

Zeitschrift: Saussurea : journal de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 21 (1990)

Artikel: Mauvaises herbes et flore anthropogène : définitions, concepts et caractéristiques écologiques. I
Autor: Lambelet-Haueter, Catherine
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099106>

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: 17.04.2026

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

Mauvaises herbes et flore anthropogène. I. Définitions, concepts et caractéristiques écologiques

CATHERINE LAMBELET-HAUETER

RÉSUMÉ

LAMBELET-HAUETER, C. (1990). Mauvaises herbes et flore anthropogène. I. Définitions, concepts et caractéristiques écologiques. *Saussurea* 21: 47-73. En français, résumés français et anglais.

"Mauvaise herbe" est un concept populaire subjectif, une plante indésirable là où elle pousse, dont le statut est fluctuant. On ne peut l'attribuer définitivement à une espèce ou même une population. Les tentatives de définition objectives reflètent les préoccupations des malherbologues, qui insistent sur la nuisibilité, ou des biologistes, surtout des généticiens de l'évolution, pour qui les mauvaises herbes ont un certain comportement écologique (lié à l'évolution des espèces en milieu anthropogène). En français, ce type d'espèces a été également dénommé flore adventice, anthropogène ou anthropophile etc. Toutes ces dénominations offrent la difficulté d'avoir été définies de manière diverse. Les espèces anthropogènes ou "weeds" au sens écologique sont la plupart du temps considérées comme un sous-ensemble des espèces colonisatrices, soit des "généralistes" à la stratégie évolutive opportuniste. Cependant, la stabilité de certains écosystèmes anthropogènes peut conduire des populations locales vers la spécialisation, souvent de manière très poussée. Quelques auteurs ont donc préféré décrire des ensembles génétiques d'espèces apparentées, dont les caractéristiques se modifient le long d'un gradient écologique qui va des milieux naturels au plus artificiels. Mais l'influence humaine sur le milieu et la distribution des espèces a des effets tellement divers et parfois si opposés qu'il semble impossible de définir un lot de caractéristiques génétiques et éco-physiologiques commun à ce groupe d'espèces. On s'achemine aujourd'hui vers la description de tendances ou de groupes particuliers.

ABSTRACT

LAMBELET-HAUETER, C. (1990). Weeds and synanthropic flora: I. Definitions, concepts and ecological characters. *Saussurea* 21: 47-73. In French, French and English abstracts

In popular language a weed is a plant that grows in a place where it is not wanted. This word cannot be attributed to a particular species or plant population. As a concept, it is subjective, and the attempts to give it an objective definition merely reflect the specific preoccupations of different professionals. Thus, weed specialists insist on the pest aspect whereas biologists, and in particular evolutionary geneticists, stress the ecological aspects, in relation to the evolution of species in man-made habitats. These unwanted vegetation types are referred to variously as adventitious, anthropophile or anthropogenic flora. These expressions are problematic in that they all have different definitions. In the ecological sense, weeds are usually considered to be a subgroup of the so-called colonizers or ubiquitous, which settle in disturbed places by using opportunistic evolutionary strategies. However, certain man-made ecosystems are so stable that they can lead local populations to a high degree of specialization. For this reason certain authors have

chosen to describe genetic units of related species, the characteristics of which change following an ecological gradient which ranges from natural to extremely modified artificial types of habitat. But man's impact on nature and on the distribution of species can be so diverse, and its consequences sometimes so contradictory, that it appears to be virtually impossible to define a common fund of genetical and eco-physiological characters shared by this group of plants. Accordingly, the current trend among scientists is to describe particular plant groups.

Introduction

Cet article résume les définitions et concepts qui tournent autour du terme de "mauvaise herbe", ainsi que les caractéristiques liées à ce groupe de plantes. Dans une deuxième partie, les différentes catégories et classifications concernant mauvaises herbes et flore anthropogène seront décrites, en soulignant les nombreuses différences entre auteurs et les confusions qui en résultent.

Pour introduire un tel sujet, il semble indiqué de citer la savoureuse phrase de HOLZNER (1982): "It is as difficult to define the term "weed" to a scientist as it is to explain to a farmer why it should be necessary to define a "weed" at all". Beaucoup d'efforts ont été consacrés par les scientifiques pour tenter de définir objectivement cette catégorie de plantes. Lorsqu'on parcourt toute cette littérature, on est bien loin d'aboutir à une idée claire sur le sujet, tant la confusion est grande entre les différents auteurs. Sans compter tous ceux qui utilisent le terme sans le définir, laissant le soin au lecteur de s'y retrouver.

Les mauvaises herbes sont un sujet de préoccupation pour de nombreuses personnes, d'intérêts et de professions très divers. Jardiniers, agriculteurs, techniciens agricoles, agronomes, industriels de la chimie, botanistes ou généticiens, tous ont une perception différente de ces plantes. La notion ne vient d'ailleurs pas des milieux scientifiques, mais est sans doute née avec l'agriculture. C'est pourquoi, suivant le milieu concerné, l'idée que l'on se fait de la "mauvaise herbe" varie beaucoup.

Chez les scientifiques, on sous-entend généralement que ces plantes font partie des espèces colonisatrices ou de la flore dite anthropogène (entre autres termes). Les définitions et la description des caractéristiques de telles catégories posent également un problème, leurs rapports avec les mauvaises herbes étant difficiles à cerner précisément. C'est pourquoi une mise au point semble nécessaire et ne saurait se limiter uniquement à ce que l'on dénomme "mauvaises herbes".

Les mauvaises herbes: définitions et concepts

Parmi les nombreuses définitions données dans la littérature, on distingue essentiellement trois grands concepts désignés par le terme de "mauvaises herbes".

1. Le concept populaire: un statut fluctuant

A la base, mauvaise herbe, dans toutes les langues, est un "concept populaire" (HAMEL & DANSEREAU, 1949), sans rapport avec une quelconque réalité biologique. Dans son sens premier, il désigne sans ambiguïté une "plante indésirable", "a plant growing where it is not wanted", selon la définition la plus simple (HILL, 1977). Ce terme est par essence purement subjectif, ce qui est souligné dans de nombreuses définitions (tableau 1). Il ne pose pas de problèmes dans l'usage courant, ceux-ci survenant lorsqu'on tente de le définir plus précisément.

La subjectivité du sens usuel est soulignée par MONTÉGUT (1984): "Si le terme de mauvaise herbe n'est pas équivoque, c'est le critère qui permet d'en décider pour une

plante qui pose un problème lié à la subjectivité de la décision". De plus, il ne peut être appliqué définitivement à une espèce donnée: "The weediness of a plant species differs not only from area to area and from person to person, but also from year to year" (HOLZNER, 1982)... et même de saison en saison, ajoute MONTÉGUT (1984): "... tout au long du cycle de développement d'une plante, certaines espèces précoces et de cycle court ne sont nuisibles qu'au début du cycle; d'autres, plus tardives, n'ont aucune influence sur le rendement, mais sont préjudiciables au moment de la récolte".

La nature même du concept populaire original n'a donc rien à voir avec des critères scientifiques objectifs, comme le précise très bien STEARN, cité par KING (1966): "Taken as a whole, weeds are not so much a botanical as a human psychological category within the plant kingdom, for a weed is simply a plant which in a particular place at a particular time arouses human dislike and attempts are made at its eradication or control". En résumé: "Strictly speaking, they are no species of weeds" (MÜNSCHER, 1955).

Les généticiens assombrissent encore le tableau, puisque, dans une population donnée, "both weedy and non-weedy races of the same species coexist" (Mc NEILL, 1976). Ceci souligne en fait l'extrême complexité des faits, et les imbrications entre taxonomie et génétique (voir plus loin).

Les définitions qui s'éloignent du concept populaire, que tous gardent plus ou moins à l'esprit tout en le limitant, vont essentiellement dans deux directions:

- celle des "économistes" (agronomes, techniciens agricoles, etc.) qui insistent sur le caractère indésirable. Parfois à tel point, que des "amateurs enthousiastes", comme les définissent HARLAN & DE WET (1965), ont par réaction défini la mauvaise herbe comme "a plant whose virtues have not yet been discovered" (EMERSON, cité par HARLAN & DE WET, 1965). Autres exemples, KING (1951) s'exclame: "Weeds have always been condemned without a fair trial" et WRIGHT (1972) s'attache à rechercher leurs qualités. Ces réactions sont compréhensibles, car la conception de la mauvaise herbe englobe parfois toute plante dont l'utilité n'est pas manifeste. On peut lire par exemple chez CAPUTA (1984): "On distingue habituellement dans la composition des prairies permanentes les 3 groupes de plantes suivantes: les graminées, les légumineuses et les autres plantes désignées parfois aussi sous le terme de "mauvaises herbes";
- celle des malherbologues "scientifiques" (biologistes, généticiens, etc.) que dérange l'absence de critère objectif pour définir ces plantes. Ce problème de définition a une autre source: en anglais, les termes "weeds" et "weedy" ne se recoupent pas en général, le deuxième ayant une connotation nettement plus écologique. "The disadvantage of the definition [le concept populaire] is that it does not fully allow for the concept of what is generally called weediness" (HILL, 1977). Ceci ajoute encore à la confusion dans les définitions en langue anglaise.

Il n'en reste pas moins que le concept populaire est le plus répandu et qu'il demeure subjectif. C'est pourquoi l'on pourrait adopter pour le définir la phrase de SALISBURY (1961): "a plant growing where we do not want it" (une plante indésirable là où elle pousse), auteur qui doute fort justement de la possibilité d'aller plus loin. Et l'on pourrait conclure avec GODINHO (1984): "l'absence d'un critère sûr n'invalide en rien la définition et n'apporte aucune confusion, la décision pouvant être subjective".

2. *Le concept économique: la nuisibilité*

Les agronomes et techniciens agricoles s'occupant de malherbologie (en anglais: weed science, en allemand: Herbologie) ont tendance à limiter la définition à la notion de nuisibilité (voir tableau 1). Ces définitions, attentives aux intérêts humains, procèdent du "phénomène dialectique de l'utile et du nuisible" (MATHON, 1981), dont les frontières sont floues. "One man's weed is another man's crop", dit par exemple HARLAN (1975). Selon le contexte (historique, économique, culturel), une même espèce se révèle parfois utile, parfois nuisible. On en trouve des exemples chez EVANS & WEIR (1981), HARDT (1986), LITTLE (1983), ou MERKENSCHLAGER (1924). Soulignant la relativité du terme "nuisible", WEBER, (1961) pense qu'il faut plutôt dire que les mauvaises herbes s'opposent aux efforts humains.

Malgré cette difficulté, EGGERS & NIEMANN (1980) tiennent à limiter la notion de "Unkraut" à une signification purement économique. Selon eux, une définition trop large peut induire le public en erreur et fausser la compréhension des mesures de lutte telles qu'envisagées actuellement (lutte intégrée, seuils de tolérance, etc.). Le concept populaire ne correspond plus à l'idée que l'on doit se faire aujourd'hui à propos d'une flore menacée en partie par l'intensification des techniques agricoles. Il faut donc l'abandonner. (NB: en Allemagne fédérale, la loi sur la protection de la nature stipule que toute plante poussant spontanément ne peut être détruite sans raison valable). Dans la littérature allemande, l'aspect floristique des "mauvaises herbes" tend à être pris en compte par des termes tels que "Ackerflora", "Ackerwildkräuter" (HOFMEISTER & GARVE, 1986). Cette optique reste encore limitée en grande partie à ce pays.

Les définitions économiques varient cependant notablement quant aux limites à attribuer à ce concept. Certains restreignent leurs mauvaises herbes aux espaces cultivés, avec parfois des extensions aux prairies et pâtures, aux forêts exploitées (ADAMS & BAKER, 1962; CAMPBELL, 1923; EGGERS & NIEMANN, 1980; HABAULT, 1983; MOORE, 1954; RADEMACHER, 1948). D'autres y incluent toutes les activités humaines (EWRS, 1976; FRYER & CHANCELLOR, 1970). Dans cette conception, sont considérées comme mauvaises herbes toutes les plantes gênantes ou destructrices dans les espaces aménagés et entretenus par l'homme (p. ex. celles qui s'installent dans le ballast des talus de chemin de fer). HOLZNER (1982) souligne que cette extension de la notion est récente et provient de l'impact toujours plus important de l'homme sur son environnement. Alors qu'autrefois on ne parlait de mauvaises herbes qu'à propos des espaces cultivés labourés (espèces messicoles), il existe aujourd'hui des "weeds of right of way, water weeds, forestry weeds" et même "environmental weeds".

