-234.

ELLIS, W. M. (1973). The breeding system and variation in populations of Poa annua L. *Evolution* 27: 656-662.

ERNST, W. (1965). Über den Einfluss des Zinks auf die Keimung von Schwermetallpflanzen und auf die Entwicklung der Schwermetallpflanzengesellschaften. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 78: 205-212.

– (1966). Ökologisch-soziologische Untersuchungen an Schwermetallpflanzengesellschaften Südfrankreichs und des östlichen Harzvorlandes. *Flora* 156: 301-318.

– (1968a). Der Einfluss der Phosphatversorgung sowie die Wirkung von ionogenem und chelatisiertem Zink auf die Zink- und Phosphataufnahme einiger Schwermetallpflanzen. *Physiol. Pl. (Copenhagen)* 21: 323-333.

– (1968b). Zur Kenntnis der Soziologie und Ökologie der Schwermetallvegetation Grossbritanniens. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 81: 116-124.

– (1974). *Schwermetallvegetation der Erde*. Gustav Fischer, Stuttgart, 194 pp.

– (1978). Chemical soil factors determining plant growth. *In:* FREYSEN, A. J. H. & J. W. WOLDENDORP (eds.), *Structure and functioning of plant populations:* 155-187. North-Holland Publishing Co., Amsterdam.

FISHER, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford, 272 pp.

FORD, E. B. (1955). Rapid evolution and the conditions which make it possible. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 20: 230-238.

– (1964). *Ecological genetics*. Methuen & Co., London, 335 pp.

FRANKTON, C. & G. A. MULLIGAN (1974). *Weeds of Canada*. Canada Dep. of Agric., Ottawa.

GADGIL, M. & O. T. SOLBRIG (1972). The concept of r- and K-selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Amer. Naturalist* 106: 14-31.

GLEASON, H. A. (1968). *The new Britton and Brown illustrated flora of the northeastern United States and adjacent Canada. (Vol. 2)*. Hafner, New-York.

GRANT, V. (1958). The regulation of recombination in plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 23: 337-363.

– & K. A. GRANT (1965). *Flower pollination in the phlox family*. Columbia University Press, New-York, 180 pp.

GRAY, A. (1879). The predominance and pertinacity of weeds. *Amer. J. Sci. Arts* 118: 161-167.

GRIES, B. (1966). Zellphysiologische Untersuchungen über die Zinkresistenz bei Galmeiökotypen und Normalformen von Silene cucubalus Wib. *Flora* 156: 271-290.

– (1968). Über die Zinkresistenz der Schwermetallform von Silene cucubalus var. humilis im Laufe der Vegetationsperiode. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 81: 116-124.

GRIME, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Naturalist* 111: 1169-1194.

– (1978). Interpretation of small-scale patterns in the distribution of plant species in space and time. *In:* FREYSEN, A. J. H. & J. W. WOLDENDORP (eds.), *Structure and functioning of plant populations:* 101-124. North-Holland Publishing Co., Amsterdam.

– (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, New-York, 222 pp.

– & R. HUNT (1975). Relative growth rate: its range and adaptive significance. *J. Ecol.* 63: 393-422.

GUSTAFSSON, A. (1946-1947). *Apomixis in higher plants*. Gleerup, Lund, 370 pp.

– (1948). Polyploidy, life-form and vegetative reproduction. *Hereditas* 34: 1-22.

HALLIER, H. (1905). Ein zweiter Entwurf des natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 23: 85-91.

HARLAN, J. R. (1945a). Cleistogamy and chasmogamy in Bromus carinatus Hook. & Arn. *Amer. J. Bot.* 32: 66-72.

– (1945b). Natural breeding structure in the Bromus carinatus complex as determined by population analyses. *Amer. J. Bot.* 32: 142-148.

– & J. M. J. WET DE (1965). Some thoughts about weeds. *Econ. Bot.* 19(1): 18-24.

HARPER, J. L. (1960). *Biology of weeds; a symposium of the british ecological society*. Blackwell, Oxford, 256 pp.

HART, R. (1976). An index for comparing weediness in plants. *Taxon* 25: 245-247.

HILL, T. A. (1977). *The biology of weeds*. Edward Arnold, London, 64 pp.

HOLM, L. & al. (1979). *A geographical atlas of world weeds*. Wiley & Sons, New-York, 391 pp.

HOLUB, J. (1971). Notes on the terminology and classification of synanthropic plants; with examples from the czechoslovak flora. *Saussurea* 2: 5-18.

