

CARACTÉRISTIQUES BIONOMIQUES DES MAUVAISES HERBES D'ORIGINE AMÉRICAINNE EN FRANCE

J. Maillet

Labo. Biol. Ecol. Path. vég.
Ecole Nat. Sup. d'Agronomie
Pl. Viala, 34060 Montpellier cédex

RESUMEN: Las especies provenientes de America y naturalizadas o subspontaneas en Francia ocupan sobretudo los medios perturbados. El tipo anual parece el mas adaptado. La comparacion de las características de las especies quien se desarrollaron en los cultivos o no, hace sobresalir unas características favorables al invasion de los campos: ciclo de verano, tipo fotosintetico en C4, estatuto previo de maleza en America. Aun, unas especies en C3, con diseminacion por el viento y con una produccion alta de semillas, pueden tambien tener exito. El modo de fecundacion y el nivel de ploidy no parecen factores predominantes para explicar invasiones.

PALABRAS CLAVE: Malas hierbas, invasoras, características, biotipos.

SUMMARY: The species from America which are naturelized or subspontaneous in France settle mostly in pertubed areas. Anual type seems to be the most adequate. The comparation between species which have become weeds or no, shows that there are some prevalient characteristics such as: summer cycle, photosynthetic pathway in C4, previous weedy compartment in America. Though some species in C3, which are disseminated by wind and have a high seed production , may also be successfull. Fecundation type and level of ploidy do not seem to be of much importance to explain invasion.

KEY WORDS: Weeds, invaders, characteristics, biotypes.

INTRODUCTION

500 ans après la découverte de l'Amérique, de nombreuses espèces originaires de l'ancien monde ont fortement contribué à la modification des formations végétales des diverses régions américaines, qu'il s'agisse de formations naturelles comme les prairies du centre des U.S.A. (MACK, 1981) ou les pampas d'Argentine (SÖRYNSKI, 1991), ou de biotopes nouvellement créés avec le développement des cultures (BARRETT & SEAMAN, 1980).

En retour, des espèces américaines ont été importées en Europe, volontairement ou accidentellement, où elles ont réussi à s'implanter. Certaines ont connu une expansion foudroyante

telle *Amaranthus retroflexus* L. ou *Conyza canadensis* (L.) Cronq. qui, en moins de 200 ans, ont colonisé la plupart des pays d'Europe et sont devenues des mauvaises herbes majeures. D'autres, peut-être limitées par leurs exigences biologiques, restent plus localisées, telle *Amaranthus muricatus* (Moq.) Gillies, connue dans la péninsule ibérique ou en Israël et signalée en France (VIVANT, 1978) ou *Salpichroa origanifolia* (Lam.) Baillon. Mais contrairement à ce que l'on observe dans le continent américain, la grande majorité de ces espèces envahissantes se cantonne aux biotopes perturbés: champs, bords de route, rives des lacs ou des rivières ... et ne parvient pas à s'intégrer dans des formations végétales stables apparemment plus résistantes aux phénomènes d'invasion.

De nombreux travaux ont été réalisés en Australie ou aux U.S.A. pour essayer de mieux comprendre et prévoir les phénomènes d'invasion en tenant compte des caractéristiques génétiques, démographiques ou biologiques des espèces (NEWSOME & NOBLE, 1986; BARRETT & RICHARDSON, 1986; FORCELLA & al., 1986). Ces études primordiales pour élaborer des stratégies de lutte préventives, *a priori* plus économiques à terme et plus efficaces que des méthodes curatives reposant sur des traitements chimiques répétés, ont montré la nécessité d'étudier conjointement les caractéristiques des biotopes envahis et des biotopes d'origine, et les caractéristiques des espèces envahissantes sous peine de ne trouver aucun élément explicatif satisfaisant.

Peu d'études comparables ont été tentées en Europe. Ce travail essaie donc de faire le point sur les attributs biologiques des espèces d'origine américaine naturalisées ou subspontanées en France, en insistant sur celles qui sont devenues mauvaises herbes et sur les particularités des biotopes envahis.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

A partir de diverses flores (COSTE, 1937; FOURNIER, 1961; TUTIN & al., 1964-1980; JAUZEIN & MONTÉGUT, 1983), de mises à jour floristiques (suppléments de la flore de COSTE: JOVET & VILMORIN, 1972, 1974, 1975, 1977; JOVET & al., 1980; JOVET & KERGUÉLEN, 1990), d'études locales (BERNARD & FABRE, 1977, 1978, 1983, 1984; GALLAIS, 1969; LOISEAU, 1977; RIVIÈRE, 1987; VIVANT, 1961, 1970, 1971, 1978, 1982, 1983), ont été recensés les taxons d'origine américaine considérés comme naturalisés ou subspontanés. Pour chacun ont été recherchés la répartition géographique en France et les habitats envahis, le type biologique et le cycle de développement, le type photosynthétique, le

niveau de ploïdie, la capacité semencière, le mode de reproduction et le mode de dissémination.

Le statut de mauvaise herbe en Amérique a été recherché à partir de diverses flores (ROBBINS & al., 1950; HÄFLIGER & SCHOLZ, 1980; N.C.R.R.P., 1981; SAUERBERN & SAUERBERN, 1985).

Chaque fois que cela a été possible, les caractéristiques du groupe d'espèces devenues mauvaises herbes en France et du groupe d'espèces restées rudérales ont été soumises à des tests de comparaison des pourcentages sur deux groupes indépendants (loi normale centrée réduite). Enfin, une analyse factorielle des correspondances a été réalisée sur l'ensemble des caractères précédemment cités pour les mauvaises herbes.

Les dénominations de Flora Europea sont reprises pour les espèces citées dans cette flore; quelques synonymies récentes sont indiquées (KERGUÉLEN & JAUZEIN, 1992). Les autres taxons sont nommés suivant les suppléments de la flore de Coste.

RÉSULTATS

TAXONS D'ORIGINE AMÉRICAINE NATURALISÉS OU SUBSPONTANÉS EN FRANCE

278 taxons d'origine américaine sont décrits comme naturalisés ou subspontanés (parfois rarement). 48 familles sont concernées parmi lesquelles dominent les Asteraceae (22,3%), les Poaceae (14,4%), les Solanaceae (7,6%) et les Amaranthaceae (5,4%).

78 espèces (soit 30,5%) appartenant à 24 familles ont été rencontrées dans les cultures (Tab. 1). Les 4 familles ci-dessus fournissent

58% des espèces devenues mauvaises herbes en France. Oxalidaceae et Euphorbiaceae sont également bien représentées dans ce groupe, alors qu'inversement, les Oenotheraceae, les Chenopodiaceae et les Rosaceae contribuent peu à la flore des mauvaises herbes malgré un nombre d'espèces introduites élevé.

Les 200 espèces naturalisées en dehors des cultures appartiennent à 38 familles (Annexe 1).

Au total la flore d'origine américaine constitue 6,6% de la flore de France décrite par FOURNIER (1961).

HABITATS COLONISÉS

ESPÈCES NATURALISÉES DANS LES CULTURES

La répartition des espèces par culture apparaît au tableau 1. Seules 5 espèces sont considérées comme mauvaises herbes des cultures annuelles d'automne. En revanche, la plupart des espèces se rencontrent dans un grand nombre de cultures estivales ou dans le faciès estival des cultures pérennes ligneuses et dans les cultures sarclées de fin de printemps. Les rizières accueillent quelques espèces inféodées aux *milieux humides*.

D'un point de vue biogéographique, la distribution des espèces américaines en France est souvent mal connue. Cependant il semblerait que les régions méditerranéennes et atlantiques soient les plus propices pour leur naturalisation, soit pour des raisons climatiques, soit pour des raisons historiques (ports de Bordeaux, Bayonne, Nantes, Sète, Marseille ... en relation avec le continent américain).

Une étude plus précise réalisée dans les vignobles confirme que les espèces d'origine étrangère s'installent préférentiellement dans la moitié sud de la France (MAILLET, 1992). Ainsi, 54% des espèces allochtones ne se rencontrent que dans les vignobles méditerranéens, 28% se développent également dans les vignobles du Sud-Ouest et de la Loire, 28%

seulement sont présentes dans toutes les régions viticoles.

ESPÈCES NON-MAUVAISES HERBES

La plupart des espèces poussent dans des milieux plus ou moins artificialisés (bords de routes, voies ferrées, décombres...) perturbés et ouverts (absence de strates supérieures). Les bords de rivière ou d'étang constituent également des milieux d'accueil privilégiés puisque plus d'un quart des espèces d'origine américaine s'y rencontre (Annexe 1). 4% des taxons ont colonisé des dunes ou des sables maritimes. En revanche, 2,2% seulement (essentiellement des espèces ligneuses et quelques hémicryptophytes) ont été capables de s'installer dans des formations végétales stables.

Comme pour les mauvaises herbes, les régions atlantiques et méditerranéennes sont les plus concernées.