Quelques auteurs sont allés encore plus loin, comme MUZIK (1970) dans une définition originale: "A weed in the broadest sense may be considered as an organism that diverts energy from a direction desired by man". L'organisme en question peut être autre chose qu'une plante et la notion devient alors très philosophique. HARLAN & DE WET (1965) ont même écrit avec humour: "Man is the first and primary weed under whose influence all other weeds have evolved". Néanmoins, de telles digressions paraissent exagérées à ceux qui veulent limiter la définition au règne végétal (EWRS, 1976; GODINHO, 1984; HOLZNER, 1982).

La définition des critères de nuisibilité pose bien sûr problème. La plupart veulent exclure la végétation trop proche des milieux naturels (pour eux, il n'y a donc pas de mauvaises herbes rudérales ou environnementales), car la définition de la nuisibilité y est trop aléatoire. Dans les cultures en revanche, elle est plus ou moins mesurable selon des critères monétaires. Mais le simple fait de détecter une mauvaise herbe dans un champ ne rend pas celle-ci nuisible, encore faut-il évaluer cette nuisibilité selon le contexte particulier, local et momentané (EGGERS & NIEMANN, 1980). Bien qu'elle se veuille objective en

termes de gestion agricole, la notion reste donc assez relative. Pour l'évaluer, on considère aujourd'hui plutôt l'ensemble de la biomasse des espèces d'un champ que des individus isolés. C'est la baisse de rendement qui fait foi dans la plupart des cas, mais les modèles pour la déterminer en sont encore au stade expérimental. Dans le cadre devenu très actuel d'une agriculture plus respectueuse de l'environnement, d'autres critères entrent en considération (voir HANF, 1985). L'établissement de seuils de tolérance (c'est-à-dire l'évaluation de la densité maximale d'une espèce tolérée par la culture sans baisse de rendement monétaire) peut constituer une des nouvelles façons d'envisager la nuisibilité en termes plus objectifs. Cette approche reste pour le moment limitée à des espèces particulières, et donc des infestations presque monospécifiques, dans des systèmes très intensifs.

Cette vision moderne de la nuisibilité des mauvaises herbes conduit par exemple VAN DER ZWEEP (1979) à distinguer entre une approche collective et une approche individuelle, alors que l'EWRS (1976) tient à regrouper ces deux aspects.

A la lecture du tableau 1, on constate que la séparation entre définitions subjectives et économiques est parfois vague (EWRS, 1976; FRYER & CHANCELLOR, 1970; HAMEL & DANSEREAU, 1949; VAN DER ZWEEP, 1979). Les définitions subjectives trop précises rejoignent celles où la notion de nuisibilité est prise dans un sens très large. D'ailleurs, la plupart des auteurs regroupent les concepts populaire et économique sous une seule rubrique. Or ils ne sont pas équivalents, le critère économique restreignant le concept populaire. En effet, dans la catégorie des mauvaises herbes "l'on doit aussi y inclure toute plante causant quelque désagrément à l'homme, concurrentes des plantes cultivées, ... celles qui donnent asile à des maladies cryptogamiques, ... ou à des insectes nuisibles, ... les plantes toxiques... ou dont la seule présence est indésirable" (HAMEL & DANSEREAU, 1949).

3. *Le concept écologique: "the weediness"*

Les milieux scientifiques (botanistes, écologistes, généticiens, etc.) sont gênés par la subjectivité des notions populaire ou économique (voir plus haut) et se font de la mauvaise herbe une idée plus écologique qui cadre mal avec elles. C'est HARLAN (1975) qui nous semble exprimer le mieux son "malaise" à cet égard: "The professional weed men are all of the same mind and emphasize the unwanted qualities of weeds. This is understandable since their profession deals with control and eradication. Ecologists take a broader view of weeds... two basic themes to an understanding of weeds emerge: 1) a weed has certain characteristic ecological attributes and 2) it is frequently unwanted because of these characteristics... It is true that weeds are frequently unwanted but that is not what make them weeds". Le problème paraît ici posé à l'envers, car la notion populaire "weeds" ou mauvaise herbe date d'avant l'opinion des scientifiques. Mais plusieurs auteurs, à l'instar de ROBERTS (1982) notent que: "By definition, any plant species can be a weed. The more obvious and recognizable weeds however tend to have in common certain characters that are responsible for their widespread and troublesome occurrence... they tend to be competitive and adaptable, capable of exploiting habitats created or modified by man". On trouve déjà la même idée chez HAMEL & DANSEREAU (1949).

Suivant ce raisonnement, de nombreux auteurs ont donc adopté toutes sortes de définitions (tableau 1). La notion écologique s'y retrouve sous les termes de "artefacts" (ANDERSON, 1952), de "mimic" (HAMMERTON, 1968), de milieu profondément (HARPER, 1944) ou constamment (BAKER, 1965) bouleversé par l'homme, d'habitats agricoles (HAMMERTON, 1968), d'environnement modifié (MUZIK, 1970), de successions secondaires dont les mauvaises herbes sont les pionniers (BUNTING, 1960) ou même de stations naturelles envahies par des espèces étrangères (AESCHIMANN, 1983).

Tableau 1. — Définitions courantes des mauvaises herbes.

A. Concept populaire

- "A weed is an unwanted plant" (ANON., 1960, Encyclopedia Britannica).
- "Any useless or troublesome plant" (GRAY, 1879).
- "A plant in the wrong place" (BUNTING, 1960).
- "Any plant growing where it is not wanted" (HILL, 1977).
- "...can only be characterised as a plant growing where we do not want it" (SALISBURY, 1961).
- "Weeds are plants growing in places where man does not want them to grow (EVERIST, 1968).
- "A plant which is detrimental to man's interest, displeasing or of no evident value" (STEVENS, 1924).
- "Weeds are those plants... which grow where they are not wanted, usually where it is desired that something else should grow" (MUENSCHER, 1955).
- "Plante herbacée ou par extension ligneuse qui, à l'endroit où elle se trouve, est indésirable" (DEY-SAMARD, 1982).
- "Toute plante causant quelque désagrément à l'homme..." (HAMEL & DANSEREAU, 1949).
- "Une plante qui croît là où l'homme ne veut pas qu'elle pousse..." (FRANKTON & MULLIGAN, 1976).

B. Définitions économiques

- "A weed is an independent plant whose species is persistently obnoxious on cultivation area" (CAMPBELL, 1923).
- "Any plant or vegetation, excluding fungi, interfering with the objectives of people" (EWRS, 1976).
- "A plant which interferes with man's utilization of land for a specific purpose" (MOORE, 1954).
- "Plants only become known as weeds when they interfere with man activities and interests" (FRYER & CHANCELLOR, 1970).
- "Those herbs, shrubs, woody climbers or trees of an obnoxious or less immediately useful character which may compete directly with crop plants or unpoorish fallow or pasture" (ADAMS & BAKER, 1962).
- "Weeds are plants pests of agricultural and other managed ecosystems, regardless of their geographical origin. They reduce the value of these systems" (BAZZAZ, 1985).
- "Weeds: the entire vegetation interfering at a specific locality with the objectives of the manager. Weed: plant species of which individuals occur at locations where they interfere with the objectives of the manager" (VAN DER ZWEEP, 1979, traduit par HOLZNER, 1982).
- "Unkraüter sind, wirtschaftlich gesehen, Pflanzen die unerwünschterweise auf Kulturland wachsen und dort mehr Schaden als Nutzen verursachen" (RADEMACHER, 1948).
- "Wildwachsende Pflanzenarten, die auf dem Kulturland einen Schaden verursachen, sind Unkraüter" (EGGERS & NIEMANN, 1980).
- "Unkraüter sind Pflanzen, die mehr schaden als nützen" (KOCH & HURLE, 1978).
- "Les mauvaises herbes sont l'ensemble des plantes qui entrent en compétition avec les espèces cultivées par l'homme" (HABAULT, 1983).

C. Définitions écologiques

- "Espèces cultivées involontairement" (DE CANDOLLE, 1855).
- "Many of our weeds and crops are... artefacts. They are borne on dumpheaps and patches of open, more or less eroded soil which man creates" (ANDERSON, 1952).
- "Weeds are plants that thrive best in an environment disturbed by man" (MUZIK, 1970).
- "A plant that grows spontaneously in an habitat that has been greatly modified by human action" (HARPER, 1944).
- "A plant is a weed if, in any specified geographical area, its population grows entirely or predominantly in situations markedly disturbed by man (without of course being deliberately cultivated plants) (BAKER, 1965).
- "Weeds are plants adapted to agricultural habitats... The successful weed is also a mimic" (HAMMERTON, 1968).
- "Organisms become... true weeds when they become adapted to the permanently disturbed man-made habitat" (DE WET, 1966).
- "Any species which has a particular ability to take advantage of human disturbance and spread as a result of it" (STEBBINS, 1965).

Tableau 1 (suite). — Définitions courantes des mauvaises herbes.

- "Biologisch gesehen sind die Unkräuter Pflanzen die gesellschaftsbildend mit den Nutzpflanzen auftreten, deren Kultur für sie erträglich, förderlich oder sogar lebensnotwendig ist" (RADEMACHER, 1948).
- "Les mauvaises herbes sont toutes les espèces colonisatrices ou pionnières qui vivent spontanément soit dans des successions secondaires, obligatoirement ou facultativement, soit dans des stations naturelles qui leur sont étrangères, grâce à l'introduction humaine" (AESCHIMANN, 1983).

D. Définitions mixtes

- "A weed may be defined as a generally unwanted organism that thrive best in habitats disturbed by man" (HARLAN & DE WET, 1965).
- "Plants adapted to man-made habitats and interfering with human activities" (HOLZNER, 1978).
- "Weeds are the unwanted, uncsciously selected reciprocals of intensive agriculture" (YOUNG & EVANS, 1976).
- "A weed is a plant that does more harm than good and has the habit of encroaching where it is not wanted" (RHOADS, 1983).
- "Zu den Unkräutern werden solche Pflanzenarten gezählt, denen die Wachstumsbedidgungen auf dem vom Menschen geschaffenen Kulturland in besonderem Masse erträglich oder gar förderlich sind, ohne dass sie dort von Nutzen wären" (KOCH, 1970).

Ces "écologistes" sont critiqués par HOLZNER (1982) parce qu'ils ne voient les mauvaises herbes qu'en tant que colonisateurs des milieux artificialisés. En fait, ils ont récupéré le terme "weeds" pour l'appliquer à des organismes en général désignés comme "weedy", dans le sens de DE WET (1966): "Organisms become weedy when they start to compete with man for the habitat he is creating for himself". Les définitions écologiques sont le fait d'auteurs, souvent des généticiens, qui s'intéressent à la stratégie évolutionnaire des plantes colonisatrices dans les successions secondaires, par opposition aux plantes des milieux climaciques. Cette "récupération" trouve en grande partie sa source dans leur enthousiasme. "Weeds have a unique and fascinating role in evolutionary studies" s'exclame Mc NEILL (1976). "No other organisms... pose so many interesting questions. These questions relate mainly to the biological features which enable certain species to be successful as weeds, and other not". De là à donner le nom de "weeds" à ces organismes, il n'y a qu'un pas, franchi par beaucoup.

Les mauvaises herbes ayant longtemps été considérées comme un sujet impropre aux études biologiques (HARPER, 1960), EVERIST (1968) est heureux que cette attitude se soit modifiée: "Even some professors of botany are now aware that weeds are only plants and therefore respectable enough to be studied by graduate students without exposing them to the risk of contamination by "applied science". HARLAN & DE WET (1965) se réjouissent également d'une telle évolution et du changement de définition qu'il entraîne, l'ancienne étant inadéquate: "a weed may still be unwanted but more importantly a weed has come to mean something that has a certain kind of ecological behaviour". Les définitions écologiques sont ainsi plus objectives et correspondraient donc à une prise en charge du problème par les sciences fondamentales. Peut-être sont-elles aussi issues d'une volonté, consciente ou inconsciente, de se distancer de ces fameuses "sciences appliquées", dont la définition des mauvaises herbes était par trop subjective! Certains, comme BAKER (1965), sont cependant pleinement conscients des limites de leur définition, l'utilisant faute de disposer d'un autre terme adéquat.

