



HAL
open science

**Archéophytes et néophytes. Pour une nouvelle
détermination des marqueurs polliniques de
l'anthropisation. Le cas des milieux cultivés et rudéraux
de Franche-Comté.**

Cécile Brun

► **To cite this version:**

Cécile Brun. Archéophytes et néophytes. Pour une nouvelle détermination des marqueurs polliniques de l'anthropisation. Le cas des milieux cultivés et rudéraux de Franche-Comté.. Ecologie, Environnement. Université de Franche-Comté, 2007. Français. NNT: . tel-00282104

HAL Id: tel-00282104

<https://theses.hal.science/tel-00282104v1>

Submitted on 26 May 2008

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITÉ DE FRANCHE-COMTÉ
U.F.R. DES SCIENCES ET TECHNIQUES

THÈSE

Pour l'obtention du grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE FRANCHE-COMTÉ

Spécialité : Sciences de la Vie et de l'Environnement

Présentée et soutenue publiquement par

Cécile BRUN

le 14 novembre 2007

**Archéophytes et néophytes. Pour une nouvelle détermination des
marqueurs polliniques de l'anthropisation.**

Le cas des milieux cultivés et rudéraux de Franche-Comté.

Directeur de thèse : Hervé RICHARD, Directeur de recherche, Université de Franche-Comté

Co-directeur de thèse : François BRETAGNOLLE, Professeur, Université de Bourgogne

JURY :

Stéphanie THIEBAULT, Directeur de Recherche, CNRS, Université Paris X, rapporteur

Thierry TATONI, Professeur, Université Aix-Marseille, rapporteur

Didier GALOP, Chargé de Recherche, CNRS, Université de Toulouse Le Mirail

Santiago RIERA, Professor agregat, Universitat de Barcelona

Christophe THEBAUD, Professeur, Université Paul Sabatier de Toulouse

« Ce livre se divise en trois parties, chacune étant en soi un essai d'explication.

La première met en cause une histoire quasi immobile, celle de l'homme dans ses rapports avec le milieu qui l'entoure ; une histoire lente à couler et à se transformer, faite bien souvent de retours insistants, de cycles sans cesse recommencés. Je n'ai pas voulu négliger cette histoire-là, presque hors du temps, au contact des choses inanimées, ni me contenter, à son sujet, de ces traditionnelles introductions géographiques à l'histoire, inutilement placées au seuil de tant de livres, avec leurs paysages minéraux, leurs labours et leurs fleurs qu'on montre rapidement et dont ensuite il n'est plus jamais question, comme si les fleurs ne revenaient pas avec chaque printemps, comme si les troupeaux s'arrêtaient dans leurs déplacements, comme si les navires n'avaient pas à voguer sur une mer réelle, qui change avec les saisons. (...) »

Fernand Braudel, *La Méditerranée et le Monde méditerranéen à l'époque de Philippe II*, Paris, Armand Colin, 1949, p. XIII.

Remerciements

Hervé Richard a donné l'impulsion d'origine à ce projet de thèse, m'a accueillie au sein d'une belle structure de travail et a guidé les étapes successives de mes recherches ; il a toute ma reconnaissance.

En François Bretagnolle, j'ai trouvé un lecteur exigeant dont la curiosité a sans cesse nourri ma réflexion.

Grâce à lui, j'ai pu travailler, à l'INRA de Dijon, dans l'unité *Biologie et Gestion des Adventices*, avec Fabrice Dessaint qui m'a patiemment initiée aux arcanes des statistiques. Les méthodes décrites ici sont le fruit de notre travail commun.

Stéphanie Thiébault m'a accueillie avec enthousiasme dans son laboratoire de Nanterre, n'a pas été avare de temps et de conseils pour que soit achevée cette thèse et soient lancés de futurs projets de recherche. Je la remercie de la confiance qu'elle me témoigne.

Les exigences des recherches et celles de l'enseignement universitaire m'ont amenée à parcourir la France d'Est en Ouest, à fréquenter différentes équipes de chercheurs qui m'ont ouvert leurs portes avec une égale générosité et auxquelles j'ai apprécié de m'intégrer. Qu'ils en soient tous collectivement et individuellement remerciés !

Et, parmi eux, j'ai, sans viser à l'exhaustivité, une pensée particulière pour tous ceux qui, au fil des ans, m'ont offert leur expérience scientifique et, souvent, leur amitié :

au laboratoire de Chrono-Ecologie de Besançon, pour Anne, Didier, Emilie, Florence, Isabelle et Jean-Daniel,

au laboratoire ECODIV de Rouen, pour Estelle et Pierre,

à la MAE de Nanterre, pour tous les Joyeux Botanistes, Alexa, Claire, Erwan, Lucie, Margareta, Stéphanie, Véronique...

sans oublier Julian Wiethold qui, généreusement, m'a fait partager nombre de ses données carpologiques non publiées, Yorick Ferrez et Pascal Collin aux indications précieuses lors de la prospection botanique.

Et, naturellement, je témoigne une vive gratitude aux membres du jury qui ont accepté de juger la qualité de ce travail.

Enfin, ma dernière pensée va à mes proches et à mes amis, à ma famille parisienne qui m'a sans relâche portée et supportée jusqu'à ce jour.

SOMMAIRE

	Page
INTRODUCTION	17
CHAPITRE 1. HISTOIRE ET EVOLUTION DES VEGETATIONS ANTHROPIQUES. LA CARACTERISATION CHOROLOGIQUE ET ECOLOGIQUE DES ESPECES TYPIQUES DES BIOTOPES ANTHROPISES AU SERVICE DE L'ETUDE PALEOENVIRONNEMENTALE 27	
I. LE CHOIX DES ESPECES ET DES GROUPEMENTS ANTHROPIQUES	29
I.1. Les caractéristiques géomorphologiques, pédologiques et climatiques de la région	29
I.2. Les espèces	32
I.3. Les groupements anthropiques	32
<i>I.3.1. Les groupements d'adventices des cultures</i>	33
<i>I.3.2. Les groupements de la flore rudérale</i>	36
II. DETERMINATION DU STATUT DES ESPECES : INDIGENE OU ETRANGERE ?	42
II.1. Terminologie utilisée	43
II.2. Critères permettant de déterminer le statut des espèces	47
II.3. Sources utiles pour déterminer le statut des espèces	50
<i>II.3.1. Sources paléobotaniques</i>	50
<i>II.3.2. Histoire des recherches floristiques dans la région : les sources écrites disponibles pour les 200 dernières années. Une étude des flores anciennes</i>	52
<i>II.3.3. Autres sources</i>	55
II.4. Identification des plantes indigènes, des archéophytes et des néophytes	56
<i>II.4.1. Méthodologie et utilisation des données disponibles</i>	56
<i>II.4.2. Difficultés rencontrées pour la détermination du statut de chaque espèce</i>	57

<i>II.4.3. Répartition des statuts au sein des deux grands types d'habitats de la flore anthropique</i>	59
III. COMPOSITION ET STRUCTURE DE LA FLORE ANTHROPIQUE	62
III.1. Quelques caractéristiques biologiques et écologiques essentielles de la flore anthropique	62
<i>III.1.1. La flore des lieux cultivés</i>	62
III.1.1.1. Représentation taxonomique	63
III.1.1.2. Durée et cycle de vie	64
III.1.1.3. Phénologie des espèces annuelles	68
III.1.1.4. Mode de pollinisation	70
III.1.1.5. Mode de dissémination des graines	73
III.1.1.6. Niveau de ploïdie	75
<i>III.1.2. Caractéristiques biologiques des plantes rudérales</i>	76
III.1.2.1. Représentation taxonomique	76
III.1.2.2. Durée et cycle de vie	78
III.1.2.3. Phénologie des espèces rudérales	82
III.1.2.4. Mode de pollinisation	83
III.1.2.5. Mode de dissémination des graines	85
III.1.2.6. Autres adaptations	87
III.2. Biogéographie et origine de la flore des milieux anthropisés	87
<i>III.2.1. Végétation « adventice » des cultures</i>	88
III.2.1.1. La flore indigène présente dans les milieux cultivés	89
III.2.1.2. La flore étrangère des milieux cultivés	90
<i>III.2.2. Végétation anthropique des lieux incultes et des friches</i>	92
III.2.2.1. La flore indigène des milieux rudéraux	93
III.2.2.2. La flore étrangère présente dans les milieux rudéraux	94
III.3. Profils-types, habitats originels et « chances de succès » de la flore des milieux anthropisés	96
<i>III.3.1. La flore indigène</i>	96
III.3.1.1. Dans les milieux cultivés	95
III.3.1.2. Dans les milieux rudéraux	97

III.3.1.3. « Chances de succès »	97
III.3.2. <i>Les archéophytes</i>	98
III.3.2.1. Dans les milieux cultivés	98
III.3.2.2. Dans les milieux rudéraux	98
III.3.2.3. « Chances de succès »	99
III.3.3. <i>Les néophytes</i>	100
III.3.3.1. Dans les deux milieux d'étude	100
III.3.3.2. « Chances de succès »	100
III.4. Quels milieux de vie ? Quels statuts ?	103
III.4.1. <i>Végétation « adventice » des cultures</i>	103
III.4.2. <i>Végétation anthropique des lieux incultes et des friches</i>	106
III.5. Synthèse	107
IV. IMPLICATIONS POUR LES ETUDES PALEOENVIRONNEMENTALES	111
IV.1. Evolution de la biodiversité dans les milieux anthropisés	111
IV.1.1. <i>Dynamique floristique du Néolithique aux flores écrites</i>	111
IV.1.1.1. Le Néolithique (5500–2200 av. J.-C.)	111
IV.1.1.2. L'âge du Bronze (2200–725 av. J.-C.)	116
IV.1.1.3. L'âge du Fer (750–52 av. J.-C.)	121
IV.1.1.4. La période gallo-romaine (I ^{er} siècle–500 ap. J.-C.)	123
IV.1.1.5. Le Moyen Âge (500–1500 ap. J.-C.)	125
IV.1.1.6. Les nouvelles espèces de la période moderne et contemporaine	127
IV.1.1.7. Synthèse : l'enrichissement continu de la flore des milieux anthropisés du Néolithique à nos jours	130
IV.1.2. <i>Bilan des apparitions, disparitions, raréfactions et maintien des espèces dans les lieux anthropisés de la région à l'aube du XXI^e siècle</i>	132
IV.1.2.1. Changements intervenus dans la flore des champs cultivés	133
IV.1.2.2. Changements intervenus dans la flore rudérale	136
IV.1.2.3. Implications pratiques des changements observés	137
IV.2. Perceptions et implications de ces évolutions dans les enregistrements paléobotaniques	138

<i>IV.2.1. Un mot sur l'intérêt de la détermination de ces évolutions pour les études carpologiques</i>	138
<i>IV.2.2. Evolution de l'image pollinique des milieux anthropisés et détermination des marqueurs « forts » de l'anthropisation</i>	138
IV.2.2.1. Image pollinique attendue des lieux cultivés	140
IV.2.2.2. Image pollinique attendue des lieux rudéraux	146
IV.2.2.3. Synthèse	151
 <i>Conclusion partielle : les archéophytes, marqueurs « forts » d'anthropisation</i>	 154
CHAPITRE 2. ETUDE FLORISTIQUE ET POLLINIQUE DES MILIEUX CULTIVES ET RUDERAUX DE FRANCHE-COMTE	
I. METHODES ET STRATEGIES D'ETUDE	157
I.1. Choix des sites et stratégie d'échantillonnage	157
<i>I.1.1. Acquisition des données floristiques</i>	157
I.1.1.1. A la recherche des lieux cultivés les mieux préservés	157
I.1.1.2. Friches, dépotoirs, terrains vagues, ruines, quelle stratégie poursuivre ?	161
<i>I.1.2. Méthode floristique adoptée</i>	162
I.2. Collecte des données polliniques	163
<i>I.2.1. Choix des sites pour l'échantillonnage de la pluie pollinique</i>	163
<i>I.2.2. Méthode d'échantillonnage – prélèvements de mousses</i>	163
<i>I.2.3. Extraction, détermination et comptage</i>	164
I.3. Analyses des données	165
<i>I.3.1. Etude de la relation entre la végétation, sa pluie pollinique théorique et réelle</i>	166
I.3.1.1. Classification de la végétation et de la pluie pollinique	166
I.3.1.2. Mise en évidence des relations entre végétation/pluie pollinique théorique/pluie pollinique réelle	167

<i>I.3.2. Identification des taxons marqueurs d'anthropisation – les indices d'association et de représentation</i>	168
II. ETUDE DE LA FLORE ET DE LA PLUIE POLLINIQUE ACTUELLE DES LIEUX CULTIVES	
Arable-weed flora and its pollen representation: a case study from the eastern part of France	170
II.1. Introduction	172
II.2. Study area	173
II.3. Methods	174
<i>II.3.1. Vegetation and pollen analysis</i>	174
II.3.1.1. Vegetation surveys	174
II.3.1.2. Modern pollen rain	177
<i>II.3.2. Data analysis</i>	178
II.3.2.1. Vegetation and pollen patterns	179
II.3.2.2. Pollen–vegetation relationships	180
II.3.2.3. Association and representation indices	180
II.4. Results	181
<i>II.4.1. Vegetation</i>	181
II.4.1.1. Typology and gradient in vegetation data	181
II.4.1.2. From species to pollen types: is the same pattern found in the vegetation data-set?	184
<i>II.4.2. Modern pollen assemblages</i>	186
II.4.2.1. Pollen–vegetation relationships and gradients detected in surface sample pollen spectra	186
II.4.2.2. Association and representation indices	189
II.5. Discussion	191
<i>II.5.1. Arable-weed vegetation and its theoretical pollen representation</i>	191
<i>II.5.2. Relationships between modern pollen and vegetation assemblages</i>	193
II.5.2.1. Concordance between the two data-sets (PCIA)	193
II.5.2.2. Indices of association and representation	194
II.5.2.3. Comments on some pollen taxa	195

II.5.2.4. Taxa present either only in the vegetation or only in the pollen samples	196
II.5.3. <i>Use of taxa as a pollen indicator of the arable-weed flora</i>	197
II.6. Conclusions	199
III. ETUDE DE LA FLORE ET DE LA PLUIE POLLINIQUE ACTUELLE DES LIEUX RUDERAUX	200
III.1. La flore des milieux rudéraux et sa représentation pollinique théorique	200
III.1.1. <i>Typologie de la végétation rudérale en Franche-Comté</i>	204
III.1.2. <i>Comparaison des deux niveaux taxonomiques de détermination : la question de la conservation des structures de données</i>	208
III.2. Relation entre les données polliniques réelles et la végétation	212
III.2.1. <i>La pluie pollinique réelle</i>	212
III.2.2. <i>Concordance entre les données polliniques théoriques et réelles</i>	213
III.3. Indices d'association et de représentation	217
III.3.1. <i>Analyse en Composante Principale</i>	220
III.3.2. <i>Relations entre les indices calculés, le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen</i>	220
III.3.3. <i>Les types polliniques présents soit uniquement dans la végétation soit uniquement dans la pluie pollinique</i>	225
III.4. Détermination de marqueurs polliniques d'anthropisation spécifiques des lieux rudéraux de Franche-Comté	227
III.4.1. <i>Marqueurs polliniques généraux ou spécifiques, régionaux ou locaux de l'anthropisation</i>	227
III.4.1.1. Les types polliniques présents dans tous les types de végétation anthropisée	230
III.4.1.2. Les types polliniques présents à la fois dans les milieux rudéraux, dans les prés fauchés et dans les pâturages	231
III.4.1.3. Les types polliniques présents seulement dans les milieux rudéraux et cultivés de Franche-Comté	232

III.4.1.4. Les types polliniques présents uniquement dans les milieux rudéraux de Franche-Comté	235
<i>III.4.2. Des marqueurs polliniques spécifiques d'un type de milieu rudéral ?</i>	235
III.4.2.1. Les types polliniques propres au groupe 6	235
III.4.2.2. Les types polliniques propres aux groupes 1 et 3	
III.4.2.3. Les types polliniques propres aux groupes 2, 4 et 5	
III.4.2.4. Les types polliniques qui indiquent seulement la présence de lieux rudéraux	236
<i>III.4.3. Utilisation de ces marqueurs pour l'interprétation de données fossiles</i>	236
<i>Conclusion partielle : la discrimination de marqueurs généraux et spécifiques, régionaux et locaux de l'anthropisation</i>	237

CHAPITRE 3. LES NOUVEAUX MARQUEURS DE L'ANTHROPISATION :	
SYNTHESE ET PORTEE DES RESULTATS	239

I. LES LIEUX ANTHROPISES : COMPARAISON ENTRE FLORE ATTENDUE ET FLORE OBSERVEE	241
I.1. La flore des lieux cultivés : de la distinction classique des communautés d'adventices des cultures aux observations de terrain	241
I.2. La flore rudérale : de la distinction classique des communautés rudérales aux observations de terrain	244
I.3. Quelques leçons de la confrontation végétation attendue / végétation observée	247
<i>I.3.1. Pour la qualification des espèces</i>	247
<i>I.3.2. Pour l'interprétation des données fossiles</i>	248
I.4. Conclusion	249

II. MARQUEURS POLLINIQUES DE L'ANTHROPISATION, CROISEMENT DES DONNEES ATTENDUES ET REELLES	249
II.1. Les marqueurs forts de l'anthropisation	251
<i>II.1.1. Etat des lieux dans la végétation et la pluie pollinique actuelle</i>	<i>251</i>
<i>II.1.2. Utilisation de ces marqueurs polliniques forts pour l'interprétation des données fossiles</i>	<i>253</i>
II.2. Les autres marqueurs de l'anthropisation	254
<i>II.2.1. Marqueurs mixtes</i>	<i>254</i>
II.2.1.1. Etat des lieux dans la végétation et la pluie pollinique actuelle	254
II.2.1.2. Utilisation de ces marqueurs polliniques mixtes pour l'interprétation des données fossiles	256
<i>II.2.2. Marqueurs indigènes</i>	<i>257</i>
II.2.2.1. Etat des lieux dans la végétation et la pluie pollinique actuelle	257
II.2.2.2. Utilisation de ces marqueurs polliniques indigènes pour l'interprétation des données fossiles	258
<i>II.2.3. Marqueurs néophytes</i>	<i>259</i>
II.3. Conclusion	259
III. DES IPA DEFINIS CLASSIQUEMENT AUX MARQUEURS POLLINIQUES D'ANTHROPISATION PROPRES A LA REGION	263
III.1. Etude critique des « classiques » indices polliniques d'anthropisation	263
<i>III.1.1. Comparaison des IPA de K.-E. Behre (1981, 1988) et des marqueurs identifiés dans la région</i>	<i>263</i>
<i>III.1.2. Limites de l'application des IPA de K.-E. Behre</i>	<i>266</i>
III.2. Un exemple d'application possible dans la région	268
CONCLUSION GENERALE	271

BIBLIOGRAPHIE**277****ANNEXES****299**

Annexe 1 : Présentation de la Franche-Comté et ses marges	301
Annexe 2 : Liste des principaux changements intervenus dans la nomenclature taxonomique	303
Annexe 3 : Liste des espèces présentes dans les flores :	305
<i>Annexe 3a</i> : des lieux cultivés	307
<i>Annexe 3b</i> : des lieux rudéraux	315
Annexe 4 : Identification des plantes indigènes et étrangères	325
<i>Annexe 4a</i> : Identification des plantes indigènes et étrangères (archéophytes et néophytes) des lieux cultivés	327
<i>Annexe 4b</i> : Identification des plantes indigènes et étrangères (archéophytes et néophytes) des lieux rudéraux	337
<i>Annexe 4c</i> : Identification des plantes indigènes et étrangères (archéophytes et néophytes) communes aux lieux cultivés et rudéraux	349
Annexe 5 : Les enregistrements paléobotaniques en Franche-Comté et ses marges	353
<i>Annexe 5a</i> : Les enregistrements paléobotaniques pour les archéophytes des milieux cultivés et rudéraux	355
<i>Annexe 5b</i> : Les enregistrements paléobotaniques pour les espèces indigènes des milieux cultivés et rudéraux	365
Annexe 6 : Evolution de la fréquence des espèces entre 1843 et nos jours	373
<i>Annexe 6a</i> : Evolution de la fréquence des espèces des lieux cultivés	375
<i>Annexe 6b</i> : Evolution de la fréquence des espèces des lieux rudéraux	383
<i>Annexe 6c</i> : Evolution de la fréquence des espèces communes aux lieux cultivés et rudéraux	393
Annexe 7 : Les types polliniques attendus dans les lieux cultivés et rudéraux, les espèces qu'ils représentent et leurs statuts	397

<i>Annexe 7a</i> : Les types polliniques attendus dans les lieux cultivés	399
<i>Annexe 7b</i> : Les types polliniques attendus dans les lieux rudéraux	403
Annexe 8 : (<i>Appendix A</i>) Relationship between pollen types and species present in the 14 plots of the cultivated field data-set	407
Annexe 9 : (<i>Appendix B</i>) Details of the pollen type composition of each group of relevés defined from the vegetation data set	409
Annexe 10 : Correspondance entre les 465 espèces des relevés rudéraux et les 158 types polliniques	411

LISTE DES FIGURES, DES TABLEAUX ET DES PHOTOGRAPHIES

415

Introduction

Percevoir les activités des sociétés humaines passées, reconstituer leurs pratiques (agricoles, sylvicoles...), appréhender leurs impacts sur l'environnement, tels sont les objectifs communs au travail actuel des disciplines du paléoenvironnement (palynologie, anthracologie, carpologie etc.).