ATTRIBUTS DES ESPÈCES ENVAHIS-SANTES

MILIEU D'ORIGINE

Bien qu'il ne s'agisse pas exactement d'un "attribut" de l'espèce, le milieu d'origine renseigne sur les capacités écologiques d'une plante. Deux éléments sont considérés: d'une part l'origine biogéographique de l'espèce, d'autre part sa faculté à se développer dans les cultures dans le continent d'origine. Ces diverses informations sont présentées en annexe 1 et 2.

La plupart des espèces (88%) proviennent de zones tempérées, méditerranéennes ou subtropicales d'Amérique du nord ou du sud (espèces classées nord-américaines, sud-américaines, américaines) avec une prépondérance de l'origine nord-américaine (Tab. 2); 6,8% seulement des espèces sont notées néo-tropicales. Une certaine similitude climatique semble donc requise entre région d'origine et région d'accueil.

Cependant, la comparaison des pourcentages entre espèces devenues mauvaises herbes ou non modifie cette perception puisque d'une part plus d'espèces mauvaises herbes proviennent d'Amérique du sud dans ce cas, et que d'autre part, de façon statistiquement significative les espèces néo-tropicales sont proportionnellement mieux représentées en culture.

D'après les flores consultées, au moins 69,2% des espèces observées dans les cultures en France sont également déclarées mauvaises herbes en Amérique. En revanche, seules 26% des espèces "non mauvaises herbes" en France sont considérées comme mauvaises herbes outre-atlantique. Ces pourcentages sont très significativement différents et laissent supposer que l'acquisition préalable du statut de mauvaise herbe augmente les chances de colonisation des cultures dans le continent envahi. Par ailleurs on constate que 40% des espèces non rencontrées comme mauvaises herbes ont été introduites volontairement en France (cultures ornementales, médicinales, industrielles ...) alors que c'est le cas de 7,6% seulement d'espèces devenues mauvaises herbes en France.

TYPE BIOLOGIQUE

Thérophytes, géophytes et hémicryptophytes représentent plus de 3/4 des espèces envahissantes. Par contre les ligneuses (Chaméphytes, phanérophytes) sont moins de 10% (Tab. 3).

La comparaison entre espèces devenues mauvaises herbes ou non indique que les thérophytes et les géophytes sont significativement plus souvent mauvaises herbes alors qu'inversement, les hémicryptophytes sont plus fréquemment non mauvaises herbes. La dominance des annuelles et des espèces à multiplication végétative dans les cultures s'explique par leur plus grande capacité à résister aux travaux culturaux.

CYCLE DE DÉVELOPPEMENT

On remarque une forte prédominance de germination ou de levée estivale parmi les

espèces devenues mauvaises herbes (annexe 2) puisque 65,4% apparaissent sur le terrain à partir de juin et 17,9% lèvent à partir d'avril-mai. En revanche les espèces indifférentes (7,7%), printanières ou automnales (7,7%) ou printanières (1,3%) sont peu représentées, ce qui explique la répartition par culture (cf. 21).

PRODUCTION SEMENCIÈRE

Il est toujours difficile d'évaluer réellement la production semencière d'une espèce, car celle-ci varie suivant les conditions et d'un individu à l'autre au sein d'une même population. Afin d'estimer très schématiquement cette caractéristique particulièrement importante lorsqu'il s'agit d'invasions, trois classes ont été créées:

- faible production semencière = <500 graines/pied.
- production moyenne = 500-5000 graines/pied.
- production forte = >5000 graines/pied.

La répartition par classe est respectivement de 30,7%, 51,4% et 17,9% pour les espèces mauvaises herbes d'origine américaine. Il semble donc que, tout en favorisant les potentialités d'invasion, une production semencière importante ne soit pas un caractère nécessaire.

Une longévité souvent non-négligeable des semences (MAILLET, 1992), associée probablement à une diminution de la pression de prédation par rapport au pays d'origine, contribue à faciliter la constitution de stocks semenciers très élevés. Ainsi, en vigne, on a trouvé jusqu'à 500 millions de graines d'*Amaranthus* sp./ha (MAILLET & TRAORE, 1989). Une espèce en voie d'extension rapide dans le vignoble du Languedoc, *Dichanthium saccharoides*, a produit en moins de 5 ans un stock semencier de l'ordre de 13 millions de graines/ha (Maillet & Ouedrago, non pub.).

DISSÉMINATION

En divisant les espèces de façon simplifiée en trois modes de dissémination (anémochores, zoochores et autres), on s'aperçoit que 64,1% des espèces sont essentiellement clitochores (dissémination à proximité immédiate de la

plante) et dépendent donc de l'homme pour l'extension de leur aire de répartition. 12,8% sont des anémochores que l'on rencontre surtout chez les Asteraceae; les voies de communication ont constitué pour elles des moyens privilégiés d'extension et leur ont permis d'accroître rapidement leur aire comme on peut l'observer dans le genre *Conyza* (RIVIÈRE, 1987). Enfin 23,1% des taxons sont des zoochores, soit endozoochores telles les *Solanum* ou les *Parthenocissus*, soit epizoochores comme *Xanthium* spp.

TYPE PHOTOSYNTHÉTIQUE

De nombreux auteurs ont insisté sur l'intérêt du type C4 qui apporterait des avantages compétitifs aux mauvaises herbes (HOLM & al., 1977). Cependant NEWSOME & NOBLE (1986), ROY (1990) rappellent que ce seul critère est insuffisant et semble particulièrement efficace surtout dans des conditions tropicales.

La proportion d'espèces américaines en C4 introduites en France apparaît cependant très élevée avec près de 20% des taxons. Ce pourcentage monte à 31% si l'on ne considère que les espèces devenues mauvaises herbes en France, et à 40% si l'on considère les mauvaises herbes fréquentes (Annexe 2) *versus* 13,5% pour les espèces non rencontrées en culture (différence hautement significative). La flore autochtone française de mauvaises herbes comporte moins de 3% d'espèces en C4 (MAILLET, 1992).

MODE DE REPRODUCTION

Le mode de reproduction a pu être déterminé pour 37 mauvaises herbes avec la répartition suivante:

- Allogames strictes ou préférentielles: 10,8%
- Allogames/autogames (coexistence des deux modes): 45,9%
- Autogames préférentielles ou strictes: 27,1%
- Agamospermie + allogamie: 5,4%
- multiplication végétative: 10,8%

Le système de reproduction exprime partiellement les potentialités de diversité génétique (BURDON & MARSHALL, 1981). Trois espèces sont autogames strictes (*Xanthium* spp.) et quatre à multiplication végétative exclusive (*Oxalis*) d'une part, et deux espèces semblent être totalement autoincompatibles d'autre part (*Aster squamatus*, *Asclepias cornuti*). Les autres espèces (70%) ont la possibilité, grâce à la flexibilité de leur système de reproduction de démarrer une colonisation à partir de petites populations (autogamie, agamospermie, reproduction végétative) et d'évoluer en donnant de nouvelles combinaisons génétiques (allogamie). Cette alternance potentielle permet d'obtenir un compromis entre les besoins d'ajustement rapide et uniforme d'une population dans un biotope et la nécessité d'une variabilité à moyen ou long terme.

NIVEAU DE PLOÏDIE

Le nombre chromosomique a été trouvé pour 103 espèces (Annexe 1 et 2). Ont été considérés comme polyploïdes les espèces pour lesquelles $2n > 20$ (d'après ERHENDORFER, 1980), ou encore $2n < 20$ si le nombre chromosomique de base est connu (ex: *Aster* $n=5$, *Euphorbia* (groupe *chamaecyse*) $n=6$).

Les diploïdes représentent 19% du total, et n'ont pas de pourcentages significativement différents suivant que l'on considère les espèces devenues mauvaises herbes ou non.

Dans la nature, 70% des espèces seraient des polyploïdes. Les pourcentages supérieurs observés dans notre cas tendraient à prouver que la polyploidie, qui augmente la diversité allélique et confère à la plante une plus grande amplitude écologique, accroît les chances d'invasion mais n'intervient pas pour favoriser l'acquisition du statut de mauvaise herbe. Toutefois, certains genres envahissants, tels *Conyza*, *Euphorbia* ou *Galinsoga* ont des espèces diploïdes et d'autres polyploïdes.

RÉSULTATS DE L'ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

Afin d'établir s'il existe des corrélations entre attributs biologiques, une AFC espèces/attributs biologiques a été réalisée pour les 78 taxons rencontrés comme mauvaises herbes en France. Les modalités "mode de reproduction" et "ploidie" pour lesquelles existent des données manquantes, ont été mis en points supplémentaires. Une analyse hiérarchique de moment d'ordre 2 aide à l'interprétation des tableaux de l'AFC.

Les quatre premiers axes expriment 44% de l'information. Les modalités des attributs "type photosynthétique", "cycle de développement" et "mode de dissémination" ont une forte contribution à l'interprétation des axes.