4. Définitions mixtes

Pour terminer, on trouve également dans la littérature des définitions tentant de concilier les concepts écologiques et économiques (tableau 1). Ces définitions mixtes ne font qu'ajouter à la confusion, néanmoins elles ont le mérite de souligner que le statut des mauvaises herbes est effectivement ambigu. Car cette notion de plantes indésirables, voire nuisibles, est certainement née avec le développement de l'agriculture. Et c'est justement celle-ci qui crée, à une échelle toujours plus grande, les milieux artificiels et instables offrant à des plantes l'occasion de se développer parfois massivement. Par conséquent, l'opinion de HANF (1985) est une conception très généralement partagée: "Dabei handelt es sich um Wildpflanzen, die sich in Verbreitung und Lebensweise an die wechselnden Verhältnisse des bearbeiteten Bodens angepasst haben und bei mehr oder weniger starkem Auftreten die vom Menschen angelegten und im bestimmten Zustand gewünschten Kulturen im Wachstum beeinträchtigen... oder nur den ästhetischen Anblick stören (op. cit p. 780). C'est pourquoi BAKER (1972a) dénomme en définitive les mauvaises herbes des "unvited guests", des hôtes qui se sont invités eux-mêmes à la fête! C'est pourquoi aussi de nombreux auteurs de définitions objectives parlent souvent de "world's worst weeds", "more obvious weeds", "most successful weeds", etc.

Les caractéristiques écologiques des mauvaises herbes

1. Les mauvaises herbes, une création humaine

Les auteurs des définitions écologiques s'attachent donc à établir les caractéristiques écologiques communes aux mauvaises herbes en tant que catégorie biologique. Leurs définitions ne concordent pas mais deux idées principales les sous-tendent:

- 1) la connexion entre mauvaises herbes ("weeds") et habitats anthropogènes ("man-made"), c'est-à-dire un milieu artificialisé, perturbé, remodelé, profondément modifié par l'activité humaine;
- 2) la création de nouvelles entités génotypiques par évolution dans ces nouveaux milieux: nouvelles espèces ou races, nouveaux écotypes, etc. L'origine de ces entités est souvent perdue.

HARLAN (1975), lorsqu'il parle de l'impact de l'homme sur son environnement, résume très bien l'idée générale: "The results has been the evolution of new plants adapted to new ecological niches. There are what we call weeds". L'influence des activités humaines est ici au centre du débat. Elle a produit des changements considérables sur le milieu naturel et l'évolution de la végétation déjà bien avant l'apparition de l'agriculture (SAUER, 1947) et ne fait que croître. Les principaux types d'intervention humaine sont exposés chez BAZZAZ (1983). La création d'une flore anthropogène est loin d'être un phénomène anecdotique: "Unconsciously as well as deliberately, man carries whole floras around the globe with him, ... he now lives surrounded by transported landscapes, our commonest every day plants have been transformed by their long association with us so that many roadside and dooryard plants are artefacts. An artefact, by definition, is something produced by man... That is what many of our crops and weeds really are", écrit ANDERSON (1952), qui insiste sur la dépendance de ces plantes vis-à-vis de l'homme. ZOHARY (1973) résume à propos du Moyen-Orient l'aboutissement de cette évolution: "Man has introduced here floristic and distributional changes that in their magnitude far exceed those caused by, say, Pleistocene climatic changes". Le même auteur (ZOHARY, 1983) va ainsi jusqu'à diviser l'histoire de la végétation en trois périodes

différant dans le degré atteint par l'influence humaine: une ère préségétale, une ère ségétale et une ère néoségétale.

Etroitement liée aux 2 idées citées plus haut apparaît donc aussi la notion de déplacement, de migration: d'un habitat primaire vers un habitat secondaire ou d'une région à l'autre du globe, phénomène dénommé aussi invasion (BAKER, 1985). Ces migrations provoquées par l'homme constituent autant d'occasions d'accélération du processus anthropogène par des mélanges renouvelés de végétation et la colonisation de nouveaux espaces.

2. La flore anthropogène et les espèces colonisatrices

Dans l'acceptation usuelle, notamment pour HAMEL & DANSEREAU (1949), HUGUET DEL VILLAR (1929) ou ZOHARY (1983), la végétation *anthropogène* est celle qui colonise les milieux artificialisés ou les successions secondaires par opposition à la flore des milieux primaires. Dans certaines acceptations, anthropogène est un équivalent de l'anglais "weedy" (voir plus haut la définition de DE WET, 1966). Cette correspondance est valable pour les auteurs anglophones qui ne confondent pas "weedy" et "weeds". Par contre, "weeds" au sens écologique n'est pas l'équivalent de *flore anthropogène*, car il subsiste un problème à propos des plantes cultivées (à l'état cultivé). Pour BAKER (1985), la flore anthropogène ("weedy") se décompose en "weeds" et "crops". Pour DE WET (1981), elle comprend les espèces *pionnières* des milieux ouverts capables de coloniser les milieux artificialisés, bouleversés par l'homme, les *mauvaises herbes* ("weeds" au sens écologique) et les espèces *domestiquées* ("domesticates"). Néanmoins, il précise que certaines "weeds" et de nombreuses "domesticates" ne sont plus "weedy", ayant perdu leur capacité à résister aux perturbations continues du milieu. Quant aux auteurs qui utilisent le terme anthropogène, ils incluent, à l'exception de HAMEL & DANSEREAU (1949), les plantes cultivées puisqu'ils opposent ce terme à primaire (non touché par l'homme). Anthropogène et secondaire peuvent donc dans la plupart des cas être considérés comme synonymes.

Dans l'esprit de beaucoup, la flore anthropogène et les mauvaises herbes au sens écologique constituent un sous-ensemble des *plantes colonisatrices* ou *pionnières*. Les définitions concernant ces plantes sont également loin d'être uniformes. BAZZAZ (1985) définit ainsi les "colonizers": "Species that enter unoccupied or sparsely occupied habitats". DE WET (1981) désigne sous le nom de pionnières les espèces colonisant les milieux perturbés, naturellement ou artificiellement. ERDTMANN (1965) les qualifie quant à lui d'espèces *apokrates* ("Apokraten" par opposition à "Statokraten"), espèces des milieux ouverts, pour lesquelles compte surtout l'absence de concurrence. Que l'espèce devienne ensuite anthropogène (anthropophile chez cet auteur) dépend de l'historique de son évolution. Chez BROWN & MARSHALL (1981), on trouve une opinion assez différente: "Colonizing plant species are those who can readily establish populations in an area or habitat different from their origin. Successful colonizing species... include the world's major weeds". Pour GWYNE & MURRAY (1985): "Weed species are in general extremely competitive, aggressive colonizers and have the ability to adapt to various environments". Quant à BAKER (1985), il déclare simplement: "Most colonizing plants are weeds".

La définition de BROWN & MARSHALL (1981) souligne les confusions fréquentes entre espèces colonisatrices ("colonizers") et les *envahisseurs* ("invaders"), ces notions étant souvent définies de manière différente dans un même ouvrage. Par exemple, l'envahisseur de BARRETT & RICHARDSON (1986) est une espèce connaissant une rapide extension de sa population dans une région où elle est introduite accidentellement. Pour BAZZAZ (1985) par contre, il s'agit de plantes pénétrant dans une végétation plus ou moins préservée, puis bouleversant ou dominant complètement celle-ci. Quant à

PIMENTEL (1985), il considère quant à lui les envahisseurs comme des synonymes des mauvaises herbes, c'est-à-dire comme toutes les espèces, autres que les plantes cultivées, établies dans des écosystèmes gérés par l'homme.

Par commodité, et parce que cela correspond à la majorité des cas, nous considérons dans la suite de ce travail l'adjectif anthropogène comme un équivalent du terme anglais "weedy", sauf dans le cas de la flore anthropogène (qui comprend les plantes cultivées).

3. Aspects génétiques et phénotypiques des espèces anthropogènes

Les caractéristiques des mauvaises herbes, au sens écologique, confondues parfois avec celles des espèces colonisatrices, sont définies, ainsi que la stratégie évolutionnaire qui les détermine, dans les travaux de ANDERSON (1952), BAKER (1955, 1965, 1972a et b, 1974 et 1985), BARRETT (1982), BROWN & MARSHALL (1981), DE WET (1966), DE WET & HARLAN (1975), GRANT (1967), HARLAN (1975), HARLAN & DE WET (1965), SALISBURY (1961), YOUNG & EVANS (1976) ainsi que dans l'ouvrage collectif abondamment repris et cité de BAKER & STEBBINS (1965). Une synthèse des idées actuelles accompagnée de nombreuses références se trouve chez BAZZAZ (1985), BARRETT & RICHARDSON (1986), OKA & MORISHIMA (1982) ou RICE & JAIN (1985).

La palette des espèces considérées comme des mauvaises herbes offre une gamme si vaste de caractéristiques écologiques qu'il semble d'emblée très difficile de les regrouper sous une seule étiquette. Les auteurs cités ont cependant tenté de synthétiser les tendances communes à de nombreuses d'entre elles. Les traits principaux des mauvaises herbes au sens écologique sont résumés ci-dessous.

A. Génotype multiprogrammé et stratégie évolutive opportuniste

BAKER (1965), dans un travail constamment cité en référence par la suite, attribue aux espèces anthropogènes, surtout aux plus envahissantes, la possession d'un *génotype multiprogrammé* ("general-purpose-genotype"), préadapté à toute une gamme de conditions environnementales. L'important, pour ces espèces, est l'adaptation à des milieux bouleversés, variés, instables et très diversifiés. Cela correspond à une stratégie évolutive de type r (rudéral) selon le modèle de Mc ARTHUR & WILSON (1967) ou au pôle r du modèle en triangle de GRIME (1977) et à la colonisation de milieux ouverts. Dans de telles conditions, les limitations édaphiques ou climatiques du milieu sont moins cruciales que la faiblesse de la concurrence entre plantes.

Pour BAKER (1972a), les espèces anthropogènes (qui sont pour lui des colonisatrices) ont développé une stratégie évolutive opportuniste basée sur le maintien par autogamie ou apomixie du génotype multiprogrammé. Il en résulte une adaptation grossière à de nombreux habitats potentiels de type instable et un grand pouvoir colonisateur. Cependant, une évolution vers une stratégie d'adaptation plus fine à des conditions locales, donc vers un plus grand pouvoir compétitif et une perte de souplesse, est toujours possible. Opportunisme et adaptation constituent en fait 2 pôles opposés dans l'évolution des espèces, processus continuels, l'équilibre entre les deux se modifiant en fonction des circonstances.

B. Variabilité génétique

BAKER (1972a) souligne que le génotype multiprogrammé ne présuppose en rien un haut degré de variabilité génétique intraspécifique. Or c'est une idée fort répandue dans la littérature malherbologique. Les travaux de plus en plus nombreux portant sur la

comparaison entre populations d'une même espèce ou d'espèces proches indiquent au contraire une grande diversité en ce domaine. Certaines espèces ne sont représentées à l'échelle de vastes régions que par pratiquement un seul génotype, alors que d'autres exhibent une grande variabilité sur des surfaces limitées. La proportion d'hétérozygotes varie aussi considérablement et n'est pas toujours entièrement corrélée avec la stratégie de la reproduction (voir plus loin). D'un milieu à l'autre, d'une région à l'autre, la situation d'une espèce se modifie, ce qui rend toute généralisation impossible. L'importance de ce facteur a été souvent sous-estimée, surtout au niveau des applications concrètes en malherbologie comme en systématique (BURDON & MARSHALL, 1981; CAVERS, 1985; RAMAKRISHNAN & GUPTA, 1972).

Globalement, la variabilité génétique ne semble cependant pas plus élevée que dans d'autres catégories de plantes. Dans une étude portant sur 113 taxa, HAMRICK & al. (1979) constatent effectivement une progression du niveau moyen de la variabilité génétique des espèces endémiques aux espèces à répartition régionale. Mais ce niveau diminue ensuite chez les espèces ubiquistes, parmi lesquelles on recense une forte proportion de mauvaises herbes classiques. En outre, les espèces anthropogènes colonisant les premières étapes de successions secondaires sont moins variables que les espèces des stades ultérieurs. En terme de stratégie évolutive, l'exemple cité contredit le modèle de GRIME (1977), qui suppose une baisse de la variabilité lorsqu'on s'éloigne du pôle rudéral. Ce modèle a donc été revu par WHITTAKER en tenant compte du facteur temporel, qui modifie en fait la direction de l'évolution (PEET & al., 1983). Selon cette rectification, le stress, par exemple sous la forme du piétinement dans des herbages ou d'incendies répétés dans des forêts, s'il a un effet effectivement dépressif dans un premier temps sur la variabilité génétique, semble au contraire l'amplifier s'il s'intègre dans un système durable et constant. Il devient alors un élément stabilisateur supprimant partiellement les effets de la compétition. La position d'une espèce dans le modèle en triangle, entre les 3 pôles (rudéral — stress — compétition), ne semble donc pas non plus permettre de tirer des conclusions immédiates sur son niveau de variabilité génétique.

