

Zeitschrift:	Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
Herausgeber:	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
Band:	41 (1986)
Heft:	2
Artikel:	Analyse de la flore potentielle, en relation avec la flore réelle, en grandes cultures de la région genevoise
Autor:	Lambelet-Haueter, Catherine
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-880000

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: 11.01.2026

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

Analyse de la flore potentielle, en relation avec la flore réelle, en grandes cultures de la région genevoise

CATHERINE LAMBELET-HAUETER

RÉSUMÉ

LAMBELET-HAUETER, C. (1986). Analyse de la flore potentielle, en relation avec la flore réelle, en grandes cultures de la région genevoise. *Candollea* 41: 299-323. En français, résumé anglais.

Dans la région de Genève (Suisse), la flore potentielle de 8 parcelles de grandes cultures a été étudiée en deux étapes, selon une méthode usuelle d'analyse du stock en semences viables du sol. Sur les mêmes parcelles, dans différentes cultures et à diverses époques de l'année, des relevés botaniques ont été effectués pendant 3 ans, en disposant souvent de surfaces-témoins sur les parcelles traitées aux herbicides. La confrontation de ces deux méthodes de recensement de la végétation souligne leur complémentarité ainsi que la forte influence de la biologie des espèces sur la fiabilité de leurs résultats respectifs.

ABSTRACT

LAMBELET-HAUETER, C. (1986). Analysis of the potential flora in relation with the actual flora in arable fields of the Geneva area. *Candollea* 41: 299-323. In French, English abstract.

By means of an usual method of seed bank analysis, the potential flora of 8 arable fields in the Geneva area (Switzerland) has been studied in two steps. On the other hand, the vegetation has been recorded during three years on herbicide treated and untreated parts of the same fields, in different crops and at different times of the year. These two methods of vegetation analysis are complementary to one another, the results being greatly affected by the weed species biology.

Introduction

Dans le cadre d'une étude sur la flore agreste de la région genevoise, des relevés botaniques ont été effectués pendant trois années consécutives sur une soixantaine de parcelles de grandes cultures. Le but de cette enquête sur le terrain est d'inventorier les espèces présentes et de cerner l'influence des facteurs naturels et des pratiques agricoles sur leur apparition.

Comme nous l'avions souligné dans un précédent article (LAMBELET-HAUETER, 1985), les observations se sont heurtées au cours de l'année culturelle à des difficultés dues au degré actuel d'intensification de l'agriculture genevoise. Les assolements à base céréalière, la généralisation des semis automnaux et l'épandage d'herbicides résiduaires (très souvent deux fois par an) peuvent diminuer considérablement l'abondance et le nombre des espèces aptes à germer cette année-là.

Après avoir analysé le potentiel semencier de 4 parcelles soumises à ces phénomènes, il s'est avéré que la hiérarchie des espèces était souvent faussée dans les relevés de terrain. Suivant la parcelle, l'emploi d'herbicides résiduaires de pré-levée a masqué l'abondance de 25 à 55% des dominantes potentielles. Dans les assolements revenait parfois une culture de printemps et le semis automnal des blés a diminué l'apparition des espèces printanières ou estivales dans une proportion constante d'environ un tiers.

Au point de vue qualitatif, l'analyse de la flore potentielle s'est révélée très insuffisante. Le nombre d'échantillons prélevés était faible par rapport aux exigences statistiques. Une espèce abondante comme le gaillet gratteron (*Galium aparine*) était systématiquement sous-estimée. En revan-

che, un certain nombre d'espèces manifestait des corrélations intéressantes entre les deux analyses de la flore.

Il a semblé intéressant de poursuivre cette étude sur 4 nouvelles parcelles afin d'obtenir des comparaisons sur un total de 8 parcelles de grandes cultures aux sols et assolements différents, représentatifs de la région. Pour éliminer le masquage des semis automnaux, les parcelles ont été retenues à condition qu'une fois au moins une culture de printemps (maïs ou sarclée) ait pu y être observée. Nous espérions ainsi confirmer ces premiers résultats et développer certains aspects qui n'étaient que suggérés.

Comme il est malheureusement impossible d'analyser la flore potentielle de toutes les parcelles, ces nouveaux résultats serviront de base pour une meilleure interprétation de l'enquête floristique.

Présentation de l'essai

Les informations recueillies sur le potentiel semencier ont été confrontées aux relevés botaniques effectués pendant 3 ans. Des renseignements, tels que le détail des pratiques culturales ainsi que l'historique de la parcelle, ont été obtenus auprès des agriculteurs.

Dans le tableau 1 sont regroupées les données principales à propos des nouvelles parcelles (n°s 1 à 4). Contrairement aux précédentes, la rotation culturale ne comprend pas de prairie artificielle. Dans deux cas, la culture de printemps est une sarclée et dans les autres un maïs. Une des sarclées (pommes de terre précoce) est suivie d'une culture maraîchère (fenouil). En plus des traitements chimiques, les sarclées sont désherbées à la main. Les 4 parcelles de l'essai précédent ont été à nouveau suivies après 2 années de blé. La parcelle Lionnaz (n° 5) a été emblavée en orge d'automne (avec témoin), Grands Bois (n° 7) et Chambet (n° 8) en colza. Seule la parcelle de Bois Chebé (n° 6) a été semée au printemps, soit avec un maïs comportant un témoin. Ainsi des cultures de printemps ont pu être observées sur 5 parcelles.

Les exploitants agricoles ont obligamment laissé des témoins aux traitements herbicides sur 7 parcelles et dans plusieurs cultures. Selon les accords possibles, leur surface varie considérablement, soit de 90 à 900 m². Il est évident que la taille et le nombre de témoins peuvent influencer les résultats des relevés botaniques, tant au point de vue qualitatif que quantitatif. Des variations de densités entre témoins situés à des emplacements différents ont d'ailleurs été enregistrées pour plusieurs espèces. Ces témoins constituent donc un palliatif et ne sauraient remplacer totalement une parcelle non désherbée dans son ensemble. Par contre, ils peuvent livrer des informations intéressantes sur l'efficacité des traitements et les effets de masquage.

<i>Parcelle</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>
Type de terre	limon sableux	limon sableux	limon sableux	argile limoneuse
pH	4.9	7.1	7.3	6.5
Matière organique (%)	1.5	2.0	2.4	4.0
Calcaire total (%)	—	—	16.4	—
Cultures 1983	pommes de terre	blé-maïs	betteraves	maïs
Cultures 1984	blé	blé	blé	blé
Cultures 1985	pommes de terre	maïs	blé	blé
Témoins	simple* (blé)	simple* (blé et maïs)	double** (blé)	simple* (blé)

*témoin simple = même témoin pour tous les traitements

**témoin double = un témoin pour chaque traitement

Tableau 1. — Présentation des parcelles.

Matériels et méthodes

Analyse de la flore de surface

La méthode de relevé n'a bien sûr pas varié pendant trois ans (op. cit.). Rappelons que deux échelles sont employées, tout d'abord celle de BARRALIS (1975), dont les coefficients d'abondance s'échelonnent de 1 à 5, et celle employée à l'E.N.S.H. de Versailles par le prof. J. Montégut (notes de + à 5 selon la répartition et l'abondance).

La nomenclature utilisée est celle de *Flora europaea* (TUTIN & al., 1964-1980).

Prélèvements de sol

Un des principaux problèmes posés par les prélèvements de sol est l'épineuse question de l'effectif de l'échantillonnage. Vu l'investissement qu'elles exigent, relativement peu d'études ont été consacrées à ce problème.

Certains auteurs, comme MAJOR & PYOTT (1966) ou OOSTINGS & HUMPHREYS (1940), se sont intéressés à l'étude de l'évolution du stock de semences lors des diverses étapes d'une succession secondaire. Ils se sont logiquement attachés à obtenir une bonne évaluation du nombre d'espèces. Les chercheurs japonais ont, par analogie avec la recherche de l'aire minimale en phytosociologie, établi des courbes volume-espèces. Le volume minimal correspond d'ailleurs à une surface de prélèvement. Dans les milieux examinés, pauvres en espèces, ce volume minimal variait entre 400 cm³ lors des premières étapes de la succession (NUMATA & al., 1964) et 4000-6000 cm³ dans une forêt climacique (HAYASHI & NUMATA, 1968). Il augmente donc lors de la succession, sans doute parce que le spectre des espèces potentiellement présentes dans le sol s'élargit considérablement par rapport à la flore en place. Dans des pâturages du sud-est australien, FORCELLA (1984) a, quant à lui, obtenu une surface minimale de prélèvement de 50 à 200 cm². La surface totale à prélever, combinaison de surfaces entre 50 et 200 cm², atteignait 0.1 m². Ses résultats se rapprochaient beaucoup de ceux des Japonais.

A propos des sols agricoles, en revanche, il n'existe pour ainsi dire aucune donnée sur des surfaces minimales. En effet, la difficulté de prélever de gros volumes d'un seul tenant a entraîné l'emploi de tarières de diamètre variable (3 à 8 cm en général). La question du nombre de carottes à prélever s'est alors posée. Les agronomes se sont toujours plus intéressés à une estimation quantitative correcte des espèces présentes qu'à une analyse floristique. Dès les premiers travaux sur les stocks de semences des champs cultivés, comme ceux de BRENCHLEY & WARINGTON (1930), les distributions des espèces agrestes se sont révélées très agrégées. CHAMPNESS (1949) évaluait dans ces conditions le nombre d'échantillons à prélever à plus de 100. KROPAC (1966) et d'autres auteurs ont conclu dès leurs premières études qu'il valait mieux prélever un grand nombre de petits échantillons qu'un petit nombre de grands. L'amélioration de la précision de la moyenne obtenue avec l'élévation de l'effectif est confirmée par RÖTTELE & KOCH (1981), qui ont épandu sur le sol des perles en plastique de la taille du *Galium aparine*. Ils ont souligné l'influence des techniques de travail du sol, après une année d'enfouissement, sur la répartition des graines et, par conséquent, sur la taille de l'effectif optimum. GOYEAU & FABLET (1982) ont montré qu'avec une tarière de 5 cm de diamètre, il fallait plus de 100 échantillons afin d'obtenir, pour les espèces les plus abondantes, une précision de l'ordre de 20%.

Dans la plupart des travaux, les exigences techniques limitent le nombre des échantillons de 10 à 50 et leur taille à moins de 1 dm², comme le relève WHIPPLE (1978). La surface totale prélevée excède rarement 10 dm². Par exemple, FROUD-WILLIAMS & al. (1983) ont travaillé avec 12 carottes de 2.5 cm de diamètre soit au total 0.59 dm². Mais dans les travaux récents, et bien que le nombre d'échantillons reste en deçà des recommandations, les auteurs ont tendance à augmenter les surfaces. BEURET (1984a) emploie 5 carottes de 20 cm² sur une parcelle unitaire de 20 m², au total 0.36 m² sur 720 m². WILSON & al. (1985) prélevent 4 carottes de 3.2 cm (soit 32 cm²) sur des parcelles de 25 m², totalisant ainsi 0.256 m² sur 2000 m². CHADOUEUF & al. (1984) utilisent 50 échantillons de 4.6 cm de diamètre (8.31 dm²) avec un total pour 6 répétitions de 0.5 m². Les graines avaient préalablement été enfouies dans le sol, qui a ensuite été cultivé normalement. Durant cet essai, la précision de l'estimation de densité a passé de 16-21% après 6 mois à 8-27% 4 ans plus tard. Ainsi, si la précision s'améliore globalement avec les années, elle peut parfois empirer. L'effet uniformisateur à long terme des techniques culturales ne paraît donc pas se faire sentir très vite. Même après 10 ans de labours successifs, FAY & OLSON (1978) ont constaté d'importantes différences dans la répartition d'*Avena fatua* entre les différentes couches de sol.

L'évaluation de la densité des graines reste donc grossière, mais elle est satisfaisante pour comparer certaines évolutions à long terme (BEURET, 1986, FROUD-WILLIAMS & al., 1984). Nous avons donc adopté une technique très semblable à celles décrites communément. 30 carottes de 5 cm de diamètre et de 25 cm de profondeur ont été prélevées au hasard, le long de trois lignes brisées en W (selon une méthode préconisée par ROBERTS, 1981). La surface totale de 5.89 dm² est répartie sur un rectangle de 25 × 50 m., sélectionnée selon l'homogénéité de la flore observée.