Les corrélations entre modalités sont peu élevées et ne permettent pas de distinguer des groupes bionomiques tranchés (figure 1). Cependant, on peut élaborer les quatre regroupements suivant:

I- Thérophytes ou bisannuelles d'origine tempérée, diploïdes ou polyploïdes, en C3, souvent autogames, à germination ou levée de fin de printemps ou indifférente.

11- à dissémination localisée et à faible production semencière (ex.: *Coronopus didymus*, *Veronica peregrina*, *Myosurus sessilis*, *Bromus willdenowii*, *Chamomilla suaveolens*).

12- à dissémination zoochore et à production semencière moyenne (ex.: *Solanum* spp., *Bidens* spp.)

II- Thérophytes d'origine tempérée, en C3, à germination printanière ou automnale, autogames/allogames, à dissémination anémochore et à forte production semencière (ex.: *Conyza* spp., *Aster squamatus*, *Epilobium adenacolon*).

III- Espèces subtropicales ou tropicales, thérophytes, hémicryptophytes ou géophytes, en

C4, à cycle estival, à forte production semencière, autogames/allogames ou agamospermiques (ex.: *Amaranthus* spp., *Dichanthium saccharoides*, *Paspalum paspalodes*).

Les espèces devenues des mauvaises herbes majeures en France (Fig. 1) appartiennent essentiellement aux groupes II et III.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les milieux colonisés par les espèces d'origine américaine sont caractérisés par leur niveau de perturbation important; très peu d'espèces s'implantent dans les formations végétales stables. Ce constat est habituel dans les études sur l'invasion (ROY, 1990). Les décombres, les cultures, les bords de rivière, constituent des milieux ouverts, riches en azote, dont les formations végétales sont régulièrement détruites ou endommagées; la création de "vides végétaux" exposés aux passages fréquents de l'homme, le long de voies de communication, facilite l'introduction de semences anthropochores.

Dans ces types d'habitat, les espèces à stratégie "r" (cycle de vie court, fort investissement à la reproduction, exploitation rapide des ressources) sont privilégiées. Ceci explique la prédominance des annuelles parmi les espèces envahissantes, notamment dans les cultures où le degré et la fréquence des perturbations sont plus grands. En revanche, les espèces ligneuses ont plus de difficulté à se naturaliser car il leur faut coloniser des milieux stables déjà occupés par des espèces autochtones.

Dans les milieux non-cultivés se sont naturalisées de nombreuses espèces échappées de culture. Leur présence reste généralement localisée, à de rares exceptions près (telle *Robinia pseudo-acacia* ou *Aster novi Belgii*). En revanche, les espèces devenues mauvaises herbes sont introduites accidentellement à plus de 90%. La plupart sont déjà mauvaises herbes en

Amérique et semblent donc avoir acquis une "prédisposition" facilitant leur intégration dans les agrophytocénoses.

Le succès des espèces envahissantes dépend non seulement de l'existence d'habitats accueillants mais aussi de la capacité des espèces à utiliser les ressources du milieu soit de façon plus performante que les autochtones, soit en comblant des niches inoccupées.

Les espèces qui sont devenues mauvaises herbes en France ont des caractéristiques qui illustrent ce phénomène. Ce sont majoritairement des espèces estivales, avec une forte proportion de C4 aptes à utiliser rapidement eau et chaleur, qui ont colonisé les cultures estivales plus ou moins irriguées. Tournesol, maïs, sorgho, soja, tomates, pommes de terre sont des plantes cultivées d'origine américaine qui occupent un biotope pratiquement inexistant avant leur développement. De même les rizières ont moins de 100 ans en France et constituent un milieu nouveau dans lequel des espèces étrangères pré-adaptées peuvent s'installer plus facilement (MAILLET, 1992). L'absence contrastante de mauvaises herbes américaines dans les cultures d'automne ou de printemps est peut-être due à ce que les mauvaises herbes potentielles autochtones se sont développées depuis plusieurs millénaires et ont eu le temps d'évoluer et d'occuper les milieux cultivés de façon performante. Le type estival est peu fréquent chez les espèces méditerranéennes où les semences sont souvent dormantes durant la période chaude et sèche. Par contre, beaucoup d'espèces tropicales ou subtropicales ont un cycle calé sur l'apparition des pluies en été; non dormantes à cette époque, elles germent rapidement dès que les températures atteignent un seuil minimal (12-15°C de moyenne journalière). Après la production de semences une dormance de post-maturation empêche les germinations de fin d'automne, puis une inhibition de germination liée à une baisse des températures maintient les semences quiescentes jusqu'à l'été suivant (KEELEY & THULLEN, 1983). L'accomplissement du cycle avec production de

semences viables est souvent également lié à des sommes de température et à la longueur du jour. De nombreuses espèces tropicales ou subtropicales ont pu malgré tout se naturaliser dans les régions tempérées de France grâce à un cycle court. Le besoin d'une similitude climatique entre région d'origine et région d'accueil est ici contourné.

La période de végétation est parfois légèrement prolongée du fait de la nécessité de l'induction de jours courts pour la mise à fleur et la croissance végétative accrue qui en résulte provoque une augmentation du nombre de graines produites. En revanche des espèces de jour court strictes ont moins de chances d'accomplir leur cycle sauf si elles ont un mode de reproduction végétatif comme *Cyperus esculentus* var. *leptostachyus*.

La réussite de certains genres, tels que *Amaranthus* ou *Panicum* est dû en outre à des caractères spécifiques. Chez les Amaranthes, une nitrophilie prononcée et une forte production de semences dotée d'une grande longévité ont probablement favorisé une colonisation d'autant plus rapide que le système de reproduction mixte (autogamie/allogamie) a permis une diversité génétique importante. Chez les *Panicum*, une tolérance naturelle aux herbicides de la famille des triazines a facilité une progression récente avec l'extension des cultures de maïs ou de sorgho. Cette tolérance n'existe pas chez les Chloridoidées dont un grand nombre s'est naturalisé dans les sables humides de bord de rivière, mais qui n'ont pas pu, jusqu'à présent s'installer de façon notoire dans les cultures. La richesse du genre Amaranthe (50 espèces dans le monde dont 20 en Amériques du Nord) et *Panicum* (170 espèces dont 25 annuelles en Amérique) laissent présager d'autres invasions.

L'augmentation des surfaces cultivées en maïs-sorgho, soja, tournesol, voire rizières accroît les chances d'arrivée d'espèces nouvelles comme le montre le cas des mauvaises herbes rizicoles (MAILLET, 1992). Ainsi *Heteranthera limosa*, *H. reniformis* et *Eclipta prostrata*

sont apparues durant les cinq dernières années qui correspondent à une augmentation importante des surfaces; de même qu'étaient apparues durant la période d'extension des années 60 *Lindernia dubia*, *Ammannia coccinea* ou *Najas gracillima*.

Les espèces en C3, sauf si elles ont un cycle estival (*Ambrosia* spp., *Xanthium* spp., *Solanum* spp., *Datura* spp.) ont apparemment peu de chances de s'installer dans les cultures à moins d'avoir une capacité de production semencière élevée accompagnée d'une dissémination à distance et d'une large amplitude écologique. Ainsi le genre *Conyza* pour lequel deux espèces nouvelles sont apparues depuis 20 ans (*C. blakei*, *C. floribunda*) a-t'il conquis rapidement un vaste territoire, alors que les *Bidens*, à graines moins nombreuses et non-anémochores, et à exigences écologiques plus strictes, restent des mauvaises herbes peu fréquentes.

D'une manière globale, le mode de reproduction ne joue pas un rôle essentiel comme cela a pu être observé dans d'autres pays (BURDON & MARSHALL, 1981; BARRETT & RICHARDSON, 1986). La proportion d'auto-games est comparable à celle rencontrée dans la flore autochtone et ne semble donc pas constituer un avantage particulier alors qu'un comportement mixte semble intéressant.

Enfin, les données sur la ploïdie confirment globalement les hypothèses avancées par HEISER & WHITAKER (1948) selon lesquelles les polyploïdes annuelles sont généralement supérieurs dans leur capacité à devenir mauvaises herbes ou espèces envahissantes, néanmoins l'existence au sein du même taxon de niveaux de ploïdie divers amène à penser qu'il ne s'agit pas d'un élément déterminant.

En définitive, bien que l'on ne puisse pas tracer un portrait idéal ou unique de "l'espèce envahissante", il ressort de cette étude un certain nombre de points majeurs qui permettent de mieux appréhender les risques d'invasion.