La variabilité génétique est en effet sous l'influence de nombreux facteurs aux effets imbriqués. Le système de reproduction n'en est qu'un des aspects et est lui-même soumis à d'autres influences. D'après BARRETT (1982), le niveau moyen de variabilité génétique des mauvaises herbes colonisatrices est déterminé par:

- *l'effet de fondation* ("founder effect"), lui-même influencé par le nombre et le type des immigrants;
- *la dérive génétique* ("genetic drift"), qui dépend de l'effet d'entonnoir ("bottleneck effect") pendant les phases d'établissement et d'une éventuelle augmentation de la pression de sélection humaine;
- *l'âge et la taille de la population* considérée;
- *le taux de reproduction sexuée*;
- *le système de reproduction sexuée* (taux d'autogamie);
- *les possibilités d'hybridation* éventuelle, avec d'autres populations ou d'autres taxa;
- *l'hétérogénéité de l'environnement*, déterminée par les modifications spatiales et temporelles de l'habitat et donc le plus souvent par le degré d'intensité des activités humaines.

C. Plasticité phénotypique

Une des principales qualités attribuées aux espèces anthropogènes est leur grande plasticité phénotypique, dont de nombreux exemples sont décrits. Ce terme recouvre tout

changement survenu dans un phénotype par suite de variations de l'environnement (BRADSHAW, 1973). Non seulement la plante elle-même manifeste une grande souplesse en ajustant sa morphologie et sa physiologie aux conditions extérieures, mais de plus sa progéniture, surtout dans le cas de semences, peut en subir les conséquences. A propos de cette *induction maternelle* ("maternal effect"), on peut consulter par exemple ETKIN (1982), FACCINI & al. (1985), TERASAWA & al. (1982) ou GUTTERMAN (1980) pour une revue sur le sujet. Chez BRADSHAW (1965, 1973), HARPER & GAJIC (1961) ou KUIPER & KUIPER (1988), on trouve des analyses et des exemples de plasticité phénotypique. TAYLOR & AARSSSEN (1988) suggèrent néanmoins dans le cas qu'ils ont étudié (*Agropyron repens*) que la plasticité phénotypique (plus élevée dans des prairies âgées que récemmentensemencées) serait plutôt le résultat d'une spécialisation de l'espèce que d'une préadaptation au milieu.

La plasticité phénotypique semble quoi qu'il en soit un caractère adaptatif, héréditaire et sujet à sélection. On ne sait dans quelle mesure elle se substitue parfois à d'autres stratégies d'adaptation. Il apparaît, au vu d'expérimentations récentes, que les variations de l'environnement et les nouveaux habitats offerts aux colonisateurs produisent des réponses parallèles à la fois au niveau du polymorphisme et de la plasticité phénotypique (BROWN & MARSHALL, 1981).

D. Souplesse de la stratégie de la reproduction

Le génotype multiprogrammé est obtenu d'après BAKER (1965) par capture d'un effet d'heterosis favorable, sorte de "jack-pot génétique" qu'il faut gagner pour accéder au statut de "successful weed". Pour le perpétuer, les possibilités sont multiples et BAKER (1965) recense des exemples:

- de reproduction végétative (formation de clones);
- d'allopolypléidie (par croisement d'espèces ou races proches);
- d'apomixie (production de graines sans fertilisation);
- d'autogamie (haut degré d'autogamie associé à un petit nombre de chromosomes).

L'avantage de telles stratégies, particulièrement de l'apomixie, saute aux yeux durant la phase d'établissement d'une espèce, à cause de l'effet de fondation (BAKER, 1974). Ainsi même avec un tout petit nombre de propagules introduits, l'espèce peut se multiplier rapidement (phase opportuniste). Mais par la suite, ces stratégies peuvent se révéler désavantageuses, voire catastrophiques, en perpétuant une base génétique étroite (BARRETT & RICHARDSON, 1986) et en fragilisant la population par rapport à des variations de l'habitat ou à des maladies et parasites (BURDON & MARSHALL, 1981). Selon le contexte, la survie même de l'espèce peut se trouver compromise avec le temps (phase d'adaptation).

Or, chez de nombreuses espèces considérées comme essentiellement autogames, voire apomictes comme l'agrégat *Taraxacum officinale*, plusieurs expérimentations ont mis en évidence une certaine souplesse du système de reproduction. Un certain pourcentage d'individus dans une population donnée produit des recombinants (voir par exemple ALLARD, 1965; DOLL, 1983; SOLBRIG, 1971; THILL & CALLIHAN, 1983; VALENTINE & RICHARDS, 1967). Ce pourcentage est faible (quelques %) mais suffisant pour garantir la survie de quelques individus lors de brusques modifications de l'environnement.

L'important, pour les espèces anthropogènes, est donc d'avoir la possibilité d'être autocompatibles et/ou de se reproduire végétativement dans des proportions importantes (BAKER, 1955; MULLIGAN & FINDLAY, 1970). Il semble tout aussi important de

conserver un certain taux d'allogamie, ce qu'on constate dans de nombreux cas. Ce taux est alors souvent flexible, augmentant ou diminuant en fonction du temps et de l'environnement (BAZZAZ, 1985).

La stratégie de la reproduction est très liée au type biologique de l'espèce, le cas des annuelles et des pérennes étant presque toujours distingué. On admet généralement que l'effort de reproduction est plus important chez les annuelles, les pérennes consacrant logiquement une bonne part de leurs ressources à survivre (voir un exemple chez WAGNER, 1986, pour *Poa annua* et *Poa pratensis*). Néanmoins, il faut se garder de généraliser en ce domaine: RICE & JAIN (1985) insistent sur le fait que la mesure de l'effort reproductif et les possibilités d'interprétation des résultats restent aujourd'hui problématiques.

Le système de reproduction influence très directement la variabilité génétique. Quatre types fondamentaux peuvent être distingués, dont les conséquences sur le niveau de variabilité sont très diverses, voire opposées (BARRETT, 1982):

- 1) *la propagation par clones* (chez les géophytes surtout). On trouve chez de telles espèces effectivement des cas de grande monotonie génétique dans de vastes parts de l'aire de répartition, mais surtout après l'invasion rapide de nouveaux territoires et/ou lorsque la stérilité de l'espèce est prononcée. Mais il existe aussi de très hauts niveaux de variabilité, notamment lorsque l'espèce a une longue histoire dans le territoire concerné et/ou que la reproduction sexuée est fréquente. Or, ces espèces sont très souvent allogames.
- 2) *l'apomixie*. Les connaissances sur la variabilité de ces espèces sont encore insuffisantes. Lorsqu'elle est facultative, l'apomixie représente un grand avantage par sa souplesse vis-à-vis des stratégies soit opportuniste, soit d'adaptation. Les espèces qui en sont dotées sont sans doute capables d'acquérir une grande variabilité génétique.
- 3) *l'autogamie*, qui concerne beaucoup de mauvaises herbes classiques. Dans cette catégorie également, des cas de haut niveau de variabilité côtoient des populations considérablement appauvries, surtout si on les compare à des espèces ou des races voisines "sauvages" ("wild"). Cette juxtaposition d'exemples opposés existe à l'intérieur d'une même espèce.
- 4) *l'allogamie*, généralement rare chez les mauvaises herbes, avec quelques exceptions notoires. Ces espèces ont en général, comme on peut s'y attendre, un haut niveau de variabilité, entre et à l'intérieur des populations.

En définitive, la reproduction végétative exclusive (avec stérilité totale des organes de fructification), l'apomixie obligatoire ou l'autogamie complète ne concernent que peu d'espèces. La souplesse semble assez répandue dans les systèmes de reproduction. Ainsi, celui-ci ne laisse en rien supposer quel est le degré de variabilité génétique sans la connaissance de nombreux autres facteurs.

E. La différenciation et l'évolution vers des races locales

La phase d'établissement, les situations rudérales, le pôle opportuniste des stratégies évolutives concernent des espèces pionnières, au génotype multiprogrammé, phénotypiquement plastiques. Une fois l'espèce établie, l'évolution va au cours du temps diriger telle ou telle population vers des stratégies plus adaptatives, ce qui dépend en fait du destin de l'habitat occupé. Très souvent, le biotope initialement perturbé est destiné à un certain mode d'occupation humaine (habitations, circulation, agriculture, défrichements périodiques etc.). Une gestion déterminée crée un nouvel écosystème aux éléments plus ou

moins stables, où la compétitivité inter- et intraspécifique va inévitablement s'accroître. La diversité des milieux soumis à l'influence de l'homme conduit donc peu à peu à la fragmentation régionale des populations et à une isolation progressive de races locales (SAKAI, 1965; BAKER, 1972a).

Historiquement, de nombreux éléments de la flore anthropogène sont effectivement originaires de milieux primaires ouverts (KRAUSE, 1956; HÜBL & HOLZNER, 1982). Théoriquement, l'origine géographique des espèces, qui ont souvent connu de nombreux déplacements, est à rechercher à l'endroit de leur plus vaste amplitude écologique (HELLWIG, 1886) bien que la complexité des ensembles génétiques dont elles font partie limite considérablement une telle méthode (HOLZNER, 1984). Les différenciations sont parfois telles que l'origine de la plante nous restera sans doute inconnue, soit que le milieu primaire originel a totalement disparu, soit que l'espèce est issue d'une évolution complète en milieu secondaire (ZOHARY, 1962; PREUSS, 1929). Les bouleversements imposés par l'homme sont des phénomènes brusques et rapides à l'échelle de l'évolution des espèces. L'apparition de nouvelles espèces, de races locales etc. nous montre que les espèces anthropogènes sont et doivent rester capables d'évoluer rapidement pour survivre (HAMMERTON, 1968; ADAMS & BAKER, 1962).

L'évolution vers des races locales peut aller très loin si l'écosystème, notamment agricole, reste extrêmement stable durant de longues périodes. L'exemple extrême est constitué par les imitations de plantes cultivées, les "*crop mimics*" (BARRETT, 1983). THELLUNG (1925) a établi une liste de leurs caractéristiques, valables surtout dans des conditions européennes et pour des terres labourées. Ces spécialistes tendent à devenir des thérophytes, à développer la taille de leurs organes, notamment les graines, à perdre leurs défenses et leur mécanismes de dispersion naturels. On connaît rarement leur origine exacte. A leur propos, BAKER (1974) distingue essentiellement 2 stratégies: certaines, surtout dans l'agriculture traditionnelle, recherchent la récolte avec la plante cultivée, les techniques de semis assurant le réensemencement. D'autres, ce qui concerne l'agriculture moderne, ont plutôt intérêt à y échapper, en général grâce à une plus grande précocité.

Les imitations de plantes cultivées se sont adaptées à tel point à un système agricole donné qu'elles sont vulnérables au moindre changement dans les techniques agricoles, ce qui va parfois jusqu'à les menacer dans leur existence (EGGERS, 1984). Dans certaines régions où l'agriculture traditionnelle s'est perpétuée des siècles durant, on constate chez certaines espèces "mimantes" des variations phénotypiques à l'échelle locale calquées sur celles de la plante cultivée (HARPER & al., 1970). La multiplicité des diverses races locales est décrite par SINSKAIA & BEZTUZHEVA (1931) pour *Camelina sativa* ou par THOMPSON (1973) pour *Agrostemma githago*, deux exemples fameux d'imitation de plantes cultivées. BARRETT & WILSON (1983) ont établi d'intéressantes comparaisons entre une mauvaise herbe ubiquiste, un généraliste selon BAKER (1972a), *Echinochloa crus-galli* et une variété "mimante" de celle-ci, *Echinochloa oryzoides*, limitée à un certain système agricole.

F. Spécialistes et généralistes

Parmi les voies évolutives suivies par les espèces anthropogènes, HOLZNER (1982) retient deux types opposés, qui correspondent aux deux pôles des stratégies (opportuniste et d'adaptation) décrites par BAKER (1972a):

- *les spécialistes*, dont les imitations de plantes cultivées sont les exemples les plus frappants, adaptés à un écosystème, exigeants par rapport aux conditions extérieures de l'environnement;

- *les généralistes*, ou spécialistes de la généralisation, de loin les plus nombreux, avec une grande souplesse d'adaptation, une vaste amplitude écologique, des stratégies extrêmement variées. Celles-ci sont étroitement dépendantes du type biologique, lui-même conditionné par l'écosystème (BAKER, 1985). Espèces annuelles et pérennes sont soigneusement distinguées par les auteurs, parce qu'ayant des caractéristiques presque opposées. Les généralistes ont une variabilité génétique en général beaucoup plus forte que les spécialistes, toutefois il existe des exceptions.