HOLZNER, W. (1982). Concepts, categories and characteristics of weeds. *In:* HOLZNER, W. & M. NUMATA (eds.), *Biology and ecology of weeds:* 3-20. Junk Publishers, The Hague.

– & M. NUMATA (1982). *Biology and ecology of weeds*. Junk Publishers, The Hague, 461 pp.

HORN, H. S. (1974). The ecology of secondary succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 25-37.

– (1976). Succession. *In:* MAY, R. (ed.), *Theoretical ecology:* 187-204. Blackwell, Oxford.

HUTCHINSON, J. (1923). Contributions toward a phylogenetic classification of flowering plants. *Bull. Misc. Inform.* 65-89.

IMAM, A. G. & R. W. ALLARD (1965). Population studies in predominantly self-pollinated species. 6. Genetic variability between and within natural populations of wild oats from differing habitats in California. *Genetics* 51: 49-62.

JAIN, S. K. (1961). On the possible adaptive significance of male sterility in predominantly inbreeding populations. *Genetics* 46: 1237-1240.

– (1976). The evolution of inbreeding in plants. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 7: 469-495.

– & D. R. MARSHALL (1967). Population studies in predominantly self-pollinating species. X. Variation in natural populations of Avena fatua and Avena barbata. *Amer. Naturalist* 101: 19-33.

JEFFREY, E. C. (1917). *The anatomy of woody plants.* University of Chicago Press, 478 pp.

KANNENBERG, L. W. & R. W. ALLARD (1967). Population studies in predominantly self-pollinated species. VIII. Genetic variability in the Festuca microstachys complex. *Evolution* 21: 227-240.

KING, F. C. (1951). *The weed problem, a new approach.* Faber & Faber Ltd., London, 164 pp.

KING, L. J. (1966). *Weeds of the world; biology and control.* Interscience, New-York, 526 pp.

KOCH, K. (1932). Die Vegetationsverhältnisse des Silberberges im Hügelgebiet bei Osnabrück. *Veröff. Naturwiss. Vereins Osnabrück* 22: 115-149.

KORSMO, E. (1930). *Unkräuter im Ackerbau der Neuzeit.* Springer, Berlin, 580 pp.

KUZMANOV, B. (1964). On the origin of Euphorbia subgen. Esula in Europe (Euphorbiaceae). *Blumea* 12: 369-379.

LAMP, C. & F.COLLET (1979). *A field guide to weeds in Australia. (Ed.2).* Inkata Press, Melbourne, 363 pp.

LARSEN, K. (1960). Cytological and experimental studies on the flowering plants of the Canary islands. *Biol. Skr.* 11(3): 1-60.

LEFEBVRE, C. (1970). Self-fertility in maritime and zinc mine populations of Armeria maritima (Mill.) Willd. *Evolution* 24: 571-577.

LEVIN, D. A. (1972a). Plant density, cleistogamy and self-fertilization in natural populations of Lithospermum caroliniense. *Amer. J. Bot.* 59: 71-77.

– (1972b). Competition for pollinator service: a stimulus for the evolution of autogamy. *Evolution* 26: 668-669.

– & H. W. KERSTER (1974). Gene flow in seed plants. *Evol. Biol.* 7: 139-220.

LEWIS, D. (1947). Competition and dominance of incompatibility alleles in diploid pollen. *Heredity* 1: 85-108.

LEWONTIN, R. C. & L. C. BIRCH (1966). Hybridization as a source of variation for adaptation to new environments. *Evolution* 20: 315-336.

LIBBERT, W. (1930). Die Vegetation des Fallsteingebietes. *Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen* 2: 1-66.

LLOYD, D. G. (1965). Evolution of self-fertility and racial differentiation in Leavenworthia (Cruciferae). *Contr. Gray Herb.* 195: 1-134.

– (1979). Some reproductive factors affecting the selection of self-fertilization in plants. *Amer. Naturalist* 113: 67-79.

LUNDQVIST, A. (1966). Heterosis and inbreeding depression in autotetraploid rye. *Hereditas* 56: 317-366.

– (1968). The mode of origin of self-fertility in grasses. *Hereditas* 59: 413-426.

– (1969). Auto-incompatibility and breeding. *Eucarpia, 5e congrès de l'Association européenne pour l'Amélioration des Plantes*: 365-380.

MARSDEN-JONES, E. M. & W. B. TURILL (1957). *The bladder campions (Silene maritima and Silene vulgaris)*. Ray Society, London, 378 pp.