BIBLIOGRAPHIE

- BARRETT, S.C.H. & RICHARDSON, B.J. (1986). Genetic attribute of invading species. In: R.H. GROVES & J.J. BURDON (eds). *Ecology of biological invasions: an australian perspective*. pp. 21-33. Austr. Acad. Sc., Canberra.
- BARRETT, S.C.H. & SEAMAN, D.E. (1980). The weed flora of californian rice-fields. *Aquat. bot.* 9:351-376.
- BERNARD, CH. & FABRE, G. (1977). Florule adventice des berges du Tarn, en aval de Millau (Aveyron). *Monde des Plantes* 377:3-4.
- BERNARD, CH. & FABRE, G. (1978). Florule adventice des berges du Tarn, en aval de Millau. *Monde des plantes* 378:1-2.
- BERNARD, CH. & FABRE, G. (1983). Observations sur la flore du sud du plateau central et du Languedoc (Aveyron, Hérault et Lozère). *Bull. Soc. Bot. Fr.* 130(3):243-247.
- BERNARD, CH. & FABRE, G. (1984). Contribution à l'étude de la flore du Sud du Massif Central: Aveyron, Gard, Hérault et Lozère. *Monde des plantes* 417-418:9-10.
- BURDON, J.J. & MARSHALL, D.R. (1981). Biological control and the reproductive mode of weeds. *J. App. Biol.* 18:649-658.
- COSTE, H. (1937). *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes*. Lib. des Sciences et des arts, Paris.
- EHRENDORFER, F. (1980). Polyploidy and distribution. In: W.H. LEWIS (Ed). *Polyploidy, biological relevance*. pp. 45-60. Plenum Press, N.Y.
- FORCELLA, F.; WOOD, J.I. & DILLON, S.P. (1986). Characteristics distinguishing invasive weeds within *Echium* (Bugloss). *Weed res.* 26:351-364.
- FOURNIER, P. (1961). *Les quatre flores de France*. 1105 p. Lechevallier, Paris.
- GALLAIS, C. (1969). Plantes adventices de la Gironde. *Monde des plantes* 365:5-9.
- HÄFLIGER, E. & SCHOLZ, H. (1980). *Grass weeds* Documenta Ciba-Geigy, Basle.
- HEISER, H. & WHITTAKER, R.H. (1948). Chromosome number, polyploidy and growth habit in Californian weeds. *Am. J. Bot.* 35:179-186.

- HOLM, G.A.; PLUCKNETT, L.O.; PANCHO V.J. & HERBERGER, J. (1977). **The world's worst weeds, distribution and biology**. Univ. Press Hawaiï, Honolulu.
- JAUZEIN, P. & MONTÉGUT, J. (1983). **Graminées (Poacées) nuisibles en agriculture**. Ed. S.E.C.N. Aubervilliers.
- JOVET, P. & KERGUÉLEN, M. (1990). **7ème supplément à la flore de Coste**. Lib. scient. et techn. Blanchard, Paris.
- JOVET, P. & DE VILMORIN, R. (1972, 1974, 1975, 1977, 1979). **1er, 2nd, 3ème, 4ème, 5ème, suppléments à la flore de Coste**. Lib. scient. et tech., Blanchard, Paris.
- JOVET, P. DE VILMORIN, R. & KERGUÉLEN, M. (1985). **6ème supplément à la flore de Coste**. Lib. scient. et techn. Blanchard, Paris.
- KEELEY, P.E. & THULLEN, R.J. (1983). Influence of the planting date on the growth of *Solanum nigrum* L. **Weed Res.** 31-2:180-184.
- KERGUÉLEN, M. & JAUZEIN, PH. (1992). **Liste synonymique des taxons présents en France dans les milieux cultivés ou artificialisés**. Columa, Paris.
- LOISEAU, J.E. (1977). Contribution à l'étude de la flore et de la végétation alluviale de la Loire moyenne et de l'Allier. **Monde des plantes** 389:5-8.
- MACK, R.N. (1981). Invasion of *Bromus tectorum* L. into W.N. **Am. Agrosystems.** 7:145-165.
- MAILLET, J. (1992). **Constitution et dynamique des mauvaises herbes des vignes de France et des rizières de Camargue**. Thèse d'état es Sc., USTL, Montpellier.
- MAILLET, J. & TRAORE, H. (1989). Evaluation du potentiel semencier de vignobles méditerranéens. **Proc. 4ème EWRS Medit. Sympo** (1):215-222.
- N.C.R.R.P. (1981). **Weeds of the north central states**. North central regional res. pub. n° 281, Bull. 772, Univ. of Illinois.
- NEWSOME, A.E. & NOBLE, I.R. (1986). Ecological and physiological characters of invading species. In: R.H. GROVES & J.J. BURDON (eds). **Ecology of biological invasions: an australian perspective**. pp. 1-20. Austr. Acad. Sc., Canberra
- RIVIÈRE, G. (1987). Sur quelques composées adventices en France (Genres *Bidens* et *Conyza*). **Monde des Plantes** 427-428:1-5.
- ROBBINS, W.W. BELLURE, M.K. & BALL, W.S. (1950). **Weeds of California**, Pub. state Dept of Agriculture of California, Sacramento.
- ROY, J. (1990). In search of the characteristics of plant invaders. In: F. DI CASTRI & M. DEBUSSCHE (eds), **Biological invasions in Europe and the mediterranean basin**. pp. 335-352. Kluwer Acad. Pub., Dordrecht.
- SAUERBORN, E. & SAUERBORN, J. (1985). Wichtige unkräuterarten des tropen und subtropen beschreibungen und abbildungen. **Plits** 3(3):264 p.
- SÖYRINSKI, N. (1991). On the alien flora of the province of Buenos-Aires, Argentine. **Ann. Bot. Fenn.** 28:59-79.
- TUTIN, T.G.; HEYWOOD, V.H.; MOORE, D.M.; BURGESS, N.A.; VALENTINE, D.H.; WALTERS, S.M. & WEBB, D.A. (1964, 1968, 1972, 1976, 1980). **Flora Europea, Vol. I-V**. Cambridge Univ. Press.
- VIVANT, J. (1961). Graminées intéressantes récoltées dans le S.O. de la France. **Bull. Soc. Bot. Fr.** 108(1-2):39-46.
- VIVANT, J. (1970). Phanérogames adventices récoltées en France méridionale. **Monde des Plantes** 366.
- VIVANT, J. (1971). Sur trois phanérogames adventices dans le midi de la France. **Monde des plantes** 369:8.
- VIVANT, J. (1978). Nouvelles phanérogames adventices se naturalisant principalement dans le Sud-Ouest et les Pyrénées. **Bull. Soc. Bot. Fr.** 125:521-526.
- VIVANT, J. (1982). Plantes adventices récoltées en 1980 dans les Landes et les Pyrénées atlantiques. **Monde des plantes** 411-412:8.
- VIVANT, J. (1983). Brèves notes sur la flore adventice. **Bull. Soc. Bot. Fr.** 130(1):81-83.

TABLEAU 1

	M.S	TO	So	C.M.	V.V	Be	Pt	Ri	C.C
Amaranthaceae									
<i>Amaranthus albus</i> L.	*	*	*	*	*	*			
<i>Amaranthus blitoides</i> S. Watson	*	*	*	*	*	*	*		
<i>Amaranthus bouchonii</i> Thell.	*	*	*	*	*	*	*		
<i>Amaranthus deflexus</i> L.	*	*	*	*	*				
<i>Amaranthus hybridus</i> L. (<i>A. chlorostachys</i> Willd.)	*	*	*	*	*	*	*		
<i>Amaranthus muricatus</i> (Moq.) Gillies				(*)					
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	*	*	*	*	*	*	*		
Asteraceae									
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	*	*	*	(*)	*	(*)	(*)	(*)	
<i>Aster squamatus</i> (Spreng.) Hieron	(*)	(*)	(*)	*	*	*	(*)	*	*
<i>Bidens aurea</i> (Aston) Sherff.	(*)				*				
<i>Bidens bipinnata</i> L.					*				
<i>Bidens frondosa</i>					(*)				
<i>Bidens pilosa</i> L.	(*)								
<i>Bidens subalternans</i> DC					*				
<i>Chamomilla suaveolens</i> (Pursh) Rydb.				*	(*)	*	(*)		*
<i>Conyza blakei</i> (Cabr.) Cabrera					*				
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronq.					*				
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronq.	(*)			*	*				
<i>Conyza floribunda</i> Kunth.					*				
<i>Conyza sumatrensis</i> (Retz.) Walk. (= <i>C. albida</i> Sprengel)		(*)			*	*			
<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.								(*)	
<i>Galinsoga ciliata</i> S.F. Blake	(*)	(*)	(*)	*	(*)	(*)	(*)		(*)
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	(*)	(*)	(*)	*	(*)				
<i>Gamochaeta spicata</i> (Lam.) Cabrera	*								
<i>Xanthium spinosum</i> L.	(*)	(*)	(*)		*				
<i>Xanthium strumarium</i> L. subsp <i>italicum</i> (Moretti) Löve		*	*	*	*	*			
Asclepiadaceae									
<i>Araujia sericifera</i> Brot.					*				
<i>Asclepias Syriaca</i> L.				(*)	(*)				
Brassicaceae									
<i>Coronopus didymus</i> (L.) Sm.				*	*	*	*		
<i>Lepidium virginicum</i> L.	(*)				(*)				
Chenopodiaceae									
<i>Chenopodium ambrosioides</i> L.					*				
<i>Chenopodium multifidum</i> L.						*			
Convolvulaceae									
<i>Cuscuta campestris</i> Yuncker				*					
Cucurbitaceae									
<i>Sicyos angulatus</i> L.	*								
Cyperaceae									
<i>Cyperus eragrostis</i> Lam.								*	
<i>Cyperus esculentus</i> L. var. <i>leptostachyus</i>	*			*					

TABLEAU 1 (Cont.)