Que l'installation dans un nouveau milieu soit suivie d'une phase d'adaptation aux conditions locales dépend de plusieurs facteurs: le type d'environnement, le niveau et la distribution de la variabilité génétique de la population, le mode de transmission des caractères héréditaires conférant plus de vitalité (BARRETT & RICHARDSON, 1986).

Décrivant le type de processus évolutif vers lequel sont poussées les espèces des biotopes agricoles, YOUNG & EVANS (1976) soulignent que l'agriculture représente en fait une formidable concentration du potentiel environnemental. Avec l'intensification des pratiques agricoles modernes (façons culturales, fumure, pesticides, travaux d'amélioration foncière, etc.), la diversité originelle des milieux diminue de plus en plus. Plus on augmente la concentration d'un milieu, plus la pression de sélection s'accroît et plus la surface où elle peut être appliquée se réduit (penser aux surfaces irriguées par exemple). Dans les biotopes les plus sélectifs, les mauvaises herbes les plus nuisibles actuellement représentent le dernier stade d'une stratégie évolutive basée sur la compétitivité et considérablement éloignée de celle des espèces colonisatrices. Reprenant le triangle du modèle de GRIME (1977), ces deux auteurs pensent que la stratégie se déplace en fait du pôle r (rudéral) vers les pôles s (stress) et c (compétition). YOUNG & EVANS (1975) décrivent comme exemple le cas de *Lolium multiflorum*, un allogame strict, résistant mal à la compétition des autres graminées, autogames, en bref tout le contraire d'un "colonisateur agressif". En fait, leur vision de l'évolution des espèces dans les systèmes agricoles coïncide avec celle des ouvrages de BAKER, mais pour eux il n'y a pas uniquement formation de races locales, il y a également apparition de nouvelles espèces sans aucune caractéristique des pionnières. Ce sont en quelque sorte des spécialistes préadaptés à l'écosystème modelé par l'homme.

Il est actuellement effectivement démontré que l'augmentation de la pression de sélection dans les surfaces cultivées diminue le niveau de variabilité génétique et réduit la plasticité phénotypique des populations de mauvaises herbes. AL MOUEMAR & GASQUEZ (1983) en donnent une bonne démonstration pour des populations de *Chenopodium album* récoltés dans des milieux plus ou moins sélectifs. Un exemple très documenté concerne aussi le déplacement vers le pôle stress dû à la pression des herbicides dans certains systèmes agricoles. Une des conséquences est l'apparition de populations résistantes qui manifestent une diminution de souplesse face aux modifications de l'environnement et une baisse de vitalité (voir à ce propos LE BARON & GRESSEL, 1982; GASQUEZ, 1984 ou GRIGNAC, 1978 pour des revues, ainsi que HARPER, 1956, qui avait prédit l'apparition des résistances). Les facteurs influençant la réponse des populations de mauvaises herbes aux herbicides sont décrits chez GRANT (1972), GRESSEL (1978), HOWAT (1987) ou TOMKINS & GRANT (1978).

G. Les complexes génétiques anthropogènes

DE WET (1966), DE WET & HARLAN (1975), HARLAN (1975) et HARLAN & DE WET (1965) ont approché le problème des mauvaises herbes au sens écologique différemment de BAKER (1955, 1965, 1972a et b, 1974 et 1985). La vision de ce dernier, il

en est d'ailleurs conscient, n'englobe pas toute la complexité des caractéristiques des mauvaises herbes dans le cadre de ses propres définitions. Les deux auteurs cités ci-dessus développent l'idée plus générale de "crop-weed complexes", voire de "wild-crop-weed complexes". Ces "complexes génétiques" comprennent des espèces apparentées s'échelonnant le long d'un gradient évolutif (des espèces les plus "sauvages" aux plus "domestiquées") et d'un gradient anthropogène (des biotopes les plus proches de la nature aux plus artificiels). Les mauvaises herbes au sens écologique y sont intermédiaires entre les espèces colonisatrices des successions secondaires et les espèces entièrement domestiquées (ou plantes cultivées). Le long d'un tel gradient, milieux et espèces présentent donc des caractéristiques très diverses, ou même opposées.

L'appartenance à de tels ensembles semble être une des seules caractéristiques communes aux mauvaises herbes (sens écologique). DE WET (1966) doute de la possibilité d'en trouver d'autres, à part la plasticité phénotypique, la large tolérance aux modifications de l'environnement ou l'adaptation aux habitats artificialisés.

De nombreux exemples fameux de complexes génétiques anthropogènes sont recensés chez OKA & MORISHIMA (1982), comme les cas des *Avena*, *Oryza* ou *Sorghum*. WARWICK & THOMPSON (1987) décrivent l'échelonnement des caractéristiques écologiques le long d'un gradient évolutif chez *Panicum miliaceum*. Les liens entre entités génétiques à l'intérieur de ces complexes restent étroits et les limites souvent floues (voir des exemples bien illustrés chez DE WET & al., 1983; HEISER, 1965; OKA & CHANG, 1959 ou PICKERSGILL, 1971). Plus variables que les espèces domestiquées, les mauvaises herbes constituent souvent un réservoir génétique pour les plantes cultivées (HARLAN, 1965). De nombreuses d'entre ces dernières sont directement issues d'anciennes mauvaises herbes, comme le seigle ou l'avoine en Europe (BUNTING, 1960; RADEMACHER, 1948). Parfois, la réciproque est également vraie (PANETSOS & BAKER, 1968). Les exemples d'introggression sont nombreux dans les régions où les barrières génétiques sont facilement franchissables à l'intérieur d'un complexe génétique donné. Ces introggressions rendent parfois difficile la compréhension des modes d'évolution, dans les cas où le flux de gènes s'inverse (HARLAN, 1982). De tels exemples abondent dans la région du Moyen-Orient, berceau de l'agriculture (SAKAMOTO, 1982; ZOHARY, 1965). Dans le groupe des céréales les plus cultivées, les barrières empêchant le flux de gènes ne sont pas de celles qui permettent de séparer des espèces (HARLAN & al., 1973). Mais la domestication peut aussi aller très loin et la plante cultivée se séparer si nettement des espèces apparentées actuelles qu'elles semblent en fait toutes issues d'ancêtres communs disparus (voir le cas du maïs: WILKIES, 1972).

L'optique des complexes génétiques s'adapte mieux aux réalités écologiques et, ne se limitant pas à la description d'espèces, permet de lever l'obstacle des relations entre génétique et systématique. Les espèces anthropogènes en effet soulèvent fréquemment de gros problèmes taxonomiques (Mc NEILL, 1976, 1982; WARBURG, 1960). Les mauvaises herbes (au sens écologique) sont bien plus difficiles encore à traiter de ce point de vue que les plantes cultivées. Le concept de "crop" n'a pas d'équivalent dans leur domaine, ce qui ne facilite pas les choses. La plupart des généralistes sont traités au niveau de l'espèce, les spécialistes et les races locales au niveau infraspécifique (KORNAS, 1983). Pour DE WET (1981), c'est l'optique à suivre. Il propose de traiter, à l'intérieur des complexes génétiques anthropogènes, les "crop mimics" comme des sous-espèces avec les plantes cultivées, alors que les "mauvaises herbes" spontanées devraient faire partie du même ensemble que leurs parents "sauvages". Il donne différents exemples d'un tel traitement systématique. Néanmoins, le problème reste difficile à résoudre, comme le montre un exemple pour *Prunella vulgaris* (NELSON, 1965) ou le difficile traitement des espèces apomictes comme dans le genre *Taraxacum*.

H. Dépendance face à la pression de sélection anthropogène

DE WET & HARLAN (1975) suggèrent que le processus de domestication des espèces s'est déroulé sous des pressions de sélection différenciées (conscientes pour les plantes cultivées et involontaires dans le cas des mauvaises herbes), à partir d'ancêtres communs, des espèces pionnières pré-adaptées aux bouleversements anthropogènes. Les voies évolutives menant à la création de mauvaises herbes sont selon eux les suivantes:

<i>Ancêtre:</i>	<i>Voie évolutive et mauvaises herbes résultantes:</i>
Colonisateur: —	sélection naturelle dans les habitats anthropogènes: races de colonisateurs (la plupart des mauvaises herbes)
	— sélection naturelle par la culture: races de domestiqués
	— sélection naturelle par les pratiques agricoles: imitations de plantes cultivées
Domestiqué: —	hybridation avec des espèces sauvages: races de domestiqués
	— hybridation avec des parents colonisateurs: races de colonisateurs
	— sélection naturelle après abandon de la culture: races de domestiqués

BAKER (1972a) fait une description des pressions de sélection imposées aux plantes cultivées et qui se répercutent plus ou moins sur l'évolution des mauvaises herbes. Consciemment l'agriculteur veut obtenir:

- un grossissement du produit désiré (suivant l'organe récolté);
- une détoxification éventuelle;
- un remplacement des espèces pérennes par des espèces annuelles;
- un remplacement des lianes par des arbustes;
- un déplacement de l'allogamie vers l'autogamie;
- une modification de la germination (germination synchrone, rapide, dormances réduites, diminution des enveloppes de la semence);
- une réduction du potentiel naturel de dispersion des semences.

Ces pressions de sélection ont également des effets involontaires:

- réduction de la compétitivité;
- érosion génétique (surtout dans le cas de plantes introduites, se propageant par clones ou très autogames);
- perte de fertilité plus ou moins grande dans les cas de reproduction végétative.

Les espèces anthropogènes spontanées ne subissent qu'en partie les conséquences de pressions de sélection aussi poussées. Leur phénotype semble trouver son origine à travers une large hybridation et une sélection vers la flexibilité génétique (HARLAN, 1975). La création de nouveaux habitats et les déplacements d'espèces à grande échelle ont provoqué la rencontre de nombreuses espèces colonisatrices. L'introggression qui a pu en résulter est sans doute à l'origine des caractéristiques de cette flore des habitats artificialisés (DE WET & HARLAN, 1975). Cette évolution a été rapide (10-20.000 ans) et les mécanismes d'isolation demeurent peu différenciés. A la moindre modification des pressions de sélection, le flux de gènes peut à nouveau être rétabli. La caractéristique principale des milieux anthropogènes serait donc de perpétuer une pression de sélection, dans l'ensemble, moins sévère que dans les milieux primaires et une très grande hétérogénéité spatiale et temporelle entre habitats.

L'hybridation est à l'origine d'un phénomène reconnu comme une particularité de nombreuses mauvaises herbes, et notamment des plus nuisibles, la polyploidie (BROWN & MARSHALL, 1981). Un cas très documenté, et l'un des seuls où la filiation est prouvée,

est celui de *Tragopogon* nord-américains (OWNBEY, 1950). La polyploïdie confère un plus haut degré de tolérance face à l'hétérogénéité de l'environnement et doit sans doute contribuer à maintenir un plus haut degré de variabilité génétique dans les populations que chez des espèces diploïdes.

Le maintien d'une grande hétérogénéité dans les milieux anthropogènes semble être la source du maintien des stratégies opportunistes. La baisse de cette diversité entraîne inmanquablement une uniformisation des pressions de sélection. On sait par exemple qu'il y a un rapport positif entre l'hétérogénéité d'un milieu et un haut degré de variabilité génétique. Mais on ignore si cette diversité favorise effectivement la variabilité ou si les espèces très variables s'adaptent mieux à ces milieux. Trop peu d'études sur ce sujet ont été entreprises à ce jour (BARRETT, 1982).

On peut prendre comme illustration de ce phénomène l'historique de la flore anthropogène dressé par KORNAS (1983) pour l'Europe centrale, qui montre effectivement que l'introduction de l'agriculture a eu pour effet de diversifier énormément les milieux et d'augmenter considérablement la richesse floristique. L'hétérogénéité de l'environnement semble avoir atteint un sommet entre 1600 et 1800 ap. J.C., période où l'on enregistre le plus grand nombre d'espèces. Mais actuellement, l'impact toujours plus important des activités humaines, l'uniformisation des milieux, la concentration du potentiel environnemental induisent une baisse de la variété floristique. Cette baisse n'est pas due uniquement à la disparition d'espèces des milieux primaires, toujours plus menacés, elle est également due à des pertes dans les biotopes anthropogènes.

I. Modification des aires de distribution

Dans son aspect historique, l'importance des migrations de plantes provoquées par l'homme a déjà retenu l'attention de THELLUNG (1915), qui décrit précisément les différents modes d'introduction. Dès le XIX^{ème} siècle, la littérature nord-américaine regorge d'exemples de plantes introduites devenues de véritables fléaux. Par la suite l'Australie, l'Afrique du Sud, la Nouvelle-Zélande connaissent le même phénomène (consulter p. ex. ALEX, 1982; HEALY, 1961; MULLIGAN, 1965; WELLS & STIRTON 1982). L'Europe a aussi connu la réciproque atténuée de ce phénomène.