MARSHALL, D. R. & R. W. ALLARD (1970). Maintenance of isozyme polymorphisms in natural populations of Avena barbata. *Genetics* 66: 393-399.

MATHER, K. (1943). Polygenic inheritance and natural selection. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 18: 32-64.

– (1953). The genetical structure of populations. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 7: 66-93.

McARTHUR, R. H. & E. O. WILSON (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, 203 pp.

McNEILL, J. (1976). The taxonomy and evolution of weeds. *Weed Res.* 16: 399-413.

McNEILLY, T. & J. ANTONOVICS (1968). Evolution in closely adjacent plant populations. IV.Barriers to gene flow. *Heredity* 23: 205-219.

MEEUSE, A. D. J. (1967). Again: the growth habit of the early angiosperms. *Acta Bot. Neerl.* 16: 33-41.

MELZHEIMER, V. & J. DAMBOLDT (1973). Zur Morphologie und Cytologie tetraploider Sippen von Silene vulgaris (Caryophyllaceae). *Willdenowia* 7(1): 83-100.

MEUSEL, H. (1952). Über Wuchsform, Verbreitung und Phylogenie einiger mediterran-mitteleuropäischer Angiospermen Gattungen. *Flora* 139: 333-393.

– (1970). Wuchsformreihen mediterran-mitteleuropäischer Angiospermen Taxa. *Feddes Repert.* 81: 41-59.

MILES, J. (1979). *Vegetation dynamics*. Chapman & Hall, London, 80 pp.

MOORE, D. M. & H. LEWIS (1965). The evolution of self-pollination in Clarkia xantiana. *Evolution* 19: 109-114.

– & P. H. RAVEN (1970). Cytogenetics, distribution and amphitropical affinities of South American Camissonia (Onagraceae). *Evolution* 24: 816-823.

MORISSET, P. (1966). Tetraploid Silene vulgaris (Moench) Garcke in Europe. *Bot. Soc. Brit. Isles Proc.* 6(3): 278-279.

MORLEY, F. H. W. & J. KATZNELSON (1965). Colonization in Australia by Trifolium subterraneum L. *In:* BAKER, H. G. & G. L. STEBBINS (eds.), *The genetics of colonizing species:* 269-285. Academic Press, New-York & London.

MUENSCHER, W. C. (1955). *Weeds. (Ed. 2)*. McMillan, New-York, 560 pp.

MUHLENBACH, V. (1979). Contributions to the synanthropic (adventive) flora of the railroads in St. Louis, Missouri, U.S.A. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66: 1-108.

MULLIGAN, G. A. (1970). Autogamy, allogamy and pollination in some canadian weeds. *Can. J. Bot.* 50(8): 1767-1771.

– & J. N. FINDLAY (1970). Reproductive systems and colonization in canadian weeds. *Can. J. Bot.* 48: 859-860.

MUZIK, T. (1970). *Weed biology & control*. McGraw-Hill Book Company, New-York.

NAEGELI, O. & A. THELLUNG (1905). Die Flora des Kantons Zürich. I.Teil: die Ruderal- und Adventivflora des Kantons Zürich. *Vierteljahrschr. Naturf. Ges. Zürich* 50(3): 225-305.

NYGREN, A. (1954). Apomixis in the Angiosperms. *Bot. Rev.* 20: 577-649.

– (1967). Aproximis in the Angiosperms. *In:* RUHLAND, W. (ed.), *Handbuch der Pflanzenphysiologie* 18: 551-596. Springer, Berlin.

OKA, H. I. & H. MORISHIMA (1982). Ecological genetics and the evolution of weeds. *In:* HOLZNER, W. & M. NUMATA (eds.), *Biology and ecology of weeds:* 73-89. Junk Publishers, The Hague.

PIANKA, E. R. (1970). On r- and K-selection. *Amer. Naturalist* 104: 592-597.

– (1978). *Evolutionary ecology. (Ed. 2).* Harper & Row, New-York, 397 pp.

PICKETT, S. T. A. (1976). Succession: an evolutionary interpretation. *Amer. Naturalist* 110:107-119.

PIGNATTI, S. (1978). Evolutionary trends in Mediterranean flora and vegetation. *Vegetatio* 37(3): 175-185.

(1979). Plant geographical and morphological evidences in the evolution of the Mediterranean flora. *Webbia* 34(1): 243-255.

RADEMACHER, B. (1948). Gedanken über Begriff und Wesen des "Unkrauts". *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz* 55: 3-10.

RAUNKIAER, C. (1934). *The life forms of plants and statistical plant geography being the collected papers of C. Raunkiaer.* Clarendon, Oxford, 632 pp.