	M.S	TO	So	C.M.	V.V	Be	Pt	Ri	C.C
Euphorbiaceae									
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.					(*)				
<i>Euphorbia maculata</i> L.				*	*				
<i>Euphorbia nutans</i> Lag.				*	*				
<i>Euphorbia prostrata</i> Aiton				*	*				
<i>Euphorbia serpens</i> Kunth				*	*				
Liliaceae									
<i>Nothoscordum inodorum</i> (Aiton) Nichol.				(*)	*				
Lythraceae									
<i>Ammannia coccinea</i> Rottb.								*	
Najaceae									
<i>Najas gracillima</i> Magnus								*	
Oenotheraceae									
<i>Epilobium adenocaulon</i> Hausskn. (= <i>E. ciliatum</i> Rafin.)					*				
<i>Ludwigia uruguayensis</i> (Camb.) Hara								*	
<i>Oenothera biennis</i> L.	(*)	(*)	(*)		*				
Oxalidaceae									
<i>Oxalis articulata</i> Savigny	(*)			(*)					
<i>Oxalis corymbosa</i> D.C. = <i>O. debilis</i> H.B.K. subsp <i>corymbosa</i> (DC) Bolos & Vigo	*			*	*				
<i>Oxalis fontana</i> Bunge	*				*				
<i>Oxalis latifolia</i> Kunth.	*			*	*				
Phytolaccaceae									
<i>Phytolacca americana</i> L.					*				
Poaceae									
<i>Bromus willdenowii</i> Kunth. = <i>B. catharticus</i> Valh.				(*)	*				
<i>Dichanthium saccharoides</i> (Swartz.) Roberty					*				
<i>Panicum capillare</i> L.	*		*		(*)				
<i>Panicum chloroticum</i> Nees	*								
<i>Panicum dichotomiflorum</i> Mich.	*		(*)		(*)				
<i>Panicum gattingeri</i> Nash.	*								
<i>Panicum virgatum</i> L.	*								
<i>Paspalum dilatatum</i> Poiret					*				
<i>Paspalum paspalodes</i> (Mich.) Scribner	*			(*)	*			*	
<i>Paspalum vaginatum</i> Sw.	(*)								
<i>Setaria parviflora</i> (Poiret) Kerguelen = <i>S. geniculata</i> Beauv.						*			
<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R.Br.					*				
Pontederiaceae									
<i>Heteranthera limosa</i> (Sw.) Willd.								*	
<i>Heteranthera reniformis</i> Ruiz & Pavon								*	
Ranunculaceae									
<i>Myosurus sessilis</i> L.									*

	M.S	TO	So	C.M.	V.V	Be	Pt	Ri	C.C
Scrophulariaceae									
<i>Lindernia dubia</i> (L.) Pennell								*	
<i>Veronica peregrina</i> L.				*					
Solanaceae									
<i>Datura stramonium</i> L.	*	*	*	*	*	(*)	(*)		
<i>Nicandra physaloides</i> (L.) Gaertner					*				
<i>Physalis viscosa</i> L. var. <i>fusco-maculata</i> de Rouv.					(*)				
<i>Solanum chenopodioides</i> Lam. (= <i>S. sublobatum</i> R.& Sch.)		(*)			*	(*)			
<i>Solanum physaloides</i> Rusby	(*)			*	(*)				
var. <i>nitidibaccatum</i> (Bitter) Edmonds									
<i>Solanum sarachoides</i> Sendtner in Martius	(*)			*	(*)				
Urticaceae									
<i>Pilea muscosa</i> Lindley				(*)					
Verbenaceae									
<i>Lippia canescens</i> Kunth.					(*)				
Vitaceae									
<i>Parthenocissus inserta</i> Kerner					(*)				
<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planchon					(*)				

TABLEAU 1: Liste des mauvaises herbes d'origine américaine et distribution par culture. M.S = maïs, sorgho; C.M = cultures maraichères; Pt = Pommes de terre; To = tournesol; V.V = vignes, vergers; Ri = rizière; So = soja; Be = betteraves; C.C = céréales ou colza d'automne; * = espèces fréquentes; (*) = espèce rarement signalée; espèces majeures soulignées.

	Am. N	Am. S	Am.	Néotrop.	C. Am.	Inconnu
Mauvaises herbes	31	33	5	9		
Non mauvaises herbes	100	51	25	10	11	3
TOTAL	13	84	30	19	11	3
Comparaison des Pourcentages	NS	S+	NS	S+	-	-

TABLEAU 2: Origine biogéographique des espèces d'origine américaine. NS: non significativement différent; S+: significativement supérieur pour les espèces mauvaises herbes.

	Th	Th/H ₂	H ₂	Hn	G	Ch	nPh	Ph	Par	He ann	Hy ann	Hy viv	Indét.
Espèces devenues mauvaises herbes en France													
Nombre	40	2	1	12	15	-	3	-	1	2	1	1	-
%	47,2	2,6	1,3	15,4	19,2	-	3,8	-	1,3	2,6	1,3	1,3	-
Espèces non devenues mauvaises herbes													
Nombre	75	4	3	54	16	2	15	7	2	-	-	2	20
%	37,5	2	1,5	27	8	1	7,5	3,5	1	-	-	1	10
Comparaison des %													
	S+	NS	NS	S-	S+	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	

TABLEAU 3: Spectre biologique des espèces d'origine américaine naturalisées ou subspontanées en France. S+ % significativement supérieur pour les espèces devenues mauvaises herbes à 5%, S- significativement inférieur pour les espèces devenues mauvaises herbes à 5%, Th = thérophyte, H₂ = bisanuelle, Hn = Hémicryptophyte, G = Géophyte, Ch = Chaméphyte, nPh = nanophanérophyte, Ph = Phanérophyte, Par = Parasite, He = Hélophyte, Hy = Hydrophyte, ann = annuel, viv = vivace, Indét = Indéterminé.

ANNEXE 1

	Or	St	Bi	Ph	Pl	Hab	Int
Abietaceae							
<i>Pinus strobus</i> L.	1	2	5	1	-	1	1
Alismataceae							
<i>Sagittaria latifolia</i> Willd.	3	2	4	1	-	3	1
Amaranthaceae							
<i>Alternanthera peploides</i> Urb.	4	1	3	2	-	3	2
<i>Alternanthera philoxeroides</i> Griseb	2	2	3	2	-	3	2
<i>Amaranthus acutilobus</i> Uline & Brey	4	2	1	2	-	4	2
<i>Amaranthus palmeri</i> Watson	1	1	1	2	2 (32)	4	2
<i>Amaranthus spinosus</i> L.	4	1	1	2	-	3	2
<i>Amaranthus Standleyanus</i> Parodi ex Covas	2	1	1	2	-	4	2
<i>Amaranthus viridis</i> L.	4	1	1	2	-	4	2
Apiaceae							
<i>Bowlesia incana</i> Ruiz & Pavon	2	2	1	1	-	-	-
<i>Hydrocotyle bonariensis</i> Commerson ex Lam.	2	2	1	1	-	-	-
Asteraceae							
<i>Ageratum conyzoides</i> L.	4	1	1	1	-	4	1
<i>Ambrosia coronopifolia</i> Torrey & Gray	1	1	4	1	2 (72)	3	2
<i>Ambrosia tenuifolia</i> Sprengel	2	2	1	1	-	3,4	2
<i>Ambrosia trifida</i> L.	1	1	1	1	2 (24)	4	2
<i>Anaphalis margaritacea</i> (L.) Benth.	1	2	3	1	2 (28)	4	1
<i>Aster dumosus</i> L.	1	2	3	1	-	3	1
<i>Aster ericoides</i> L.	1	1	3	1	-	3	1
<i>Aster laevis</i> L.	1	2	3	1	2 (54)	3,4	1
<i>Aster lanceolatus</i> Willd.	1	2	3	1	-	3,4	1
<i>Aster lateriflorus</i> (L.) Britton	1	2	3	1	-	4	1
<i>Aster novae-angliae</i> L.	1	2	3	1	1 (10)	3,4	1
<i>Aster novi-belgii</i> L.	1	2	3	1	-	3	1
<i>Aster patulus</i> Lam.	1	2	3	1	-	3	1
<i>Aster salignus</i> Willd.	1	2	3	1	-	1,3	1
<i>Aster versicolor</i> Willd.	1	2	3	1	-	-	1
<i>Baccharis halimifolia</i> L.	3	2	5	1	-	3	1
<i>Bidens comosa</i> Wieg.	1	2	1	1	-	3	2
<i>Bidens connata</i> Mulh. ex Willd.	1	2	1	1	-	3	2
<i>Bidens frondosa</i> L.	1	1	1	1	2 (48)	3	2
<i>Bidens vulgata</i> E.L. Greene	1	2	1	1	-	-	2
<i>Centaurea americana</i> Nutt.	2	2	1	1	-	4	1
<i>Erigeron annuus</i> (L) Pers.	1	1	3	1	2(26,36)	-	1
<i>Erigeron karvinskianus</i> DC	4	2	3	1	2 (36)	-	1
<i>Erigeron philadelphicus</i> L.	1	2	3	1	-	-	1
<i>Gamochaeta subfalcata</i> (Cabr.) Cabrera	3	2	1	1	-	3	2
<i>Grindelia squarrosa</i> Dunal	1	1	2	1	-	3	2
<i>Helianthus annuus</i> L.	1	1	1	1	2(34,68)	4	1
<i>Helianthus laetiflorus</i> Pers.	1	2	4	1	-	4	1

ANNEXE 1 (Cont.)