En leur sein, la palynologie cherche à identifier des dynamiques anthropiques (présence d'activités humaines, phases d'abandon) à partir des spectres polliniques fossiles. Elle se fonde essentiellement sur l'utilisation d'*Indices Polliniques d'Anthropisation* (IPA), c'est-à-dire de types polliniques associés aux activités humaines. Certains sont bien connus depuis le début des années 1980, notamment en Europe du Nord, grâce aux classifications de Behre (1981, 1988). Cette méthode s'appuie sur la reconnaissance pollinique d'espèces végétales directement associées aux activités anthropiques, les plantes cultivées (céréales...) mais aussi leur cortège floristique associé (flore adventice des cultures), les plantes rudérales¹ etc. Leur emploi pour apprécier le développement des pratiques agropastorales et les modifications paléoenvironnementales qu'elles entraînent s'est donc rapidement généralisé à l'Europe entière (Richard, 1983 ; Gaillard, 1984 ; Birks, 1990 ; Jalut, 1991 ; Marguerie, 1992 ; Schoellammer, 1997 ; Galop, 1998 ; Barbier, 1999 ; Gauthier, 2001 ; Miras, 2004...).

Mais, au-delà de la reconstruction des dynamiques générales, les recherches aspirent davantage aujourd'hui à discriminer, à une échelle fine, chaque type d'activité humaine, son extension spatiale, sa durée.

Cette volonté de précision dans les reconstructions proposées requiert une bonne connaissance des écosystèmes liés aux activités humaines (prairies de fauche, systèmes pastoraux de plaine ou de moyenne montagne, milieux cultivés, différents types de culture...) et des communautés végétales qui les composent. Elle implique également de mettre en évidence les relations entre des milieux anthropisés actuels et leur pluie pollinique.

Ces deux impératifs sont au cœur des études actuelles, qu'elles visent, autour d'un point donné, à la caractérisation d'un type de pratique anthropique par un assemblage pollinique (approche des analogues actuels) voire à la reconstitution quantitative du paysage, ou qu'elles cherchent à déterminer les marqueurs d'un milieu donné, à l'échelle régionale par exemple, par la multiplication des études de cas.

Pour les deux premiers cas, citons les études menées dans différents milieux anthropisés du Nord de l'Europe (Gaillard *et alii*, 1992, 1994 ; Broström *et alii*, 1998 ; Hjelle, 1998, 1999 ; Räsänen, 2001 ; Broström *et alii*, 2004 ; Bunting *et alii*, 2005) ou encore dans

¹ Ces catégories seront, pour la commodité de l'analyse, définies *infra*.

des environnements pastoraux de moyenne montagne en France (Galop *et al.*, 2003 ; Court-Picon *et alii*, 2005, 2006 ; Mazier *et alii*, 2006). Pour le troisième, elles concernent les milieux cultivés (Heim, 1970 ; Vuorela, 1973 ; Vorren, 1986 ; Hicks, 1988 ; Hall, 1989) mais aussi les prairies fauchées et pâturées de Norvège (Hjelle, 1997) ou différents types de milieux (Hicks & Birks, 1996...).

Ces recherches s'accordent toutes sur l'importance des spécificités liées aux zones d'étude et sur la nécessité de multiplier ce type d'analyses.

Car l'utilisation de ces résultats en dehors des régions étudiées apparaît de plus en plus controversée (Richard, 2002, Galop *et alii*, 2003). La question se pose notamment de savoir si la flore des lieux anthropisés est comparable du Nord au Sud de l'Europe alors même que, par exemple, la richesse spécifique de la flore des milieux cultivés croît selon ce gradient (Jauzein, 2001*b*).

Telles sont les problématiques dans lesquelles s'inscrivent les recherches que nous avons entreprises en 2002 pour une nouvelle détermination des marqueurs polliniques d'anthropisation en Franche-Comté, sous la direction d'Hervé Richard au laboratoire de Chrono-Ecologie de Besançon.

Examen critique et méthodes

Relevons tout d'abord le **postulat** sur lequel se fondent les études décrites précédemment. Il s'agit de la possibilité de constituer un référentiel actuel, en mettant en évidence un lien entre la végétation et sa pluie pollinique, qui puisse servir par la suite à interpréter les données polliniques fossiles pour tâcher de déterminer la végétation passée correspondante.

Cela n'est pas sans soulever quelques questions :

Les flores actuelles sont-elles comparables (en terme de composition) aux flores fossiles ? Dans quelles limites ? Y-a-t-il du fait de la prise en compte de l'évolution de la végétation sur le temps long la possibilité de déterminer, pour une région donnée, des marqueurs apparus avec l'homme, donc de qualité supérieure, en un mot « forts » ? Tel est précisément un des axes, en forme de programme, de notre thèse.

Enfin, une dernière question s'impose : comment établir et valider un lien entre la végétation des milieux anthropisés et la pluie pollinique qu'elle produit ?

Toutes les interrogations soulevées par le postulat de base relèvent, on le voit, de deux champs d'analyse différents : celui de l'évolution des communautés végétales, celui de la théorisation du lien végétation/pluie pollinique.

A leur image, les **méthodes** pouvant apporter réponse mobilisent à la fois les disciplines de l'écologie et de la palynologie.

Ainsi, la mise au jour des évolutions, pertes ou enrichissements floristiques, en un mot de l'histoire des végétations anthropiques, passe par la détermination de la part des espèces étrangères présente dans la flore étudiée.

Cette approche phytogéographique et floristique est aujourd'hui un axe important des recherches sur les invasions biologiques et est développée dans de nombreux pays européens dans le cadre de ces problématiques-là (Pyšek *et alii*, 2002 ; Kühn & Klotz, 2003 ; Preston *et alii*, 2004). L'évaluation précise de la période d'immigration des espèces et de leur statut de plantes envahissantes participe à la compréhension des mécanismes d'invasion, de l'impact des invasions passées et offre la possibilité de faire des analyses comparatives de différentes régions (Williamson, 2001, 2002 ; Pyšek *et alii*, 2003).

Pour les études paléoenvironnementales, l'utilité de telles méthodes est évidente.

En évaluant la part des espèces étrangères (définies plus précisément que ne le sous-entend la classique dichotomie anthropochores/apophytes²) dans les végétations anthropiques, elles peuvent mettre au jour les phases d'enrichissement ou d'appauvrissement floristique et vérifier la légitimité du référentiel actuel. En déterminant les caractéristiques des populations végétales, elles permettent l'identification de potentiels marqueurs forts de l'anthropisation.

L'étude palynologique des processus d'anthropisation requiert ensuite une juste compréhension des relations entre la végétation anthropique actuelle et son image pollinique.

En premier lieu, il est nécessaire de vérifier l'influence que peut avoir le niveau de détermination pollinique sur la perception des communautés végétales. En effet, pour comparer les données floristiques et polliniques, il est nécessaire de regrouper les espèces relevées dans la végétation au sein des types polliniques qui leur correspondent.

Cette identification pollinique ne permet pas d'avoir le même niveau de détermination que dans la végétation (un type pollinique correspond rarement à une seule espèce ; le plus souvent, il regroupe les espèces d'un même genre, voire d'une même famille). Ces types

² Ces catégories sont généralement utilisées en palynologie pour différencier les espèces étrangères des espèces indigènes dans les milieux anthropisés. Pour la réflexion critique menée sur elles et leur usage en écologie, on se reportera *infra* au chapitre 1.

rassemblent alors fréquemment des espèces qui vivent dans des conditions écologiques différentes ce qui peut induire un biais dans la relation entre la végétation et sa pluie pollinique et donc dans l'interprétation paléoenvironnementale de ces données.

La question se pose alors de savoir si cette différence de résolution permet ou non de distinguer, retrouver les ensembles écologiquement homogènes que l'on peut définir à partir de données floristiques.

Ensuite, la quantification des différents aspects de la relation entre la végétation actuelle et sa pluie pollinique peut se faire au moyen de méthodes statistiques qui s'appuient sur l'utilisation des données en présence/absence (Davis, 1984 ; Hjelle, 1997 ; Bunting, 2003 ; Fontana, 2005...). Pour cela, Davis (1984) a défini des indices (d'association, de sous- et sur-représentation) basés sur le nombre de sites dans lesquels soit une plante et son pollen sont présents, soit la plante seule est présente, soit le pollen afférent seul est présent.

De plus, la composition et la diversité de la pluie pollinique d'un échantillon sont influencées par différents facteurs aujourd'hui bien connus : la production, la dispersion et la préservation pollinique (Prentice, 1988 ; Domínguez-Vázquez *et alii*, 2004). Plusieurs études ont mis en évidence que la production et la dispersion pollinique dépendent étroitement des modes de pollinisation et de la taille des grains de pollen des différentes espèces (Faegri & Iversen, 1989 ; Hjelle, 1997).

L'utilisation concomitante des indices de Davis et des caractéristiques des espèces doit permettre de mettre au jour des marqueurs polliniques spécifiques de l'anthropisation.

Telles sont les méthodes que l'on a choisi d'appliquer à notre étude. Elles nécessitent d'allier différents savoirs techniques dans une dynamique résolument transdisciplinaire.

La constitution de données botaniques (compilation des différentes flores disponibles dans les collections patrimoniales du Muséum National d'Histoire Naturelle etc.) et écologiques (caractérisation des espèces...) a été menée sous les auspices de François Bretagnolle, professeur à l'Université de Dijon.

Notre étude de terrain, consistant en des relevés floristiques et la collecte de la pluie pollinique, puis l'analyse en laboratoire (extraction, détermination et comptage du pollen) s'est faite au sein de l'équipe de Chrono-Ecologie de Besançon.

Enfin, la méthode d'analyses statistiques a été élaborée en lien avec le spécialiste de cette discipline (Fabrice Dessaint) à l'INRA de Dijon.

Le cas d'étude

Les caractéristiques géographiques et économiques de la Franche-Comté ont présidé au choix de la région. Retenons ici trois qualités au moins :

- la présence d'un gradient d'altitude qui permet de prospecter de la plaine (150-400 m) à la moyenne montagne (1000-1450 m). L'ensemble régional peut, en effet se diviser en deux sous-ensembles. Le premier, l'ensemble jurassien, comprend avec un gradient d'altitude NO-SE : la plaine de la Bresse, le Finage (200-400 m), le premier plateau (400-700 m), le deuxième plateau (700-1000 m), la Haute-Chaîne (1000-1450 m). Le second sous-ensemble, avec un gradient d'altitude SO-NE, comporte, entre 150 et 500 m, la plaine de la Saône, les plateaux de Haute-Saône et la dépression sous-vosgienne puis, entre 500 et 1000 m, les marges du Massif Vosgien (Hautes Vosges méridionales) ;

- l'existence d'une agriculture mixte élevage/céréaliculture. L'élevage est, en effet, l'activité agricole dominante dans la région (plateaux, Haute-Chaîne, marges vosgiennes). Les cultures se retrouvent en plaine et sur les plateaux (associées à l'élevage) mais la céréaliculture n'est monoculture prédominante qu'autour de Dole (Finage) ; l'activité n'est guère comparable (étendue des champs...) à la grande céréaliculture du Bassin parisien, par exemple ;

- la richesse régionale en données palynologiques : tourbières (La Beuffarde, Narbief...), lacs (Chalain, Clairvaux, le Petit Maclu, l'Abbaye...), paléochenaux (Neublans, Beauvoisin...), sites archéologiques (parfois associés à des lacs par exemple à Chalain et Clairvaux). Elles justifient cette étude et permettront son application concrète.

Au sein de cet espace, à la recherche de milieux où l'impact humain est, depuis l'origine, particulièrement fort et qui mettent en jeu des activités (agriculture notamment) qui intéressent les archéologues, notre attention s'est portée sur les milieux cultivés et rudéraux. C'est un choix couplé innovant qui pourra introduire la comparaison.

Des études récentes montrent que dans ces deux types de lieux se développe la flore anthropique la plus spécifique et remarquable (Bournérias *et alii*, 2001 ; Pyšek *et alii*, 2002).

Les espèces qui y poussent, généralement non souhaitées, sont qualifiées de « mauvaises herbes »³. Ce terme subjectif, anthropocentrique et non botanique, désigne toute plante qui croît dans des sites où elle n'est pas désirée et qui a un certain impact économique

³ Terme que l'on peut traduire par *weed(s)* en anglais.

et/ou environnemental. Les mauvaises herbes regroupent donc toutes les plantes qui interfèrent avec les objectifs de l'homme (Olivereau, 1996 ; Pyšek *et alii*, 2004).

Plus précisément à présent, on parle, pour qualifier les espèces végétales des lieux anthropisés, d'espèces adventices. L'adventice (du latin *adventicium* : supplémentaire) est la plante « qui vient d'ailleurs » et les botanistes la définissent comme toute « plante qui s'ajoute à un peuplement végétal auquel elle est initialement étrangère » (Bournérias *et alii*, 2001).

Ce statut varie donc en fonction du lieu considéré. Si on se réfère au territoire français, toute plante n'appartenant pas à la flore française est adventice ; au niveau d'une parcelle cultivée, toute plante qui n'a pas été semée l'est.

Définissons à présent les espèces adventices de chacun de ces milieux.

Dans les milieux cultivés, la notion de plante *messicole* se veut précise (du latin *messis*, étymologiquement : habitante des moissons) mais les limites de son acception varient d'un auteur à l'autre. Pour F. Olivereau (1996), sont messicoles, « les plantes annuelles, ou plus rarement vivaces, qui ont un cycle biologique similaire à celui des céréales et qui vivent de façon exclusive ou préférentielle dans les milieux soumis à la moisson ». Sa définition permet d'exclure « les plantes inféodées aux cultures sarclées et/ou aux sols particulièrement enrichis ou perturbés », c'est-à-dire les plantes nitrophiles ou rudérales, ainsi que les espèces à floraison précoce et les espèces épisodiquement transgressives. Pour P. Jauzein (1997) la notion de messicole est beaucoup plus restrictive, les messicoles comprennent uniquement des espèces annuelles à germination préférentiellement hivernales habitant dans les moissons. De ce fait, sont exclues toutes les espèces vivaces, toutes les bisannuelles et toutes les annuelles estivales.

Dans le cadre de notre étude, qui cherche à caractériser le lien entre la végétation des lieux anthropisés et sa pluie pollinique, il est nécessaire de considérer toutes les espèces présentes dans les champs cultivés étudiés (annuelles ou non, spécifiques ou très ubiquistes etc.). Nous parlerons donc de la *flore adventice des cultures*. Adventice s'entend donc au sens agronomique du terme, c'est-à-dire que nous prendrons en compte toutes les plantes non désirées qui s'introduisent spontanément dans les parcelles cultivées (Da Lage & Métailié, 2000).

Quant au terme de plante *rudérale*, il dérive du latin *rudus, eris*, plâtras, décombres et qualifie un végétal qui pousse dans le sillage de l'homme, dans les friches, les cultures provisoirement ou définitivement abandonnées, au voisinage des habitations, au bord des

chemins, dans les décombres, les remblais, les terrains vagues, les dépotoirs etc. mais aussi dans les lieux de repos des animaux domestiqués, les étables, les enclos, les abords des abreuvoirs... La présence humaine est donc génératrice de modifications du milieu naturel à travers deux facteurs :

– une accumulation de divers types de déchets : des déchets organiques d'origine animale (fèces animaux) ou strictement anthropiques (restes domestiques, latrines, gravats...). L'accumulation et la décomposition de la matière organique créent un enrichissement du sol en nutriments et en substances azotées (nitrates) ; les apports de gravats de toute taille et de toute nature génèrent, eux, un milieu très hétérogène.

– une perturbation mécanique du milieu : ces zones sont plus ou moins fréquemment remuées, aérées, piétinées, tassées, nettoyées...

L'intensité, la fréquence et le type de perturbations mécaniques mais aussi la nature des apports de nutriments liés à la présence de l'homme et de son bétail sont donc les principaux facteurs de différenciation de ces milieux.

Cette végétation rudérale se distingue des autres car ces biotopes subissent une pression trop forte pour permettre l'installation d'une végétation ligneuse mais cette pression est plus faible que dans les lieux cultivés ce qui permet l'installation de plantes herbacées qui ne supportent pas le travail régulier du sol. Ainsi la flore qui s'y développe est différente de celle qui accompagne les cultures.

Les objectifs successifs de la thèse

Les finalités de cette étude sont de deux ordres : contribuer à l'analyse de l'évolution de la flore des deux milieux dans le massif jurassien et ses marges ; offrir un outil aux palynologues pour améliorer l'interprétation des données fossiles donc la compréhension des processus d'anthropisation des écosystèmes.

Pour cela l'étude fera appel aux méthodes de la biogéographie, l'écologie et la palynologie. On souhaite la présenter en trois chapitres ordonnés logiquement comme autant d'étapes successives du raisonnement permettant d'affronter –et on l'espère résoudre– les interrogations et les problèmes soulevés par les disciplines intéressées.

*Le premier s'attachera d'abord à synthétiser l'évolution, depuis le Néolithique, de la végétation des milieux anthropisés de Franche-Comté pour définir quelles sont les espèces typiques de ces biotopes et leurs caractéristiques. On souhaite ainsi mettre au jour des marqueurs de l'anthropisation dont il faudra vérifier l'existence par une étude de terrain.

*Le second mènera, dans des sites choisis dans les deux milieux cultivés et rudéraux, cette étude actuelle, à la fois floristique et pollinique, qui devrait mettre en évidence des marqueurs polliniques, issus de l'observation de terrain et de l'expérience.