Traitement des échantillons de sol

Les échantillons de terre, pris sur les chaumes de blé moissonnés en août 1984, sont ensuite traités selon une méthode usuelle (BEURET, 1980). La terre est tout d'abord lavée entre 2 tamis (maille inférieure 0.25 mm, maille supérieure 4 mm). Le résidu obtenu est mis en germination sur une gaze recouvrant de la terre stérile, dans de petits bacs individuels, pendant 8 semaines en serre. La gaze utilisée a une maille inférieure à la taille de la plus petite graine, celle du *Juncus bufonius*, ceci afin d'éviter le lessivage (FOSSATI, 1984). Cette gaze très fine a posé quelques problèmes en retenant l'eau, favorisant ainsi le développement d'algues et de mousses.

Les bacs sont ensuite conservés 8 semaines dans une chambre froide à 4°C et régulièrement humidifiés afin de provoquer une vernalisation. Puis ils sont remis à germer pour 8 nouvelles semaines. Cette méthode est une meilleure approche du nombre d'espèces que les différentes germinations en laboratoire (JENSEN, 1969), mais elle sous-estime le nombre de graines viables puisque certaines restent dormantes. Pour pallier cet inconvénient, les échantillons ont été repris en totalité pour un tri direct sous la loupe binoculaire. Seules les graines considérées comme vivantes, c'est-à-dire pleines après coupe, ont été recensées.

Résultats

Fiabilité de l'échantillonnage et distribution des espèces

Pour savoir si le nombre d'espèces était correctement estimé, des courbes volume-espèces ont été élaborées selon NUMATA (1984). Si le seuil désirable semble atteint pour les parcelles n°s 2 et surtout 4, il n'est pas possible de s'en rendre compte pour les n°s 1 et 3 (fig. 1). Or, avec un total de 14.7 dm³, le volume minimal de 400 cm³ recommandé par NUMATA (1982) est largement dépassé. Il semble donc que les conditions rencontrées s'éloignent considérablement de celles du Japon.

<i>Parcelle</i>		<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>
Nombre d'espèces	moy.	2.0	9.0	1.1	1.7
	σ	1.2	2.6	1.1	1.1
	C_v	60.0	28.8	100.0	64.7
Nombre de graines	moy.	4.4	30.1	3.9	2.5
	σ	3.2	19.1	5.2	1.6
	C_v	72.7	63.5	133.3	64.0

C_v = coefficient de variation = $\sigma/\text{moy.} \times 100$

Tableau 2. — Résultats détaillés par échantillon.

Les résultats globaux par carotte sont exposés dans le tableau 2. La distribution du nombre des espèces semble tendre rapidement vers un type gaussien, avec des tendances à l'agrégation. La densité des graines, tant par espèce que toutes espèces confondues, relève des mêmes types de distribution que ceux identifiés par GOYEAU & FABLET (1982: p. 548, fig. 3). Celles-ci dépendent de l'effectif de la population et non de l'espèce. Elles passent du type "événement rare" (notamment distribution de Poisson) à un type agrégé tendant vers la distribution normale à des densités de 200 mio de graines par ha. Aux densités beaucoup plus faibles que nous observons, les répartitions sont du type de l'événement rare (op. cit., fig. 3, type a et b) à l'exception d'une seule espèce. C'est la plus abondante, avec 43 mio de graines/ha, et elle présente un type agrégé (op. cit., fig. 3, type c). Même la parcelle n° 2, la plus riche "toutes espèces confondues" avec 160 mio de graines/ha, a une distribution sans doute normalisable, mais agrégée (à 2 bosses).

D'après ces mêmes auteurs, un échantillonnage de 50 carottes n'est suffisant qu'à des densités de graines supérieures à 25 mio / ha. Or 2 espèces seulement, soit 1% du total, ont dépassé ce seuil et 3 parcelles sur 8 se situent même en dessous "toutes espèces confondues". Entre 5 et 25 mio de graines à l'ha, 100 à 200 échantillons sont nécessaires, ce qui concerne 20 espèces. Dans l'immense majorité des cas (88%), le seuil de 5 mio de graines n'est pas atteint et l'effectif doit donc dépasser 200 carottes. En prélevant 300 échantillons sur des parcelles à l'assoulement très chargé en maïs, MORIN & WOJEWEDKA (1984) n'avaient également trouvé qu'une distribution

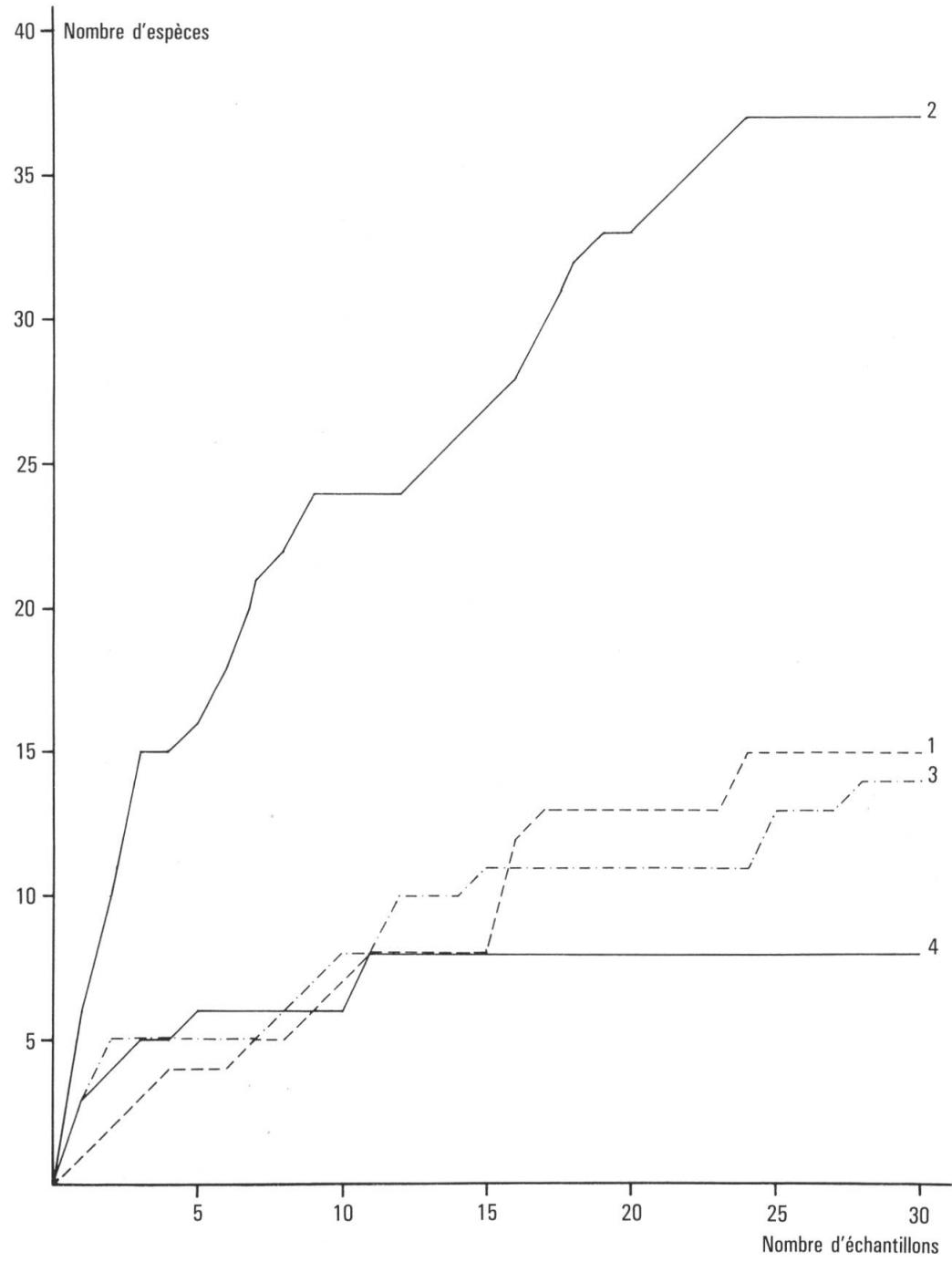


Fig. 1. — Potentiel semencier: courbes volume-espèces (relation entre nombre de prélèvements et nombre d'espèces recensées).

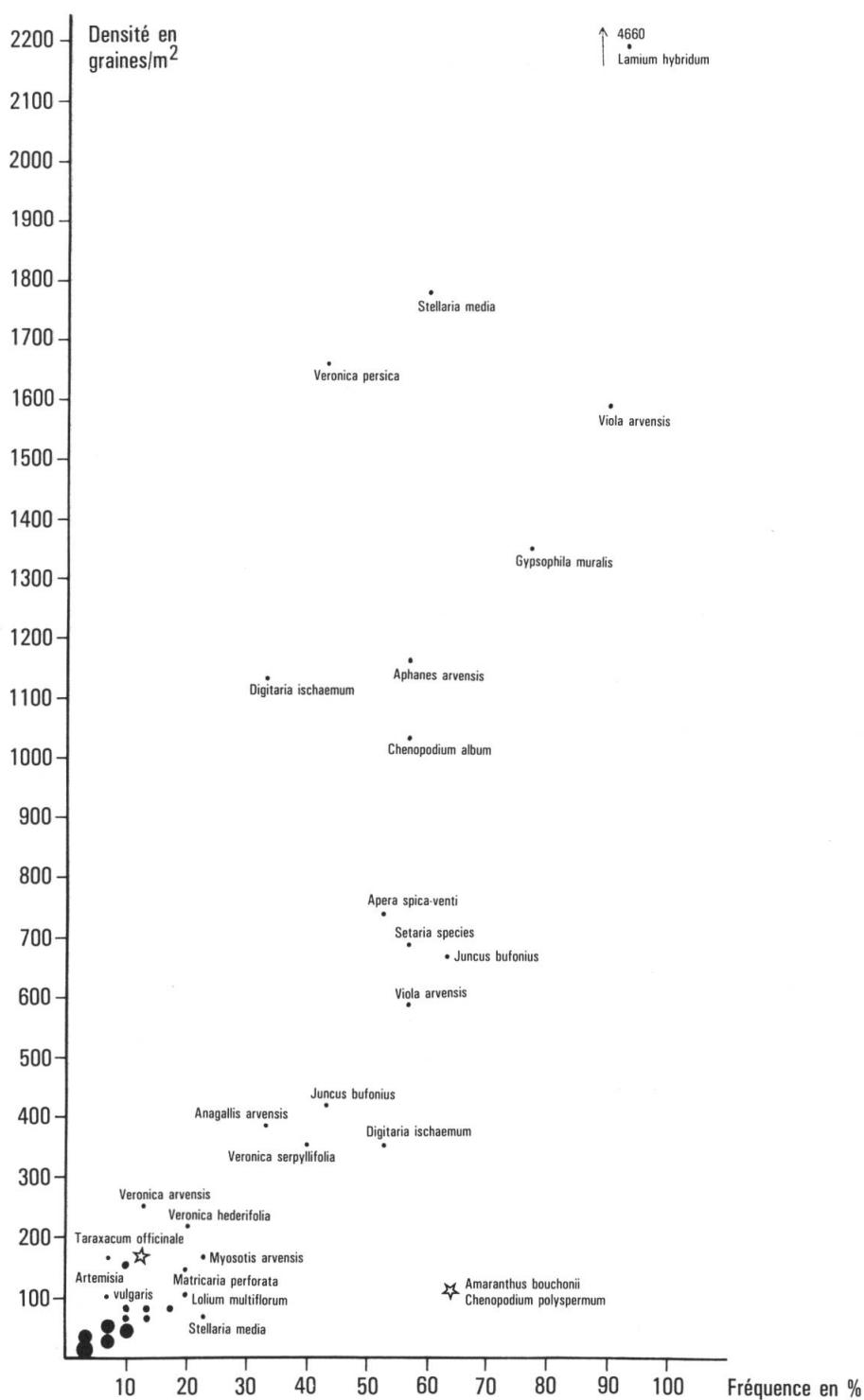


Fig. 2. — Potentiel semencier: relation entre fréquence des espèces et densité moyenne des graines (résultats individuels).