RAVEN, P. H. (1979). A survey of reproductive biology in Onagraceae. *New Zealand J. Bot.* 17: 575-593.

– & D. M. MOORE (1965). A revision of Boisduvalia (Onagraceae). *Brittonia* 17: 238-254.

RIKLI, M. (1903). Die Anthropochoren und der Formenkreis des Nasturtium palustre (Leyss.) DC. *Ber. Zürcherichen Bot. Ges.* 8: 71-82.

ROGERS, S. (1971). Studies on British poppies. 4. Some aspects of variability in the British species of Papaver and their relation to breeding mechanisms and ecology. *Watsonia* 8: 263-276.

ROLLINS, R. C. (1963). The evolution and systematics of Leavenworthia (Cruciferae). *Contrib. Gray Herb.* 192: 3-98.

ROOS, F. H. & J. A. QUINN (1977). Phenology and reproductive allocation in Andropogon scoparius (Gramineae) populations in communities of different successional stages. *Amer. J. Bot.* 64: 535-540.

RUTISHAUER, A. (1967). Fortpflanzungsmodus und Meiose apomiktischer Blütenpflanzen. *Protoplasmatologia* 6, F3, 245 pp.

SAKAMOTO, S. (1982). The middle east as a cradle for crops and weeds. *In:* HOLZNER, W. & M. NUMATA (eds.), *Biology and ecology of weeds:* 97-109. Junk Publishers, The Hague.

SALISBURY, E. J. (1961). *Weeds and aliens.* Collins, London, 384 pp.

SAMPSON, D. R. (1960). An hypothesis of gene interaction at the S locus in self-incompatibility systems of angiosperms. *Amer. Naturalist* 94: 283-292.

SCHILLER, W. (1974). Versuche zur Kupferresistenz bei Schwermetalloekotypen von Silene cucubalus Wib. *Flora* 163: 327-341.

SCHOOP-BROCKMANN, I. & B. EGGER (1980). Oekologische Differenzierung bei Silene vulgaris s.l. auf saurem Silikat, Karbonat und Serpentin in der alpinen Stufe bei Davos. *Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel* 47: 50-74.

SCHROEDER, F.-G. (1969). Zur Klassifizierung der Anthropochoren. *Vegetatio* 16: 225-238.

SCHUBERT, R. (1954). Zur Systematik und Pflanzengeographie der Charakterpflanzen der Mitteldeutschen Schwermetallpflanzengesellschaften. *Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg, Math.-Naturwiss. Reihe 3:* 863-882.

SCHULZ, A. (1912). Über die auf schwermetallhaltigem Boden wachsenden Phanerogamen Deutschlands. *Jahres-Ber. Westfäl. Prov.-Vereins Wiss.* 40: 209-227.

SCHUTZ, W. M. & S. A. USANIS (1969). Inter-genotypic competition in plant populations. II.Maintenance of allelic polymorphisms with frequency-dependent selection and mixed selfing and random mating. *Genetics* 61: 875-891.

SCHWANITZ, F. & H. HAHN (1954). Genetisch-entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Galmeipflanzen. I.Pflanzengrösse und Resistenz gegen Zinksulfat bei Viola lutea Hudson, Alsine verna L. und Silene inflata Sm. *Z. Bot.* 42: 179-190.

SCHWICKERATH, M. (1930). Das Violetum calaminariae der Zinkböden in der Umgebung Aachens. *Beitr. Naturdenkmalpflege* 14: 463-503.

SCOGGAN, H. J. (1978). *The flora of Canada. (Vol.3).* National Museums of Canada, Ottawa.

SCOTT, R. A. & al. (1960). How old are the angiosperms? *Amer. J. Sci.* 258A: 284-299.

SENN, H. A. (1938). Chromosome relationships in the Leguminosae. *Bibliogr. Genet.* 12: 175-336.

SEWARD, A. C. (1925). Arctic vegetation past and present. *J. Roy. Hort. Soc.* 50: 1-18.

SINNOTT, E. W. (1916a). Comparative rapidity of evolution in various plant types. *Amer. Naturalist* 50: 466-478.

– (1916b). The evolution of herbs. *Science* 44: 291-298.

– & I. W. BAILEY (1914). Investigations on the phylogeny of the angiosperms. (Part 4). The origin and dispersal of herbaceous angiosperms. *Ann. Bot. (London)* 28: 547-600.

SOLBRIG, O. T. (1976). On the relative advantages of cross- and self-fertilization. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63: 262-276.