*Puis, le croisement de ces deux séries de données doit permettre d'identifier les marqueurs de l'anthropisation dans la région, en détaillant leurs caractéristiques et leur utilité pratique eu égard à ceux définis classiquement (Behre, 1981...).

Chapitre 1

Histoire et évolution des végétations anthropiques.

**La caractérisation chorologique et écologique des
espèces typiques des biotopes anthropisés au service
de l'étude paléoenvironnementale**

L'exposé qui va suivre a un triple but démonstratif.

Il s'agit d'abord de mener une nécessaire synthèse sur la végétation anthropique de la région en détaillant ses caractéristiques biologiques, écologiques, chorologiques etc., perpétuant en quelque sorte, avec les outils conceptuels actuels, la tradition des botanistes de l'Humanisme.

La prise en compte, la mesure de l'évolution de ces mêmes populations sur le temps long a également pour but impératif de vérifier la légitimité du référentiel actuel (phytosociologique, palynologique...) pour l'étude des assemblages floristiques fossiles.

La caractérisation et l'observation de catégories telle archéophyte, néophyte etc. prendront ici tout son sens ; on commencera aussi à en mesurer l'utilité comme instruments des études de paléoenvironnement végétal (reconstitution de la végétation ancienne...).

I. LE CHOIX DES ESPECES ET DES GROUPEMENTS ANTHROPIQUES

L'étude écologique menée ici suppose que l'on complète la présentation rapide de la région, exposée en introduction, par le rappel succinct des principales caractéristiques pédologiques et climatiques qui conditionnent, notamment, l'existence de la flore étudiée et dont on accentuera l'importance lors de l'analyse phytosociologique.

I.1. Les caractéristiques géomorphologiques, pédologiques et climatiques de la région

La région est occupée majoritairement par le massif jurassien (cf. carte en annexe 1), vaste zone plissée et tabulaire, qui lui donne son image de pays calcaire. Le massif jurassien a un relief dissymétrique : en forme d'arc allongé nord-sud, son relief monte en pente douce d'ouest en est – sous forme d'une succession de gradins étagés – il culmine dans la zone plissée de la Haute-Chaîne, avant de s'abaisser brusquement sur la plaine molassique suisse. Il se prolonge vers l'ouest par des zones de basses altitudes : les plaines de la Bresse, du Doubs, de l'Ognon et de la Saône et au nord par la bordure méridionale des Vosges.

Les roches sédimentaires (calcaires ou marnes) sont les plus fréquentes dans la région ; elles constituent tout le massif du Jura et à l'ouest les plateaux calcaires de Haute-Saône. La partie vosgienne, sous-vosgienne et le petit massif de la Serre se démarquent par

leurs substrats cristallins (granite) et métamorphiques (gneiss) souvent coiffés de grès tertiaires. Il existe aussi de nombreux substrats locaux qui recouvrent souvent les roches sous-jacentes (altérites d'origine siliceuse ou argileuse) et donnent une tonalité différente au sol. Ils ont été déposés par les cours d'eau – par exemple le delta pliocène acide de l'Aar-Doubs sous la forêt de la Chaux, ou encore les alluvions siliceuses de la vallée de l'Ognon – ou au cours des dernières glaciations (moraines...).

Chacun de ces substrats engendre des sols très variés que l'on peut diviser en trois grands ensembles selon leur utilisation potentielle (Gaiffé *in* Ferrez *et alii*, 2001, pp. 41-43) :

– les sols propices à la culture. Ils ont pour caractéristiques communes d'être aérés et profonds, on peut en distinguer deux types selon le substrat sous-jacent :

* les sols sur roches fissurées, capables d'évacuer l'eau verticalement (par exemple les sols bruns calcaires). On les trouve essentiellement dans les plaines (val d'Amour, Finage, Revermont, plateaux de Haute-Saône) ;

* les sols au dessus de roches étanches qui permettent la mise en place de nappes phréatiques profondes (alluviales ou temporaires), ce sont par exemple les gleys alluviaux. On les trouve aussi dans les plaines et plus particulièrement dans les plaines alluviales (vallées de la Loue, du Doubs et de la Saône).

– les sols propices aux herbages et pâtures. On les trouve sur des roches fissurées ; ils sont superficiels et parfois caillouteux (par exemple les sols bruns à pellicules calcaires) et couvrent la quasi-totalité des plateaux jurassiens. On les trouve aussi sur des roches étanches, au-dessus de nappes temporaires proches de la surface qui induisent des périodes d'anoxie (pseudogleys) en plaine.

– les sols de type variés. Ils ont comme point commun d'être trop inhospitaliers pour l'agriculture et les herbages et sont souvent laissés à la forêt (ils sont trop pauvres ou trop secs ou trop humides ou trop caillouteux...). Ce sont par exemple, sur roches fissurés, les sols très acides du pied des Vosges (plateaux et moyenne montagne vosgiens, dépression sous-vosgienne...) ou les sols des zones fortement érodées (bords de plateaux, zones de karst...). Ce sont aussi les pseudogleys de la forêt de la Chaux et tous les sols soumis à une anoxie permanente (au-dessus de nappes de longue durée) qui prennent différentes formes : anmor des aulnaies, tourbes des marais et tourbières.

La climat de la région Franche-Comté est à tendance continentale, tendance seulement car la région subit l'influence prépondérante d'un régime à caractère océanique. A ces deux

influences majeures s'ajoute une troisième plus discrète, l'influence méridionale dans le prolongement du couloir rhodanien qui affecte le sud du massif jurassien et de façon atténuée l'ouest de la Haute-Saône. La Franche-Comté se trouve au carrefour de 4 grandes régions climatiques ce qui est à l'origine de forts contrastes (Bailly *in* Ferrez *et alii*, 2001, pp. 33-36).

En basse altitude :

– l'ouest du Jura (plaine bressane et Finage) et la partie basse de la vallée de la Saône bénéficie d'un climat de type « bourguignon ». C'est grâce aux reliefs bourguignons (Morvan) qui atténuent les perturbations atlantiques et permettent la pénétration des influences méridionales que ce climat se distingue, du reste de la région, par un été chaud et un bon ensoleillement.

– le reste de la Haute-Saône appartient à la région climatique de type « lorrain » (à l'exception des Vosges), c'est un climat à forte tendance continentale (hiver rude, brouillards fréquents...). L'effet des influences méridionales se fait encore sentir et crée un gradient pluviométrique et thermique ouest-sud-ouest / est-nord-est sur les plateaux de Haute-Saône (chaud-sec / plus froid-plus humide).

En altitude, c'est-à-dire au dessus de l'isohyète de 1 000 mm (précipitations moyennes annuelles) :

– les Vosges et l'arc jurassien sont dominés par un climat de type « montagnard ». Ces deux pôles de condensation ont pour caractéristiques communes de présenter une forte pluviométrie en toute saison (1 000 à 1 500 mm/an, voire plus de 2 000 mm/an sur les plus hauts points) et des hivers rigoureux. Dans ces secteurs, les caractéristiques topographiques déterminent un grand nombre de microclimats et, dans le massif jurassien, où existe de nombreuses reculées, vallées encaissées etc. l'on peut observer ces contrastes (opposition adret / ubac...). La topographie, les variations altitudinales et locales du climat conditionnent la dynamique et la répartition de la végétation et sont la cause principale de son étagement. Le massif vosgien, moins élevé, à une plus haute latitude et à la topographie moins contrastée, se distingue par des conditions thermiques moins favorables (moins de 1°C en moyenne l'hiver) ; par conséquent les étages de végétation y sont plus bas, plus resserrés et intriqués que dans le massif jurassien (par exemple la hêtraie-sapinière y apparaît dès 400 m alors qu'on ne la trouve qu'à partir de 650 m dans le Jura central).

L'ensemble de ces caractéristiques participent à l'existence d'une grande variété de milieux et à l'existence d'une flore riche et originale (environ 2 000 espèces). Elle est essentiellement calcicole dans le massif jurassien et l'ouest de la Haute-Saône et acidiphile

dans la partie vosgienne, sous-vosgienne, dans le massif de la Serre, la forêt de Chaux et les tourbières.

I.2. Les espèces

L'analyse menée dans ce chapitre commence par le choix actif des espèces des lieux anthropisés les plus représentatives. Il s'effectue à partir des données récoltées dans les flores anciennes⁴ (*infra* II.3.2.) et récentes (Prost, 2000 ; Lauber & Wagner, 2000) ainsi que de notre propre expérience de terrain (chapitre 2, *infra*).

La nomenclature suivie pour l'ensemble des taxons vasculaires est celle de la Base de Données Nomenclaturales de la Flore de France (BDNFF, Bock 2005) ; la nomenclature des ordres et des familles suit celle de l'APG II (Angiosperm Phylogeny Group, 2003). Cette nomenclature de l'APG intègre les efforts récents faits en systématique moléculaire et reflète mieux la « réalité historique » des liens de parenté (phylogénie) entre les espèces. Ces nouvelles délimitations entre les ordres et surtout les familles introduisent des changements notables par rapport à la classification classique (telle celle de la *Flora Europaea* par exemple ; Tutin *et alii*, 1964–1980 et 1993). Pour la commodité de l'analyse, les principaux changements sont indiqués en annexe 2.

I.3. Les groupements anthropiques

Par la suite, nous avons effectué une synthèse des cortèges floristiques potentiellement présents dans la région étudiée à partir de groupements de référence tirés des ouvrages suivants :

Synopsis commenté des groupements végétaux de la Bourgogne et de la Champagne-Ardenne, Royer *et alii*, 2006 ; *Guide des groupements végétaux de la région parisienne*, Bournérias *et alii*, 2001 ; *Guide des milieux naturels de Suisse*, Delarze *et alii*, 1998 ; *Baseveg. Répertoire synonymique des unités phytosociologiques de France*, Julve, 1998b ; *Les groupements messicoles de la Bourgogne méridionale et les associations rudérales en Bourgogne méridionale*, Quantin, 1946 et 1947 ; *Contributions à l'étude phytosociologique*

⁴ L'utilisation des flores anciennes permet de prendre en compte les espèces qui ont disparu ou se sont raréfiées au cours du XX^e siècle et de proposer ainsi la liste d'espèces hypothétiquement présentes dans les lieux anthropisés la plus exhaustive possible.

des Vosges méridionales saônoises. Les associations végétales de la vallée de la Lanterne, Malcuit, 1929. La nomenclature retenue est celle du *Prodrome des végétations de France*, Bardat *et alii*, 2004.

Ces groupements sont tous issus de classifications phytosociologiques. La phytosociologie est une discipline qui étudie les relations qui existent entre les espèces végétales et les différents facteurs écologiques (facteurs biotiques et abiotiques : climat, sol, influences humaines...). L'étude de la façon dont les plantes s'associent dans l'espace et dans le temps pour composer différentes entités de végétation permet de déterminer des groupements floristiques. Un système de classification hiérarchique a été mis en place où l'association végétale forme l'unité de base. Une association végétale est une combinaison originale d'espèces dont certaines, dites caractéristiques, lui sont particulièrement liées, les autres, moins fidèles, sont qualifiées de compagnes (Guinochet, 1973). Chaque échelon de la classification est nommée à partir du ou des noms de genre d'une ou de deux espèces dominantes auxquelles on ajoute un suffixe différent selon le rang de la classification. Les associations (suffixe *-etum*) sont regroupées par similarités dans des alliances (suffixe *-ion*), elles-mêmes groupées en ordres (suffixe *-etalia*) puis en classes (suffixe *-etea*).

A partir des références précitées, nous avons classé chaque espèce dans l'alliance ou la sous-alliance où sa probabilité de présence est la plus importante. L'ensemble de ces données est disponible en annexe 3(a et b).

1.3.1. Les groupements d'adventices des cultures

La flore de ces milieux et son évolution sont soumises à de fortes contraintes, les principales étant la répétition cyclique de perturbations anthropiques systématiques et ciblées. Ces interventions humaines constituent la base du système de culture.

Chaque année, la composition de la flore adventice résulte de la nature de la plante cultivée et des différentes pratiques agricoles qu'elle réclame : date de semis, travail du sol, désherbage, fertilisation... Ensuite, la flore présente dépend des différentes successions au cours de la rotation culturale (biennale, triennale...). Sur des périodes plus longues s'ajoutent, à ces contraintes à court et moyen terme, les changements intervenus depuis les temps préhistoriques dans les systèmes de cultures (par exemple, l'apparition de différentes innovations techniques : l'araire, la charrue...).

Au début du siècle, on distinguait de façon classique deux grands ensembles floristiques liés aux cultures traditionnelles :

➤ La flore adventice des lieux cultivés qui est strictement liée aux cultures de céréales (blé, orge, avoine, seigle) et plus particulièrement aux céréales d'hiver. Deux grands ordres, qui dépendent étroitement de la nature du sol, s'y différencient :

- La végétation messicole des cultures sur sols sablonneux plus ou moins acides (sables siliceux) : ordre des *Aperetalia spicae-venti* J. Tüxen & Tüxen 1960 (synonyme : *Sperguletalia arvensis* Hüppe & Hofmeister 1990). Une seule alliance est présente dans le Nord-Est de la France.

– Le *Scleranthion annui* (Kruseman et Vlieger) Sissingh in Westhoff, van Dijk, Passchier & Sissingh 1946 : c'est la végétation compagne des moissons acidophiles, mésohydriques, mésothermes que l'on trouve surtout à basse altitude. Ces milieux acides abritent majoritairement des espèces de petite taille à germination automnale, et bien que la diversité floristique soit moindre que sur les sols carbonatés, on y trouve de nombreuses espèces très typiques : *Aphanes arvensis*, *Apera spicata-venti*, *Anthemis arvensis*, *Centaurea cyanus*, *Holosteum umbellatum*, *Veronica triphyllos*...

On peut le diviser en deux sous-alliances :

- * L'*Arnosseridenion minima* (Malato-Beliz, J. Tüxen & Tüxen 1960) Oberdorfer 1983 : groupement typique des sols sableux, acides et très maigres (la composition floristique varie selon l'humidité du sol). C'est sur les sols secs et très maigres que l'on rencontre les espèces les plus caractéristiques : *Arnosseris minima*, *Galeopsis segetum*, *Gypsophila muralis*, *Myosurus minimus*, *Scleranthus annuus*, *Silene gallica*, *Spergula arvensis*, *Teesdalia nudicaulis*.
 - * Le *Scleranthion annui* Kruseman & J. Vlieger 1939 : Groupement typique des sols sablo-limoneux (riches) voisins de la neutralité (modérément acides). Les propriétés moyennes (texture du sol, pH...) des sols limoneux sont favorables aux espèces banales et le fait que les limons soit plus ou moins lourds ou légers entraîne une assez grande variation de la composition floristique. Les espèces typiques sont les suivantes : *Papaver argemone*, *Myosotis arvensis*, *Filago vulgaris*.
- La végétation messicole des cultures sur sols neutro-alkalin (calcaires caillouteux) : ordre des *Centaureetalia cyani* Tüxen, Lohmeyer & Preising ex von Rochow 1951 (syn. : *Papaveretalia rhoeadis* Hüppe & Hofmeister 1990).

- La végétation compagne des moissons sur sols calcaires plus ou moins caillouteux, alliance des *Caucalidion lappulae* Tüxen 1950. Cette flore, très riche, a son optimum dans les cultures d’hiver faiblement engraisées. Près de 70 espèces y ont leur centre gravité (Delarze *et alii*, 1998). C’est dans ces milieux que l’on trouve les espèces les plus emblématiques et populaires de la flore des moissons : *Papaver spp.*, *Agrostemma githago*, *Adonis spp.*, *Kickxia spp.*, *Ranunculus arvensis*, *Legousia spp.*, *Caucalis platycarpos*, *Euphorbia spp.* etc.
- La végétation compagne des cultures de lin basophiles, alliance des *Lolio remotae*–*Linion usitatissimi* Tüxen 1950 : groupe d’espèces commensales aujourd’hui totalement disparu (le lin n’est plus cultivé dans la région). Ces espèces, peu nombreuses, appelées « linicoles » ont pour particularité d’être très spécialisées et mimétiques (c’est-à-dire que leurs dates de germination et de floraison, la taille de leurs graines etc. sont similaires à celles de l’espèce cultivée). Ce sont : *Camelina alyssum*, *Lolium remotum*, *Cuscuta epilinum*.

➤ La flore des cultures sarclées sur sol eutrophe, rattachée à l’ordre des *Chenopodietalia albi* Tüxen, Lohmeyer & Preising *ex* von Rochow 1951. Si les sols sont les mêmes que ceux des cultures de céréales, les conditions écologiques sont ici différentes. En effet, par rapport aux premières, on aura en général des apports azotés plus importants et une répétition des sarclages, ce qui va entraîner la mise en place d’une flore différente.

- La végétation compagne des cultures sarclées sur sol acidifère à dominante limoneuse ou sableuse : alliance des *Panico crus-galli*–*Setarion viridis* Sissingh *in* Westhoff, Dijk, Passchier & Sissingh 1946.

On peut y distinguer deux sous-alliances :

- * Le *Panico crus-galli*–*Setarion viridis* (Sissingh *in* Westhoff, Dijk, Passchier & Sissingh 1946) Oberdorfer 1957. C’est une sous-alliance présente sur des sols légers neutres à acides et sableux des cultures de pommes de terre, des cultures maraîchères etc. Ce sont des milieux floristiquement assez pauvres qui supportent bien la sécheresse. On y trouve une végétation estivale essentiellement dominée par les graminées (*Setaria spp.*, *Panicum spp.*, *Digitaria spp.*) sans oublier *Fallopia convolvulus*, *Stachys arvensis* etc. (les espèces peu communes sont surtout dans les stations les plus chaudes et les plus sèches).

- * L'*Eu-Polygono persicariae–Chenopodion polyspermi* Oberdorfer 1957. Groupement floristique présent sur des sols argileux neutres à acides, sur les terrains « lourds » limono-argileux des plaines alluviales, riches en nutriments et un peu humides. On le trouve dans les grandes cultures maraîchères (betteraves, parfois pommes de terre). Cette flore estivale et thermophile est généralement composée d'un faible nombre d'espèces, par exemple : *Erysimum cheiranthoides*, *Cerastium glomeratum*, *Polygonum lapathifolium* etc.
- La végétation compagne des cultures sarclées (jardins potagers, **vignobles**) sur sols argileux calcaires, très fertiles et enrichis en matière organique : alliance des *Veronico agrestis–Euphorbion peplus* Sissingh ex Passarge 1964. Cette flore a son optimum sur des terrains ensoleillés et chauds, elle est riche en espèce basophiles (*Aethusa cynapium*, *Fumaria officinalis*, *Euphorbia peplus*, *Lamium amplexicaule*, *Veronica polita* etc.) et se distingue du *Caucalidion lappulae* par la présence de nombreuses espèces nitrophiles (*Veronica persica*, *Mercurialis annua*, *Chenopodium hybridum* etc.). Cette unité se différencie aussi par sa richesse en espèces à bulbes (*Muscari spp.*, *Gagea spp.*, *Tulipa sylvestris*, *Ornithogalum umbellatum*) particulièrement dans les variantes les plus thermophiles.