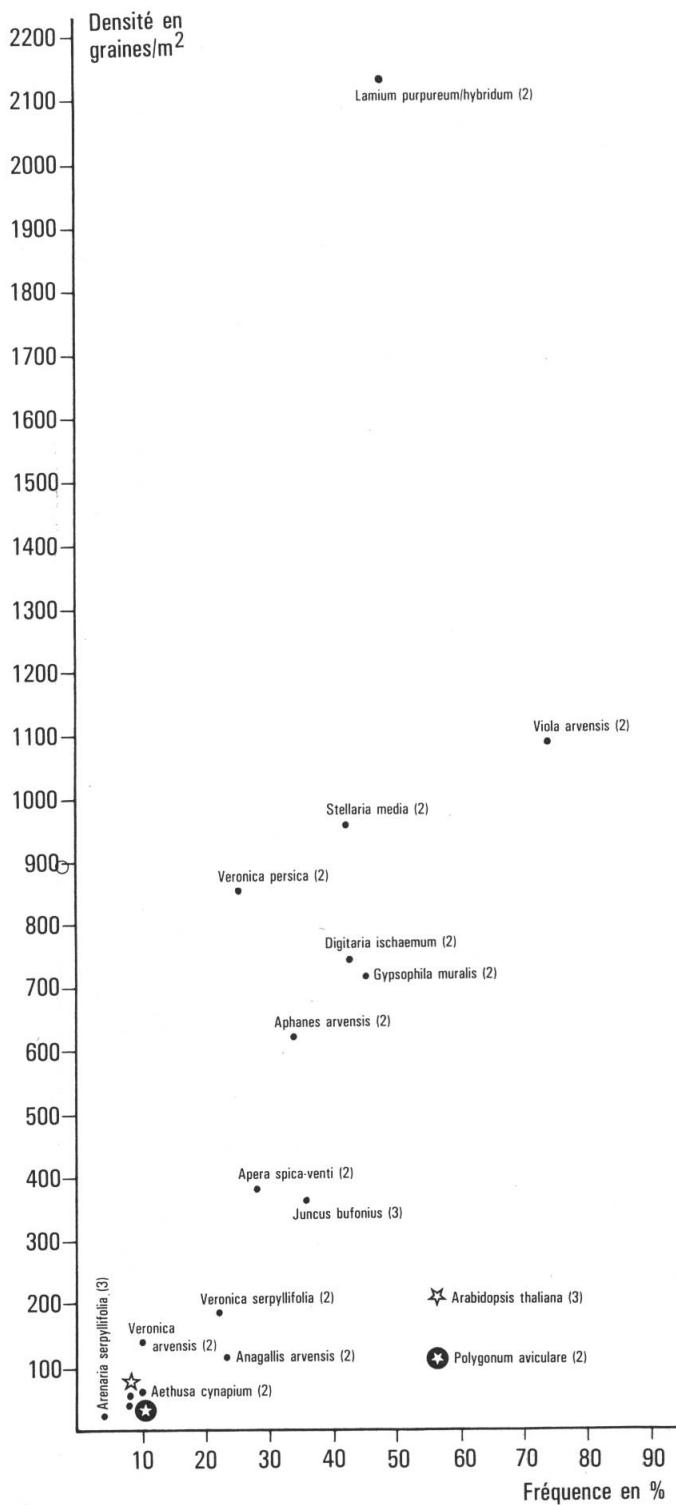
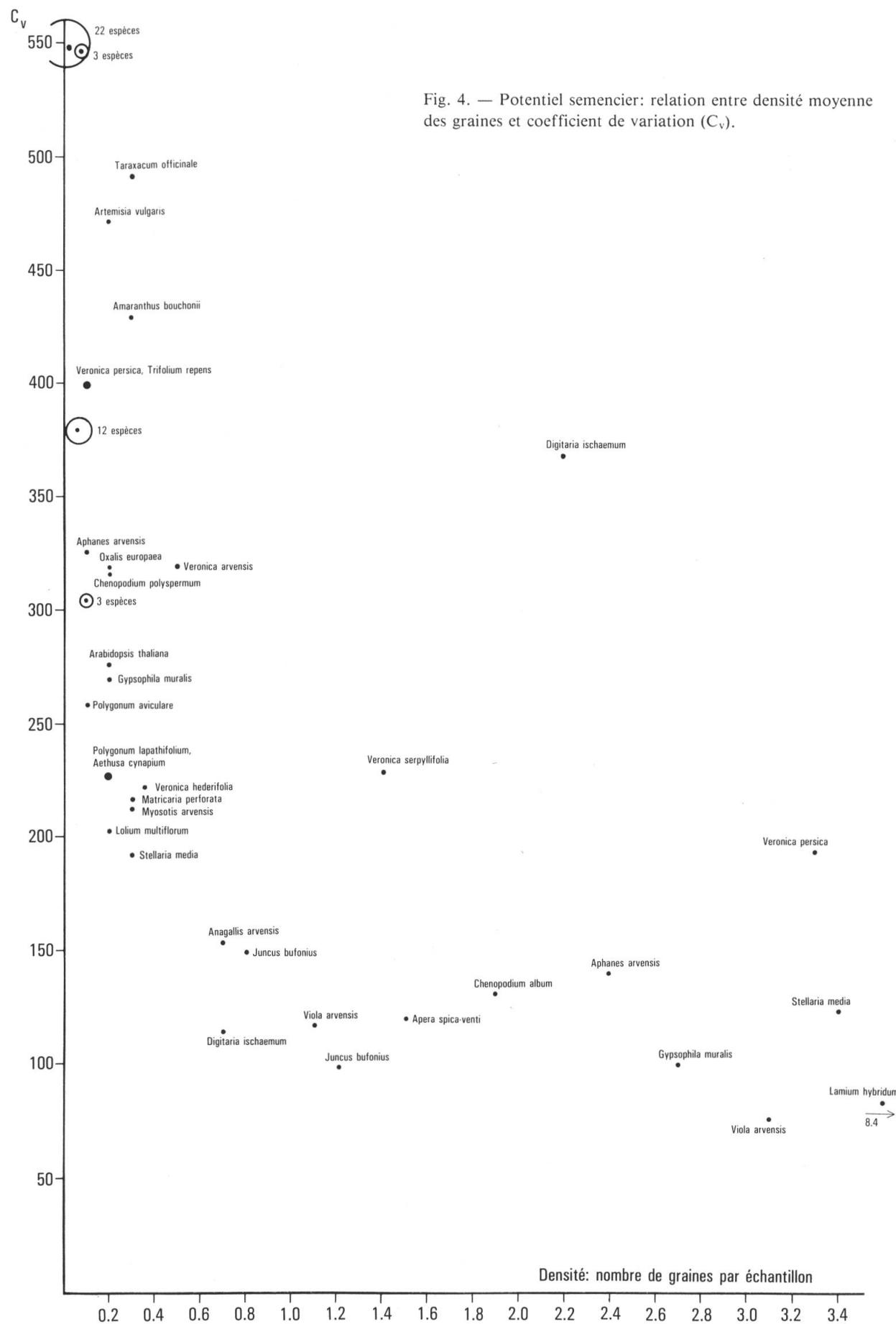


Fig. 3. — Potentiel semencier: relation entre fréquence des espèces et densité moyenne des graines (résultats cumulés). () : nombre de parcelles concernées



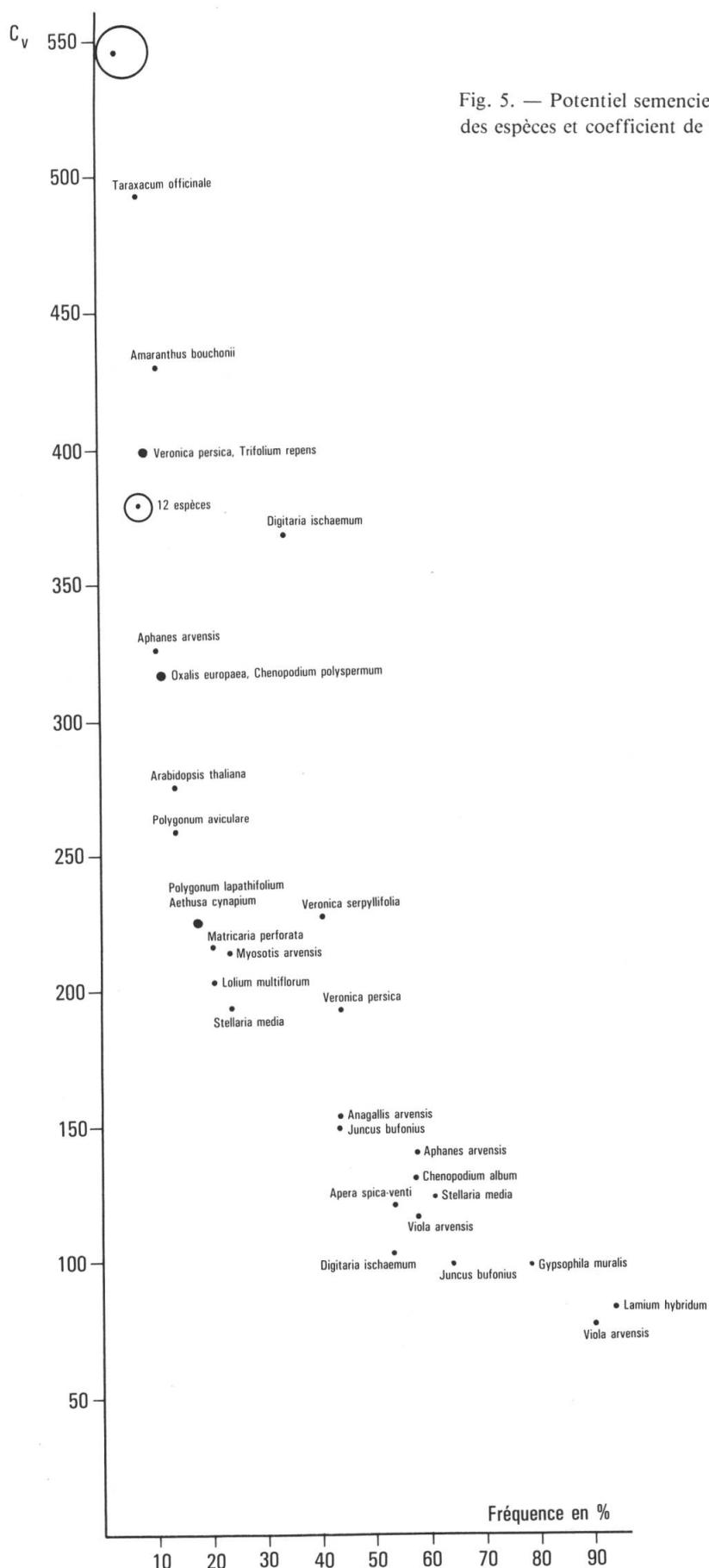


Fig. 5. — Potentiel semencier: relation entre fréquence des espèces et coefficient de variation (C_v).

normalisable et une distribution agrégée, toutes les autres étant du type "événement rare". L'effectif nécessaire pour l'espèce la plus abondante était de 90 carottes, tandis que les autres ne pouvaient être estimées correctement qu'avec un nombre très supérieur. Les distributions relevées dans notre essai sont donc sans doute représentatives des cultures d'aujourd'hui.

Dans la plupart des publications, les résultats des analyses du potentiel semencier sont exprimés en densité. Il n'est pas possible de tenir compte ainsi des agrégations sur le terrain, parfois très flagrantes. Pour *Poa annua* par exemple, une forte densité de graines n'indique pas le même potentiel d'infestation que pour d'autres espèces, car ces graines sont regroupées sur un très petit nombre de carottes. De même, *Taraxacum officinale* atteint sur une des parcelles une densité de 170 graines/m², mais 90% sont regroupées dans une seule carotte.

La fréquence d'une espèce entre les échantillons ainsi que le coefficient de variation (C_v) peuvent éventuellement affiner la valeur de la densité moyenne. La corrélation entre fréquence et densité est en effet assez élevée ($r = 0.845$, sign. à $p = 0.01$), mais les écarts entre les points pour une même densité sont importants (fig. 2). Les variations du comportement de chaque espèce étant attribuables au nombre limité de prélèvements, les résultats ont été cumulés entre parcelles (fig. 3). Effectivement, la corrélation y apparaît un peu plus marquée ($r = 0.878$, sign. à $p = 0.01$), mais des écarts subsistent. Quant au coefficient de variation, qui tient compte de l'écart-type, il manifeste une relation moins étroite avec la densité des graines (fig. 4) qu'avec la fréquence (fig. 5). Les espèces les plus agrégées sont les vénérables (*Veronica persica*, *V. serpyllifolia*) et surtout *Digitaria ischaemum*.

Seules deux espèces ont un C_v inférieur à 100, celles aux fréquences les plus élevées (90% et plus). 2 espèces avec des fréquences de 63 et 77% ont un C_v égal à 100. En dessous, le C_v est toujours plus grand que 100. Pour une espèce donnée, une augmentation de fréquence correspond toujours à une augmentation du C_v , mais pas à une augmentation de densité (voir le cas du *Digitaria ischaemum*).