GRAY (1879) a été le premier à établir une relation entre le "succès" des espèces introduites en Amérique du Nord et leur origine anthropogène. Leur longue association avec l'homme dans l'Ancien Monde leur permettait de s'établir immédiatement dans les habitats artificiels récemment créés de leur nouvelle patrie, au contraire des espèces indigènes. Dans certains cas nettement moins nombreux, les espèces introduites s'immiscent dans la végétation naturelle (PIMENTEL, 1985).

Malgré une abondante littérature concernant les envahisseurs ("invaders") dans de nombreux pays, BAKER (1972b), BARRETT & RICHARDSON (1986) ou SALISBURY (1961) insistent sur la méconnaissance globale du sujet, en particulier concernant les premières étapes de l'installation, passées le plus souvent inaperçues. Les causes du succès des espèces introduites et devenues envahissantes restent généralement une énigme. Parmi les hypothèses de ce succès, citons les plus courantes:

- l'absence d'ennemis naturels;
- l'occupation de niches écologiques vacantes, d'un habitat entièrement neuf adapté à leurs besoins;
- la modification de la structure génétique de la population;
- un haut niveau de variabilité génétique (permettant une grande souplesse d'adaptation);

- une très forte plasticité phénotypique (idem);
- la multiplicité des introductions;
- des circonstances extérieures favorables (le hasard en quelque sorte).

Une espèce introduite est normalement soumise à ce qu'on appelle l'effet de fondation ("founder effect"), car seule une part faible de sa variabilité génétique est importée, qui dépend du nombre de propagules. En théorie, les populations fondatrices sont normalement très appauvries à ce niveau, mais les recherches les plus récentes offrent une vision contradictoire. A l'appui de la théorie, NEWSOME & NOBLE (1986) constatent, pour des exemples australiens, que la variabilité génétique est grande entre populations mais très faible à l'intérieur. Elle n'est donc qu'un reflet de la multiplicité des introductions. Les immigrants semblent donc avoir plusieurs chances de s'établir car, comme le souligne BAKER (1974) à propos de la Californie, les cas d'introduction d'un seul génotype sont extrêmement rares. Certains exemples semblent en outre indiquer que l'évolution subséquente à la phase d'installation amène très rapidement une élévation du niveau de variabilité génétique (BROWN & MARSHALL, 1981). Lorsque la reproduction de l'espèce introduite est essentiellement végétative, l'effet de fondation peut conduire à des cas, dont certains sont célèbres, d'uniformité génétique sur de vastes régions. En définitive, les réponses aux questions sur le succès des envahisseurs et leurs structures génétiques sont variables et chaque cas est unique.

Bien que se gardant de toute généralisation sur les causes d'expansion de l'aire potentielle des espèces, JÄGER (1988) énumère les facteurs anthropogènes qui entrent en jeu:

- le passage de barrières géographiques, écologiques, phénologiques, génétiques (nouveaux recombinaisons p. ex.);
- la survie et l'extension de nouveaux biotypes;
- de nouvelles pressions de sélection anthropogènes (p. ex. mutations sous l'influence d'herbicides).

Des exemples concrets de modification de l'aire potentielle des espèces dus aux axes routiers sont donnés par KOPECKY (1988) pour la Tchécoslovaquie. Les principaux changements sont un gain en altitude et l'envahissement d'associations végétales ou de terrains géologiquement ou pédologiquement différents (en général de milieux eutrophes vers des milieux oligotrophes, mais pas toujours).

Il est clair que les mauvaises herbes généralistes ont une stratégie d'occupation des niches écologiques opportuniste, qui illustre leur souplesse d'adaptation (OKA & MORISHIMA, 1982). On trouve des exemples des mécanismes qui peuvent augmenter le nombre de niches écologiques potentielles chez FISCHER & al. (1987) pour *Rottboellia exaltata* ou ZANGERL & BAZZAZ (1984) pour *Amaranthus retroflexus*. Les types de niches occupées par les nouveaux arrivants sont définis pour l'Australie par BRIDGEWATER (1988), selon les critères établis par GRUBB (1977). Les niches "phénologie", "type biologique", "reproduction ou régénération" occupées sont différentes de celles des espèces indigènes, alors que la niche "habitat" est identique ou similaire.

4. Aspects écologiques des espèces anthropogènes

Les caractéristiques écologiques telles qu'elles ont été décrites entre autres par BAKER (1965, 1974), HOLZNER (1982), HILL (1977), MÜNSCHER (1955) ou PIMENTEL (1985) concernent presque uniquement des "généralistes" au sens de BAKER (1972a). Une mauvaise herbe qui les posséderait toutes constituerait en quelque sorte la mauvaise herbe "idéale", le généraliste absolu. Il ne faut donc pas prendre la liste ci-dessous à la lettre mais comme l'indication de tendances et d'exemples connus. Notons

que toutes les propriétés énumérées dans ce chapitre concernent surtout les espèces des climats tempérés.

A. *Organes végétatifs*

- haute capacité de régénération après blessures, émiettement des organes, résistance aux agressions mécaniques;
- croissance forte et intensive des racines, croissance rapide jusqu'à la floraison (annuelles);
- utilisation d'un autre espace que la plante cultivée (racines descendant profondément ou au contraire rasantes, tolérance à l'ombre ou au contraire croissance élancée rapide vers la lumière (lianes, etc.);
- allélopathie (sujet très documenté: BATHIA & al., 1982; FISCHER, 1979; LOVETT, 1982; LOVETT & WEERAKOON, 1983; ZIMDAHL, 1987);
- réponse aux conditions environnementales dans le sens d'une plus grande vitalité (forte réponse à la fertilisation des sols, stratégie de la reproduction modifiée suivant les conditions, etc.);
- photosynthèse: système C4 au lieu de C3 (JENKINS & HATCH, 1982). NB: ce point est contesté par NEWSOME & NOBLE (1986).

B. *Organes de reproduction*

En général, très haut degré de multiplication.

- *annuelles*: petites semences d'une grande longévité, aisément dispersées, mécanismes internes de dormance, germination discontinue, réalisée pour une large gamme de conditions extérieures (peu restrictive chez les annuelles de cycle court, saisonnalité chez celles de cycle long). Forte production de graines en circonstances favorables, sinon production d'au moins quelques semences, le processus continue tant que l'environnement le permet. Polymorphisme physiologique et morphologique des graines;
- *pérennes*: reproduction végétative vigoureuse, régénération possible ou même améliorée à partir de fragments d'organes végétatifs.

C. *Système de reproduction*

- reproduction sexuée: autocompatibilité (sans être complètement autogame) — reproduction asexuée: reproduction végétative, souvent associée à l'allogamie (même si elle est rare) ou apomixie facultative;
- pas de mécanisme de pollinisation élaboré (anémogamie ou insectes non spécialisés);
- pas de mécanisme de dispersion élaboré (la dispersion la plus efficace est assurée par l'homme), la plupart des espèces laissent simplement tomber leurs semences.

Pour plus de détails sur les systèmes de reproduction, voir BAKER (1953), HARPER & ODGEN (1970) ou HOLZNER & al. (1982).

Plutôt que d'aborder des descriptions générales, d'autres auteurs ont préféré décrire des groupes d'espèces aux caractéristiques communes. EHRENDORFER (1965) a par exemple distingué trois groupes de colonisatrices parmi une sélection de familles botaniques (Asteracées, Dipsacacées, Rubiacées), concluant qu'effectivement ces espèces

peuvent être définies par une position écologique, des traits végétatifs et des systèmes de reproduction communs.

Ayant effectué une analyse hiérarchique incluant de nombreuses données biologiques sur des "invaders" en Australie, NEWSOME & NOBLE (1986) ont également distingué quelques groupes d'espèces, dont le succès est sans doute dû à leurs caractéristiques éco-physiologiques.

- *les pionniers* ("mangeurs de trous") à germination précoce et croissance rapide (en rosette ou en hauteur)
- *les compétiteurs*, développant fortement et rapidement leurs organes aériens et souterrains dans des milieux aux ressources limitées
- *les espèces à grande longévité* ("survivors"), souvent présents dans les pâturages
- *les spécialistes de la "submersion"*, qui produisent des germinations massives de plantules (technique valable seulement si la mortalité est indépendante de la densité).

Pour ces auteurs, la question de savoir si un groupe particulier de caractéristiques peut assurer l'implantation d'envahisseurs dans un nouvel habitat reste encore sans réponse. Ils ont quant à eux plutôt détecté des suites de caractéristiques permettant seulement de distinguer des groupements. Cela implique que les espèces en question, toutes répertoriées comme légalement nuisibles, sont plutôt des spécialistes aux exigences germinatives précises et à la plasticité phénotypique faible, tout au contraire de la "mauvaise herbe idéale".

Conclusion

Certaines définitions des "mauvaises herbes", notion subjective par essence, ne considèrent que la nuisibilité, alors que d'autres récupèrent ce terme pour lui attribuer une signification purement écologique liée à un comportement en milieu anthropogène. Toutefois, les auteurs concernés ajoutent que ce sont précisément les caractéristiques de cette catégorie de plantes qui les rendent nuisibles dans l'optique des agriculteurs. Dans l'idée de la plupart des scientifiques, les milieux anthropogènes favorisent l'évolution de certaines plantes vers des comportements qui les font considérer ensuite comme des mauvaises herbes.

S'efforçant ensuite de décrire les stratégies évolutives de ces mauvaises herbes, leurs caractéristiques génétiques et phénotypiques, force leur est de constater actuellement que les contextes sont trop variés pour aboutir à un groupe homogène, alors que cela paraissait possible il y a une vingtaine d'années. Non seulement la "mauvaise herbe idéale" décrite par BAKER (1965, 1974) n'existe pas, mais on peut trouver des espèces considérées comme très nuisibles avec des caractéristiques opposées à celles du "super-généraliste".

Les pressions de sélection exercées sur la végétation par l'homme et influençant l'évolution des "mauvaises herbes" sont en résumé (d'après BROWN & MARSHALL, 1981):

- le déplacement des pressions de sélection;
- l'effet de fondation;
- le rétablissement du flux de gènes;
- l'hybridation et la création de polyploïdes;
- la recombinaison génétique.

Les interactions complexes qui en résultent produisent une immense diversité dans la réponse des populations. Ainsi n'est-il pas étonnant que le groupe des espèces anthropogènes ne puisse constituer une seule catégorie écologique, vu l'éventail de stratégies évolutives qui le constitue. En définitive, on peut conclure avec HILL (1977): "Successful