Il faut noter toutefois que ces distinctions liées à la mise en culture traditionnelle des terres sont difficilement observables aujourd'hui. Les méthodes modernes d'agriculture et les changements intervenus, entre autres, dans la rotation des cultures ont conduit à une uniformisation des flores. En conséquence, de nombreux phytosociologues regroupent actuellement la totalité de la flore adventice des cultures dans une seule classe, celle des *Stellarietea mediae* Tüxen, Lohmeyer & Preising ex von Rochow 1951 (végétation annuelle, nitrophile, commensale des cultures annuelles ou sarclées).

1.3.2. Les groupements de la flore rudérale

C'est l'intensité et la fréquence des perturbations ainsi que l'apport de nutriments qui sont ici les principaux facteurs de différenciation des unités. La définition des associations anthropiques des lieux incultes et des friches est complexe et diffère souvent d'un auteur à l'autre (cf. Delarze *et alii*, 1998 ; Bournérias *et alii*, 2001). En effet, la flore de ces milieux, qui est sous l'influence directe ou indirecte de l'homme, se caractérise par une grande

variabilité. Soit les actions humaines sont périodiques et régulières et nous observons des groupements « artificiellement stabilisés » (par exemple les milieux régulièrement piétinés), soit elles se sont plus ou moins récemment interrompues et se développent alors des groupements en cours de dynamique progressive. On passe d'ensembles à la végétation clairsemée et très ouverte, à d'autres, succédant spontanément aux précédents, à la végétation dense et fermée. Ces successions progressives ou régressives entraînent l'existence de nombreux stades intermédiaires entre des groupements bien définis.

Une proposition de synthèse des groupements potentiellement présents dans la région à partir de ouvrages de référence précités peut se présenter ainsi :

➤ La végétation des lieux très piétinés (dominée par des annuelles et vivaces basses).

- Végétation des lieux piétinés secs (eutrophiles, mésothermes, xérophiles), des sols très tassés et asphyxiants (chemins de terre battue, trottoirs herbeux, quais des petites gares etc.) : alliance des ***Polygono arenastri–Coronopodium squamati*** Br.-Bl. ex Sissingh 1969 (ou *Polygonion avicularis* Braun-Blanquet 1931). Cette unité est dominée par des espèces ne dépassant pas quelques centimètres de hauteur (rampantes ou en rosettes) et majoritairement annuelles : *Polygonum aviculare* s.l., *Lepidium squamatum*, *Matricaria discoidea*, *Portulaca oleracea* etc. Un piétinement moins intense offre la possibilité à ces espèces de se redresser et permet l'apparition d'espèces vivaces : *Cynodon dacylon*, *Trifolium repens*, *Lolium perenne* etc.
- Végétation des lieux piétinés (et pâturés) sur sols argileux humides et riches en nutriments (sols surpâturés et piétinés, sentiers, jachères et terrains vagues humides, zones alluviales de plaine etc.) : alliance des ***Potentillion anserinae*** Tüxen 1947⁵. Les perturbations et les inondations périodiques empêchent la mise en place d'un tapis végétal continu et c'est la présence de plages de sols nu qui permet la reconnaissance de cette unité. C'est un milieu dominé par les herbacés qui apparaît souvent comme très hétérogène. Cette impression de patchwork végétal est dû à la présence d'espèces stolonifères qui forment des colonies de taille variable : *Agrostis stolonifera*, *Potentilla anserina*, *Potentilla reptans*, *Ranunculus repens*.
- Végétation des lieux piétinés eutrophes d'altitude (forme normalement subalpine que l'on trouve de façon appauvrie sur les points hauts de la chaîne jurassienne) sur sols

⁵ NB : *Agropyro-Rumicion* est l'appellation proposée par Delarze *et alii* (1998) mais elle apparaît ambiguë et dispersée dans différentes alliances.

riches en azote et en matériel fin (elle se trouve aux abords des chalets d'alpages, des abreuvoirs, des cheminements du bétail etc.) : alliance des *Poion supinae* Rivas-Martínez & Géhu 1978. Les espèces y sont peu nombreuses (*Poa supina*, *Alchemilla monticola*, *Alchemilla xanthochlora* et *Plantago major*) et forment un groupement pionnier qui peut se maintenir indéfiniment dans les zones soumises à un piétinement permanent.

➤ La végétation nitrophile de stations irrégulièrement perturbées, à dominante d'espèces annuelles et bisannuelles (classe des *Sisymbrietea officinalis* Gutte & Hilbig 1975).

- Végétation rudérale (surtout vernale) des lieux secs sur des sols riches en nutriments et dominée par les annuelles et les bisannuelles (elle occupe les premiers stades de friches et de décombres, bords de champs, dépôts de terre végétale etc.) : alliance des *Sisymbrietea officinalis* Tüxen, Lohmeyer & Preising ex von Rochow 1951. La diversité floristique de cette unité est élevée (*Bromus sterilis*, *Descurainia sophia*, *Hordeum murinum*, *Malva neglecta*, *Urtica urens* etc.)
- Végétation très nitrophile, thermo-continentale, estivo-automnale (mais surtout connue dans la région méditerranéenne). Végétation temporaire, à « éclipses » du pied des murs, rues des villages, zones fumées temporaires etc. : alliance des *Chenopodion muralis* Br.-Bl. 1936. On y trouve de nombreuses annuelles dressées : *Xanthium spinosum*, *Lappula squarrosa*, ainsi que de nombreux chénopodes (*Chenopodium murale*, *C. vulvaria*) et amarantes (*Amaranthus blitum*, *A. caudatus*) etc.

➤ La végétation rudérale, anthropogène, nitrophile et pluriannuelle (dominée par des espèces vivaces) : classe des *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer, Preising & Tüxen ex von Rochow 1951)

- Végétation des hautes friches nitrophiles vivaces des milieux frais sur sol riche et eutrophe (dépotiers, anciens jardins, bords de tas de fumier, décombres semi ombragés etc.) : alliance des *Arction lappae* Tüxen 1937. Cette unité est fortement associée à des sols engraisés, c'est la dominance des bardanes (*Arctium* sp.) qui la caractérise le mieux. On y trouve aussi : *Cirsium arvense*, *Urtica dioica*, *Tanacetum parthenium*, *Conium maculatum*, *Geranium pyrenaicum* etc. Elle ne couvre en général que de petites surfaces et les formes hybrides avec l'*Onopordion acanthii* sont fréquentes.

- Végétation des hautes friches héliophiles et thermophiles (généralement dominée par des composées épineuses de type chardon) : alliance des ***Onopordion acanthii*** Br.-Bl. 1936. On la trouve sur des sols secs et caillouteux (contrairement à l'*Arction lappae*) où va prédominer une flore xérophile peu appétente : *Eryngium campestre*, *Onopordum acanthium*, *Carduus spp.*, *Cirsium spp.*, *Marrubium vulgare*, *Malva alcea*, *Verbascum spp.* etc. On trouve cette unité dans les zones parcourues par le bétail, dans des décombres, à la périphérie des villages, des voies ferrées, sur les talus de routes etc.
- Végétation des friches mésophiles sub-ouvertes sur substrats grossiers, souvent rapportés : alliance des ***Dauco carotae–Melilotion albi*** Görs 1966. Succède ou remplace souvent l'*Onopordion acanthii* sur les sols moins fertiles. Elle se distingue par la présence d'espèces moins nitrophiles et de nombreuses légumineuses : *Melilotus spp.*, *Medicago spp.* ainsi que des onagres (*Oenothera spp.*) et des astéracées (*Picris spp.*, *Tanacetum vulgare*, *Senecio jacobaea* etc.). On trouve particulièrement cette unité dans les zones urbaines, les friches et terrains vagues graveleux, les bords de voies ferrées etc.

➤ La végétation vivace graminéenne, xérophile et semi-rudérale : classe des ***Agropyreteea pungentis*** Géhu 1968.

- Friche à chiendent (communautés eurosibériennes mésophiles). Végétation semi-rudérale qui occupe surtout des terrains à l'abandon dont le sol a été engraisé par l'homme (terrasses d'anciennes cultures, bords de champs, anciennes pâtures etc.) : alliance des ***Convolvulo arvensis–Agropyrion repentis*** Görs 1966. Cette unité s'identifie aisément grâce à la dominance du chiendent (*Elytrigia repens* subsp. *repens*) qui laisse peu de place à d'autres espèces.

➤ Les mégaphorbiaies des stations humides : classe des ***Filipendulo ulmariae–Convolvuletea sepium*** Géhu & Géhu-Franck 1987.

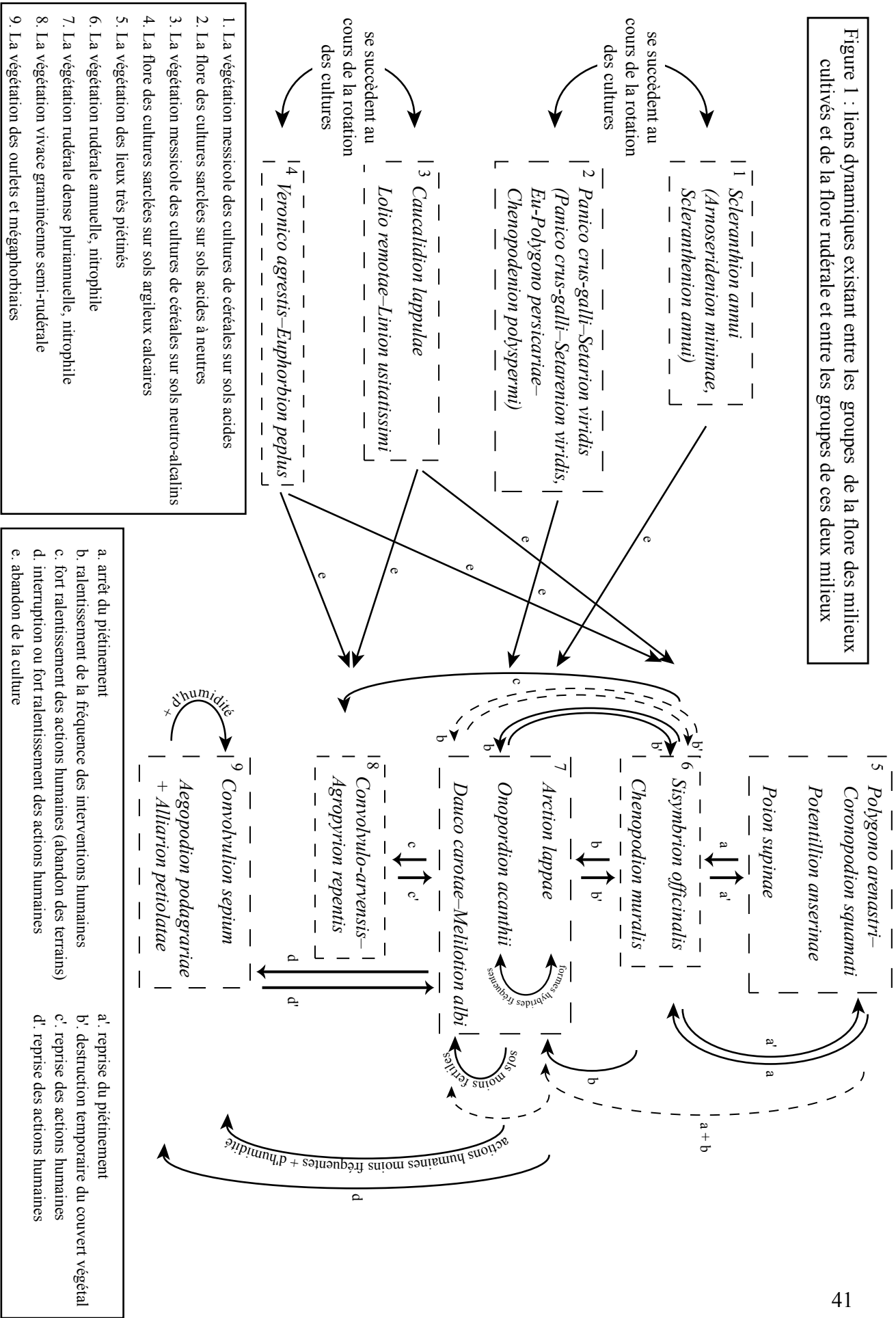
- Végétation héliophile et hygrophile des berges de grandes rivières. Elle a son optimum sur des sols calcaires argileux, inondables et riches en nutriments. On la trouve, principalement dans des biotopes primaires (alluvions) et aussi dans des terrains eutrophisés et perturbés par des interventions humaines (défrichement de forêts riveraines des cours d'eau, fossés, lisières, friches marécageuses etc.) : alliance des

Convolvulion sepium Tüxen in Oberdorfer 1957. Les dicotylédones herbacées de grande taille dominant et sont le principal caractère diagnostique de cette unité. Les plantes volubiles y sont nombreuses : *Calystegia sepium*, *Cuscuta europaea*, *Humulus lupulus*, *Cucubalus baccifer*. On y trouve aussi des épilobes (*Epilobium spp.*), *Galega officinalis*, *Carduus crispus* etc.

- Végétation des ourlets nitrophiles mésophiles (lisières, bords de chemins, arrières d'habitations, tous proches de la forêt). Cette unité se rattache à deux alliances apparentées qui sont souvent difficiles à distinguer : l'***Aegopodion podagrariae*** Tüxen 1967 et l'***Alliarion petiolatae*** Oberdorfer (1957) 1962. L'*Aegopodion podagrariae* domine sur sols frais et profonds (*Aegopodium podagraria*, *Lamium maculatum*, *Silene dioica*, *Arabis glabra*, *Heracleum sphondylium* etc.), l'*Alliarion petiolatae* domine, elle, sur les sols qui subissent une sécheresse temporaire l'été. De ce fait, la flore de cette dernière est plus diversifiée ; on y trouve par exemple, *Alliaria petiolata*, *Epilobium montanum*, *Chelidonium majus*, *Parietaria officinalis*, *Scrophularia nodosa* etc. Cette végétation subit de nombreuses influences floristiques des milieux à proximité desquels elle se trouve ; les accidentelles y sont donc abondantes. On inclut dans cette unité l'« Ormaie rudérale » définie par Bournérias *et alii* (2001) comme la « végétation des bois et broussailles anthropiques sur sols nitrates ». Aux éléments des deux alliances précitées s'ajoute, selon l'évolution de la friche, une strate arbustive plus ou moins importante (petits ligneux, lianes etc.)

Une fois ces groupements phytosociologiques (ordre, alliance, sous-alliance) décrits, il importe de préciser qu'il existe des liens étroits entre eux : le passage d'un groupement à un autre dépend étroitement de l'évolution des pressions anthropiques (type de rotation des cultures, interruption ou reprise des actions humaines etc.). Les liens dynamiques qui existent entre ces groupements au sein de la flore cultivée ou rudérale ou entre la flore cultivée et rudérale sont présentés dans la figure 1.

Figure 1 : Liens dynamiques existant entre les groupes de la flore des milieux cultivés et de la flore rudérale et entre les groupes de ces deux milieux



II. DETERMINATION DU STATUT DES ESPECES : INDIGENE OU ETRANGERE ?

L'impact croissant de l'homme sur le couvert végétal a pour inévitable conséquence d'entraîner des changements dans la composition floristique des régions colonisées. Certains groupes d'espèces, déjà présents ou introduits, sont favorisés ; d'autres régressent ou disparaissent.

C'est évidemment au Néolithique avec l'introduction de l'agriculture que le processus commence, puis, par son développement démographique, économique et social, l'homme favorise, délibérément ou non, l'expansion d'espèces natives ou étrangères (Pyšek *et alii*, 2002). Il façonne son milieu de vie, modifie la végétation qui l'entoure et favorise la formation de milieux anthropisés à la flore adaptée, spécifique et riche en espèces étrangères (Kornaś, 1990 ; Pyšek *et alii*, 2002 ; Preston *et alii*, 2004).

Jusqu'à une période récente, la balance entre les gains et pertes d'espèces penche en faveur des premiers. La diversification des milieux de vie et des échanges est favorable à une augmentation progressive de la diversité floristique au cours de la préhistoire et de l'histoire (Kornaś, 1983, 1990). Mais depuis le début du XX^e siècle, la densité des populations humaines et l'intensité de leurs activités sont parvenues à des niveaux très élevés ce qui entraîne un déclin de la diversité floristique. Ce déclin généralisé n'épargne pas les milieux anthropisés (cf. pour les milieux cultivés : Sutcliffe & Kay, 2000 ; Jauzein, 2001*b*...).

Comme nous l'avons souligné en introduction de ce chapitre, dans le cadre d'études paléoenvironnementales, la reconnaissance des espèces indigènes et étrangères présentes dans une région ou dans différents milieux, doit permettre deux avancées :

(1) estimer la validité du postulat suivant : Les flores actuelles sont comparables aux flores fossiles (à l'Holocène).

C'est sur ce postulat que se basent toutes les études qui visent à mettre en relation des données floristiques actuelles avec des données anciennes (pollens, macro-restes, charbons de bois etc.). Toutes les reconstitutions de la flore et des paysages anciens reposent, en effet, sur l'utilisation de référentiels écologiques actuels. Or, la composition de ces assemblages et communautés floristiques référents n'est que le résultat de milliers d'années de gains et de pertes d'espèces. Quelle proportion d'entre elles est allochtone ? Depuis quand sont-elles là ? Par conséquent, quelle est la validité temporelle de ces référentiels actuels ?

Tenter de répondre à ces nombreuses questions est un préambule indispensable à notre étude car, comme nous le verrons, les milieux anthropisés sont particulièrement enclins à abriter de nombreuses espèces étrangères.

(2) définir des marqueurs anthropiques « forts ». La valeur « anthropique » d'une espèce pourra différer selon son statut. Par exemple, une espèce étrangère que l'on ne trouve que dans les milieux anthropisés sera plus intéressante qu'une espèce indigène que l'on trouve à la fois dans des milieux anthropisés et semi-naturels (voire naturels).

De façon complémentaire, dans le cadre d'études phytogéographiques ou écologiques, la définition du statut des espèces peut permettre :

(1) de mieux comprendre les différentes composantes qui font la biodiversité d'une région donnée et de mieux interpréter les changements d'habitats et d'abondance de différentes espèces.

(2) de nourrir une réflexion nécessaire sur le fait de prendre ou non en compte des espèces allochtones dans les domaines de conservation des espèces et de gestion des milieux naturels. Car même si les mentalités et les législations commencent à changer, la flore des milieux secondaires (par exemple les flores messicoles et rudérales), malgré sa valeur patrimoniale, est trop souvent exclue des textes réglementaires de protection et des actions de conservation (Cronk & Fuller, 1995 ; Aboucaya *et alii*, 2000 ; Jauzein, 2001*b* etc.)

II.1. Terminologie utilisée

D'un point de vue biogéographique, la flore d'une région ou d'un pays est constituée à la fois de plantes indigènes et d'un ensemble de plantes étrangères.

Pour les distinguer, les palynologues utilisent essentiellement, dans les milieux anthropisés, la dichotomie apophyte / anthropochore. Ces catégories ont été d'abord définies par Berglund (1969) et Behre (1988), s'appuyant sur un botaniste du début du siècle dernier, Linkola (1916), puis ont été couramment reprises (cf. pour la région, Gauthier, 2001 et succinctement Mazier, 2006).

Behre (1988) les définit ainsi :

(1) les apophytes sont des espèces natives favorisées et propagées, directement ou indirectement, par les activités humaines et qui colonisent des biotopes nouvellement établis ;

(2) les anthropochores sont non natives dans l'aire considérée et sont généralement introduites de façon involontaire par l'homme.

Notons que cette définition diffère de celle de Berglund (1969) et Fries (1969) pour lesquels : (2') les anthropochores sont des plantes introduites par l'homme à la fois intentionnellement (plantes cultivées) et accidentellement (mauvaises herbes).