Parcelle	1	2	3	4	5	6	7*	8
Graines viables (mio / ha)	22	160	20	13	92	120	93	53
Nombre d'espèces								
Total PS + RB	68	89	38	47	52	60	50	48
Total RB	64	86	32	46	44	50	27	43
Total PS	14	40	14	8	25	36	31	20
RB, absentes du PS	54[4] 74%	49[3] 52%	24[3] 55%	39[6] 70%	27[1] 50%	24[1] 38%	21[3] 36%	28[2] 54%
PS, absentes des RB	4	3	6	1	7	5	16	3
Dominantes potentielles (> 1 mio graines/ha)	1{1}	22{20}	1{1}	3{2}	8{8}	16{6}	13{8}	7{7}
Peuplement moyen sur 3 ans	66.0	180.9	33.3	65.1	103.6	150.0	24.6	52.2
Dominantes réelles (coefficients d'abondance ≥ 2)								
sans témoins	2{1}	14{14}	2{2}	3{2}	2{2}	15{15}	0{0}	7{5}
avec témoins	2{1}	14{14}	3{1}	4{2}	6{6}	16{16}	—	7{5}
Taux des espèces dans différentes catégories de densité (en %)								
A. > 10 mio graines/ha	72.3(1)	67.2(6)	83.8(1)	—	53.6(2)	59.5(2)	57.4(3)	37.7(1)
B. 5-10 mio de graines/ha	—	8.4(2)	—	51.3(1)	—	—	20.2(2)	16.2(1)
C. 2-5 mio de graines/ha	—	8.9(4)	—	27.7(1)	15.7(2)	21.5(6)	11.5(3)	25.6(3)
D. 1-5 mio de graines/ha	—	11.0(10)	—	7.9(1)	13.6(4)	13.6(8)	7.8(5)	10.3(3)
E. < 1 mio de graines/ha	27.7	4.5	16.2	13.2	17.2	5.5	3.1	10.2
F. Espèce dominante	72.3	26.6	83.8	51.3	28.9	33.2	24.5	37.7

Légende:

RB = relevés botaniques, PS = potentiel semencier.

[] : nombre d'espèces à propagation uniquement végétative.

{ } : nombre d'espèces présentes dans l'autre analyse (PS ou RB).

() : nombre d'espèces concernées.

*: parcelle sans témoin pendant 3 ans.

Tableau 3. — Résultats globaux des analyses.

Traitement des échantillons de sol

Après passage au froid, toutes les espèces abondantes ont eu une deuxième vague de germinations. A noter le comportement particulier du *Viola arvensis*, qui a essentiellement germé après cette "vernalisation". Pour l'une des 3 parcelles où l'espèce est présente, 13% des semences seulement ont germé auparavant et 0% pour les 2 autres. Ainsi est souligné le caractère plus printanier de cette espèce dans notre région, alors qu'en France elle est signalée comme automnale (BAILLY & al., 1977).

Lors du tri direct, on a retrouvé des graines de toutes les espèces abondantes. Les espèces liées à des conditions de germination humides ont été favorisées, car l'eau d'arrosage était retenue par une gaze fine. Ceci explique que le taux de recouvrement sous la loupe ait été faible pour *Juncus bufonius* (0 à 5%), ou nul pour *Veronica serpyllifolia* ou *Gypsophila muralis*. Ces taux étaient logiquement bas pour des espèces aux graines peu dormantes ou de faible longévité dans le sol comme *Veronica persica* (0%), *Lolium multiflorum* (0%), *Lamium hybridum* (0.1%), *Aphanes arvensis* (6%), *Apera spica-venti* (7%). Pour les autres espèces, les taux sont supérieurs: *Digitaria ischaemum* (16%), *Setaria species* (26%), *Chenopodium album* (18%), *Stellaria media* (11%). Ces derniers chiffres ne sont cependant que des indications, puisque, dans le cas de ces espèces, la proportion de graines dormantes varie (notamment en fonction de l'âge des graines, de la profondeur à laquelle elles ont été enfouies et de la fréquence des perturbations du sol: FROUD-WILLIAMS & al., 1984, ROBERTS & DAWKINS, 1967, ROBERTS & FEAST, 1973). Ce phénomène est illustré par *Viola arvensis*, dont le taux de recouvrement lors du tri direct varie de 4 à 21% selon les parcelles.

Le taux de graines restées dormantes est élevé pour *Anagallis arvensis* (47%), ainsi que pour *Veronica hederifolia* (45%). A propos de cette dernière, PULCHER & HURLE (1984) avaient fait les mêmes constatations et recommandaient un passage au froid de 2-3 mois à 4°C. Après 8 semaines à cette température, une seule vénérable a germé dans notre essai.

Comparaisons entre flore réelle et flore potentielle

Le tableau 3 expose différents résultats et souligne leur diversité. Pour les analyser en détail, nous utiliserons comme référence principale le travail réalisé par JENSEN (1969) au Danemark. C'est en effet un des seuls travaux ayant mis en parallèle ces deux types d'analyse de la flore sur la base de données de plein champ. Sur 58 parcelles cultivées, soit en céréales, soit en sarclées, la flore avait été relevée selon la méthode de Raunkiaer (relevé de 10 carrés de 0.1 m² espacés de 2 m). Une méthode de prélèvement du sol très proche de la nôtre (30 carottes un peu plus petites: 10 cm²) autorise des comparaisons.

Analyse des parcelles

Dans son travail, Jensen n'a relevé aucune corrélation positive entre flore réelle et flore potentielle lorsqu'il cumule les données des espèces pour chaque parcelle (op. cit., p. 39, fig. 6). Etant donné qu'il ne disposait que d'une seule analyse botanique, effectuée en août, le même calcul a été fait pour nos 8 parcelles (fig. 6). Le coefficient d'abondance maximum sur 3 ans, d'abord en considérant les témoins, ensuite en les omettant, est converti pour chaque espèce en une densité moyenne fictive appelée peuplement moyen (BARRALIS, 1977) et ceux-ci sont additionnés. Deux valeurs ont été retenues pour la densité des graines, celle obtenue après germination et celle issue du tri direct. Cette dernière densité représente le stock en graines viables du sol. A noter que la parcelle 2 est divisée en 2 sous-parcelles, car les cultures y ont été différentes pendant une année.

La position des points sur le graphique est influencée par de nombreux facteurs:

- la fiabilité de l'analyse du potentiel semencier (échantillonnage et méthode de recensement).
- la qualité des relevés botaniques (surface, nombre et type de témoin, époque et nombre des passages).
- les possibilités d'observation de la flore de surface, qui dépendent des pratiques agricoles (assolement, dates de semis, travaux du sol, désherbage), du biotope particulier de cha-

Potentiel semencier:

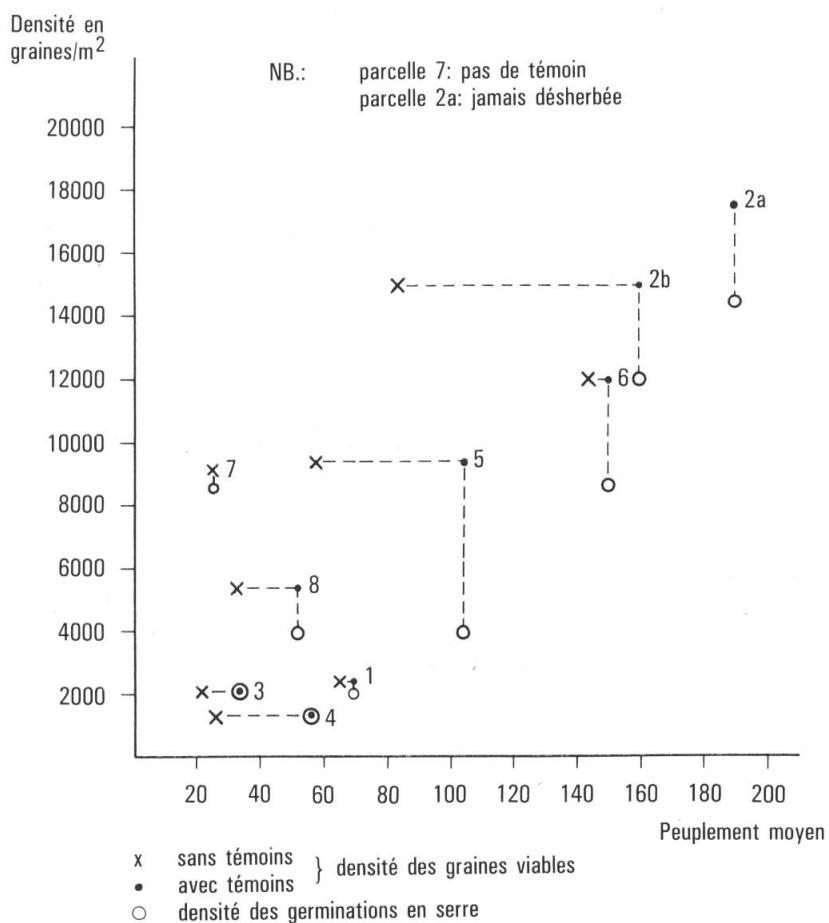


Fig. 6. — Relation flore réelle — flore potentielle: comparaison des parcelles.

que parcelle (conditions météorologiques et climatiques) et du spectre des espèces de la parcelle (hiérarchie p. ex.).

Malgré la complexité de ces diverses influences souvent imbriquées, les corrélations entre les deux analyses sont élevées, surtout si on prend en compte les témoins:

Peuplement moyen	Densité des graines: après germination	densité des graines: après tri direct
...avec témoins	$r = 0.966^{**}$	$r = 0.978^{**}$
...sans témoins	$r = 0.709^*$	$r = 0.743^*$

*: significatif à $p = 0.05$, **: significatif à $p = 0.01$

Logiquement, la corrélation la plus élevée est celle combinant tri direct et témoins. Dans ce cas, 96% de la variation du peuplement moyen est expliquée par la variation de densité des semences et la relation semble bien linéaire.

Abondance des graines

L'abondance des graines paraît beaucoup varier d'une parcelle à l'autre: de 13 à 160 mio de graines à l'ha après tri direct. Jensen a relevé des écarts bien plus considérables: de 22 à 670 mio de graines/ha avec la méthode de germination en serres, et de 6 à 4962 mio avec les germinations en laboratoire, la moitié des graines étant celles du *Juncus bufonius*. Les densités moyennes des espèces, cumulées sur toutes les parcelles, étaient également plus élevées que dans notre essai:

Nombre d'espèces avec:	<i>Genève</i>	<i>Danemark</i>
≥1000 graines/m ²	0	8
200-999 graines/m ²	8	14
50-199 graines/m ²	16	22
<50 graines/m ²	50	11

La distribution des densités entre parcelles montre la même tendance: au Danemark, 26 espèces dépassaient au moins une fois 1000 graines/m² contre 13 à Genève.

ROBERTS & STOKES (1966) avaient recensé en Angleterre, dans des cultures maraîchères, de 16 à 860 mio de graines viables à l'ha et ROBERTS & FEAST (1972) de 18 à 670 mio. Sous nos latitudes, BEURET (1984b) a obtenu des densités de semences de 41 à 87 mio à l'ha dans la région de Nyon alors qu'en Côte d'Or BARRALIS & SALIN (1973) parlaient d'une fourchette plus basse de 8 à 54 mio / ha. D'après eux, le potentiel semencier de terres "convenablement assolées et cultivées" doit se situer entre 20 et 50 mio de graines/ha.

On estime qu'avec les assolements pratiqués actuellement, le stock en semences viables d'un sol est stable à long terme (BARRALIS, 1972, BARRALIS & CHADOEUF, 1976, HURLE, 1974). Sans apport de graines fraîches, il diminue rapidement de manière exponentielle (ROBERTS & DAWKINS, 1967). Les techniques culturales limitant considérablement cet apport ont le même effet (ROBERTS, 1968, SCHWEIZER & ZIMDAHL, 1984a et b). Par ailleurs, la longévité d'une part même faible des graines, particulièrement chez certaines espèces, ainsi que la production des semences dans des circonstances favorables peuvent être très importantes (MONTÉGUT, 1975). Ainsi, lors d'une année propice au développement de la végétation, le renouvellement du potentiel semencier peut être spectaculaire: LEGUIZAMON & ROBERTS (1982) citent une augmentation représentant 14 fois un potentiel semencier initial de 95 mio de graines/ha. A propos des différents paramètres qui influencent cette dynamique de la flore potentielle, on peut consulter RADOSEVICH & HOLT (1984, p. 86).

D'après l'ensemble des publications, les valeurs relevées dans cet essai sont à considérer comme faibles à moyennes, mais tout à fait comparables à celles de nos régions. Au vu des capacités de régénération de la flore potentielle d'une part et de l'influence des techniques culturales d'autre part, l'amplitude entre les extrêmes n'est pas si importante qu'on pourrait le penser au premier abord.