weeds share many characteristics though perhaps the only one in common to every species is the ability to survive in cultivated land”, en remplaçant ”cultivé” par anthropogène. JAIN (1983) a très bien démontré la vanité de généralisations hâtives et la complexité d’une approche nécessitant la révision de nombreuses idées reçues. On s’achemine en fait plutôt vers la description de séries évolutives et de leurs caractéristiques adaptatives propres, étudiées dans des contextes bien définis (type de communauté, type de perturbation etc).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMS, C. D. & H. G. BAKER (1962). Weeds of cultivation and grazing land. *In*: WILLS, J. B. (ed.), *Agriculture and land use in Ghana*: 402-415. Oxford Univ. Press, London.
- AESCHIMANN, D. (1983). Le *Silene vulgaris* s.l. (Caryophyllaceae): évolution vers une mauvaise herbe. *Candollea* 38: 575-617.
- ALEX, J. F. (1982). Canada. *In*: HOLZNER, W. & M. NUMATA (ed.), *Biology and ecology of weeds*: 309-331. Junk, The Hague, Boston, London.
- ALLARD, R. W. (1965). Genetic systems associated with colonizing ability in predominantly self-pollinated species. *In*: BAKER, H. G. & G. L. STEBBINS (ed.), *The genetics of colonizing species*: 49-75. Academic Press, New York & London.
- AL MOUEMAR, A. & J. GASQUEZ (1983). Environmental conditions and isozyme polymorphism in *Chenopodium album* L. *Weed Res.* 23: 141-149.
- ANDERSON, E. (1952). *Plants, man and life*. Univ. California Press, Berkeley & Los Angeles.
- ANON. (1960). *Encyclopedia britannica*: Weed: 477-479. Encyclopedia britannica, Chicago.
- BAKER, H. G. (1953). Race formation and reproductive method in flowering plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 7: 114-145.
- BAKER, H. G. (1955). Self-compatibility and establishment after ”long-distance” dispersal. *Evolution* 9: 347-348.
- BAKER, H. G. (1965). Characteristics and modes of origin of weeds. *In*: BAKER, H. G. & G. L. STEBBINS (ed.), *The genetics of colonizing species*: 147-172. Academic Press, New York & London.
- BAKER, H. G. (1972a). Human influences on plant evolution. *Econ. Bot.* 26: 32-43.
- BAKER, H. G. (1972b). Migration of weeds. *In*: VALENTINE, D. A. (ed.), *Taxonomy, phytogeography and evolution*: 327-347. Academic Press, London, New York.
- BAKER, H. G. (1974). The evolution of weeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 1-24.
- BAKER, H. G. (1985). Patterns of plant invasion in North America. *In*: MOONEY, H. A. & J. A. DRAKE (ed.), *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*: 44-57. Springer, New York, Berlin, Heidelberg.
- BAKER, H. G. & G. L. STEBBINS (ed.) (1965). *The genetics of colonizing species*. Academic Press, New York & London.
- BARRETT, S. C. H. (1982). Genetic variation in weeds. *In*: CHARUDATTAN, R. & H. WALKER (ed.), *Biological Control of weeds with Plant Pathogens*: 73-98. John Wiley, New York.
- BARRETT, S. C. H. (1983). Crop mimicry in weeds. *Econ. Bot.* 37: 255-282.
- BARRETT, S. C. H. & B. J. RICHARDSON (1986). Genetic attributes of invading species. *In*: GROVES, R. H. & J. J. BURDON (ed.), *Ecology of biological invasions*: 21-33. Cambridge Univ. Press, Cambridge, London, New York.
- BARRETT, S. C. H. & B. F. WILSON (1983). Colonizing ability in the *Echinochloa crus-galli* complex (barnyard grass) II. Seed biology. *Canad. J. Bot.* 61: 556-562.
- BATHIA, R. K., H. S. GILL & S. P. MEHRA (1982). Allelopathic potential of some weeds on wheat. *Indian J. Weed Sci.* 14: 108-114.
- BAZZAZ, F. A. (1983). Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. *In*: MOONEY, H. A. & M. GODRON (ed.), *Disturbance and ecosystems. Components of response*: 259-275. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- BAZZAZ, F. A. (1985). Life History of colonizing plants: some demographic, genetic and physiological features. *In*: MOONEY, H. A. & J. A. DRAKE (ed.), *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*: 96-110. Springer, New York, Berlin, Heidelberg.
- BRADSHAW, A. D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances Genet.* 23: 115-156.

- BRADSHAW, A. D. (1973). Environment and phenotypic plasticity. Basic mechanisms in plant morphogenesis. *Brookhaven Symp. Biol.* 25: 75-94.
- BRIDGEWATER, P. B. (1988). Synthetic plant communities: problems in definition and management. *Flora* 180: 139-144.
- BROWN, A. H. D. & D. R. MARSHALL (1981). Evolutionary changes accompanying colonisation in plants. In: SCUDDER, G. E. C. & J. L. REVEAL (ed.), *Evolution today*: 351-363. Hunt Inst. Bot. Doc., Carnegie-Mellon Univ., Pittsburgh.
- BUNTING, A. H. (1960). Some reflections on the ecology of weeds. In: HARPER, J. L. (ed.), *The biology of weeds*: 11-26. Blackwell, Oxford.
- BURDON, J. J. & D. R. MARSHALL (1981). Biological control and the reproductive mode of weeds. *J. Appl. Ecol.* 18: 649-658.
- CAMPBELL, E. G. (1923). What is a weed? *Science* 58: 50.
- CAPUTA, J. (1984). *Les "mauvaises herbes" des prairies*. AMTRA, Nyon.
- CAVERS, P. B. (1985). Intractable weeds — intraspecific variation must be considered in formulating control measures. *Proc. 1985 Brit. Crop Protect. Conf. Weeds* 1: 367-376.
- DE CANDOLLE, A. (1855). *Géographie botanique raisonnée*. Masson, Paris
- DE WET, J. M. J. (1966). The origin of weediness in plants. *Proc. Oklahoma Acad. Sci.* 1966: 14-17.
- DE WET, J. M. J. (1981). Species concepts and systematics of domesticated areals. *Kulturpflanze* 29: 177-188.
- DE WET, J. M. J. & J. R. HARLAN (1975). Weeds and domesticates: Evolution in the man-made habitat. *Econ. Bot.* 29: 99-107.
- DE WET, J. M. J., K. E. P. RAO, M. H. MENGESHA & al. (1983). Diversity in kodo millet, *Paspalum scrobiculatum*. *Econ. Bot.* 37: 159-163.
- DEYSAMARD, P. (1982). Pour la réhabilitation du mot "malherbe". *Phytoma* 338: 6.
- DOLL, R. (1983). Grundriss der Evolution der Gattung *Taraxacum*. *Feddes Repert.* 94: 481-624.
- EGGERS, T. (1984). Wandel der Unkrautvegetation der Äcker. *Schweiz. Landw. Fo.* 23: 47-61.
- EGGERS, T. & P. NIEMANN (1980). Zum Begriff des Unkrauts und über Schadenschwellen bei der Unkrautbekämpfung. *Ber. Ldw.* 58: 264-272.
- EHRENDORFER, F. (1965). Dispersal mechanisms, genetic systems, and colonizing abilities in some flowering plant families. In: BAKER, H. G. & G. L. STEBBINS (ed.), *The genetics of colonizing species*: 331-352. Academic Press, New York & London.
- ERDTMANN, G. (1965). Pollenkörner und Sporen als Teilchen im Getriebe der Botanik. *Svensk. Bot. Tidskr.* 59: 49-58.
- ETKIN, D. S. (1982). Relative size as a fitness character in populations of *Chenopodium album* L. *Diss. Abstr. Int.* 43: 1355.
- EVANS, A. & J. WEIR (1981). The evolution of weed beet in sugar beet crops. *Kulturpflanze* 29: 301-310.
- EVERIST, S. L. (1968). The biology of weeds. *Proc. Ist. Victorian Weeds Conf.* 1: 1-4.
- EWRS (1976). Constitution and by-laws of the EWRS. *Weed Res.* 16: 273.
- FACCINI, D., E. GIUGGIA, H. RAMIREZ & al. (1985). Efecto del grado de madurez y época de cosecha de los frutos en la dormición de la semilla de malva (*Anoda cristata* L.). *Revista Invest. Agropecu. (Rosaria, Argentina)* 20: 87-97.
- FISCHER, H. M., R. A. MERENDEZ, L. S. DALEY & al. (1987). Biochemical characterization of itchgrass (*Roetbellia exaltata*) biotypes. *Weed Sci.* 35: 333-338.
- FISCHER, R. F. (1979). Allelopathy. In: HORSFALL, J. G. & E. B. COWLING (ed.), *Plant disease: an advanced treatise. IV. How pathogens induce disease*: 313-330. Academic Press, New York, San Francisco, London.
- FRANKTON, C. & G. A. MULLIGAN (1976). *Les mauvaises herbes du Canada*. Approvisionnement et services du Canada, Ottawa.
- FRYER, J. D. & R. J. CHANCELLOR (1970). Herbicides and our changing weeds. In: ANON., *The Flora of changing Britain*: 105-118. B.S.B.I. Reports 11.
- GASQUEZ, J. (1984). Approche génétique des mauvaises herbes: variabilité infraspécifique évolution-résistances. *Schweiz. Landw. Fo.* 23: 77-88.
- GODINHO, I. (1984). Les définitions d'"adventice" et de "mauvaise herbe". *Weed Res.* 24: 121-125.
- GRANT, W. F. (1967). Cytogenetic factors associated with the evolution of weeds. *Taxon* 16: 283-293.
- GRANT, W. F. (1972). Pesticides — subtle promoters of evolution. *Symp. Biol. Hung.* 12: 43-50.
- GRAY, A. (1879). The pertinacity and predominance of weeds. *Amer. J. Sci. Arts* 118: 161-167.

- GRESSEL, J. (1978). Factors influencing the selection of herbicide resistant biotypes of weeds. *Outlook Agric.* 9: 283-287.
- GRIGNAC, P. (1978). The evolution of resistance to herbicides in weedy species. *Agro-Ecosystems* 4: 377-385.
- 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.
- GRUBB, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities — the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107-145.
- GUTTERMAN, Y. (1980). Influence of seed germinability: phenotypic maternal effects during seed maturation. *Israel J. Bot.* 29: 105-117.
- GWYNE, D. C. & R. B. MURRAY (1985). *Weed Biology and Control in Agriculture and Horticulture*. Batsford, London.
- HABAULT, P. (1983). *Lexique de termes agricoles et horticoles*. Baillière, Paris.
- HAMEL, A. & P. DANSEREAU (1949). L'aspect écologique du problème des mauvaises herbes. *Bull. Service Biogéogr. Univ. Montréal* 5: 3-47.
- HAMMERTON, J. L. (1968). Past and future changes in weed species and weed floras. *Proc. 9th Brit. Weed Control Conf.*: 1136-1146.
- HAMRICK, J. L., Y. B. LINHART & J. B. MITTON (1979). Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 173-200.
- HANF, M. (1985). Unkraut bekämpfen — Ackerwildkräuter erhalten? Eine Betrachtung zum Problem der Änderung der Ackerflora — ihre Ursachen u. Folgerungen. *Bayer. Landw. Jahr.* 62: 777-864.
- HARDT, R. A. (1986). Japanese honeysuckle: from "one of the best" to ruthless pest. *Arnoldia* 46(2): 27-34.
- HARLAN, J. R. (1965). The possible role of weed races in the evolution of cultivated plants. *Euphytica* 14: 173-176.
- HARLAN, J. R. (1975). *Crops and man*. Amer. Soc. Agron. & Crop Sci. Soc. America, Madison.
- HARLAN, J. R. (1982). Relationships between weeds and crops. In: HOLZNER, W. & M. NUMATA (ed.), *Biology and ecology of weeds*: 91-96. Junk, The Hague, Boston, London.
- HARLAN, J. R. & J. M. J. DE WET (1965). Some thoughts about weeds. *Econ. Bot.* 19: 18-24.
- HARLAN, J. R., J. M. J. DE WET & E. G. PRICE (1973). Comparative evolution of cereals. *Evolution* 27: 311-325.
- HARPER, J. L. (1956). The evolution of weeds in relation to the resistance to herbicides. *Proc. 3rd Brit. Weed Control Conf.* 1: 179-188.
- HARPER, J. L. (1960). Factors controlling plant numbers. In: HARPER, J. L. (ed.), *The biology of weeds*: 119-132. Blackwell, Oxford.
- HARPER, J. L. & D. GAJIC (1961). Experimental studies of the mortality and plasticity of a weed. *Weed Res.* 1: 91-104.
- HARPER, J. L., P. H. LOVELL & K. G. MOORE (1970). The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 327-356.
- HARPER, J. L. & J. OGDEN (1970). The reproductive strategy of higher plants. I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *J. Ecol.* 58: 681-698.
- HARPER, R. M. (1944). Preliminary report on the weeds of Alabama. *Bull. Geol. Surv. Alabama Univ.* 53.
- HEALY, A. J. (1961). The interaction of native and adventive plant species in New Zealand. *Proc. New Zealand Ecol. Soc.* 1961: 31-43.
- HEISER, C. B. (1965). Sunflowers, weeds and cultivated plants. In: BAKER, H. G. & G. L. STEBBINS (ed.), *The genetics of colonizing species*: 391-401. Academic Press, New York & London.
- HELLWIG, F. (1886). Über den Ursprung der Ackerunkräuter und der Ruderalflora Deutschlands. *Bot. Jahrb. Syst.* 7: 342-434.
- HILL, T. A. (1977). *The biology of weeds*. Arnold, London.
- HOFMEISTER, H. & E. GARVE (1986). *Lebensraum Acker*. Parey, Hamburg & Berlin.
- HOLZNER, W. (1982). Concepts, categories and characteristics of weeds. In: HOLZNER, W. & M. NUMATA (ed.), *Biology and ecology of weeds*: 203-226. Junk, The Hague, Boston, London.
- HOLZNER, W. (1984). The origin of weeds: an ecological approach. *Schweiz. Landw. Fo.* 23: 63-67.
- HOLZNER, W., I. HAYASHI & J. GLAUNINGER (1982). Reproductive strategy of annual agrestals. In: HOLZNER, W. & M. NUMATA (ed.), *Biology and ecology of weeds*: 111-122. Junk, The Hague, Boston, London.