Les deux définitions proposées pour « anthropochore » sont quelques peu imprécises. Dans la première (2), Behre n'exclut pas explicitement les plantes cultivées ce qui donne lieu à des interprétations divergentes et confuses suivant les auteurs. Dans la deuxième (2'), il manque la délimitation du territoire biogéographique considéré ce qui est lourd de conséquences puisque les catégories sont parfois reprises sans tenir compte du gradient géographique.

Il paraît donc nécessaire dans cette étude de revenir aux sources, les concepts des botanistes et des écologues actuels, et d'y chercher les catégories les mieux adaptées à l'utilisation palynologique que nous voulons en faire.

Pyšek *et alii* (2002, 2004b) partent de ce même constat (multitude des notions employées : indigène, étrangère, anthropochore, apophyte, naturalisée, subspontanée, fugace, archéophyte, néophyte etc. sous des acceptions diverses selon les auteurs) pour en déduire la nécessité d'utiliser un vocabulaire précis et dont la définition est internationalement reconnue. Le plus récent de leurs articles (2004b) propose une simplification et une normalisation de ces définitions que nous suivrons.

Les définitions présentées ci-dessous font la synthèse entre les leurs (2004b) et celles du Dictionnaire de Biogéographie végétale (Da Lage & Métaillé, 2000).

Plante indigène

Synonymes : plante native et, partiellement, plante spontanée (ce terme peut aussi concerner des espèces étrangères dont l'introduction est ancienne puisqu'il ne signifie que « plante croissant en un lieu donné sans avoir été plantée »).

Correspondance en anglais : *native plant, indigenous plant.*

Définition : se dit d'un taxon, d'une population ou d'un groupement originaire du territoire biogéographique où il se trouve ou d'un taxon qui est arrivé dans ce territoire sans intervention humaine (par exemple : les plantes qui recolonisent un territoire de façon « naturelle » après une période de glaciation sont incluses dans la flore indigène de ce territoire).

Note : quand on dit d'un taxon qu'il est indigène dans telle région, il importe de préciser l'échelle de temps à laquelle on se réfère : ères géologiques, périodes glaciaires, époque historique etc.

Interprétation : nous considérerons comme indigène toute espèce présente dans la région depuis la fin de la dernière glaciation (Würm) ainsi que toutes les espèces arrivées depuis sans intervention humaine.

Plante étrangère

Synonymes : plante introduite, plante exotique, plante allochtone, plante exogène, anthropophyte.

Correspondance en anglais : *alien plant, exotic plant, introduced plant, non-native plant, non-indigenous plant, anthropophyte.*

Définition : se dit d'un taxon, d'une population ou d'un groupement rencontré dans un territoire biogéographique donné bien qu'il n'en soit pas originaire et dont la présence est due à l'intervention **volontaire ou involontaire** de l'homme.

Note : quand on dit d'un taxon qu'il est étranger, il importe de préciser l'aire considérée : continents, îles, régions etc.

Interprétation : nous considérerons comme étrangère toute plante présente en Franche-Comté à cause de l'intervention volontaire ou involontaire de l'homme depuis le Néolithique.

On peut ensuite différencier des degrés dans la notion de plante étrangère, selon le temps d'implantation ou bien le mode d'introduction par exemple. Là encore une terminologie riche a été développée principalement en Europe centrale (Holub & Jirásek, 1967 ; Kornaš, 1990...) et les acceptions et limites des catégories créées sont presque aussi diverses que les auteurs. Une synthèse a été proposée par Pyšek *et alii* (2002 et 2004b). Cette terminologie permet de classer les espèces allochtones dans des catégories en se basant sur trois critères qui reflètent leur lien avec l'homme : la période d'introduction, le moyen d'introduction, et le type d'habitat colonisé. Nous ne présenterons ici que les définitions des termes utilisés dans le cadre de l'étude ; pour les autres, le lecteur est invité à se reporter aux références citées.

Tout d'abord, nous essaierons de distinguer les espèces étrangères selon la période à laquelle elles ont été introduites ; nous distinguerons alors les archéophytes des néophytes.

Archéophyte

Correspondance en anglais : archaeophyte.

Définition : espèce aujourd'hui présente dans une station en raison de son introduction **intentionnelle ou non** par l'homme avant le XV^e siècle⁶ (pour l'Europe occidentale) et dont la longue adaptation à cette station lui a permis d'y croître, de s'y reproduire et d'y concurrencer les espèces indigènes.

Néophyte

Synonyme : chénophyte et partiellement xénophyte (les auteurs qui utilisent ce terme sous-entendent une introduction involontaire de l'homme).

Correspondance en anglais : neophyte, chenophyte.

Définition : espèce aujourd'hui présente dans une station naturelle ou semi-naturelle suite à son introduction **intentionnelle ou non** par l'homme après le XV^e siècle et d'une adaptation qui lui a permis d'y croître, de s'y reproduire et d'y concurrencer les espèces indigènes.

Selon le degré d'implantation d'une espèce allochtone, on distingue encore différentes catégories, nous n'en utiliserons que deux :

Plante naturalisée

Correspondance en anglais : naturalized plant, established plant.

Définition : se dit d'un taxon introduit par l'homme (plante étrangère) dans une région et s'y reproduisant depuis au moins 10 ans sans intervention humaine.

Note : une espèce peut être naturalisée dans n'importe quel type d'écosystème (naturel, semi-naturel ou anthropique). Le temps de persistance nécessaire pour que l'on considère qu'une espèce est naturalisée est forcément arbitraire ; Pyšek *et alii* proposent 10 ans alors que les auteurs de la *Flora Europaea* (Tutin *et alii*, 1964–1980 et 1993) considèrent qu'il faut 25 ans. Pour notre étude qui ne concerne que des périodes de temps long, ces problèmes n'entrent pas en considération.

⁶ La date retenue par convention par les auteurs est celle de la découverte des Amériques (1492 : début de l'époque moderne en histoire). En effet, la mondialisation puis l'intensification des échanges qui en résulte, constituent une césure sans équivalent dans les périodes plus anciennes. Cela a pour conséquence d'accélérer les relations et les échanges entre les flores des continents américain et eurasiatique.

Plante étrangère accidentelle

Synonyme : subspontanée et adventice dans leurs sens premiers⁷.

Correspondance en anglais : *casual alien plant*.

Définition : se dit d'une plante étrangère qui fleurit et même se reproduit occasionnellement en dehors d'une intervention humaine, qui se maintient donc plus ou moins longtemps autour de sa station d'origine sans pour autant arriver à se propager dans le milieu naturel. Elle compte alors sur des introductions répétées de l'homme pour persister.

Cette mise au point montre la nécessité, pour utiliser ces différentes notions dans les études écologiques ou palynologiques, de distinguer, pour un territoire donné, tout d'abord les espèces indigènes des étrangères, puis au sein des allochtones, les archéophytes des néophytes, ainsi que les espèces naturalisées des accidentelles.

II.2. Critères permettant de déterminer le statut des espèces

S'il paraît plus évident, grâce aux sources historiques écrites, de déterminer quelles sont les plantes nouvellement introduites dans un territoire donné (les néophytes), il semble beaucoup plus difficile de déterminer ce statut pour des espèces présentes parfois depuis plusieurs millénaires (les archéophytes).

Nous n'avons pas, en effet, de preuves directes de l'introduction et de l'essor de ces archéophytes. C'est grâce à un faisceau d'indices indirects que l'on peut espérer les identifier. Idéalement, les preuves paléobotaniques et historiques doivent permettre de déterminer le statut de chaque espèce. Mais s'il existe des synthèses sur les plantes allochtones de nombreux pays européens (Royaume-Uni, République Tchèque, Pologne, Allemagne, Finlande etc.), cette synthèse fait, pour la France, encore aujourd'hui, défaut. L'unique et remarquable travail sur le sujet est celui de Jauzein (2001a) qui propose une liste des archéophytes présentes dans les milieux cultivés.

Preston *et alii* (2004) dans leur article sur les archéophytes du Royaume-Uni proposent six critères pour identifier les archéophytes. Nous avons adopté une démarche similaire, en adaptant ces critères aux contraintes propres à notre région d'étude, pour déterminer quelles espèces sont étrangères dans notre région et différencier les archéophytes des néophytes.

⁷ On préférera le terme « accidentel » car les nombreux sens qu'ont pris ces deux termes au fil du temps rendent leur utilisation malaisée.

[1] *Il ne doit pas y avoir de preuve fossile de la présence des plantes étrangères à l'Holocène avant le Néolithique*⁸.

Les analyses palynologiques et carpologiques⁹ sont les meilleures indices disponibles pour attester ou non de la présence d'un taxon pour une période donnée. Pour de nombreuses espèces, l'enregistrement fossile permet de déterminer si une espèce est native ou non de la région. L'absence d'une espèce dans les enregistrements fossiles antérieurs à l'arrivée de l'homme n'est évidemment pas une preuve suffisante, mais l'apparition concomitante d'une espèce avec l'installation humaine plaide logiquement pour l'hypothèse d'une arrivée en même temps que l'homme et donc de son appartenance aux plantes étrangères.

[2] *Les archéophytes comme les néophytes doivent de préférence se limiter aux milieux anthropisés ou être plus fréquentes dans ces lieux que dans les milieux semi-naturels ou naturels.*

Les espèces qui sont spécifiques des milieux anthropisés ont moins de chances d'être natives que celles qui vivent aussi dans des milieux semi-naturels ou naturels. Plus encore, la limitation de certaines espèces à des habitats artificiels est une preuve indirecte de leur introduction. Il peut cependant exister des exceptions à ce critère. Une espèce peut s'être développée dans un habitat artificiel à partir d'un habitat naturel qui n'existe plus aujourd'hui (soit cet habitat a été détruit, soit sa modification et son évolution font que l'espèce n'y a actuellement plus sa place).

[3] *Les archéophytes doivent être présentes dans la végétation avant le XV^e siècle, les néophytes après le XV^e siècle.*

Les données botaniques historiques n'existent pas pour une période antérieure au XVII^e siècle dans la région (Bauhin, 1650-1651). Pour les périodes plus anciennes les seules preuves disponibles seront donc les enregistrements fossiles (polliniques ou carpologiques).

[4] *Les archéophytes doivent de préférence avoir atteint un niveau d'équilibre dans la végétation, ou leur fréquence peut varier (augmentation ou régression de la présence*

⁸ S'il n'est pas impensable que des espèces végétales étrangères aient pu être amenées par l'homme avant le Néolithique, la probabilité qu'elles aient pu se naturaliser est relativement faible. En effet, avant cette période les installations humaines et l'impact de l'homme sur l'environnement végétal restent relativement peu importants (Richard, 2000).

⁹ La carpologie est une discipline qui se consacre à l'analyse des fruits et graines conservés dans les sédiments archéologiques (Marinval, 1999). Ses principaux objectifs sont : retracer l'histoire de l'alimentation végétale, suivre l'évolution des systèmes agricoles, connaître dans une certaine mesure les milieux environnants les sites et étudier certains aspects des pratiques culturelles (dépôts funéraires etc.).

de l'espèce) au gré de changements dans les pratiques humaines ou de changements environnementaux. Mais ces espèces ne peuvent en aucun cas présenter une expansion rapide et récente dans des habitats qui existaient préalablement. *Les néophytes, elles, doivent au contraire de préférence avoir un statut instable dans la végétation au cours des 500 dernières années.*

Les archéophytes qui sont présentes depuis au moins 500 ans ne peuvent en aucun cas se comporter actuellement comme des espèces invasives¹⁰. Si elles présentaient ces traits caractéristiques, cette invasion aurait dû avoir lieu avant 1500 après J.-C. Elles peuvent cependant présenter des variations de fréquence en réponse à des changements dans leurs habitats, exactement comme le font les espèces indigènes.

Les néophytes les plus récentes, dont l'expansion est encore en cours, s'identifient aisément. En effet, comme elles n'ont pas encore colonisé tous les milieux qui leur sont potentiellement favorables, leur statut reste instable dans la flore locale et elles se conduisent souvent comme des espèces invasives. Les plus anciennes peuvent, elles, s'être stabilisées dans la végétation, mais on doit pouvoir détecter une phase d'extension (d'instabilité) pendant les 500 dernières années.

[5] Il est préférable que ces espèces ne soit pas indigènes dans d'autres pays d'Europe.

La flore indigène européenne est, aujourd'hui, le résultat d'un enrichissement progressif en espèces migrantes provenant de régions plus ou moins proches. A l'échelle de ce continent, les migrations naturelles ont eu largement le temps, au cours du quaternaire, de se stabiliser. Pour qu'une espèce nouvelle arrive, il faut qu'elle parvienne à franchir une barrière (géographique par exemple) qui jusque là l'avait isolée d'une région. Comme nous l'avons vu précédemment, c'est à la faveur des déplacements et des activités humaines que ces nouvelles espèces (archéophytes ou néophytes) vont pouvoir se propager sur de longues distances et coloniser de nouveaux territoires. Par conséquent, il est évident que si une espèce a le statut d'archéophyte ou de néophyte dans un pays européen, on peut légitimement douter de son indigénat pour l'ensemble du continent.

¹⁰ Une plante invasive est une espèce qui, une fois naturalisée, a une capacité d'extension rapide et sur de grandes distances (grâce en partie à la production d'une importante progéniture). Les invasions s'effectuent souvent au détriment de populations déjà en place et apparaissent alors comme nuisibles (Pyšek *et alii*, 2004b).

[6] *Il est préférable que les plantes étrangères se soient aussi installées en « néo-Europe¹¹ ».*

Si l'homme a aidé, intentionnellement ou non, de nombreuses espèces à se propager à travers l'Europe, il n'y a aucune raison qu'il ne les ait pas aidé à coloniser, en même temps que lui, d'autres continents. On s'attend, en particulier, à retrouver certaines espèces dans des aires biogéographiques qui sont semblables à l'Europe comme l'Amérique du Nord, l'Australie et la Nouvelle-Zélande (quand elles n'en sont pas originaires bien évidemment).

II.3. Sources utiles pour déterminer le statut des espèces

II.3.1. Sources paléobotaniques

Les études paléobotaniques disponibles pour la région Franche-Comté sont nombreuses et anciennes. En effet, si ce type de travaux ne débute véritablement que dans les années 1950-1960 en France, en Franche-Comté et en Suisse, la découverte des cités lacustres entraîne dès la fin du XIX^e siècle la réalisation des premières études carpologiques (voir l'analyse de résultats des fouilles anciennes des sites de Chalain et Clairvaux dans Lundström, 1985).

Mais l'essentiel des travaux réalisés dans le Jura sont palynologiques. Les premiers sont ceux de Firtion entre 1943 et 1950. En 1966, Wegmüller reprend certains sondages de Firtion et en réalise de nouveaux notamment dans les tourbières d'altitude et grâce à des méthodes nouvelles, ses analyses décrivent avec précision l'histoire de la végétation tardiglaciaire et holocène (Wegmüller, 1966).

Les analyses se sont succédé depuis, côté français et côté suisse, permettant de compléter les connaissances paléoenvironnementales concernant le Tardiglaciaire et l'Holocène. On peut signaler les travaux de : Matthey (1971) dans le Jura suisse entre le Locle et Neuchâtel, Woillard (1975) dans la partie haute-saônoise du Massif des Vosges (étude de la séquence de la Grande Pile). H. Richard (1983) reprend, lui, des travaux anciens et réalise de nouvelles analyses en Franche-Comté. Citons aussi pour cette région les travaux de M.-J. Gaillard (1984), P. Ruffaldi (1993), P. Hadorn (1994), M. Magny (1995), J.-N. Haas (1996),

¹¹ L'expression est employée par les botanistes britanniques tels Preston *et alii* (2004).

A.-M. Rachoud-Schneider (1997), P. Schoellammer (1997), C. Bégeot (2000) et E. Gauthier (2001).

On mentionnera aussi quelques synthèses importantes : celle de Richard *et alii* (2000) sur le Tardiglaciaire et le début de l'Holocène pour la chaîne jurassienne, d'H. Richard (2000) sur l'introduction de l'agriculture, de C. Burga (1988) sur l'histoire de la végétation en Suisse durant les derniers 18000 ans et de van der Knaap *et alii* (2000) pour le dernier millénaire en Suisse.

Le nombre et la densité de ces travaux s'expliquent par la richesse de la région en zones propices aux prélèvements palynologiques : lacs, tourbières, chenaux et sites archéologiques.

Parallèlement, les fouilles archéologiques en contexte lacustre offrent des conditions de conservation favorables à la réalisation d'analyses carpologiques et palynologiques. Ce sont :

* les fouilles des lacs de Chalain et de Clairvaux dans la Combe d'Ain : Lundström, 1985 ; Lundström-Baudais, 1986, 1989a et 1989b ; Pétrequin & Pétrequin, 1988 ; Schoch, 1989 ; Baudais *et alii*, 1997 ; Gauthier, 2001 ; Schaal, 2002, 2004.

* les fouilles très nombreuses sur les rives des lacs de Biemme (Rachoud-Schneider, 1997), et de Neuchâtel (Borrello *et alii*, 1986 ; Jacquat, 1988, 1989 ; Hadorn, 1994) en Suisse. Ajoutons celles du lac du Bourget en France (Jacquot, 1994).

Ces travaux sont parmi les plus importants, mais il y a eu également des études en grottes comme celle des Planches-près-Arbois (Pétrequin *et alii*, 1985) ou de la Baume de Gigny (Pétrequin *et alii*, 1988) dans le Jura. Une synthèse des données carpologiques pour le Jura et ses marges à l'âge du Bronze est également disponible (Martin, 2001).

L'essentiel de ces travaux couvre uniquement la période du Néolithique à l'âge du Bronze. Les études pour des périodes plus récentes dans la région sont rares ; citons pour l'âge du Fer l'étude de J. Wiethold (1998) à Chargey-les-Gray (Haute-Saône) et pour le Moyen Âge à Besançon l'étude de Lundström-Baudais & Bailly (1995).

Pour compléter cet inventaire il a été nécessaire d'aller chercher les résultats de recherches réalisées dans des territoires proches de la région étudiée (essentiellement la Suisse, la Bourgogne, l'Alsace et le Nord de la France). Ainsi s'ajoutent à celles précitées les références suivantes¹² :

¹² Toutes sont des références d'études carpologiques. Elles sont, en effet, les mieux à même de nous apporter des informations précises sur la présence d'une espèce à une époque donnée.

– pour le Néolithique : Jacomet *et alii*, 1989 ; Brombacher, 1995 ; Brombacher & Jacomet, 1997.

– pour l'âge du Bronze : Marinval, 1993 ; Wiethold, 1998 ; Jacomet, 1998a, 1998b ; Jacomet & Rachoud-Schneider, 1998.

– pour l'âge du Fer : Wiethold, 1998, 1999, 2002a, 2002b, com. pers.¹³ ; Jacquat, 1999 ; Jacomet & Jacquat, 1999 ; Jacomet, 1999 ; Matteredne, 2000 ; Wiethold, com. pers. ; Wiethold & Treffort, 2002 ; Achard-Corompt *et alii* (Wiethold), 2004 ; Wiethold & Labeaune, 2005.

– pour la période gallo-romaine : Wiethold, com. pers., 1998, 1999, 2002a, 2003 ; Wiethold & Dálnoki, 2000 ; Matteredne, 2000 ; Jacomet & Mermoud, 2002 ; Jacomet *et alii*, 2003.