Sur 3 des parcelles, les densités semblent assez basses: 20 mio de graines à l'ha et moins. On y a pourtant relevé en trois ans entre 32 et 64 espèces. Mais l'espèce dominante du potentiel semencier est la seule qui dépasse 500 graines/m² et elle représente 50 à 84% de la densité totale des graines (tableau 3). Sur 2 parcelles, l'espèce dominante est même l'unique espèce au-dessus de 100 graines/m²! A noter que c'est précisément celles dont les courbes volumes-espèces n'atteignent pas un niveau satisfaisant (fig. 1). Dans des situations d'appauvrissement du stock grainier, il peut donc subsister un grand nombre d'espèces, mais à de très faibles densités. On n'en repère donc qu'un nombre très limité: de 8 à 14, ce qui relève du hasard, car il ne reste plus sur ces parcelles qu'une ou deux espèces abondantes. A l'opposé, la parcelle 2, avec une densité moyenne de 160 mio de graines/ha, totalisait en trois ans 86 espèces. 40 ont été recensées dans l'analyse du potentiel semencier, dont 22 dépassent 100 graines/m² et dont 6, avec plus de 1000 graines/m², se partagent les 2/3 du stock total. Sur toutes les autres parcelles, 1 à 2 espèces, exceptionnellement 3, atteignent de telles densités. Seul un petit nombre d'espèces parvient donc à développer des populations très importantes.

Variations de densité des graines, particulièrement des graminées

Dans le cas de la parcelle 2a, la plus riche en graines (173 mio / ha), il faut relever qu'il n'y a pas eu de désherbage pendant les deux années de blé précédant les prélèvements de sol. Sur l'autre sous-parcelle (2b), la densité atteignait 138 mio de graines/ha après avoir été désherbée normalement: atrazine dans le maïs, puis résiduaire et systémique dans le blé. L'histoire de ces deux sous-parcelles ayant été identique auparavant, ces données constituent un indice des variations d'abondance possibles.

Celles-ci sont soulignées par le comportement particulier *d'Apera spica-venti*, espèce réputée à vie courte dans le sol (pas plus de 1 à 2 ans) et à capacité de production de graines élevée (de

600 à 12 000 graines par plante selon HOLZNER, 1981). Les données recueillies sont les suivantes (peuplement moyen = p.m.):

Date	Parcelle 2a	Parcelle 2b
06.83	p.m. = 11.5 (blé)	p.m. = 0 (maïs)
06.84	p.m. = 1.5 (blé)	p.m. = 0.5 (blé)
08.84	1500 graines/m ²	60 graines/m ²
11.84	p.m. = 11.5 (chaumes)	p.m. = 0.5 (chaumes)

Dans ce cas, il faut admettre que cette importante différence de densité est due en grande partie à un enrichissement sur la sous-parcelle 2a pendant les 2 années de blé sans désherbage. Un tel comportement n'a pu être relevé pour aucune autre espèce, sauf peut-être *Aphanes arvensis*.

La vitesse de l'accroissement enregistré ci-dessus est sans doute due à la biologie particulière de cette graminée. Or, les représentants de cette famille sont souvent envahissants dans des rotations chargées en céréales. Il est donc également intéressant d'évaluer l'ampleur et la rapidité du déclin de leur stock grainier.

Sur la parcelle 5, après 2 ans de prairie artificielle, la densité des graines prélevées en août 1982 était d'environ 300 par m² pour *Apera spica-venti*. Pendant les 2 années de blé suivantes, suite à des traitements résiduaires, nous n'avons observé qu'une fois une seule plante de cette espèce. En 1985, dans une orge d'automne, un témoin non désherbé de 100 m² a été établi. En juin, la densité des plantes, très uniformément réparties sur la surface non traitée, atteignait un coefficient d'abondance de 2, soit une à deux plantes par m².

En ce qui concerne *Alopecurus myosuroides*, CHADOEUF & al. (1984) avaient constaté une diminution très rapide du stock en semences viables sans apport de graines fraîches. Le taux de graines viables avait été ramené à 2.5% de l'apport original après 2 ans et à moins de 0.5% après 4 ans. MOSS (1985) fait des observations très semblables en Angleterre sur des sites de grandes cultures (3% du taux initial après 3 ans et moins de 1% après 4 ans). Cette diminution était légèrement moins marquée après enfouissement par le labour sans travail ultérieur du sol. Or, cet auteur, ainsi que WILSON & SCOTT (1982), signalent des levées d'*Alopecurus* dans une culture de blé respectivement après 2 et 3 ans de prairie. Le cas est identique sur la parcelle 7, où nous avions recensé 500 graines par m² d'*Alopecurus myosuroides* en août 1982 après 2 ans de prairie artificielle. Au mois de juin 1983, après 2 traitements résiduaires, la densité des plantes atteignait 0.5 par m².

Ainsi, malgré une forte mortalité dans le sol, 2 à 3 années sans possibilité de grainer ne suffisent pas à éliminer une recolonisation ultérieure si le stock grainier était au départ très important, ce qui semble assez fréquent dans des assoulements céréaliers. Cet aspect n'est pas à négliger bien que les densités des levées après prairie se situent bien en dessous des seuils de tolérance.

Influence des facteurs naturels et agronomiques

Les différences d'abondance entre parcelles ne peuvent s'expliquer simplement. Aucune relation directe n'apparaît entre la densité des graines et un facteur unique comme l'assolement sur 10 ans, les herbicides couramment employés ou le type de sol. Vu la complexité des facteurs influençant les populations agrestes, il est évident que seule la combinaison de plusieurs d'entre eux pourrait éventuellement faire apparaître des corrélations. Pour cela, il faudrait bien plus qu'un échantillonnage de 8 parcelles.

La densité moyenne des semences d'un champ semble de plus une valeur trop grossière si elle n'est pas nuancée par une analyse des espèces et de leur taux d'agrégation. Seuls de gros écarts entre ces valeurs moyennes (de l'ordre de 10 mio de graines/ha par exemple) peuvent se révéler significatifs de différents degrés d'infestation. Le nombre des espèces dépassant 100 graines par m² en est également un bon indice (tableau 3).

Analyse des espèces

Lorsqu'on cumule les données quantitatives non plus par parcelles, mais par espèces, on obtient la fig. 7. Le cumul des moyennes relativise les erreurs dues à la faiblesse de l'échantillonnage.

Il existe bien sûr une corrélation entre abondance des graines et des individus. Elle est même assez élevée: $r = 0.832$, sign. à $p = 0.01$. Cependant, c'est surtout la position des espèces par rap-

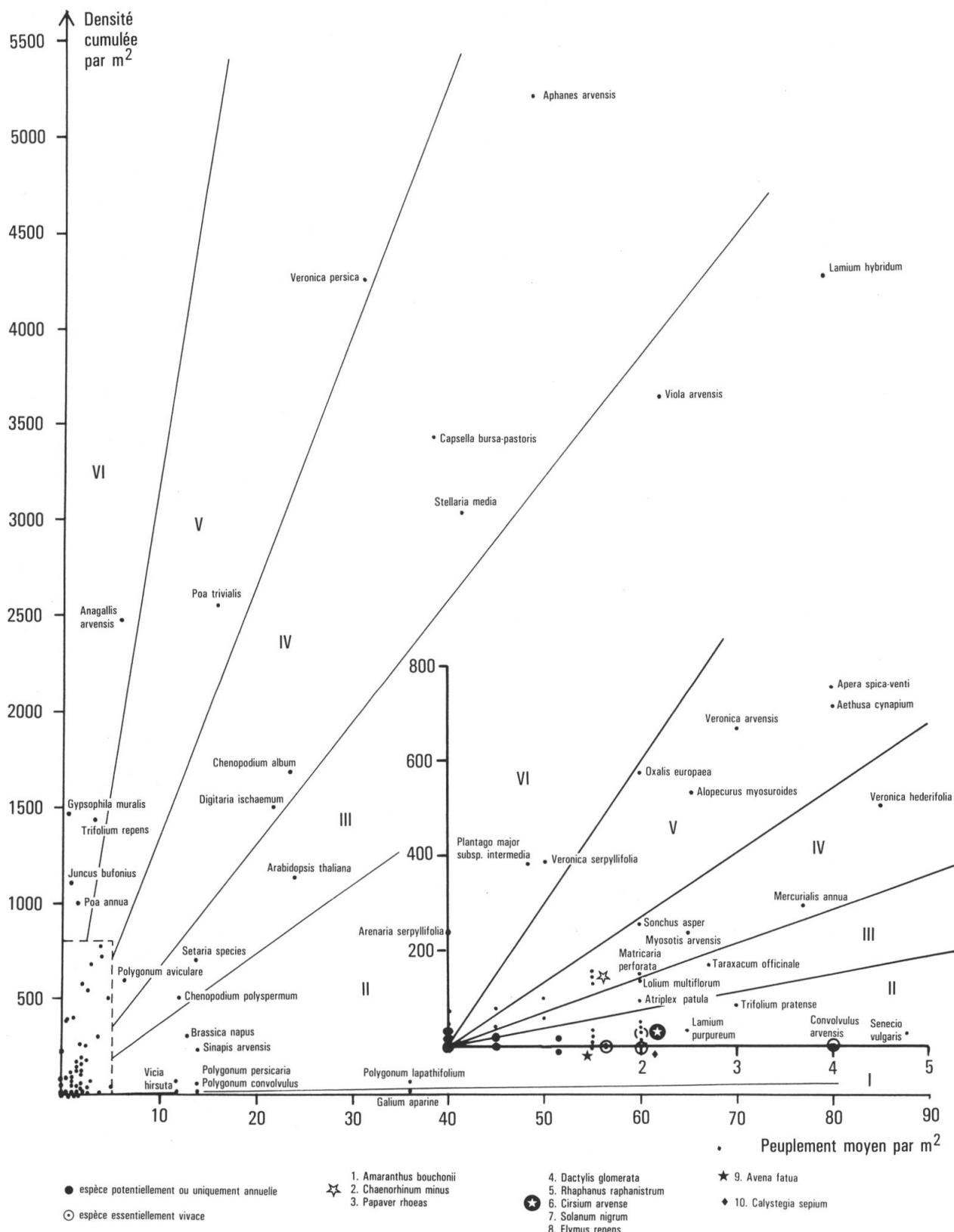


Fig. 7. — Relation flore réelle — flore potentielle: comparaison des espèces.

port à ces deux données qui est intéressante. En effet, si l'on parvenait idéalement à supprimer toutes les erreurs des méthodes d'analyse, on obtiendrait pour chaque espèce une position correspondant à son comportement écologique.

Tout à fait arbitrairement, d'après la fig. 7, les espèces ont été regroupées en secteurs, en fonction du peuplement moyen (p.m.) et de la densité des graines (d):

Secteur I	p.m. $\geq 100\%$ de d
Secteur II	p.m. = 3 — 100% de d
Secteur III	p.m. = 1.5 — 3% de d
Secteur IV	p.m. = 0.7 — 1.5 % de d
Secteur V	p.m. = 0.3 — 0.7 % de d
Secteur VI	p.m. < 0.3% de d

Dans le secteur I, on relève plus d'individus par m² que de graines dans le sol. Ces espèces ne sont pas mises en évidence par l'analyse de la flore potentielle.

Si l'on admet les observations faites à Nyon par BEURET (1984b), le pourcentage des semences donnant naissance à des plantules oscille entre 1.8 et 2% et n'est que légèrement plus élevé (3.9%) sur des friches cultivées. BARRALIS & CHADOEUF (1980) ont observé une moyenne identique (3.9%), mais dans une culture d'orge. ROBERTS (1984) a obtenu en Grande-Bretagne des résultats comparables (entre 2.6 et 3.9 %) sur des parcelles travaillées une fois par année. En tenant compte du délai séparant la levée des plantules de nos observations, ainsi que de la forte mortalité suivant les germinations, l'abondance de la flore potentielle du secteur II est certainement sous-estimée. Dans cette optique, les espèces du secteur III sont dans le même cas, mais de manière nettement moins tranchée.

Les espèces du secteur VI ont par contre une flore potentielle dont l'importance n'est pas reflétée sur le terrain. L'analyse des graines sert à leur égard de révélateur.

Les secteurs II et VI mériteraient des divisions plus fines, vu les variations rapides du pourcentage d'individus observés par rapport au stock grainier.

Si l'on tente d'expliquer la position des espèces sur la fig. 7 (c'est-à-dire leur attirance vers l'un ou l'autre des axes) en fonction de leur biologie, on serait tenté de retenir les critères suivants:

- espèces attirées vers l'abcisse (peu de graines dans le sol par rapport au peuplement moyen): production d'un petit nombre de grosses graines (phénomènes liés selon KOLK, 1979), de faible longévité, dont peu sont dormantes; taux de germination élevé durant l'année, possibilité de ne produire des graines que sur une courte période; port dressé ou grimpant. Autre possibilité: espèce à reproduction essentiellement végétative ne produisant que peu de graines viables ou capables de germer.
- espèces attirées vers l'ordonnée (peu d'individus sur le terrain par rapport à l'abondance des graines dans le sol): production, très importante en conditions favorables et sur une longue période, de graines de petite taille, dont beaucoup restent longtemps dormantes ou vivantes après enfouissement (phénomènes semblant également liés: CHANCEL-LOR, 1982); taux de germination faible pendant l'année culturelle ou possibilités de développement aléatoires, c'est-à-dire rarement optimales; port étalé, rampant.