- HOWAT, P. D. (1987). Weeds resistant to herbicides in Australia and contributing factors to their appearance. *Pl. Protect. Quart.* 2(2): 82-85.
- HÜBL, E. & W. HOLZNER (1982). Iran. In: HOLZNER, W. & M. NUMATA (ed.), *Biology and ecology of weeds*: 257-266. Junk, The Hague, Boston, London.
- HUGUET DEL VILLAR, E. (1929). *Geobotanica*. Editorial Labor, Barcelona, Buenos Aires.
- JÄGER, E. J. (1988). Möglichkeiten der Prognose synanthroper Pflanzenausbreitungen. *Flora* 180: 101-131.
- JAIN, S. (1983). Genetic characteristics of populations. In: MOONEY, H. A. & M. GODRON (ed.), *Disturbance and ecosystems. Components of response*: 240-258. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- JENKINS, C. L. D. & M. D. HATCH (1982). Why the predominance of C4 plants among the world's worst weeds. *CSIRO Div. Plant Industry, Rep.* 1981-1982: 12-18.
- KING, F. C. (1951). *The weed problem: a new approach*. Faber & Faber, London.
- KING, L. J. (1966). *Weeds of the world*. John Wiley, New York.
- KOCH, W. (1970). *Unkrautbekämpfung*. Ulmer, Stuttgart.
- KOCH, W. & K. HURLE (1978). *Grundlagen der Unkrautbekämpfung*. Ulmer, Stuttgart.
- KOPECKY, K. (1988). Einfluss der Strassen auf die Synanthropisierung der Flora und Vegetation nach Beobachtungen in der Tschechoslowakei. *Fol. Geobot. Phytotax. Bohem.* 23: 145-171.
- KORNAS, J. (1983). Man's impact upon the flora and vegetation in Central Europe. In: HOLZNER, W., M. J. A. WERGER & I. IKUSIMA (ed.), *Man's impact on vegetation*: 277-286. Junk, The Hague.
- KRAUSE, W. (1956). Über die Herkunft der Unkrauter. *Nat. Volk* 86: 109-119.
- KUIPER, D. & P. J. C. KUIPER (1988). Phenotypic plasticity in a physiological perspective. *Acta Oecol., Oecol. Pl.* 9: 43-59.
- LE BARON H. M. & J. GRESSEL (ed.) (1982). *Herbicide Resistance in Plants*. John Wiley, New York.
- LITTLE, C. (1983). Kikuyu grass: surprise indeed. *New Zealand J. Agric.* 147(6): 5.
- LOVETT, J. V. (1982). Allelopathy and self-defence in plants. *Australian Weeds* 2(1): 33-36.
- LOVETT, J. V. & W. L. WEERAKOON (1983). Weed characteristics of the Labiatae, with special reference to allelopathy. *Biol. Agric. Hortic.* 1: 145-158.
- Mc ARTHUR, R. A. & E. O. WILSON (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Mc NEILL, J. (1976). The taxonomy and evolution of weeds. *Weed Res.* 16: 399-413.
- Mc NEILL, J. (1982). Problems of weed taxonomy. In: HOLZNER, W. & M. NUMATA (ed.), *Biology and ecology of weeds*: 35-45. Junk. The Hague, Boston, London.
- MATHON, C.-C. (1981). *L'origine des plantes cultivées. Phytogéographie appliquée*. Masson, Paris.
- MERKENSCHLAGER, F. (1924). Sinapis. Eine Kulturpflanze und ein Unkraut. *Landw. Jahrb. Bayern* 14: 172-270.
- MONTEGUT, J. (1984). Réflexions sur mauvaises herbes et cultures. In: ANON., *VIIe Coll. Int. Ecol. Biol. Syst. Mauvaises Herbes*: I-XX. COLUMA-EWRS, Paris.
- MOORE, R. M. (1954). The nature of weeds. *Pastoral Rev.* 64: 497-499.
- MUENSCHER, W. C. (1955). *Weeds*. Mac Millan Company, New York.
- MULLIGAN, G. A. (1965). Recent colonization by herbaceous plants in Canada. In: BAKER, H. G. & G. L. STEBBINS (ed.), *The genetics of colonizing species*: 127-146. Academic Press, New York & London.
- MULLIGAN, G. A. & J. N. FINDLAY (1970). Reproductive systems and colonization in Canadian weeds. *Canad. J. Bot.* 48: 859-860.
- MUZIK, T. (1970). *Weed biology and control*. Mac Grawhill Book Company, New York.
- NELSON, A. P. (1965). Taxonomic and evolutionary implications of lawn races in *Prunella vulgaris* (Labiatae). *Brittonia* 17: 160-174.
- NEWSOME, A. E. & I. R. NOBLE (1986). Ecological and physiological characters of invading species. In: GROVES, R. H. & J. J. BURDON (ed.), *Ecology of biological invasions*: 1-20. Cambridge Univ. Press, Cambridge, London, New York.
- OKA, H. I. & W. T. CHANG (1959). The impact of cultivation on populations of wild rice, *Oryza sativa* f. spontanea. *Phyton (Buenos Aires)* 13: 105-117.
- OKA, H. I. & H. MORISHIMA (1982). Ecological genetics and the evolution of weeds. In: HOLZNER, W. & M. NUMATA (ed.), *Biology and ecology of weeds*: 73-89. Junk, The Hague, Boston, London.
- OWNBEY, M. (1950). Natural hybridization and amphiploidy in the genus *Tragopogon*. *Amer. J. Bot.* 37: 487-499.

- PANETSOS, C. & H. G. BAKER (1968). The origin of variation in "wild" *Raphanus sativus* (Cruciferae) in California. *Genetica* 38: 243-274.
- PEET, R. K., D. C. GLENN-LEWIN & J. WALKERWOLF (1983). Prediction of man's impact on plant species diversity, a challenge for vegetation science. In: HOLZNER, W., M. J. A. WERGER & I. KUSIMA (ed.), *Man's impact on vegetation*: 41-53. Junk, The Hague.
- PICKERSGILL, B. (1971). Relationships between weedy and cultivated forms in some species of chili peppers (genus *Capsicum*). *Evolution* 25: 683-691.
- PIMENTEL, D. (1985). Biological invasions of plants and animals in agriculture and forestry. In: MOONEY, H. A. & J. A. DRAKE, *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*: 149-162. Springer, New York, Berlin, Heidelberg.
- PREUSS, H. (1929). Das anthropophile Element in der Flora des Regierungbezirkes Osnabrück. *Veröff. Naturwiss. Vereins Osnabrück* 21: 17-165.
- RADEMACHER, B. (1948). Gedanken über Begriff und Wesen des "Unkrauts". *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz* 55: 3-10.
- RAMAKRISHNAN, P. S. & U. GUPTA (1972). Ecotypic differences in *Cynodon dactylon* (L.) Pers. related to weed-crop interference. *J. Appl. Ecol.* 9: 333-339.
- RHOADS, H. (1983). Weeds: what kinds of plants are they? *Proc. 35th Annual California Weed Conf.*: 46-48.
- RICE, K. & S. JAIN (1985). Plant population genetics and evolution in disturbed environments. In: PICKETT, S. T. A. & P. S. WHITE (ed.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*: 287-303. Academic Press, Orlando, San Diego, New York.
- ROBERTS, H. A. (ed.) (1982). *Weed control handbook: Principles*. Blackwell, Oxford.
- SAKAI, K.-I. (1965). Contributions to the problem of species colonization from the viewpoint of competition and migration. In: BAKER, H. G. & G. L. STEBBINS (ed.), *The genetics of colonizing species*: 215-241. Academic Press, New York & London.
- SAKAMOTO, S. (1982). The Middle East as a cradle for crops and weeds. In: HOLZNER, W. & M. NUMATA, *Biology and ecology of weeds*: 97-109. Junk, The Hague, Boston, London.
- SALISBURY, E. J. (1961). *Weeds and aliens*. Collins, London.
- SAUER, C. O. (1947). Early relations of man to plants. *Geogr. Rev.* 37: 1-25.
- SINSKAIA, E. N. & A. A. BEZTUZHEVA (1931). [The forms of *Camelina sativa* in connection with climate, flax and man]. *Trudy Prickl. Bot.* 25: 98-200.
- SOLBRIG, O. T. (1971). The population biology of dandelions. *Amer. Sci.* 59: 686-694.
- STEBBINS, G. L. (1965). Colonizing species of the native California flora. In: BAKER, H. G. & G. L. STEBBINS (ed.), *The genetics of colonizing species*: 173-195. Academic Press, New York & London.
- STEVENS, O. A. (1924). What is a weed? *Science* 59: 360-361.
- TAYLOR, D. R. & L. W. AARSSSEN (1988). An interpretation of phenotypic plasticity in *Agropyron repens* (Gramineae). *Amer. J. Bot.* 75: 401-413.
- TERASAWA, T., S. HIROSE & H. ASANO (1982). [Ecological studies on environmental adaptation of weeds. 5. Effects of the cultural conditions on germination in common purslane]. *Weed Res. Japan* 27: 245-250.
- THELLUNG, A. (1915). Pflanzenwanderungen unter dem Einfluss des Menschen. *Bot. Jahrb. Syst.* 53, Beibl. 116: 37-66.
- THELLUNG, A. (1925). Kulturpflanzeigenschaften bei Unkräutern. *Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich* 3: 745-762.
- THILL, D. C. & R. H. CALLIHAN (1983). The biology of downy brom (*Bromus tectorum* L.). *Abstracts, 1983, Meeting of the Weed Sci. Soc. America* 21.
- THOMPSON, P. A. (1973). The effects of geographical dispersal by man on evolution of physiological races of the corncockle (*Agrostemma githago* L.). *Ann. Bot. (London)* 37: 413-421.
- TOMKINS, D. J. & W. F. GRANT (1978). Morphological and genetic factors influencing the response of weed species to herbicides. *Canad. J. Bot.* 56: 1466-1471.
- VALENTINE, D. H. & A. J. RICHARDS (1967). Sexuality and apomixis in *Taraxacum*. *Nature* 214: 114.
- VAN DER ZWEEP, V. (1979). Het begrip onkruid. *Gewasbescherming 10, CABO Publ. 131 (Wageningen)*: 168-173.
- WAGNER, L. K. (1986). Reproductive allocation in two weedy *Poa* species of disturbed habitats. *Amer. J. Bot.* 73: 679.
- WARBURG, E. F. (1960). Some taxonomic problems in weedy species. In: HARPER, J. L. (ed.), *The biology of weeds*: 43-47. Blackwell, Oxford.

- WARWICK, S. I. & B. K. THOMPSON (1987). Differential response to competition in weedy biotypes of proso millet. *Canad. J. Bot.* 65: 1403-1409.
- WEBER, T. (1961). *Ruderalpflanzen und ihre Gesellschaften*. Neue Brehm Bücherei, Wittenberg.
- WELLS, M. J. & C. H. STIRTON (1982). South Africa. In: HOLZNER, W. & M. NUMATA, *Biology and ecology of weeds*: 339-343. Junk, The Hague, Boston, London.
- WILKIES, H. G. (1972). Maize and its wild relatives. *Science* 177: 1071-1077.
- WRIGHT, R. H. (1972). *What good is a weed — Ecology in action*. Lothrop, New York.
- YOUNG, J. A. & R. A. EVANS (1975). Germination of seeds of Italian ryegrass, *Lolium multiflorum* Lam. *Agron. J.* 67: 386-389.
- YOUNG, J. A. & R. A. EVANS (1976). Responses of weed populations to human manipulations of the natural environment. *Weed Sci.* 24: 186-193.
- ZANGERL, A. R. & F. A. BAZZAZ (1984). Niche partitioning between two phosphoglucoisomerase genotypes in *Amaranthus retroflexus*. *Ecology* 65: 218-222.
- ZIMDAHL, R. L. (1987). Allelopathy. *FAO Pl. Protect. Bull.* 35(3): 70-74.
- ZOHARY, D. (1965). Colonizer species in the wheat group. In: BAKER, H. G. & G. L. STEBBINS (ed.), *The genetics of colonizing species*: 403-423. Academic Press, New York & London.
- ZOHARY, M. (1962). *Plant life of Palestine*. The Ronald Press, New York.
- ZOHARY, M. (1973). *Geobotanical foundations of the Middle East*. Fischer, Stuttgart, Swets & Zeitlinger, Amsterdam, 2 vol.
- ZOHARY, M. (1983). Man and vegetation in the Middle East. In: HOLZNER, W., M. J. A. WERGER & I. IKUSIMA (ed.), *Man's impact on vegetation*: 287-295. Junk, The Hague.