– pour le Moyen Âge : Wiethold, com. pers. ; Lundström-Baudais *et alii*, 1993 ; Lundström-Baudais & Guild, 1997 ; Brombacher & Kühn, 2005.

C'est l'ensemble de ces données qui a été utilisé pour déterminer la période d'apparition de chaque espèce considérée (voir annexe 5).

II.3.2. Histoire des recherches floristiques dans la région : les sources écrites disponibles pour les 200 dernières années. Une étude des flores anciennes.

Plusieurs botanistes ont dressé des inventaires floristiques régionaux, principalement à partir du XIX^e siècle. Eux-mêmes ont eu quelques illustres prédécesseurs qui nous permettent de récolter des données pour des périodes plus anciennes.

Ainsi en est-il des travaux de **Jean Bauhin** (1541-1612) dans la région de Montbéliard. En 1570, il est appelé à la cour du duc de Wurtemberg à Montbéliard comme médecin. Ce naturaliste passionné y crée un des premiers jardins botaniques d'Europe tout en menant de nombreuses prospections floristiques dans la région avec son beau-fils, Jean-Henri Cherler (1570-1620). Il entreprend également la réalisation d'une vaste encyclopédie botanique qui doit compiler toutes les connaissances de son temps. Ce travail ne sera publié qu'après sa mort en 1650-1651 à Yverdon : c'est l'*Historiae Plantarum universalis nova et absolutissima*.

¹³ De nombreux résultats nous ont été gracieusement fournis par Julian Wiethold. Nous les noterons dorénavant Wiethold, com. pers. (pour communication personnelle).

Malgré une classification imparfaite et souvent arbitraire, il y décrit plus de 5000 plantes dont environ 450 espèces vasculaires des environs de Montbéliard qu'il cite avec précision (cf. Contejean (1890) qui estime qu'il devait connaître au moins 800 plantes de la région car il ne donne une localité que pour les espèces les plus rares).

La première flore linnéenne est celle des **Berdot** père et fils : Léopold-Emmanuel Berdot (1712-1787) et David-Charles-Emmanuel Berdot (1738-1780). « Véritable chef-d'œuvre d'exactitude et de sagacité » pour Charles Contejean, elle décrit à peu près 800 plantes des environs immédiats de Montbéliard (sans dépasser les limites de l'ancienne principauté). Leurs manuscrits (non publiés) *Enumeratio methodica stirpium in agro Montbelgardensi lectarum* et *Catalogus plantarum in principatu Montbelgardensi sponte nascentium* datent de la période 1758-1763.

En Franche-Comté, comme partout ailleurs, le XIX^e siècle marque ensuite l'expansion des sciences naturalistes et de la botanique. Les flores, florules, catalogues, notes, notices et autres énumérations se multiplient. Si au départ elles se réduisent à des inventaires d'espèces, dès le milieu du XIX^e siècle les auteurs prennent plus ou moins en considération les facteurs qui influencent la répartition et la distribution des espèces végétales : facteurs édaphiques (plantes calcicoles et silicicoles), climatiques, topographiques, altitudinaux etc.

Citons les travaux de Charles **Grenier** (1808-1875) qui publie en 1843 un catalogue des espèces du département du Doubs puis une flore de la chaîne jurassique en 1865-1875, de Claude Marie Philibert **Babey** (1786-1848) qui publie une Flore jurassienne en 1845. Eugène **Michalet** (1829-1862) réalise, quant à lui, le volume consacré à la Botanique d'une *Histoire naturelle du Jura et des départements voisins* publié, après sa mort, en 1864.

Charles **Contejean** (?-1907) travaille sur le pays de Montbéliard entre 1853 et 1890, date de la publication de sa *Revue de la flore de Montbéliard* qui synthétise tous ses travaux précédemment parus soit dans les *Mémoires de la Société d'émulation du Doubs*, soit dans les *Mémoires de la Société d'émulation de Montbéliard*. Et enfin, Paul Evariste **Parmentier** (1860- ?) publie une flore nouvelle de la chaîne jurassique et de la Haute-Saône en 1895.

Le XX^e siècle voit la parution de nombreux travaux de phytosociologie, mais aucun ne s'intéresse directement ou indirectement à la flore des milieux anthropisés, à l'exception notable, pour la Haute-Saône, de la thèse de Gustave **Malcuit** sur les associations végétales de la vallée de la Lanterne (1929) qui inclut un chapitre sur la flore des moissons et des cultures sarclées et deux articles d'André **Quantin** sur les groupements messicoles et les associations rudérales de la Bourgogne méridionale parus en 1946 et 1947.

Quant aux flores contemporaines disponibles pour la région, nous retiendrons : la *Flore de la Suisse et des territoires limitrophes*. Le nouveau Binz d'**Aeschmann** et **Burdet** paru en 1989, *La Flora Helvetica. Flore illustrée de Suisse* de **Lauber** et **Wagner** parue en 2000 et surtout *Le catalogue des plantes vasculaires de la Chaîne jurassienne* de **Prost** paru, lui aussi, en 2000.

Dans tous ces écrits, les auteurs ont un point commun : tenter d'être le plus exhaustif possible et s'appuyer pour ce faire sur des réseaux de collaborateurs et érudits locaux (souvent pharmaciens ou instituteurs). De plus chaque publication reprend les données des précédentes, soit en l'état, soit en en vérifiant l'exactitude et en les complétant. Ainsi, se dessine un maillage assez étroit de l'ensemble du territoire.

Remarquons que dès le XIX^e siècle certains tentent de différencier les espèces indigènes de celles introduites. Charles Contejean (1890) s'y illustre particulièrement. Il propose une classification des plantes en quatre catégories :

(1) les espèces autochtones,

(2) les plantes des cultures des lieux habités « sur l'indigénat desquelles on ne peut que difficilement se prononcer » (telles *Spergula arvensis*, *Solanum nigrum*, *Scleranthus annuus*). Pour lui, même si dans la quantité, il y en a sûrement qui sont indigènes et qui ont abandonné leurs stations naturelles pour s'établir dans celles, plus à leur gré, qu'avait créées l'industrie humaine, la majorité sont étrangères et « nous viennent de l'Orient »,

(3) les « plantes survenues en dernier lieu, qui ont réussi à s'établir à demeure fixe, et paraissent désormais acquises à la flore »,

(4) « les plantes adventices, ou encore fugaces, et qu'il serait plus simple d'appeler accidentelles ».

Même si sa classification n'est pas exempte d'approximation ou d'inexactitude au regard des connaissances actuelles, notons qu'il présentait déjà les différentes catégories que l'on utilise aujourd'hui et qui ont été définies *supra* (archéophytes et néophytes, naturalisées ou accidentelles) et ses indications nous ont été utiles pour apprécier le statut de certaines espèces.

Enfin, l'utilisation de ces données pour évaluer les changements intervenus dans la flore des milieux anthropisés depuis 200 ans n'est pas évidente. En effet, les indications données par les auteurs sur la fréquence des espèces varient de l'un à l'autre. Certains se contentent de ne donner des estimations que pour quelques espèces rendant ainsi impossible l'usage de leur flore (c'est le cas, par exemple, de Paul Parmentier, 1895). Quant aux autres, ils utilisent majoritairement des indications de fréquence (ou abondance) comme indiqué dans

le tableau 1 ou combinent des indications de répartition et d'abondance (par exemple : « disséminé, assez abondant »).

Suivant l'exemple de Collin *et alii* (2002), nous avons choisi de transformer ces diverses appréciations en classes de fréquence. Cette échelle comprend sept niveaux (tableau 1).

Indications de fréquence les plus couramment utilisées dans les flores	Signification	Echelle choisie
CC ou TC	Très commun	6
C	Commun	5
AC	Assez commun	4
AR	Assez rare	3
R	Rare	2
RR ou TR	Très rare	1
Absent ou disparu	Absent ou disparu	0
-	Pas de données	-

Tableau 1 : correspondance entre les échelles d'abondance/fréquence couramment utilisées dans les flores et celle choisie pour notre étude.

II.3.3. Autres sources

Pour comparer le statut des espèces à celui déterminé dans d'autres pays européens, nous avons choisi de présenter en annexe 4 le statut des espèces au Royaume-Uni et en République Tchèque.

Au Royaume-Uni, le travail de Preston *et alii* (2004) sur les archéophytes fait suite à la publication de l'atlas de répartition des plantes vasculaires d'Angleterre et d'Irlande en 2002. L'utilisation des travaux de Preston *et alii* (2004) permet d'avoir accès directement, pour les 157 espèces déterminées comme probable archéophytes, au statut dans d'autres pays d'Europe (République Tchèque, Allemagne, Pologne et Finlande), ainsi qu'en « néo-Europe » (Amérique du Nord, Australie et Nouvelle-Zélande). Ces données, bien que non reportées en annexe 4, sont aussi utilisées pour l'identification des archéophytes dans notre région d'étude.

Pour la République Tchèque, un catalogue de la flore étrangère est disponible (Pyšek *et alii*, 2002) ainsi qu'une flore de la République Tchèque (Hejný & Slavík, 1988-1992 ; Slavík, 1995-2000).

II.4. Identification des plantes indigènes, des archéophytes et des néophytes

II.4.1. Méthodologie et utilisation des données disponibles

Pour séparer les archéophytes et les néophytes des plantes natives dans nos cortèges de plantes anthropiques, le statut de chaque espèce est évalué à la lumière des six critères précédemment énoncés. L'attribution du statut d'archéophyte ou de néophyte se fait dans la mesure où l'espèce se conforme au minimum à quatre des six critères. Quatre statuts sont définis : indigène, archéophyte, néophyte et étranger (indéterminé). Ce dernier est utilisé pour les espèces dont le non indigénat est attesté mais pour lesquelles le manque de données archéologiques ou historiques ne permet pas de déterminer de façon certaine leur période d'introduction dans la région et dans les régions frontalières.

Ainsi, au vu des données disponibles, soit le statut peut être déterminé précisément par la présence d'une majorité de critères, soit nous attribuons le plus probable assorti d'un point d'interrogation (on note alors « archéophyte ? », « néophyte ? » etc.)

L'évaluation de chacun des critères se fait à la lumière de différentes sources :

[1] *Il ne doit pas y avoir de preuve fossile de la présence des plantes étrangères à l'Holocène avant le Néolithique.*

Pour répondre à ce critère nous utilisons les nombreuses données disponibles pour le Tardiglaciaire et les périodes antérieures : Richard, 1983 ; Bégeot, 2000, Richard *et alii*, 2000, etc. Ces données, uniquement palynologiques, limitent fortement pour notre travail, les possibilités de savoir précisément si une espèce était présente ou non avant l'arrivée de l'homme. Cette limite est évidemment due au niveau de détermination des types polliniques. Seule la présence de quelques espèces peut être attestée (par ex. *Plantago lanceolata*, *Plantago major/media*, *Sanguisorba minor* etc.). Ces données, très parcellaires pour nous, pourraient être complétées par l'étude conjointe dans les sédiments fossiles des grains de pollen et des macro-restes végétaux. En effet, comme le souligne Birks & Birks (2000), les macro-restes végétaux peuvent apporter une valeur ajoutée importante à l'étude et à l'interprétation des données polliniques fossiles (précision taxonomique plus grande, représentation de la végétation immédiatement environnante etc.) Mais il faut déplorer que ce type d'étude n'existe pas encore dans notre région (à l'exception du travail de C. Bégeot, 2000).

[2] *Les archéophytes comme les néophytes doivent de préférence se limiter aux milieux anthropisés ou être plus fréquentes dans ces lieux que dans les milieux semi-naturels ou naturels.*

L'évaluation de ce critère se fait au moyen de deux caractéristiques attribuées à chaque espèce. Tout d'abord, l'attribut « habitats usuels » (annexe 4) qui permet d'estimer la spécificité ou non d'une espèce vis-à-vis d'un ou plusieurs habitats ; l'attribut « présence dans la végétation semi-naturelle ou naturelle » (annexe 4) qui permet d'évaluer si une espèce est présente exclusivement dans les milieux anthropisés ou non.

[3] et [4] *Evaluation de la période d'introduction des espèces étrangères et variations de leurs fréquences dans la végétation depuis 200 ans.*

L'évaluation de la période d'introduction se fait à la lumière des données paléobotaniques et historiques (annexes 5 et 6). Quand les données paléobotaniques font défaut, les variations de fréquences des espèces estimées à partir des données historiques permettent parfois de déterminer une période d'introduction probable (cf. [4] *supra*).

[5] *Il est préférable que ces espèces ne soit pas indigènes dans d'autres pays d'Europe et*
[6] *Il est préférable que les archéophytes se soient aussi installées en « néo-Europe ».*

Nous nous appuyons particulièrement sur le statut des espèces déterminé au Royaume-Uni et en République Tchèque (annexe 4) et sur les données chorologiques (annexe 4). Comme nous l'avons précisé en II.3.3., l'existence ou non de ces espèces en « néo-Europe » est évaluée à partir des données synthétisées dans l'étude Preston *et alii* (2004).

II.4.2. Difficultés rencontrées pour la détermination du statut de chaque espèce

Avant d'analyser plus avant la répartition des espèces dans les différentes catégories (cf. *infra* III.), il paraît important de discuter des difficultés rencontrées pour déterminer le statut de chacune d'entre elles dans la région.

En effet, dans la flore des champs cultivés 48 espèces (soit 21,33%) ont un statut douteux et dans la flore des milieux rudéraux ce sont 59 d'entre elles (16,67%) dont le statut est incertain. Les proportions des statuts déterminés de façon certaine ou probable sont présentées dans la figure 2.

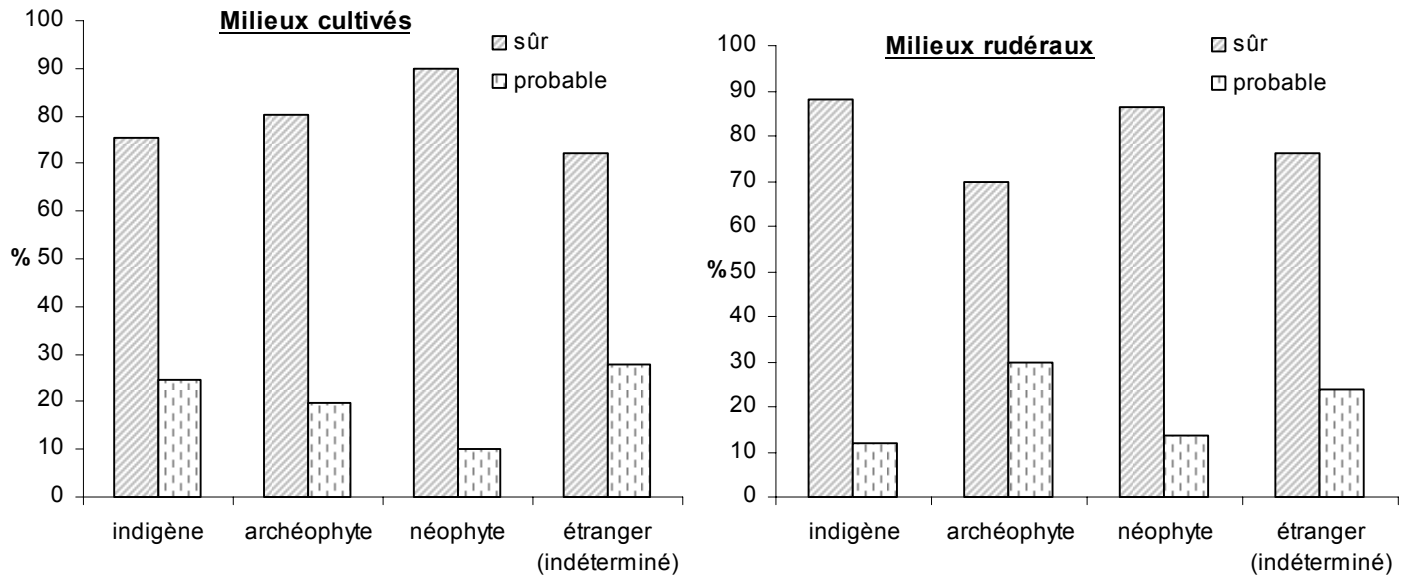


Figure 2 : niveau de détermination du statut des espèces (sûr ou probable) selon les différents statuts. Les statuts sont classés selon leur sûreté de détermination décroissante

Les raisons de douter de l'origine d'une espèce sont nombreuses et certaines attributions de statut sont faites avec prudence au regard des données disponibles. C'est évidemment pour déterminer avec certitude les espèces archéophytes que les difficultés sont les plus grandes (figure 2). Il y a plusieurs raisons à cela ; nous ne présenterons que les principales.

Tout d'abord, la chorologie actuelle et surtout l'aire de répartition originelle de certaines espèces sont incertaines ou mal connues et les données disponibles varient selon les auteurs (cf. en annexe 3 : les différences entre les données chorologiques tirées de Julve, 1998a et de Lauber & Wagner, 2000). Un exemple typique est celui de l'espèce *Vulpia bromoides* dont la répartition géographique est l'Europe tempérée pour Julve (1998a), la région méditerranéenne pour Lauber & Wagner (2000) et la zone subméditerranéenne-subatlantique pour Preston *et alii* (2004). De plus, *Vulpia bromoides* est classée dans les espèces indigènes au Royaume-Uni et en Allemagne et dans les archéophytes en République Tchèque. Au vu de ces incertitudes, il est difficile de trancher et nous avons choisi de la considérer comme une espèce indigène douteuse (« indigène ? »). Probablement indigène car on ne la trouve pas exclusivement dans les milieux anthropisés et parce que son aire de répartition couvre vraisemblablement la Franche-Comté, mais peut-être étrangère si elle s'avérait originaire de la zone méditerranéenne uniquement.

Une autre difficulté est d'arriver à déterminer si certaines espèces présentes à la fois dans des milieux anthropisés et dans des habitats naturels sont natives de ces derniers ou si

elles y sont arrivées secondairement. C'est notamment le cas des espèces que l'on trouve dans les milieux anthropisés mais aussi dans des milieux « primaires » naturels, comme par exemple les milieux ouverts sur des sols humides et sableux, les prairies, les berges de rivières ou encore les habitats côtiers. Un certain nombre d'exemples sont présentés dans le tableau 2.

Espèces	Statut	Habitat natif possible	Statut attribué en Franche-Comté
<i>Aethusa cynapium</i> L.	iAIAA	Lisières de bois	Archéophyte ?
<i>Ajuga chamaepitys</i> (L.) Schreb.	iAIA-	Prairies ouvertes crayeuses	Archéophyte ?
<i>Arctium minus</i> (Hill) Bernh.	IAIIA	Bois	Indigène ?
<i>Reseda lutea</i> L.	IAAIN	Prairies humides	Archéophyte ?
<i>Sagina apetala</i> Ard.	IAAI-	Sols humides et sableux	Archéophyte ?
<i>Sherardia arvensis</i> L.	IAIAC	Habitats côtiers	Archéophyte ?
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	IAaII	Berges de rivières	Indigène ?
<i>Veronica arvensis</i> L.	IAAAA	Prairies humides, habitats ouverts	Archéophyte ?

Tableau 2 : exemples d'espèces dont le statut est incertain sur la base de données écologiques et dont le statut dans au moins un autre pays européen diffère de celui attribué. Le statut au Royaume-Uni, en République Tchèque, Allemagne, Pologne et Finlande est indiqué (dans cet ordre) par les codes suivants : I pour indigène, A pour archéophyte, N pour néophyte, C pour accidentel. Un tiret indique que le taxon est absent du pays concerné. Les lettres sont en minuscules si le statut attribué est considéré comme douteux. Les données pour les pays européens sont tirées de Preston *et alii* (2004).