Certaines constatations vont en effet dans ce sens:

- toutes les espèces au port grimpant (*Galium aparine*, *Polygonum convolvulus*, *Vicia species*) se trouvent dans les secteurs I et II. Le secteur VI ne comprend que des espèces de petite taille ou rampantes.
- les espèces dont les graines ont une faible longévité (1 à 3 ans selon les publications) sont toutes situées dans les secteurs I à III, sauf *Apera spica-venti*, espèce à petites graines.
- les trois quarts des espèces à très grosses graines sont regroupées dans les secteurs I et II, à l'exception de *Lolium multiflorum* (sect. III), *Veronica hederifolia* (sect. IV) et *Aethusa cynapium* (sect. V). De ces 3 espèces, seul *Lolium multiflorum* a des graines d'une très faible longévité.
- les espèces du secteur II qui survivent longtemps dans le sol sont toutes des espèces à grosses graines. Leur position est certainement due en grande partie à la faiblesse de l'échantillonnage, sans qu'il soit possible d'établir dans quelle proportion. Le fait que les espèces à grosses graines soient sous-représentées a déjà été mis en évidence par plu-

sieurs auteurs, notamment par WARWICK (1984) pour *Avena fatua* et *Raphanus raphanistrum*.

Le secteur VI regroupe ce qu'on pourrait appeler la flore "fugace". On peut la diviser en deux groupes assez différents:

- les espèces liées davantage à des facteurs naturels aléatoires comme certaines conditions météorologiques (printemps pluvieux) et pédologiques (sols battants). Ces espèces n'apparaissent que sporadiquement dans les relevés. Quelques exemples frappants concernent par exemple *Juncus bufonius*, espèce dominante de la flore potentielle de la parcelle 4 avec près de 700 graines par m², qui n'a jamais été vue sur le terrain en 3 ans. Sur la parcelle 2, *Gypsophila muralis* (2^{me} espèce avec 1400 graines/m² et une fréquence de 77%) n'est apparue qu'une fois un printemps pluvieux, à une densité assez faible et localisée, tandis que *Veronica serpyllifolia* (350 graines/m² et 53% de fréquence) n'a jamais été observée. On peut ajouter dans cette catégorie *Hypericum humifusum* et *Plantago major* subsp. *intermedia*.
- les espèces liées à des conditions plus ou moins aléatoires dépendant plutôt des pratiques culturales (couverture faible de la culture, travail du sol au printemps). Dans les rotations culturales échantillonnées, alternant surtout des céréales avec des colzas ou des maïs, leurs chances de développer une population importante sont faibles. Elles maintiennent néanmoins un important stock grainier. Il faut citer particulièrement *Anagallis arvensis*, dont le pourcentage de graines dormantes est toujours élevé. Comme dans l'étude de Jensen, elle est présente partout dans les relevés (constance = 100%), mais à des taux très bas pour un stock grainier important, ce que constate également FOSSATI (1982). Semblent se comporter de manière identique: *Arenaria serpyllifolia*, *Euphorbia exigua* et *Oxalis europaea*. Une forte abondance de graines alliée à une faible présence sur le terrain peut provenir, en plus des caractéristiques citées, a de fortes agrégations, comme chez *Poa annua*. Espèce des zones piétinées, héliophile, elle est liée aux assolements comprenant une prairie artificielle ou alternant blé et pommes de terre.

Le secteur I regroupe logiquement toutes les vivaces (géophytes), mais aussi *Galium aparine*, *Avena fatua* et *Solanum nigrum*. Ces trois annuelles, qui produisent de très grosses graines ou des baies, sont très nettement sous-estimées par l'échantillonnage et leur position est très mauvaise par rapport à la grande majorité des espèces.

Nos résultats concordent avec ceux de Jensen pour tous les géophytes, la flore fugace, ainsi que pour *Aphanes arvensis*, *Lamium purpureum*, *Poa annua*, *Polygonum aviculare*, *Polygonum convolvulus*, *Polygonum persicaria*, *Sinapis arvensis*, *Stellaria media*, *Taraxacum officinale*, *Veronica persica*, *Viola arvensis*. Cela joue moins bien pour *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium album* et *Polygonum lapathifolium*, qui sortent légèrement plus près de l'ordonnée, ainsi que pour *Anagallis arvensis*, plus près de l'abcisse (cela pourrait provenir de la méthode d'analyse du potentiel semencier, qui sous-estime sans doute le nombre de graines dormantes).

En conclusion, la présence des espèces dans les extrêmes est aisément compréhensible. Par contre, dans les positions médianes, qui ne correspondent qu'à de faibles variations du taux d'apparition, il n'est pas possible d'expliquer clairement la position relative des espèces les unes par rapport aux autres. En effet, des caractéristiques biologiques aux influences contraires sont impliquées et on ne sait quelle importance exacte attribuer à chacune. Comme on ne dispose que de peu de parcelles, il n'est pas possible d'éliminer totalement le flou provoqué par un échantillonnage limité. Néanmoins certaines tendances dues à la biologie des espèces sont décelables.

Constance entre espèces

Jensen disposant de 7 fois plus de parcelles, seules certaines comparaisons évidentes sont donc autorisées à ce propos. Toutes les espèces ont une constance légèrement inférieure dans le potentiel semencier. *Arenaria serpyllifolia* constitue une notable exception à cette règle, avec des graines sur 5 parcelles sans une seule observation sur le terrain. Elle n'a été vue qu'une seule fois (un seul individu) sur une autre parcelle. Ceci est semblable aux observations du Danemark et rattache cette espèce à la flore fugace. L'analyse de la flore potentielle a de grosses lacunes au niveau qualitatif par rapport à celle de la flore réelle, ce qui ressort du tableau suivant:

<i>Constance des espèces en %:</i>	<i>Nombre d'espèces... du potentiel semencier:</i>	<i>...des relevés:</i>
100	1 (1.4%)	5 (4.0%)
88	1 (1.4%)	10 (8.0%)
75	0	7 (5.6%)
63	8 (10.8%)	13 (10.4%)
50	7 (9.5%)	7 (5.6%)
38	17 (23.0%)	18 (14.4%)
25	15 (20.3%)	23 (18.4%)
13	25 (33.8%)	42 (33.6%)

La hiérarchie des espèces est également considérablement modifiée. Seule *Anagallis arvensis* est très bien représentée avec 100% de constance dans les deux cas, à cause de la forte abondance de graines dans le sol. Sont spécialement sous-représentées:

<i>Espèce:</i>	<i>Constance dans le PS:</i>	<i>Constance dans les RB:</i>
<i>Galium aparine</i>	13%	100%
<i>Senecio vulgaris</i>	13%	100%
<i>Polygonum convolvulus</i>	13%	87%
<i>Sinapis arvensis</i>	13%	75%

Fiabilité de l'analyse du potentiel semencier

Globalement, la relation entre densité sur le terrain (coefficients d'abondance) et densité des graines entre les différentes parcelles révèle une corrélation positive mais floue (tableau 4). Etant donné que les coefficients d'abondance ne représentent que des catégories de densité, compte tenu également de la biologie des espèces et des limites de l'échantillonnage, cela ne semble pas étonnant. Un tableau reliant les fréquences et l'échelle Montégut, qui tient compte de la répartition sur le terrain, ne donne pas de meilleurs résultats, pas plus que des combinaisons en indices.

En reprenant le problème espèce par espèce, les résultats sont moins réjouissants que dans l'essai précédent (tableau 5). Seules les parcelles avec une culture de printemps ont été retenues, puisque ce sont celles où la flore a été le mieux exprimée. Cette fois, les espèces uniformément réparties (note 3 sur l'échelle Montégut) ne sont pas toutes répertoriées dans l'analyse du stock grainier. Quant aux coefficients d'abondance, si aucune espèce avec un coefficient supérieur à 3 ne manque, il y a des trous pour les coefficients 2 et 3 (entre 1 et 20 plantes au m²). Les espèces concernées étaient parmi les plus proches de l'abcisse dans la fig. 7. Sur la parcelle 4, où les espèces dominantes dans les relevés étaient des renouées (*Polygonum convolvulus*, *P. lapathifolium* et *P. persicaria*), l'estimation de la densité totale des graines est sans doute trop basse, comme l'indique également le spectre des espèces du tableau 3. Par contre, sur les parcelles 2 et 6, où les espèces fortement sous-estimées ne sont que peu ou pas représentées, la correspondance entre les deux analyses de la flore est excellente. Ainsi la qualité des résultats obtenus dépend beaucoup plus des espèces que de la parcelle considérée.

Fiabilité des relevés botaniques

Le nombre d'espèces des relevés est en général beaucoup plus élevé que celui du potentiel semencier. Pourtant, on constate exactement l'inverse sur la seule parcelle où il n'y a pas eu de témoin. Circonstance aggravante, alors que l'assoulement comprend parfois une céréale de printemps, il n'y a eu que des semis automnaux pendant les trois ans d'observation. La flore de surface peut donc être tout de même profondément masquée lorsque les conditions d'observation ne sont pas favorables.

Sur les parcelles nouvellement analysées, le taux de masquage des dominantes potentielles par les herbicides a varié de 50 à 100%, ce taux élevé n'étant atteint que lorsqu'il n'y a qu'une seule espèce dominante. Le masquage n'est pas total puisque les espèces sont toujours présentes, mais à des densités bien inférieures à celles des témoins.

Les espèces de la flore fugace sont spécialement sous-estimées dans les relevés, car elles en sont très souvent absentes. Le printemps 1983 a pourtant été pluvieux et a favorisé ce genre d'espèces.

Coefficient d'abondance (individus/m ²)	Densité des graines				
	> 1000	500-999	200-499	50-199	< 50
5 (> 50)	1	—	—	—	—
4 (21-50)	—	—	—	—	—
3 (3-20)	6	2	5	4	3
2 (1-2)	2	1	5	7	5
1 (< 1)	1	—	5	12	33

Tableau 4. — Nombre d'espèces en fonction des coefficients d'abondance et de la densité des graines.

Parcelle	Echelle Montégut	Nombre d'espècesabsentes du PS
		...présentes dans le PS	...absentes	...absentes	
1	3 à 5	1	(50%)	1 ¹⁾	(50%)
	2	6	(46%)	7	(54%)
	1	2	(5%)	36	(95%)
	+	1	(9%)	10	(91%)
2	3 à 5	11	(100%)	—	(—)
	2	22	(70%)	9	(30%)
	1	3	(12%)	22	(88%)
	+	1	(5%)	18	(95%)
3	3 à 5	1	(50%)	1 ¹⁾	(50%)
	2	3	(38%)	5	(62%)
	1	3	(30%)	7	(70%)
	+	1	(8%)	11	(92%)
4	3 à 5	3	(75%)	1 ³⁾	(25%)
	2	3	(30%)	7	(70%)
	1	1	(6%)	16	(94%)
	+	—	(—)	15	(100%)
6	3 à 5	14	(100%)	—	(—)
	2	9	(53%)	8	(47%)
	1	5	(36%)	9	(64%)
	+	3	(30%)	7	(70%)
Echelle Barralis					
1	4	—	(—)	—	(—)
	3	1	(50%)	1 ¹⁾	(50%)
	2	1	(100%)	—	(—)
	1	8	(14%)	50	(86%)
2	5	1	(100%)	—	(—)
	3	6	(100%)	—	(—)
	2	13	(100%)	—	(—)
	1	17	(26%)	49	(74%)
3	4	—	(—)	—	(—)
	3	1	(100%)	—	(—)
	2	—	(—)	2 ^{1&2)}	(100%)
	1	7	(24%)	22	(76%)
4	4	—	(—)	—	(—)
	3	3	(75%)	1 ³⁾	(25%)
	2	1	(100%)	—	(—)
	1	3-	(8%)	38	(92%)
6	4	—	(—)	—	(—)
	3	9	(100%)	—	(—)
	2	7	(87%)	1 ⁴⁾	(13%)
	1	15	(39%)	23	(61%)

1) = *Galium aparine*
2) = *Avena fatua*3) = *Polygonum convolvulus*
4) = *Solanum nigrum*

Tableau 5. — Représentativité du potentiel semencier (PS), en tenant compte des témoins.