<i>Helianthus multiflorus</i> L.	1	2	4	1	-	4	1
<i>Helianthus petiolaris</i> Nutt.	1	1	4	1	2 (102)	4	1
<i>Iva xanthifolia</i> Nutt.	1	1	1	1	2 (36)	4	2
<i>Madia sativa</i> Mol.	2	1	1	1	2 (32)	-	1
<i>Rudbeckia amplexicaulis</i> Valh.	4	2	1	1	-	-	1
<i>Rudbeckia drummondii</i> Paxt.	-	2	3	1	-	-	1
<i>Rudbeckia fulgida</i>	-	2	3	1	-	-	1
<i>Rudbeckia hirta</i> L.	1	1	3	1	-	-	1
<i>Rudbeckia laciniata</i> L.	1	1	4	1	2 (76)	-	1
<i>Schkuhria pinnata</i> (Lam.) Kunt.	2	2	1	1	-	3	2
<i>Solidago canadensis</i> L.	1	2	4	1	-	3	1
<i>Solidago gigantea</i> Aiton subsp <i>serotina</i> Mc Neil	1	2	4	1	2 (36)	3	1
<i>Solidago graminifolia</i> (L.) Salisb.	1	2	4	1	-	3	1
<i>Soliva pterosperma</i> (Juss.) Less	2	1	1	1	-	-	2
<i>Tagetes minuta</i> L.	2	1	1	1	-	3	2
Balsaminaceae							
<i>Impatiens capensis</i> Meerb	1	2	1	1	-	3	1
Basellaceae							
<i>Boussingaultia cordifolia</i> Terr.	2	2	4	1	2 (36)	4	1
Boraginaceae							
<i>Amsinckia calycina</i> (Moris) Chater	3	2	1	1	-	4	1
<i>Amsinckia intermedia</i> Fischer & C.A.	1	1	1	1	-	4	2
<i>Amsinckia lycopsoides</i> (Lehm.) Lehm	1	2	1	1	-	4	2
<i>Amsinckia menziesii</i> Nelson & Mc Bride	3	2	1	1	-	4	2
<i>Heliotropium amplexicaule</i> Valh.	2	2	3	1	-	4	1
<i>Heliotropium curassavicum</i> L.	3	1	3	1	2 (26)	2	1
Brassicaceae							
<i>Lepidium bonariense</i> L.	2	2	2	1	-	4	2
<i>Lepidium densiflorum</i> Schrader	1	1	2	1	-	4	2
Cactaceae							
<i>Opuntia Ficus-indica</i> (L.) Mill.	4	2	5	3	-	1	1
<i>Opuntia monacantha</i> Haw.	4	2	5	3	-	1	1
<i>Opuntia stricta</i> (Haw.) Haw.	3	2	5	3	-	1	1
<i>Opuntia vulgaris</i> Mill.	1	2	5	3	-	1	1
Caprifoliaceae							
<i>Symphoricarpos albus</i> (L.) Blake	1	2	5	1	2 (54)	1,4	1
Chenopodiaceae							
<i>Atriplex arenicolus</i> Hauman	2	2	1	1		4	2
<i>Chenopodium berlandieri</i> Moq.	3	1	1	1	2 (36)	4	2
<i>Chenopodium borbasoides</i> Ludw.	2	2	1	1	-	4	2
<i>Chenopodium hircinum</i> Schrad.	2	2	1	1	-	4	2
<i>Chenopodium leptophyllum</i> Nutt.	3	2	1	1	-	4	2
<i>Chenopodium macrospermum</i> Hook.							
subsp <i>halophilum</i> (Phil.) Aellen	2	2	1	1	-	4	2
<i>Chenopodium missouriense</i> Aellen	1	2	1	1	2 (54)	4	2

ANNEXE 1 (Cont.)

<i>Chenopodium quinoa</i> Willd.	2	2	1	1	2 (36)	4	1
<i>Cycloloma atriplicifolium</i> (Sprengel) Coulter	1	1	1	1	-	2	2
Commelinaceae							
<i>Tradescantia virginiana</i> L.	1	2	3	1	2 (24)	4	1
Convolvulaceae							
<i>Cuscuta gronowii</i> Willd.	1	1	6	1	-	-	2
<i>Cuscuta suaveolens</i> Ser.	2	1	6	1	-	-	2
<i>Ipomoea acuminata</i> (Valh.) Poem. & Schult.	4	2	1	1	-	-	1
<i>Ipomoea purpurea</i> Roth.	4	1	1	1	-	-	2
<i>Ipomoea sagittata</i> Poiret	4	2	4	1	-	2	2
Cyperaceae							
<i>Cyperus reflexus</i> Valh.	3	2	-	-	-	3	2
<i>Mariscus rigens</i> (C. Presl.) C.B.Cl	1	2	-	-	-	3	2
Euphorbiaceae							
<i>Euphorbia polygonifolia</i> L.	1	2	1	1	-	2	2
Fabaceae							
<i>Amorpha fruticosa</i> L.	1	2	5	1	2 (20)	3	1
<i>Gledischia triacanthos</i> L.	1	2	5	1	-	1	1
<i>Lupinus arboreus</i> Sins.	1	2	5	1	-	2	1
<i>Lupinus perennis</i> L.	1	2	3	1	-	-	1
<i>Lupinus polyphyllus</i> Linck.	1	2	3	1	-	1	1
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	1	2	5	1	2 (20)	1	1
Fagaceae							
<i>Quercus rubra</i> L.	1	2	5	1	-	1	1
Hydrophyllaceae							
<i>Phacelia tanacetifolia</i> Benth.	1	1	1	1	1 (18)	-	1
<i>Wigandia caracasana</i> Kunth.	4	2	5	1	-	4	1
Hydrocharitaceae							
<i>Egeria densa</i> Planchon	2	2	4	1	-	5	1
<i>Elodea canadensis</i> Mich.	1	2	4	1	2(24,48)	5	1
<i>Elodea ernstiae</i>	2	2	4	1	-	5	1
Hypericaceae							
<i>Hypericum gentianoides</i> (L.) B.S.P.	1	2	5	1	-	2	1
<i>Hypericum majus</i> Britton	1	2	3	1	-	-	1
<i>Hypericum mutilum</i> L.	1	2	5	1	-	3	1
Malvaceae							
<i>Anoda triangularis</i> Humb. & Bonpl.	3	2	1	1	-	4	2
<i>Hibiscus palustris</i> L.	1	2	3	1	-	3	1
<i>Modiola caroliniana</i> (L.) G. Don fil.	4	2	1,3	1	-	-	-
Martyniaceae							
<i>Proboscidea louisianica</i> (Mill.) Thell.	3	2	1	1	2(30,36)	4	1
Oenotheraceae							
<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth.) P.H. Raven	4	2	1	1	1 (16)	5	-
<i>Oenothera atrovirens</i> Shull. & Baillett	1	2	1,2	1	1 (14)	4	1
<i>Oenothera erythrosepala</i> Borbas	3	2	1,2	1	1 (14)	4	1

ANNEXE 1(Cont.)