II.4.3. Répartition des statuts au sein des deux grands types d'habitats de la flore anthropique

Dans la flore adventice des champs cultivés, sur un total de 225 espèces, 64% sont des plantes étrangères et seulement 36% sont indigènes dans le territoire d'étude.

Dans la flore rudérale, plus riche en espèces (310 au total), le rapport est inversé : 43,5% sont des plantes étrangères et 56,4% sont indigènes (tableau 3).

L'importance des espèces étrangères dans nos cortèges floristiques des lieux anthropisés est tout à fait conforme aux résultats de nombreuses études (Pyšek *et alii*, 2002 ; Preston *et alii*, 2004, Chytrý *et alii*, 2005). Dans leur étude des habitats les plus perméables aux espèces étrangères, Chytrý *et alii* (2005, figure 1, p. 344) montrent que c'est dans les milieux cultivés que l'on en trouve le plus (archéophytes et néophytes confondues), suivi par les dépotoirs, les zones herbacées anthropisées et les zones piétinées. En un mot tous les

milieux anthropisés sont très perméables à l'introduction et à l'établissement d'espèces originaires de régions biogéographiques voisines.

La répartition des statuts entre la flore des milieux cultivés et celle des milieux rudéraux est significativement différente (cf. G-test¹⁴, tableau 3). Les archéophytes sont sur-représentées dans les milieux cultivés et au contraire les indigènes sont, elles, sur-représentées dans la flore rudérale.

Statut des espèces	Milieux cultivés		Milieux rudéraux	
	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%
Indigène	81	36	175	56,45
Etranger (total)	144	64	135	43,55
Archéophyte	106	47,11	70	22,58
Néophyte	20	8,89	44	14,19
Etranger (indéterminé)	18	8	21	6,77
TOTAL	225	100	310	100

Tableau 3 : répartition des espèces des milieux anthropisés selon leur statut (voir *supra* pour les définitions et les différents critères qui ont permis de définir le statut de chaque espèce). « Etranger (total) » = archéophyte + néophyte + étranger (indéterminé). La répartition des différents statuts dans les milieux cultivés et rudéraux est significativement différente (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence sans tenir compte de la ligne étranger (total), $G = 38,64$; $df = 3$; $P < 0,001$).

Nous pouvons aussi recouper ces résultats avec ceux d'études de cas précis. Ainsi, dans un article sur les plantes étrangères des milieux cultivés en République Tchèque, Pyšek *et alii* (2005, fig. 1, p. 775) trouvent 50,5% d'indigènes, 40,5% d'archéophytes et 9% de néophytes. Pour les néophytes, la répartition est assez proche de celle trouvée à partir de notre cortège floristique (tableau 3) mais elle diffère pour les archéophytes (plus nombreuses) et les indigènes (moins nombreuses). De la même façon, Chocholoušková & Pyšek (2003, fig. 3, p. 369) estiment qu'au début du XIX^e siècle dans la ville de Plzeň (République Tchèque), les

¹⁴ Pour donner plus de poids scientifique aux appréciations telle « significativement différente », on soumet toujours les données comparées à un test statistique (G-test, cf. Zar, 1999) dont on énonce le résultat. Il s'agit d'un test statistique (G-test) qui détermine si une première variable (statut) est indépendante ou non d'une deuxième variable (milieu). Les deux variables sont considérées comme indépendantes, si la valeur de la probabilité associée à la statistique calculée est supérieure à un seuil donné (classiquement 0,05): le test est alors dit « non significatif ». Si cette probabilité est inférieure, on conclut que les variables sont associées (dépendantes) : le test est alors dit « significatif ».

espèces qui composent la flore rudérale se répartissent de la façon suivante : environ 60% sont indigènes, 30% sont des archéophytes et 10% sont des néophytes. Même si c'est un cas d'étude particulier et limité à une flore urbaine, la répartition est sensiblement du même ordre de grandeur que celle trouvée dans notre cortège d'espèces rudérales (tableau 3).

La seule étude française qui cherche à déterminer la part respective des espèces étrangères et natives dans la flore des milieux cultivés est celle de P. Jauzein (2001a). Pour cet auteur, ce sont les espèces spontanées qui composent « la part logiquement la plus importante » de la flore des champs cultivés. Il considère comme « archéophytes de France » une quarantaine d'espèces (dont un grand nombre spécifiques du midi de la France sont absentes de notre région) auxquelles on peut ajouter une douzaine d'espèces qu'il note comme archéophytes dans la partie septentrionale du territoire (cf. Jauzein, 2001a, pp. 49-51). Au regard de notre étude, il apparaît que l'importance des archéophytes est ici largement sous-estimée. Cette différence d'appréciation tient, à notre avis, à deux facteurs importants :

– tout d'abord, il y a la taille de l'aire géographique considérée. En effet, cet article a pour périmètre de référence le territoire français alors que nous nous limitons à une portion plus petite et septentrionale de ce territoire. Et, comme nous le verrons par la suite, un grand nombre d'espèces, archéophytes en Franche-Comté, peuvent sans doute être considérées comme indigènes dans des zones plus méridionales (comme la région méditerranéenne). Mais ce seul critère peut difficilement expliquer des divergences aussi importantes.

– c'est surtout parce que le travail de P. Jauzein ne s'appuie que sur trois références archéobotaniques (Baudais-Lundström, 1984 ; Marinval, 1985 et Bouby, 1998) que l'on a des différences d'appréciations aussi marquées.

Certes un grand nombre de travaux restent non publiés (rapports de fouilles etc.) ou sont difficiles d'accès (éditions relativement confidentielles). Mais les publications sur l'ensemble du territoire français se sont malgré tout multipliées ces dix dernières années. Il reste que réaliser une synthèse de ces données est un travail de longue haleine et plaide pour la création d'une base comme il en existe, par exemple, en Allemagne (ArboDat, Kreuz & Schäfer, 2002) ou au Royaume-Uni (*Archaeobotanical Computer Database* (ABCD), Tomlinson & Hall, 1996). Car l'existence de références archéobotaniques pourrait éviter ces quelques erreurs de jugement, notamment la sous-estimation de l'importance des archéophytes dans la flore des milieux cultivés.

Citons l'exemple de *Myagrum perfoliatum*, espèce que P. Jauzein considère comme arrivée de l'Orient entre les XV^e et XVII^e siècles, alors qu'elle est présente dans des

assemblages archéobotaniques en Côte-d'Or et en Alsace dès la période romaine (Wiethold, com. pers. ; Jacomet *et alii*, 2003).

Dans notre démarche de caractérisation évolutive de la flore anthropique, il faut à présent approfondir la recherche de ses attributs biologiques, écologiques, chorologiques etc.

III. COMPOSITION ET STRUCTURE DE LA FLORE ANTHROPIQUE

En plus des données précédemment récoltées et définies (statut etc.), des caractéristiques variées ont été compilées pour chaque espèce, principalement à partir de la « *Baseflor* » de P. Julve (2006) mais aussi de la *Flore de la Suisse* (Aeschmann & Burdet, 1989), de la *Flore des champs cultivés* (Jauzein, 1995). Ce sont surtout des attributs biologiques et écologiques (type biologique, longévité, type de pollinisation, cycle de vie, phénologie, chorologie etc.).

III.1. Quelques caractéristiques biologiques et écologiques essentielles de la flore anthropique

III.1.1. La flore des lieux cultivés

Les zones cultivées sont des milieux caractérisés par de fortes contraintes anthropiques. Les différentes techniques culturales entraînent la répétition cyclique (annuelle) de perturbations systématiques et ciblées qui ont pour but de détruire tout ou partie de la végétation autre que la ou les plante(s) désirée(s). Les contraintes sont majoritairement de deux types : mécaniques et chimiques. Toutes ces interventions vont influencer sur la composition floristique de ces milieux. Citons le(s) labour(s), la date du semis, le(s) sarclage(s), les amendements et depuis un demi-siècle maintenant l'emploi systématique d'herbicides, insecticides etc. Pour y faire face, dans ce milieu très instable, les espèces ont développé une grande spécialisation.

III.1.1.1. Représentation taxonomique

La structure taxonomique du cortège floristique étudié est significativement différente entre les plantes indigènes et étrangères (figure 3).

Chez les plantes étrangères, ce sont par ordre croissant les *Poaceae*, *Asteraceae* et *Brassicaceae* qui sont les familles les plus représentées (figure 3). Ces familles sont les plus communément trouvées dans les flores étrangères des milieux tempérés (Pyšek *et alii*, 2002, 2003a et b). Ce n'est que chez les *Alliaceae* (tel *Allium oleraceum*) que l'on ne trouve que des espèces indigènes ; ces dernières dominent aussi chez les *Caryophyllaceae*, *Polygonaceae* et *Orobanchaceae* (famille qui ne contient ici que des anciennes *Scrophulariaceae*). Les autres familles sont majoritairement composées d'espèces étrangères à l'exception des *Fabaceae* et *Lamiaceae* où l'on trouve autant d'espèces de chaque type. Les trois familles suivantes : *Plantaginaceae* (représentées uniquement par de nombreuses espèces de véroniques qui sont d'anciennes *Scrophulariaceae*, cf. annexe 2), *Papaveraceae* (pavots, fumeterres) et *Geraniaceae* (géraniums, érodium) ne contiennent que des espèces étrangères.

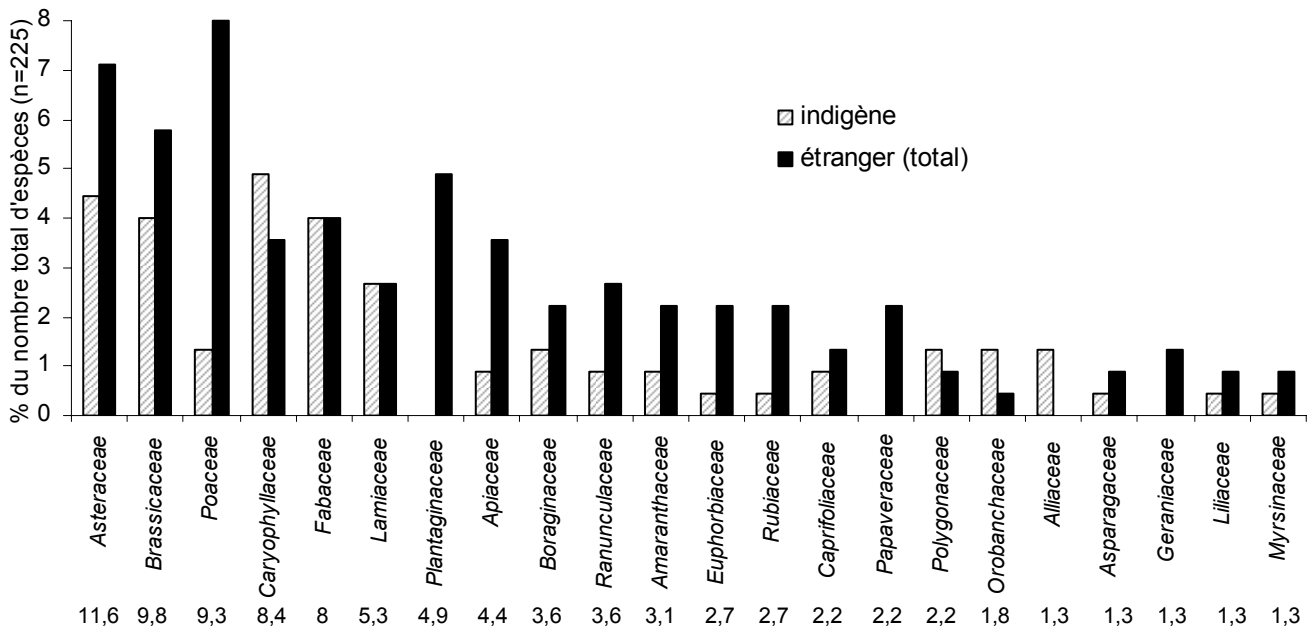


Figure 3 : structure taxonomique de la flore des milieux cultivés exprimées selon le statut des espèces. Seules les familles dont la contribution dépasse 1% sont présentées (par rapport au nombre total d'espèces (n=225)). Les familles sont classées selon leur contribution décroissante à l'ensemble de la flore des milieux cultivés (cette contribution en pourcentage est indiquée sous le nom de chaque famille). NB : étranger (total) = archéophyte + néophyte + étranger (indéterminé). La répartition des familles selon le statut est significativement différente (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, G =57,4 ; df = 33 ; P < 0,05).

Les différences au sein même des espèces étrangères sont nombreuses, mais peu significatives (cf. G-test, figure 4). Les archéophytes, qui dominent le spectre (73% des espèces étrangères), sont logiquement les plus diversifiés (20 familles) et les plus abondantes. Les *Poaceae* y sont deux fois plus représentées que les autres familles (13,2% du total des archéophytes), suivies des *Asteraceae* (8,5%), *Brassicaceae* (7,5%) etc. Les *Ranunculaceae*, *Amaranthaceae*, *Euphorbiaceae*, *Polygonaceae*, *Myrsinaceae* (anciennes *Scrophulariaceae*), *Orobanchaceae* et surtout les *Papaveraceae* étrangères ne sont que des archéophytes.

Chez les néophytes ce sont les *Asteraceae* (20% du total des néophytes), suivies des *Poaceae* (15%) et *Fabaceae* (15%) qui sont les plus typiques. Nous pouvons aussi signaler la Guimauve hérissée (*Althaea hirsuta*, *Malvaceae*) et l'Oxalis des fontaines (*Oxalis fontana*, *Oxalidaceae*), deux néophytes qui sont les seules représentantes de leur famille.

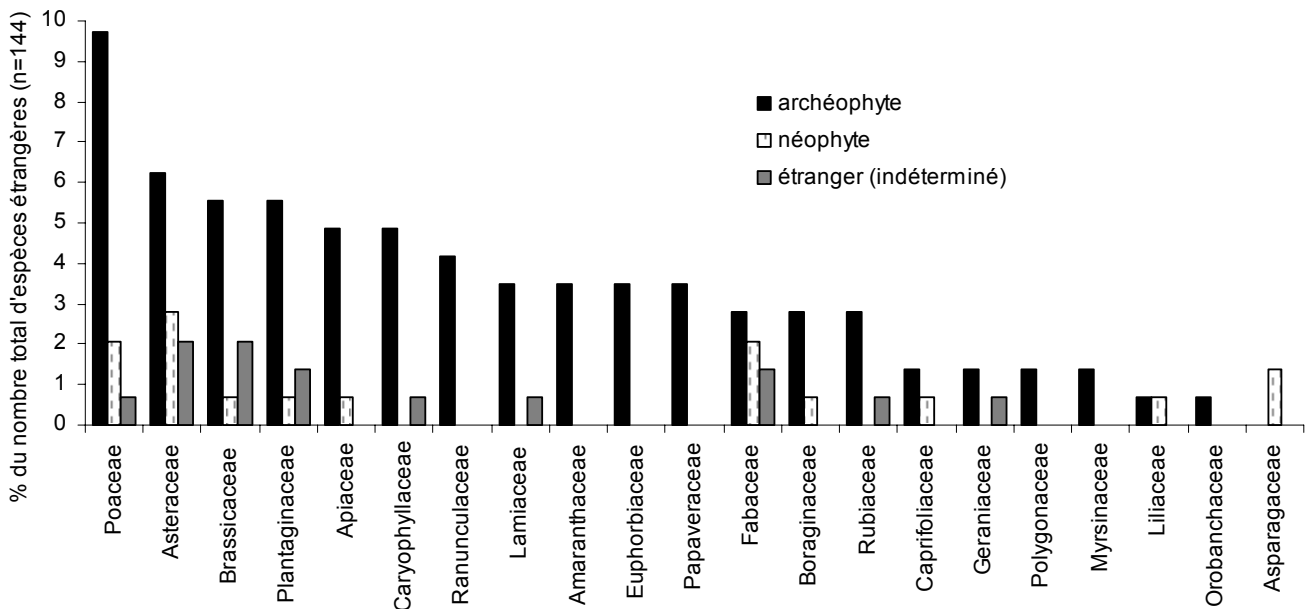


Figure 4 : structure taxonomique de la flore étrangère des milieux cultivés exprimée selon le statut des espèces. Seules les familles dont la contribution dépasse 1% sont présentées (par rapport au nombre total d'espèces (n=225)). Les familles sont classées selon leur contribution décroissante au type : archéophyte. La répartition des familles selon le statut n'est pas significativement différente (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, G =66,04 ; df = 56 ; P > 0,05).

III.1.1.2. Durée et cycle de vie

Dans la flore des milieux cultivés, quel que soit le statut des espèces (figure 5), la suprématie des annuelles est écrasante (90%). Cette prépondérance est très marquée chez les archéophytes et les espèces étrangères dont la période d'introduction n'est pas déterminée (99 et 100%), un peu moins chez les indigènes (81,5%) et les néophytes (76,2%).

Une partie de ces espèces annuelles sont des bisannuelles facultatives c'est-à-dire que, selon les caractéristiques de leur milieu de vie, elles peuvent réaliser leur cycle en une ou deux années. C'est surtout le cas chez les indigènes (24,7%), les néophytes (23,8%) et les étrangères indéterminées (22,2%). Les archéophytes sont, elles, beaucoup plus exclusivement des annuelles (seulement 13,3% d'entre elles sont des bisannuelles facultatives).

Enfin, ce sont surtout les différences de proportions des espèces vivaces qui permettent de distinguer les indigènes et néophytes (riches en espèces vivaces, respectivement 25,9 et 23,8%), des archéophytes et étrangères indéterminées (pauvres en espèces vivaces, respectivement 1,9 et 5,5%).

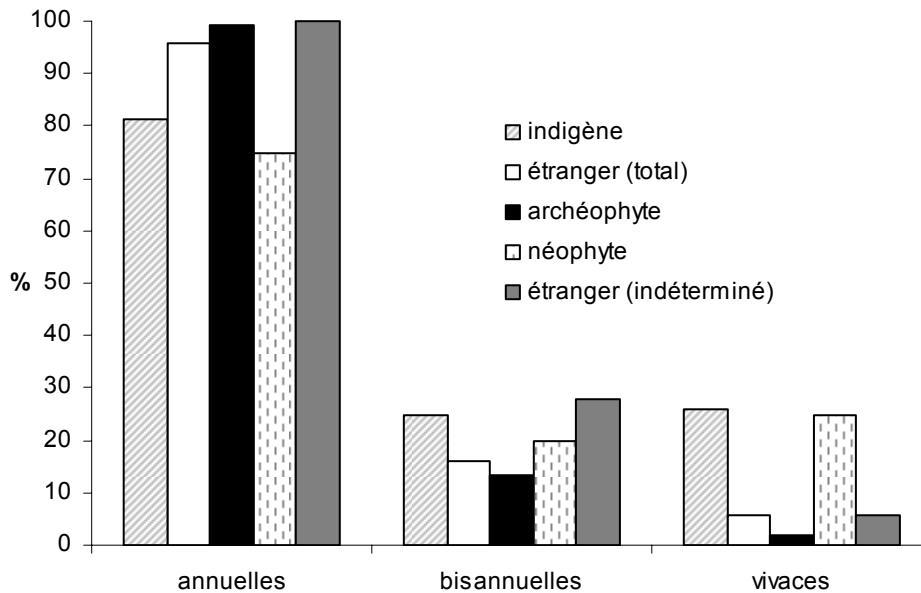


Figure 5 : distribution de la durée de vie (longévité) des espèces des milieux cultivés selon leur statut. Les espèces qui peuvent avoir des durées de vie variables sont considérées comme représentatives de chaque catégorie (le total pour chaque statut peut donc dépasser 100%). NB : étranger (total) = archéophyte + néophyte + étranger (indéterminé). La durée de vie est significativement différente selon le statut des espèces (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G=31,55$; $df=6$; $P < 0,001$).