Parcelle	1	2	3	4*	5	6	7**	8
Sur 3 ans (avec témoins)	7.1	2.5	21.4	0.0	20.0	5.6	—	15.0
Sur 3 ans (sans témoins)	7.1	10.0	21.4	12.5	24.0	11.1	32.0	15.0
Dans les blés (avec témoins)	14.3	20.0	21.4	0.0	20.0	16.7	(55.0)	25.0
Dans les sarclées et maïs	14.3	54.0	35.7	25.0	—	36.1	—	—

* potentiel semencier sans doute sous-estimé
** pas de témoin pendant 3 ans

Tableau 6. — Taux d'espèces non apparues dans les relevés botaniques (en %).

Type biologique	Relevés botaniques			Potentiel semencier			Espèces absentes du PS						
	Nb.	%	p.m.	%	Nb.	%	Nb. de graines	%	Nb.	%	p.m.	%	en % du p.m. total
Th ₂	49	40.8	441.87	65.9	33	44.6	32.222	68.4	16	6.18	26.3	2.8	
Th	31	25.9	166.74	25.2	23	31.1	9.140	19.1	8	4.63	19.7	5.5	
H ₂	7	5.8	1.07	0.2	1	1.4	51	0.1	6	0.57	2.4	53.3	
Chh (Th) +													
Hr (Th)	16	13.3	37.79	5.7	12	16.2	5.961	12.5	4	2.01	8.5	5.3	
Hr (non Th)	6	4.2	3.07	0.5	3	4.1	87	0.2	4	1.06	4.5	34.5	
Chh (non Th)	2	1.7	0.52	0.1	1	1.4	81	0.2	2	0.52	2.2	100.0	
G	10	8.3	11.16	1.7	2	2.7	48	0.1	8	8.61	36.5	77.2	
TH	80	66.7	608.61	91.9	56	75.7	41.362	86.9	24	10.81	45.8	1.8	
TH + H ₂	87	72.5	609.68	92.1	58	78.4	41.413	87.0	30	11.38	48.3	1.9	
TH + Chh (Th)													
+ Hr (Th)	96	80.0	646.40	97.6	68	91.9	47.323	99.4	28	12.82	54.4	2.0	
TH + (Th)	103	85.8	647.47	97.8	69	93.2	47.374	99.5	34	13.39	56.8	2.1	
Hr + Chh + G17	14.2	14.75	2.2	5	6.8	216	0.5	14	10.19	43.2	69.1		

Tableau 7. — Répartition des types biologiques dans les deux analyses

Nb	= Nombre d'espèces	Hr	= pluriannuelles herbacées (hémicryptophytes)
p.m.	= peuplement moyen	Hr (Th)	= Hr à comportement annuel en situation agreste
Th	= annuelles printanières et estivales (thèrophytes)	Chh	= pluriannuelles herbacées sempervirentes (chaméphytes herbacés)
Th ₂	= annuelles automnales ou hivernales (thèrophytes)	Chh (Th)	= Chh à comportement annuel en situation agreste
TH	= annuelles (Th + Th ₂)	G	= vivaces (géophytes)
H ₂	= bisannuelles (hémicryptophytes à vie courte)		

Une bonne estimation de la fiabilité des observations sur le terrain est donnée par le taux d'espèces du potentiel semencier non apparues dans les relevés. En supprimant de ce calcul les espèces rudérales et fugaces, dont l'apparition est aléatoire, on obtient le tableau 6. 15 à 20% des espèces n'ont pas été relevées sur le terrain dans le cas des parcelles où l'on n'a pas eu de cultures de printemps en 3 ans, ainsi que sur la parcelle 3 où celle-ci était une betterave. Si l'on affine ces comparaisons en fonction des cultures et des témoins, on remarque qu'en général on observe mieux la flore lorsqu'il y a une rotation de cultures sans témoins que lorsqu'on a une seule culture, même sur plus d'une année, avec témoins. Sur trois ans, ces surfaces non traitées ont amené un supplément d'information dans 4 cas et n'ont rien changé dans 3 cas. Les cultures de printemps masquent dans l'ensemble plus d'espèces que les semis automnaux, ce qui paraît logique. Les taux les plus bas sont atteints sur les parcelles où l'on a pu faire un relevé à l'automne, sur des chaumes ou dans une culture dérobée non traitée. Ceci pourrait expliquer la position de ces parcelles (nos 1, 2, 4 et 6) sur la fig. 6, où elles sont quasiment alignées et situées plus à droite que les autres.

Types biologiques

De même que Jensen, nous avons vérifié si les différentes proportions entre types biologiques sont identiques entre les deux analyses de la flore (tableau 7). Les catégories ont été établies selon MONTÉGUT (1983).

La correspondance entre les résultats est en général excellente. Comme au Danemark, on constate une nette sous-représentation des espèces vivaces (géophytes) dans le potentiel semencier. Il en est de même des espèces pérennes (hémicryptophytes et chaméphytes) et des bisannuelles, au comportement rudéral. Par contre toutes les espèces pouvant se comporter en annuelles, soit les thérophytes ainsi que certains hémicryptophytes et chaméphytes comme *Oxalis europaea*, *Poa trivialis*, *Plantago major*, *Rumex obtusifolius*, *Taraxacum officinale*, etc., sont très bien représentées. C'est surtout le nombre d'espèces pérennes ou vivaces qui est sous-estimé. Les espèces absentes du stock grainier représentent près de 70% du total du peuplement moyen de cette catégorie, alors que pour les thérophytes et les annuelles potentielles cette part ne représente que 2.1%.

Discussion

A première vue, l'analyse de la flore réelle pendant trois ans, avec plusieurs passages dans chaque culture, devrait livrer une information plus fiable que l'analyse de la flore potentielle pratiquée avec un échantillonnage limité. Ce fait semble confirmé, mais des faiblesses assez conséquentes de l'observation sur le terrain sont mises en évidence grâce au stock grainier. Outre les problèmes de masquage quantitatif dus aux techniques agricoles, on peut relever:

- l'inégalité des résultats obtenus entre parcelles. Les données ne sont pas uniformisées complètement, les conditions d'observation étant sans doute soumises à trop de facteurs. Il est impossible de démêler les phénomènes de masquage déjà soulignés dans le travail précédent (assolement et désherbage pendant les années de relevés) des autres facteurs possibles, comme l'histoire de la parcelle, le biotope particulier qu'elle constitue ou les accidents de végétation. Lorsqu'on a eu une culture de printemps et des témoins, les données sont cependant beaucoup plus proches. Au niveau floristique, les différences importantes qui subsistent alors dépendent vraisemblablement de la possibilité d'effectuer des relevés durant l'automne.
- l'absence ou l'apparition très partielle d'espèces liées à des conditions de germination et de croissance aléatoires. Les techniques agricoles ou les conditions météorologiques n'ont pas toujours assez varié en trois ans pour leur permettre un développement optimum. On ne peut donc évaluer l'abondance réelle de telles espèces cachant parfois un important stock de semences dans le sol. Comme elles constituent souvent de bons indicateurs écologiques, certaines interprétations des analyses floristiques sont donc hasardeuses.

A l'inverse, l'importance sur le terrain de certaines catégories d'espèces n'apparaît pratiquement pas dans la flore potentielle:

- les géophytes, hemicryptophytes et chaméphytes sans possibilité de comportement annuel. Même dans les cas de forte abondance, ils n'apparaissent pratiquement que dans les relevés.
- des thérophytes dont les graines ont une très faible longévité dans le sol, comme *Lamium purpureum*, *Lamium hybridum*, *Senecio vulgaris* ou *Galium aparine*. Leur stock grainier est d'un type transitoire (définition de THOMPSON & GRIME, 1979). Il subit d'importantes variations, difficiles à détecter par une analyse unique. Les espèces agrestes de ce genre sont sans doute peu nombreuses, car la plupart ont un stock grainier de type persistant. Même les graminées, réputées pour le déclin rapide de leurs réserves de graines dans le sol, semblent recensées correctement.

Les rapports entre densité moyenne des graines, écart-type et fréquence entre échantillons varient selon les espèces. Certaines, à densité égale, sont toujours plus agrégées que les autres. Nous avons déjà suggéré que l'évolution vers une distribution normale ne se déroule pas au même rythme selon l'espèce considérée, ceci en raison de sa biologie propre. Mais le cas du *Digitaria ischaemum* suggère de plus que cette évolution varie selon la parcelle! Dans ce cas, aucune règle générale ne pourrait être établie, les biotopes qui constituent les champs cultivés influençant de manière différenciée les distributions. Cela mérirait une vérification sur des bases plus larges.

On a vu que l'abondance des semences sur les différentes parcelles varie de 13 à 160 mio / ha, et que cette fourchette est sans doute représentative des grandes cultures de la région genevoise. Or les distributions de la plupart des espèces sont au mieux de type Poisson. Par conséquent, il est improbable qu'on puisse aboutir, dans des situations réelles, à une évaluation exacte de la densité des graines. L'investissement auquel on doit consentir — plus de 200 carottes à prélever par parcelle — paraît en effet peu envisageable.

Mais on peut se demander si les résultats obtenus avec 30-40 carottes, échantillonnage faible, sont complètement en dehors de la réalité. Dans nos résultats, la densité des graines et le peuplement moyen sur 3 ans sont globalement corrélés positivement. JENSEN (1969) ne relevait quant à lui aucune corrélation, sauf pour deux espèces. Or l'exemple retenu pour illustrer cette absence de corrélation, celui de *Polygonum convolvulus* (op. cit., p. 41, fig. 8), montre clairement que celle-ci existe, mais à des seuils de densité sur le terrain très élevés. En effet, il ne faut pas considérer les points pour lesquels une faible densité dans les relevés correspond à un potentiel semencier élevé. Ceux-ci ne relèvent que des faiblesses de la méthode d'observation (un relevé unique en août).

La biologie de l'espèce considérée influençant les distributions sur le terrain, il est normal que cette corrélation se manifeste à des degrés de densité variables avec un même échantillonnage. Ainsi, pour certaines (*Avena fatua*, *Galium aparine*, *Polygonum convolvulus*, *Vicia hirsuta*, etc.), cet échantillonnage est trop limité et on ne les détecte que lorsqu'il y a de grosses infestations.

Pour d'autres espèces, la corrélation apparaît à des densités plus basses, mais les intervalles de confiance des moyennes obtenues sont très larges. Au Danemark, l'espèce manifestant la meilleure corrélation était *Chenopodium album*. Sur 58 parcelles, on ne constatait que 3 cas marqués de sous-estimation. La courbe obtenue se situe néanmoins entre des points trop dispersés pour établir des correspondances précises entre flore réelle et potentielle (op. cit., p. 41, fig. 7). Nous constatons la même tendance pour cette espèce, ainsi que pour *Aethusa cynapium*, *Chenopodium polyspermum*, *Digitaria ischaemum*, *Sinapis arvensis*, *Veronica hederifolia*, *Veronica persica*.

L'adéquation entre les données des deux analyses de la flore ne s'est révélée suffisante que pour un petit nombre d'espèces (entre parenthèses le nombre de parcelles où elles sont présentes): *Alopecurus myosuroides* (6), *Apera spica-venti* (8), *Aphanes arvensis* (6), *Capsella bursa-pastoris* (7), *Poa trivialis* (8), *Stellaria media* (7), *Viola arvensis* (8). Ce sont les seules pour lesquelles une évaluation approximative de l'abondance sur le terrain à partir des densités des graines et réciproquement aurait été possible.

Lorsque des espèces au comportement fugace comme *Anagallis arvensis* ou *Oxalis europaea* ne sont pas masquées, leurs peuplements moyens semblent en rapport avec la densité des semences.

ROBERTS & RICKETTS (1979) avaient suggéré de se servir de l'analyse du potentiel semencier pour prédire les futures infestations de mauvaises herbes, en tenant compte des taux de germination des espèces aux différentes périodes de l'année. Une telle utilisation est bien compromise pour des espèces agronomiquement très importantes comme *Galium aparine* ou *Avena fatua*, qui ne peuvent être repérées avec les effectifs usuels de l'échantillonnage. La production de graines ou de fruits de grandes dimensions constitue un handicap majeur pour une estimation valable de

la densité. La relation entre densité des graines et peuplement moyen paraît intéressante pour quelques espèces, notamment des graminées, mais cela demanderait vérification par des études plus approfondies.

Au niveau des parcelles, la corrélation entre flores réelle et potentielle est très élevée et la relation linéaire. Lorsque des parcelles s'en écartent, c'est sans doute que la flore réelle y a été moins bien observée. Cependant, l'évaluation de la densité moyenne d'une parcelle risque d'être sujette à caution si le spectre des espèces dominantes contient une forte proportion d'espèces sous-estimées.