<i>Oenothera laciniata</i> Hill	1	2	-	1	-	-	1
<i>Oenothera longiflora</i> L.	2	2	2	1	-	4	1
<i>Oenothera parviflora</i> L.	1	2	2	1	1 (14)	4	1
<i>Oenothera rosea</i> L'Hér. ex Aiton	1	2	1	1	-	3	1
<i>Oenothera salicifolia</i> Desf.	1	2	1	1	-	-	1
<i>Oenothera speciosa</i> Nutt.	1	2	3	1	-	-	1
<i>Oenothera stricta</i> Ledeb ex Link	2	2	1	1	1 (14)	4	1
Oxalidaceae							
<i>Oxalis tetraphylla</i> Cav.	2	2	5	1	-	4	1
<i>Oxalis valvidiensis</i> Barn.	2	2	5	1	1 (18)	4	1
Papaveraceae							
<i>Argemone mexicana</i> L.	1	1	1	1	2 (28)	4	1
<i>Eschscholzia californica</i> Cham. in Nees	1	1	1	1	1 (12)	4	1
Poaceae							
<i>Agrostis scabra</i> Willd.	1	2	3	1	2 (42)	4	2
<i>Andropogon provincialis</i> Lam.	1	1	3	2	-	4	2
<i>Aristida adscensionis</i> L.	1	1	1,3	2	-	4	2
<i>Aristida congesta</i> Roem. & Sch.	3	2	-	2	-	3	2
<i>Cenchrus incertus</i> M.A. Curtis = <i>C. pauciflorus</i> Benth.	3	1	1,3	2	-	4	2
<i>Chloris barbata</i> Sw.	2	1	1,3	2	2(20,40)	4	2
<i>Chloris virgata</i> Swartz.	2	1	1	2	-	3	2
<i>Cortaderia selloana</i> Asch. & Graebner	2	2	3	2	2 (72)	4	1
<i>Diplachne fascicularis</i> (Lmk.) Beauv.	3	1	1	2	-	3	2
<i>Echinochloa muricata</i> (P. Beauv.) Fernald	1	1	1	2	2 (36)	3	2
<i>Eleusine tristachya</i> (Lam.) Lam.	2	1	3	2	-	4	2
<i>Eragrostis domingensis</i> Steud.	3	2	1	2	-	4	2
<i>Eragrostis frankii</i> Steud.	1	2	1	2	-	3	2
<i>Eragrostis mexicana</i> (Lag.) Link	1	1	1	2	-	3	2
<i>Eragrostis neomexicana</i> Vasey = <i>E. mexicana</i> subsp. <i>mexicana</i>	1	1	1	2	-	3	2
<i>Eragrostis orcuttiana</i> Vasey = <i>E. mexicana</i> subsp. <i>virescens</i> (Presl.) Koch & Sanchez Vega	1	2	1	2	-	3	2
<i>Eragrostis pectinacea</i> (Mich.) Nees	1	1	1	2	-	2,3	2
<i>Eriochloa punctata</i> (L.) Desv.	4	1	3	2	-	-	2
<i>Hordeum euclaston</i> Steud.	2	2	1	1	-	-	2
<i>Hordeum flexuosum</i> Nees	2	2	1	1	-	-	2
<i>Hordeum jubatum</i> L.	1	1	1,3	1	-	-	2
<i>Panicum implicatum</i> Scribn. ex Britton	1	2	4	2	-	1	2
<i>Spartina alterniflora</i> Loisel	1	2	3	2	2 (62)	2	2
<i>Stipa formicarum</i> Delile	2	2	3	1	-	4	2
<i>Stipa neesiana</i> Trin & Rupr.	2	2	3	1	-	3	2
<i>Stipa papposa</i> Nees	2	2	3	1	-	3	2
<i>Stipa poeppigiana</i> Trin. & Rupr.	2	2	3	1	-	3	2
<i>Stipa trichotoma</i> Nees	2	2	3	1	-	-	2

ANNEXE 1 (Cont.)

Polemoniaceae

<i>Collomia grandiflora</i> Dougl. ex Lindley	1	2	1	1	-	3	1
<i>Gilia capitata</i> Dougl.	1	2	1	1	1 (18)	4	1

Polygonaceae

<i>Rumex frutescens</i> Thouars	2	2	4	1	-	2	2
<i>Rumex triangulivalvis</i> (Danser) Rech fil	1	2	3	1	-	-	2

Portulacaceae

<i>Montia perfoliata</i> Howell = <i>Claytonia perfoliata</i> Willd.	1	1	1	1	2 (36)	4	1
---	---	---	---	---	--------	---	---

Rosaceae

<i>Fragaria chiloensis</i> Duchesne	2	2	4	1	-	-	1
<i>Fragaria virginiana</i> Duchesne	1	2	4	1	-	-	1
<i>Physocarpus opulifolia</i> Maxim	1	2	5	1	1(18)	3	1
<i>Potentilla pensylvanica</i> L.	1	2	3	1	-	4	1
<i>Potentilla pulcherrima</i> Lehm.	1	2	3	1	-	-	1
<i>Prunus serotina</i> Ehrh.	1	2	5	1	-	1	1
<i>Prunus virginiana</i> L.	1	2	5	1	-	1	1
<i>Rosa virginiana</i> L.	1	2	5	1	-	1	1
<i>Rubus odoratus</i> L.	1	2	5	1	-	1	1
<i>Rubus spectabilis</i> Pursh	1	2	5	1	-	1	1
<i>Spiraea alba</i> Du Roi	1	2	5	1	2 (36)	-	1
<i>Spiraea corymbosa</i> Rafin	1	2	3	1	-	-	1
<i>Spiraea douglasi</i> Hooker	1	2	5	1	-	-	1
<i>Spiraea tomentosa</i> L.	1	2	3	1	-	-	1

Rubiaceae

<i>Spermatoce tenuis</i> L.	2	2	1	1	-	3	2
-----------------------------	---	---	---	---	---	---	---

Rutaceae

<i>Ptelea trifoliata</i> L.	1	2	5	1	-	1	1
-----------------------------	---	---	---	---	---	---	---

Scrophulariaceae

<i>Ilysanthes attenuata</i>	1	2	1	1	-	3	2
<i>Mimulus guttatus</i> D.C.	1	2	3	1	2 (48)	5	1
<i>Mimulus moschatus</i> Dougl. ex Lindley	1	2	3	1	-	5	1

Solanaceae

<i>Cestrum parqui</i> L'Hér.	2	2	5	1	-	2	2
<i>Datura innoxia</i> Miller	4	1	1	1	-	-	2
<i>Nicotiana alata</i> Link. & Otto	2	2	3	1	1 (18)	4	1
<i>Nicotiana glauca</i> R.C. Graham	2	2	5	1	2 (24)	4	1
<i>Nicotiana rustica</i> L.	1	2	1	1	2 (48)	4	1
<i>Nicotiana tabacum</i> L.	2	2	1	1	2 (24)	4	1
<i>Petunia parviflora</i> Juss.	2	2	1	1	-	4	1
<i>Physalis exscarpa</i> Brot.	3	2	-	1	-	4	2
<i>Salpichroa organifolia</i> (Lam.) Baillon	2	2	1	1	2 (24)	4	1
<i>Solanum americanum</i> Miller	3	1	1	1	2 (24)	4	2
<i>Solanum cornutum</i> Lam. = <i>S. rostratum</i> Dunal	1	1	1	1	-	4	2
<i>Solanum eleagnifolium</i> Cav.	2	1	3/4	1	2 (48)	4	2

<i>Solanum sisymbriifolium</i> Lam.	2	1	1	1	-	4	2
<i>Solanum torreyi</i> Asa Gray	3	2	3	1	-	4	2
<i>Solanum triflorum</i> Nutt	1	2	1	1	-	4	2
Sterculiaceae							
<i>Walteria indica</i> L.	3	1	1	1	-	3	2
Propaeolaceae							
<i>Tropaeolum majus</i> L.	2	2	1	1	-	4	1
<i>Tropaeolum minus</i> L.	2	2	1	1	2 (28)	4	1
<i>Tropaeolum peregrinum</i> L.	2	2	1	1	-	4	1
Verbenaceae							
<i>Lippia nodiflora</i> L.	3	1	3	1	-	3	2
<i>Lippia triphylla</i> (L'Hér.) Kunth.	2	2	5	1	-	4	1
<i>Verbena bonariensis</i> L.	2	2	3	1	-	4	1
<i>Verbena peruviana</i> (L.) Druce	2	2	3/4	1	1(10)	4	1
<i>Verbena rigida</i> Sprengel	2	2	3	1	-	-	1

ANNEXE 1 : Attributs des espèces non mauvaises herbes d'origine américaine. Or, origine: 1 = N. Amérique, 2 = S. Am., 3 = Am., 4 = néotropical; St, statut en Amérique: 1 = mauvaise herbe, 2 = non mauvaise herbe; Bi, type biologique: 1 = thérophyte, 2 = bisannuelle, 3 = hémicryptophyte, 4 = géophyte, 5 = nano-phanérophyte, 6 = parasite; Ph, type photosynthétique: 1 = C3, 2 = C4, 3 = CAM; Pl, niveau de ploïdie: 1 = diploïde, 2 = polyploïde, (2n) = nombre de chromosomes; Hab., habitat envahi: 1 = bois, 2 = dune, 3 = rive, 4 = rudéral, 5 = rivière, lac; Int, mode d'introduction: 1 = volontaire, 2 = accidentel.