– & R. C. ROLLINS (1977). The evolution of autogamy in species of the mustard genus Leavenworthia. *Evolution* 31: 265-281.

STEBBINS, G. L. (1938). Cytological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. *Amer. J. Bot.* 25: 189-198.

– (1941). Apomixis in the Angiosperms. *Bot. Rev.* 7: 507-542.

– (1950). *Variation and evolution in plants.* Columbia University Press, New-York, 643 pp.

STEBBINS, G. L. (1957). Self fertilization and population variability in the higher plants. *Amer. Naturalist* 91: 337-354.

– (1958). Longevity, habitat and release of genetic variability in the higher plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 23: 365-378.

– (1965a). Colonizing species of the native California flora. *In:* BAKER, H.G. & G.L. STEBBINS (eds.), *The genetics of colonizing species:* 173-195. Academic Press, New York & London.

– (1965b). The probable growth habit of the earliest flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 52(3): 457-468.

– (1970). Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms, I: Pollination mechanisms. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 1: 307-326.

– (1974). *Flowering plants. Evolution above the species level.* Harvard University Press, Cambridge, 399 pp.

SWARBRICK, J. T. (1981). *Basic weed science.* Queensland Agricultural College.

TAKHTAJAN, A. (1959). *Die Evolution der Angiospermen.* Fischer, Jena, 344 pp.

– (1980). Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46(3): 225-359.

THELLUNG, A. (1912). *La flore adventice de Montpellier.* Le Maout, Cherbourg, 728 pp.

THELLUNG, A. (1915). Pflanzenwanderungen unter dem Einfluss des Menschen. *Bot. Jahrb. Syst.* 53 (Beiblatt 116): 37-66.

– (1918). Zur Terminologie der Adventiv- und Ruderalfloristik. *Allg. Bot. Z. Syst.* 25/26: 36-42.

THOMAS, H. H. (1947). The history of plant form. *Advancem. Sci.* 4(15): 243-254.

UL'YANOVA, T. N. (1982). Kamchatka Peninsula. *In:* HOLZNER, W. & M. NUMATA (eds.), *Biology and ecology* of weeds: 281-284. Junk Publishers, The Hague.

VELENOVSKY, J. (1907). *Vergleichende Morphologie der Pflanzen (2 vols.).* Rivnac, Prague.

WALLACE, B. (1959). Influence of genetic systems on geographical distribution. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 24: 193-204.

WARBURG, E. F. (1960). Some taxonomic problems in weedy species. *In:* HARPER, J. L. (ed.), *The biology of weeds:* 43-47. Blackwell, Oxford.

WERNER, P. A. (1976). Ecology of plant populations in successional environments. *Syst. Bot.* 1: 246-268.

WET, J. M. J. DE (1966). The origin of weediness in plants. *Proc. Okla. Acad. Sci.* 47: 14-17.

– & J. R. HARLAN (1975). Weeds and domesticates: evolution in the man-made habitat. *Econ. Bot.* 29: 99-107.

WHITE, F. (1977). The underground forests of Africa: a preliminary review. *Gard. Bull. Straits Settlem.* 29: 57-71.

WIDLER, B. E. & G. BOCQUET (1979). Brassica insularis Moris: Beispiel eines messinischen Verbreitungsmusters. *Candollea* 34: 133-151.

WILLEMSEN, R. W. & E. L. RICE (1972). Mechanism of seed dormancy in Ambrosia artemisiifolia. *Amer. J. Bot.* 59: 248-257.

WORSDELL, W. C. (1919). The origin and meaning of medullary (intraxylary) phloem in the stems of dicotyledons. II. Compositae. *Ann. Bot. (London)* 33: 421-458.

WRIGHT, R. H. (1972). *What good is a weed? Ecology in action.* Lothrop, Lee & Shepard Company, New-York, 128 pp.

WRIGHT, S. (1931). Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.

YOUNG, J. A. & R. A. EVANS (1976). Responses of weed populations to human manipulations of the natural environment. *Weed Sci.* 24: 186-190.

– & al. (1969). Population dynamics of downy brome. *Weed Sci.* 17: 20-26.

ZIMMERMANN, W. (1959). *Die Phylogenie der Pflanzen. (Ed. 2).* Fischer, Stuttgart, 777 pp.

ZWEEP, W. VAN DER (1979). Het begrip onkruid. *Gewasbescherming* 10: 168-173.

Adresse de l'auteur: Conservatoire botanique de la Ville de Genève, Case postale 60, CH-1292 Chambésy/GE.