Conclusion

Ce nouvel essai a confirmé le caractère complémentaire des analyses de la flore réelle et de la flore potentielle. Lorsque les conditions d'observation sur le terrain ne varient pas assez au cours du temps, ou que l'on n'effectue que peu de passages, les densités moyennes des graines sont beaucoup plus représentatives de l'abondance et de la hiérarchie des espèces que les notes des relevés botaniques. En revanche, les résultats du stock grainier obtenus avec des échantillonnages limités doivent être interprétés avec prudence, surtout pour certaines espèces. De plus, quelques-unes ne sont correctement représentées que par l'une des deux analyses.

L'utilité de l'analyse du potentiel semencier pour étayer une étude de la flore réelle se résume donc aux points suivants:

- lever le masque imposé par certaines techniques agricoles sur les espèces abondantes, à l'exception de certaines espèces qui ne sont détectées qu'à de très fortes densités.
- révéler l'importance de la flore fugace dont l'apparition est aléatoire même à des densités de graines importantes.
- évaluer l'uniformité des conditions d'observation sur trois ans entre les parcelles, notamment grâce aux taux d'espèces non apparues dans les relevés.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été mené aux Conservatoire et Jardin botaniques, sous la direction du Prof. G. Bocquet, en collaboration avec la Station fédérale de recherches agronomiques de Changins. Je remercie vivement le Dr E. Beuret, de la section de malherbologie, pour ses judicieux conseils et la mise à disposition des installations nécessaires, ainsi que le personnel des deux institutions pour son aide précieuse dans la réalisation de ce travail, notamment Mme H. Geser, MM. R. Tripod, P. Von Auw, et C. Studemann. Mes remerciements vont aussi aux agriculteurs qui ont accepté de collaborer bénévolement à cet essai.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAILLY, R. & al. (éd.) (1977). *Mauvaises herbes des grandes cultures*. ACTA-Publ. Paris, 72 pp.
- BARRALIS, G. (1972). Evolution comparative de la flore adventice avec ou sans désherbage chimique. *Weed Res.* 12: 115-127.
- BARRALIS, G. (1975). Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles: application à la Côte d'Or. In: ANON., *V^{me} Coll. Int. Ecol. Biol. Mauvaises Herbes*: 59-68. COLUMA, Dijon.
- BARRALIS, G. (1977). *Répartition et densités des principales mauvaises herbes en France*. S.E.I., C.N.R.A., Versailles, 22 pp.
- BARRALIS, G. & R. CHADOEUF (1976). Evolution qualitative et quantitative d'un peuplement adventice sous l'effet de dix années de traitement. In: ANON., *V^{me} Coll. Int. Ecol. Biol. Mauvaises Herbes*: 179-186. COLUMA, Dijon.
- BARRALIS, G. & R. CHADOEUF (1980). Etude de la dynamique d'une communauté adventice. I. Evolution de la flore adventice au cours du cycle végétatif d'une culture. *Weed Res.* 20: 231-237.
- BARRALIS, G. & D. SALIN (1973). Relations entre flore potentielle et flore réelle sur quelques types de sol de Côte d'Or. In: ANON., *IV^{me} Coll. Int. Ecol. Biol. Mauvaises Herbes*: 94-101, COLUMA, Marseille.
- BEURET, E. (1980). Influence de la monoculture et des méthodes de travail du sol sur la flore adventice et le stock grainier du sol. In: ANON., *VI^{me} Coll. Int. Ecol. Biol. Syst. Mauvaises Herbes*: 389-399. COLUMA-EWRS, Montpellier.
- BEURET, E. (1984a). Stocks grainiers des sols et pratiques culturales: la relation flore réelle-flore potentielle. *Schweiz. Landw. Forsch.* 23 (1/2): 89-97.
- BEURET, E. (1984b). Expression et évolution du stock grainier des sols: Influence de l'assolement et de l'époque des travaux du sol. In: ANON., *VII^{me} Coll. Int. Ecol. Biol. Syst. Mauvaises Herbes*: 81-90. COLUMA-EWRS, Paris.
- BEURET, E. (1986). Intégrierter Pflanzenschutz und Unkrautsamenvorrat im Boden. *Mitt. Schweiz. Landw.* 1/2: 22-26.
- BRENCHLEY, W.E. & K. WARINGTON (1930). The weed seed population of arable soil: I. Numerical estimation of viable seeds and observation of their natural dormancy. *J. Ecol.* 18: 235-272.

- CHADOEUF, R., G. BARRALIS & J.P. LONGCHAMP (1984). Evolution du potentiel semencier de mauvaises herbes annuelles dans un sol cultivé. In: ANON., VII^{me} Coll. Int. Ecol. Biol. Syst. Mauvaises Herbes: 63-70. COLUMA-EWRS, Paris.
- CHAMPNESS, S. S. (1949). Note on the technique of sampling soil to determine the content of buried viable seeds. *J. Brit. Grassland Soc.* 4: 115-118.
- CHANCELLOR, R. J. (1982). Weed seeds investigations. *Adv. Res. Technol. Seeds* 7: 9-29.
- FAY, P. K. & W. A. OLSON (1978). Technique for separating weed seed from soil. *Weed Sci.* 26: 530-533.
- FORCELLA, F. (1984). A species-area curve for buried viable seeds. *Aust. J. Agric. Res.* 35: 645-652.
- FOSSATI, J. (1982). *Flore adventice des grandes cultures: relations avec le stock grainier, la rotation des cultures et les traitements herbicides*. Rapport de stage ronéographié, Station fédérale de recherches agronomiques de Changins, 108 pp.
- FOSSATI, J. (1984). Quelques résultats sur la flore adventice de l'enquête Vaud. *Schweiz. Landw. Forsch.* 23 (1/2): 99-107.
- FROUD-WILLIAMS, R. J., R. J. CHANCELLOR & D. S. H. DRENNAN (1983). Influence of cultivation regime upon buried weed seeds in arable cropping systems. *J. Appl. Ecol.* 20: 199-208.
- FROUD-WILLIAMS, R. J., R. J. CHANCELLOR & D. S. H. DRENNAN (1984). The effects of seed burial and soil disturbance on emergence and survival of arable weeds in relation to minimal cultivation. *J. Appl. Ecol.* 21: 629-641.
- GOYEAU, H. & G. FABLET (1982). Etude du stock de semences de mauvaises herbes dans le sol: le problème de l'échantillonnage. *Agron.* 2: 545-552.
- HAYASHI, I. & M. NUMATA (1968). Ecological studies on the buried seed population of the soil as related to plant succession. V. From overmature pine stand to climax Shiia stand. *Ecological Studies of Biotic Communities in the National Park for Nature Study* 2: 1-7.
- HOLZNER, W. (1981). *Ackerunkraüter. Bestimmung, Verbreitung, Biologie und Ökologie*. Leopold Stocker, Graz, 191 pp.
- HURLE, K. (1974). Effect of long term weed control measures on viable weed seeds in the soil. *Proc. 12th Brit. Weed Conf.*: 1145-1152.
- JENSEN, H. A. (1969). Content of buried seeds in arable soil in Denmark and its relation to the weed population. *Dansk Bot. Ark.* 27 (2): 1-56.
- KOLK, H. (1979). Weed seeds. *Adv. Res. Technol. Seeds* 4: 9-24.
- KROPAC, Z. (1966). Estimation of weed seeds in the soil. *Pedobiol.* 6: 105-128.
- LAMBELET-HAUETER, C. (1985). Comparaisons entre flore réelle et flore potentielle en grandes cultures de la région genevoise. *Candollea* 40: 99-107.
- LEGUIZAMON, E. S. & H. A. ROBERTS (1982). Seed production by an arable weed community. *Weed Res.* 22: 35-39.
- MAJOR, J. & W. T. PYOTT (1966). Buried viable seeds in two California bunchgrass sites and their bearing on the definition of a flora. *Vegetatio* 13: 254-282.
- MONTÉGUT, J. (1975). Ecologie de la germination des mauvaises herbes. In: CHAUSSAT, R. & Y. LE DEUNFF (éd.), *La germination des semences*: 191-217.
- MONTÉGUT, J. (1983). *Pérennes et vivaces nuisibles en agriculture*. Société d'édition "Champignons et Nature", Aubervilliers, 479 pp.
- MORIN, C. & A. WOJEWEDKA (1984). Evaluation du potentiel semencier d'un sol. In: ANON., VII^{me} Coll. Int. Ecol. Biol. Syst. Mauvaises Herbes: 55-62. COLUMA-EWRS, Paris.
- MOSS, S. R. (1985). The survival of Alopecurus myosuroides Huds. in soil. *Weed Res.* 25: 201-211.
- NUMATA, M. (1982). A methodology for the study of weed vegetation. In: HOLZNER, W. & M. NUMATA (éd.), *Biology and ecology of weeds*: 21-34. Junk, The Hague.
- NUMATA, M. (1984). Analysis of seeds in the soil. In: KNAPP, R. (éd.), *Sampling methods and taxon analysis in vegetation science*: 161-169. Junk, The Hague.
- NUMATA, M., K. AOKI & I. HAYASHI (1964). Ecological studies on the buried-seed population in the soil as related to plant succession. II. Particularly on the pioneer stage dominated by Ambrosia elatine. *Jap. J. Ecol.* 14: 224-227.
- PULCHER, M. & K. HURLE (1984). Unkrautflora und Unkrautsamenvorrat im Boden bei unterschiedlicher Pflanzenschutzzintensität. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz, Sonderh.* 10: 51-61.
- OOSTINGS, H. J. & M. E. HUMPHREYS (1940). Buried viable seeds in a successional series of old field and forest soils. *Bull. Torrey Bot. Club* 67: 253-273.
- RADOSEVICH, S. & J. S. HOLT (1984). *Weed ecology. Implications for vegetation management*. John Wiley, New York, 265 pp.
- ROBERTS, H. A. (1968). The changing population of viable weed seeds in an arable soil. *Weed Res.* 8: 253-256.
- ROBERTS, H. A. (1981). Seed banks in soils. *Adv. Appl. Biol.* 6: 1-55.
- ROBERTS, H. A. (1984). Crop and weed emergence patterns in relation to time of cultivation and rainfall. *Ann. Appl. Biol.* 105: 263-275.
- ROBERTS, H. A. & P. A. DAWKINS (1967). Effect of cultivation on the numbers of viable weed seeds in soil. *Weed Res.* 7: 290-301.
- ROBERTS, H. A. & P. M. FEAST (1972). Fate of seeds of some annual weeds in different depths of cultivated and undisturbed soil. *Weed Res.* 12: 316-324.
- ROBERTS, H. A. & P. M. FEAST (1973). Emergence and longevity of seeds of annual weeds in cultivated and undisturbed soil. *J. Appl. Ecol.* 10: 133-143.

- ROBERTS, H. A. & F. G. STOKES (1966). Studies on the weeds of vegetable crops. VI. Seed populations of soil under commercial cropping. *J. Appl. Ecol.* 3: 181-190.
- ROBERTS, H. A. & M. E. RICKETTS (1979). Quantitative relationships between the weed flora after cultivation and the seed population in the soil. *Weed Res.* 19: 269-275.
- RÖTTELE, M. & W. KOCH (1981). Verteilung von Unkrautsamen im Boden und Konsequenzen für die Bestimmung der Samendichte. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz, Sonderh.* 9: 383-391.
- SCHWEIZER, E. E. & R. L. ZIMDAHL (1984a). Weed seed decline in irrigated soil after six years of continuous corn (*Zea mays*) and herbicide. *Weed Sci.* 32: 76-83.
- SCHWEIZER, E. E. & R. L. ZIMDAHL (1984b). Weed seed decline in irrigated soil after rotation of crops and herbicides. *Weed Sci.* 32: 84-89.
- THOMPSON, K. & J. P. GRIME (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67: 893-921.
- TUTIN, T. G. & al. (éd.) (1964-1980). *Flora europaea*. Cambridge University Press, Cambridge, Vol. 1-5.
- WARWICK, M. A. (1984). Buried seeds in arable soils in Scotland. *Weed Res.* 24: 261-268.
- WHIPPLE, S. A. (1978). The relationship of buried, germinating seeds to vegetation in an old-growth Colorado sub-alpine forest. *Canad. J. Bot.* 56: 1505-1509.
- WILSON, R. G., E. D. KERR & L. A. NELSON (1985). Potential for using weed seed content in the soil to predict future weed problems. *Weed Sci.* 33: 171-175.
- WILSON, B. J. & J. L. SCOTT (1982). Population trends of *Avena fatua* and *Alopecurus myosuroides* on a commercial arable and dairy farm. *Proc. Brit. Crop Prot. Conf. — Weeds:* 619-628.