ANNEXE 2 (Cont.)

	Or	St	Bi	Di	Re	Cy	Ph	Se	Pl
Amaranthaceae									
<i>Amaranthus albus</i>	1	1	1	3	2	3	2	3	2 (32)
<i>Amaranthus blitoides</i>	1	1	1	3	2	3	2	3	-
<i>Amaranthus bouchonii</i>	2	2	1	3	2	3	2	3	2 (32)
<i>Amaranthus deflexus</i>	2	1	4	3	2	3	2	3	-
<i>Amaranthus hybridus</i>	4	1	1	3	2	3	2	3	2 (32)
<i>Amaranthus muricatus</i>	2	1	1	3	2	3	2	3	
<i>Amaranthus retroflexus</i>	2	1	1	3	2	3	2	3	2 (34)
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	1	1	1	2	1	2	1	2	2 (36)
Asteraceae									
<i>Aster squamatus</i>	2	1	3	1	1	2	1	2	2 (20)
<i>Bidens aurea</i>	1	1	4	2	-	2	1	2	2 (72)
<i>Bidens bipinnata</i>	1	1	1	2	-	2	1	2	-
<i>Bidens pilosa</i>	4	1	1	2	-	2	1	2	2 (48,72)
<i>Bidens subalternans</i>	2	1	1	2	-	2	1	2	-
<i>Chamomilla suaveolens</i>	3	1	1	3	3	4	1	1	1 (18)
<i>Conyza blakei</i>	2	2	1	1	2	4	1	2	2 (36)
<i>Conyza bonariensis</i>	1	1	1	1	2	4	1	2	1 (18)
<i>Conyza canadensis</i>	1	1	1	1	2	4	1	3	2
<i>Conyza floribunda</i>	2	2	1	1	2	4	1	3	2
<i>Conyza sumatrensis</i>	2	2	1	1	2	4	1	3	2
<i>Cyperus esculentus</i> var. <i>leptostachyus</i>	1	1	4	2	5	3	2	1	2
<i>Eclipta prostrata</i>	2	1	1	3	-	3	1	2	2 (22)
<i>Galinsoga ciliata</i>	2	1	1	3	-	2	1	2	2 (32)
<i>Galinsoga parviflora</i>	2	1	1	3	-	2	1	2	1 (16)
<i>Gamochaeta spicata</i>	1	1	1	3	-	4	1	2	2 (48)
<i>Xanthium spinosum</i>	2	1	2	1	3	3	1	1	2 (36)
<i>Xanthium strumarium</i>	2	1	1	2	3	3	1	1	2 (36)
Asclepidaceae									
<i>Araujia sericifera</i>	2	1	5	1	-	3	1	2	-
<i>Asclepias Syriaca</i>	1	1	4	1	1	3	1	2	2 (22)
Brassicaceae									
<i>Coronopus didymus</i>	3	1	1	3	3	5	1	1	2 (32)
<i>Lepidium virginicum</i>	1	1	1	3	-	5	1	1	-
Chenopodiaceae									
<i>Chenopodium ambrosioides</i>	4	1	3	3	1	2	1	3	3 (16,32)
<i>Chenopodium multifidum</i>	2	1	3	3	2	2	1	3	2 (32)
Convulvulaceae									
<i>Cuscuta campestris</i>	1	1	1	3	-	3	1	2	2 (58)
Cucurbitaceae									
<i>Sicyos angulatus</i>	1	1	1	2	-	3	1	1	2 (24)
Cyperaceae									
<i>Cyperus eragrostis</i>	4	1	4	3	-	3	2	2	2 (42)

ANNEXE 2 (Cont.)

Euphorbiaceae

<i>Euphorbia heterophylla</i>	4	1	1	3	-	3	1	2	-
<i>Euphorbia maculata</i>	1	1	1	3	-	3	2	1	2 (42)
<i>Euphorbia nutans</i>	1	1	1	3	2	2	3	1	1 (12)
<i>Euphorbia prostrata</i>	2	1	1	3	-	3	2	1	2 (18)
<i>Euphorbia serpens</i>	1	2	1	3	-	3	2	1	2 (24)

Liliaceae

<i>Nothoscordum inodorum</i>	2	2	4	3	-	5	1	1	1 (18)
------------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	--------

Lythraceae

<i>Ammannia coccinea</i>	1	1	1	3	-	3	1	1	-
--------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---

Najaceae

<i>Najas gracillima</i>	1	1	1	3	-	3	1	1	-
-------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---

Oenotheraceae

<i>Epilobium adenocaulon</i>	1	2	3	1	-	2	1	2	2 (36)
<i>Ludwigia uruguayensis</i>	2	2	4	3	-	2	1	1	-
<i>Oenothera biennis</i>	1	1	2	3	-	5	1	2	1 (14)

Oxalidaceae

<i>Oxalis articulata</i>	2	2	4	3	5	3	1	1	-
<i>Oxalis corymbosa</i>	2	2	4	3	5	3	1	1	-
<i>Oxalis fontana</i>	1	1	4	3	5	3	1	1	2 (24)
<i>Oxalis latifolia</i>	2	2	4	3	5	3	1	1	-

Phytolaceae

<i>Phytolacca americana</i>	1	1	4	2	-	3	1	2	-
-----------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---

Poaceae

<i>Bromus willdenowii</i>	2	1	1	2	3	5	1	2	2 (42)
<i>Dichanthium saccharoides</i>	2	1	3	1	-	3	2	2	2 (60)
<i>Panicum capillare</i>	1	1	1	3	-	3	2	3	-
<i>Panicum chloroticum</i>	2	2	1	3	-	3	2	2	-
<i>Panicum dichotomiflorum</i>	1	1	1	3	-	3	2	2	-
<i>Panicum gattingeri</i>	1	1	1	3	-	3	2	2	-
<i>Panicum virgatum</i>	1	1	4	3	-	3	2	2	2 (72)
<i>Paspalum dilatatum</i>	4	1	3	3	4	3	2	2	2 (50)
<i>Paspalum paspalodes</i>	4	1	4	3	4	3	2	2	2 (60)
<i>Paspalum vaginatum</i>	3	1	3	3	-	3	2	2	3 (20,40)
<i>Setaria parviflora</i>	2	1	3	3	3	3	2	2	2 (72)
<i>Sporobolus indicus</i>	4	1	3	3	-	3	2	2	2 (36)

Pontederiaceae

<i>Heteranthera limosa</i>	4	1	1	3	2	3	1	2	-
<i>Heteranthera reniformis</i>	4	1	1	3	2	3	1	2	-

Ranunculaceae

<i>Myosurus sessilis</i>	1	2	1	3	-	1	1	1	-
--------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---

Scrophulariaceae

<i>Lindernia dubia</i>	1	1	1	3	-	3	1	1	-
<i>Veronica peregrina</i>	3	1	1	3	-	5	1	1	2 (52)

Solanaceae									
<i>Datura stramonium</i>	3	1	1	2	3	3	1	3	2 (24)
<i>Nicandra physaloides</i>	2	1	1	2	-	3	1	2	3 (20,40)
<i>Physalis viscosa</i>	2	2	4	2	-	3	1	1	-
<i>Solanum nitidibaccatum</i>	2	1	1	2	3	3	1	2	2 (24)
<i>Solanum sarachoides</i>	2	1	1	2	3	3	1	2	2 (24)
<i>Solanum sublobatum</i>	2	2	1	2	3	3	1	2	2 (24)
Urticaceae									
<i>Pilea muscosa</i>	4	2	1	3	-	3	1	1	-
Verbenaceae									
<i>Lippia canescens</i>	1	1	3	3	-	3	1	1	2 (36)
Vitaceae									
<i>Parthenocissus inserta</i>	1	2	5	2	-	2	1	2	-
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	1	2	5	2	-	2	1	2	-

ANNEXE 2: Attributs des espèces d'origine américaine mauvaises herbes en France. Or, Origine: 1 = N. américaine, 2 = S. am, 3 = am., 4 = néotropical; St, Statut en Amérique: 1 = mauvaise herbe, 2 = non mauvaise herbe; Bi = type biologique: 1 = thérophyte, 2 = bisannuelle, 3 = hémicryptophyte, 4 = géophyte, 5 = nano phanérophite; Di, Mode de dissémination: 1 = anémochore, 2 = zoochore, 3 = clitochore; Re, Mode de reproduction: 1 = allogame, 2 = autogame/allogame, 3 = autogame, 4 = agamosperme + allogame, 5 = reproduction végétative; Cy, cycle biologique: 1 = levée de printemps, 2 = printemps/été, 3 = été, 4 = indifférent, 5 = Printemps/automne; Ph, Type photosynthétique: 1 = C3, 2 = C4, Se, Capacité de reproduction semencière: 1 = < 500 graines/pied, 2 = 500-5000, 3 = >5000; Pl, Niveau de ploïdie: 1 = diploïde, 2 = polyploïde, (2n): nombre chromosomique.