La distribution des types biologiques de Raunkiær (figure 6) est évidemment semblable à celle de la durée de vie. C'est le groupe des thérophytes (90%) qui domine pour tous les statuts, suivi par les hémicryptophytes (23,4%) et les géophytes (8,4%) chez les indigènes et l'inverse chez les espèce étrangères (2,8% et 7,6%). D'ailleurs, chez les plantes étrangères, on ne trouve des géophytes pour l'essentiel que dans le groupe des néophytes (14,3%).

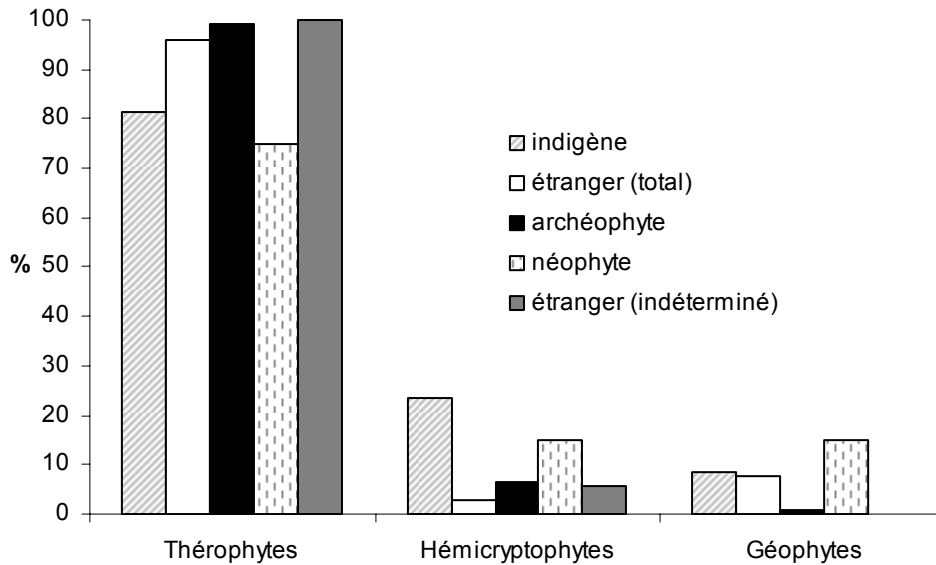


Figure 6 : distribution des types biologiques de Raunkiaer dans la flore des lieux cultivés selon le statut des espèces (voir Ellenberg, 1988 pour les définitions). Les espèces qui présentent plusieurs types biologiques sont considérées comme représentatives de chacun d'eux (si c'est le cas le total de chaque statut dépasse donc 100%). La répartition des types biologiques selon le statut est significativement différente (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 24,06$; $df = 6$; $P < 0,001$).

La prédominance des thérophytes dans les milieux cultivés est une des caractéristiques qui définit le mieux ces milieux (Hill *et alii*, 2002 ; Lososová *et alii*, 2006).

Pour P. Jauzein (1995), dans une parcelle cultivée, le rapport est en moyenne de 80% de thérophytes pour 20% de géophytes. Dans notre région d'étude, il penche de façon encore plus prononcée du côté des thérophytes. Cette différence dans les proportions rencontrées tient sans doute au fait que les géophytes des milieux cultivés sont surtout des espèces méditerranéennes (cf. Montégut, 1997, pp. 29-30) et par conséquent, la majorité d'entre elles ne sont pas présentes dans notre « dition »¹⁵. Les proportions pourront évidemment varier localement selon la périodicité du travail du sol : plus celui-ci est négligé, plus les plantes vivaces et principalement les géophytes seront présentes.

Le groupe des thérophytes est le mieux adapté pour supporter les perturbations et c'est à leur stratégie de vie et de reproduction (de type « r », MacArthur & Wilson, 1967) qu'elles doivent leur succès. Elles ont une durée de vie courte, une croissance rapide, une maturité sexuelle précoce et produisent d'un grand nombre de semences. Ces espèces monocarpiques réalisent, en effet, un effort de reproduction très élevé : plus de 20% du budget énergétique de la plante est utilisé pour la reproduction et près de 50% de la biomasse aérienne correspond

¹⁵ Le territoire d'étude des chercheurs du XIX^e siècle.

aux organes floraux (Olivereau, 1996). En définitive, comme l'écrit P. Jauzein (1995) : elles placent « tous leurs espoirs dans leurs semences ».

Les espèces vivaces, hémicryptophytes et surtout géophytes, présentent une stratégie de reproduction de type « K ». C'est-à-dire qu'elles ont une durée de vie plus ou moins longue, qu'elles font un effort de reproduction modéré et recherchent des biotopes relativement stables. A première vue, ce mode de vie ne semble pas très adéquat pour survivre en milieu cultivé et seules les espèces qui présentent une multiplication végétative efficace y arriveront. Encore une fois, il faut, pour résister à la pression de destruction, que la descendance soit nombreuse. Nous pouvons citer, parmi les géophytes, toutes les espèces de la famille des Alliacées, des Liliacées (*Allium spp.*, *Gagea spp.*) et une Apiacée, *Bunium bulbocastanum* (la Noix-de-terre). Et parmi les hémicryptophytes, les espèces qui ont des souches rhizomateuses très développées (*Elytrigia repens*, le chiendent) et/ou profondément enfouies (*Convolvulus arvensis*, le liseron). Ces systèmes leur permettent soit de profiter de la fragmentation induite par le(s) labour(s) (ainsi la reproduction végétative est favorisée) soit de ne pas souffrir du travail du sol (du moins pour les parties profondes du système racinaire).

Pour conclure, on peut aussi classer les espèces des milieux cultivés selon les stratégies adaptatives définies par Grime (1977) et Grime *et alii* (1988) résumées dans le tableau 4. Ces taxons, annuels pour la plupart, ont à faire face à des perturbations très importantes ; pour cela, ils développent une stratégie de vie de type R ou SR. Ce sont des espèces très spécialisées qui présentent des adaptations variées pour résister aux perturbations et aux stress, mais elles sont peu compétitrices (Jauzein, 2001a, Gerbaud, 2002, Lososová *et alii*, 2006). Si l'on connaît un arrêt des perturbations, les espèces typiques des milieux cultivés seront rapidement éliminées au profit d'autres beaucoup plus compétitrices (de type C). Car cet arrêt entraîne un retour à un milieu où seule la compétition pour l'accès aux ressources prime (lumière, nutriments, eau etc.).

Intensité de la perturbation	Intensité du stress	
	Faible	Fort
Faible	Compétiteurs = type C	Résistants aux stress (climatiques, édaphiques etc.) = type S
Forte	Résistants aux perturbations, rudérales = type R	Pas de stratégie viable

Tableau 4 : les trois stratégies adaptatives chez les plantes définies par Grime en 1977.

III.1.1.3. Phénologie des espèces annuelles

Les rythmes de vie de ces espèces sont contraints par un impératif principal : il faut produire des graines avant la moisson. On distingue traditionnellement, les assemblages floristiques associés aux céréales d'hiver et ceux associés aux céréales ou cultures de printemps. Les espèces, pour réaliser à temps leur cycle de vie, vont présenter des périodes de germination, photopériodisme, croissance, floraison calquées sur celles de la plante cultivée (Jauzein, 1995 ; Olivereau, 1996 ; Montégut, 1997 ; Gerbaud, 2002), c'est-à-dire que ce cycle doit se faire entre le semis et la moisson (voire un peu au-delà pour certaines espèces).

Associées aux cultures d'hiver (*Aperetalia spicae-venti* et *Centaureetalia cyani*), on trouve toutes les espèces annuelles qui germent préférentiellement à l'automne, voire en hiver ou en période post-hivernale (d'octobre à février-mars). Au sein de notre cortège de 204 espèces annuelles (figure 7), ce sont les plus nombreuses (H = 61,8 %) et ce particulièrement dans le cortège des archéophytes (avec beaucoup d'*Apiaceae*, *Papaveraceae*, *Ranunculaceae* etc.). Ces espèces sont capables de résister au froid et de passer la période hivernale au stade végétatif soit sous forme de rosette (*Arnoseris minima*, *Centaurea cyanus*, *Agrostemma githago* etc.) soit sous forme de petite tige rampante à la surface du sol (*Arenaria spp.*, *Galium spp.*, *Stellaria spp.* etc.)

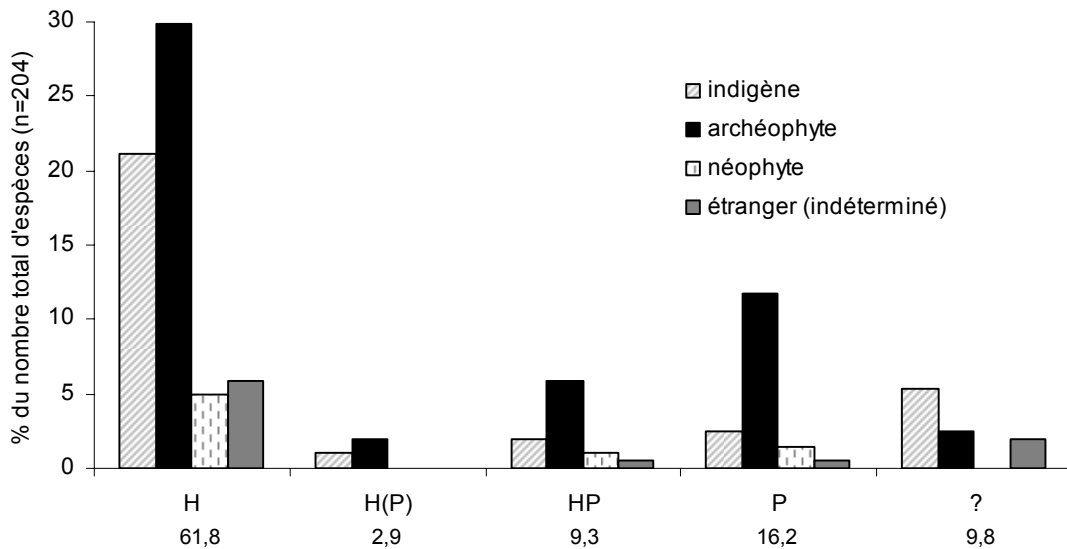


Figure 7 : différentes périodes de germination des 204 espèces annuelles des milieux cultivés exprimées selon leur statut. La contribution de l'ensemble des espèces à chaque période de germination est indiquée en-dessous (en pourcentage). H = plante germant préférentiellement à l'automne et en période hivernale. P = plante germant exclusivement au printemps et en été. HP = plante indifféremment d'hiver ou de printemps. H(P) = plante germant préférentiellement en automne, hiver et parfois au printemps. ? = période de germination non connue. (d'après les données de Montégut, 1997 et Jauzein, 1995). Les périodes de germination sont significativement différentes selon le statut (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 23,66$; $df = 12$; $P < 0,05$).

Associées aux cultures de printemps et d'été (*Chenopodietalia albi*, par exemple les millets, toutes les cultures de légumineuses etc.), on trouve toutes les espèces à germination printanière et pré-estivale (surtout en avril-mars et pouvant aller jusqu'à mai-juin) qui vont accomplir tout leur cycle de développement avant la fin de la saison de végétation de la même année. Elles représentent un peu plus d'un quart (figure 7, P = 16,2%) de notre cortège. Ce sont toutes les adventices des cultures sarclées estivales qui sont, une fois encore, majoritairement des archéophytes. Telles les sétaires (*Setaria spp.*), chénopodes (*Chenopodium spp.*), polycnèmes (*Polycnemum spp.*), *Anagallis spp.*, *Kickxia spp.*, *Stachys annua* etc.

Une petite partie des espèces (12,2% : figure 7, H(P) et HP) peuvent pousser indifféremment dans les cultures d'hiver ou de printemps ; leur germination interviendra au moment le plus propice selon le type de culture, les variations climatiques annuelles etc. Ce sont, par exemple, les fumeterres (*Fumaria spp.*), le jonc des crapauds (*Juncus bufonius*) etc.

Le maximum de floraison et de fructification a lieu aux mois de juin et juillet (figure 8). Une petite partie d'entre elles refleurissent après la moisson en août-septembre à partir de la base de la plante laissée intacte. Ce sont plutôt des espèces qui appartiennent aux groupements des cultures sarclées (*Chenopodietalia albi*).

Les semences sont généralement émises en grande quantité, par exemple 50 000 à 60 000 graines sont produites par pied de Coquelicot (Olivereau, 1996).

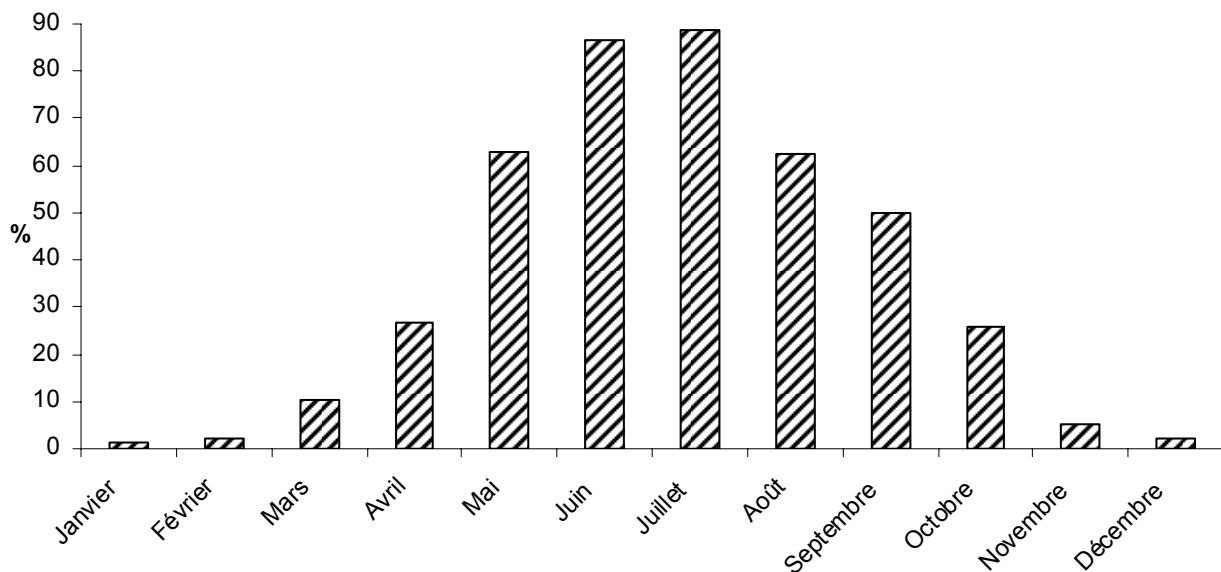


Figure 8 : mois de floraison de 200 des 204 espèces annuelles des milieux cultivés. Les espèces, dont la période de floraison peut s'étaler sur plusieurs mois, sont comptées dans chacun (d'après les données de Julve (1998a)).

III.1.1.4. Mode de pollinisation

Si on compare la répartition des modes de pollinisation de la flore des milieux cultivés avec ceux de la flore de France (données extraites de la *Baseflor* de Julve, 1998a), on observe des différences significatives (cf. G-test, tableau 5).

	entomogame		entomogame, autogame		autogame		anémogame	
	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%
Flore des milieux cultivés (224 espèces)	90	40,2	78	34,8	27	12,1	24	10,7
Flore de France (7319 espèces)	3980	54,4	1132	15,5	189	2,6	1398	19,1

Tableau 5 : répartition des principaux modes de pollinisation dans la flore des milieux cultivés et dans la flore de France. La répartition des principaux modes de pollinisation selon le type de flore considéré est significativement différente (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 149,73$; $df = 6$; $P < 0,001$).

Si dans la totalité de la flore de France l'entomogamie et l'anémogamie sont les deux principaux modes de pollinisation (respectivement 70 et 19,1%), il n'en est pas de même dans la flore des milieux cultivés. En effet, si l'entomogamie reste largement majoritaire (75% des espèces), c'est l'autogamie (stricte) qui est le deuxième mode de pollinisation (12,1%) ; l'anémogamie est, elle, un mode minoritaire (seulement 10,7%).

Alors que l'autogamie (stricte et associée à l'entomogamie) ne s'observe que chez 17,8 % (2,6 + 15,5%) des taxons de la flore de France, c'est presque la moitié des espèces des milieux cultivés qui relève de ce mode (46,8%, 12,1 + 34,8%) et ce sont surtout les autogames strictes qui augmentent de façon spectaculaire (elles sont presque 5 fois plus nombreuses).

Chez les angiospermes des milieux tempérés (Tcherkez, 2000), l'allogamie est toujours plus fréquente que l'autogamie et chez les plantes allogames, l'entomogamie est le mode de pollinisation le plus courant (par rapport à l'anémogamie). Nous ne détaillerons pas ici les avantages adaptatifs généraux de chaque mode de pollinisation ; le lecteur est invité à se reporter selon son gré à l'ouvrage précité.

De nombreuses études ont montré que les proportions des différents modes de pollinisation varient en fonction du type de végétation (Culley *et alii*, 2002 ; Kühn *et alii*, 2006 ; Lososová *et alii*, 2006). L'entomogamie est favorisée dans les milieux pas ou peu ventés ; l'anémogamie l'est dans les milieux ouverts à vent faible ou modéré (Culley *et alii*, 2002). Kühn *et alii* (2006) mettent d'ailleurs en évidence une forte corrélation entre la répartition des espèces anémogames et la vitesse du vent en Allemagne. De toute évidence la sous-représentation des espèces anémogames dans les habitats cultivés est en contradiction avec l'ouverture de ces milieux qui est, elle, favorable à l'existence d'un vent plus ou moins important. Lososová *et alii* (2006) suggèrent que le port érigé et dense des espèces cultivées peut fournir une protection efficace contre le vent et par conséquent favoriser l'entomogamie et la présence d'insectes pollinisateurs au détriment de l'anémogamie dans ces habitats. Exception faite de quelques espèces qui dépassent largement en hauteur les plantes cultivées, par exemple les folles avoines (*Avena fatua*) etc.

La proximité d'habitats potentiellement riches en insectes pollinisateurs joue aussi un rôle dans la répartition des modes de pollinisation dans les milieux anthropisés. Les champs cultivés sont souvent entourés de prairies, bosquets, haies ou lisières forestières. Les insectes qui vivent dans ces habitats proches, peuvent alors servir de pollinisateurs pour les plantes des milieux cultivés (Lososová *et alii*, 2006).

Au vue de ces deux critères, il n'est donc pas étonnant de trouver 75% d'espèces entomogames et seulement 10,7% d'anémogames (tableau 5) dans notre cortège d'espèces.

Si la présence d'une espèce dans une niche écologique dépend fortement des adaptations qu'elle développe pour y vivre, elle dépend aussi des caractères qu'elle a hérité de ses ancêtres (Prinzing *et alii*, 2001). Lososová *et alii* (2006) ont ainsi montré que le mode de pollinisation est lié à la phylogénie. Cela signifie que l'ancêtre commun de nombreuses espèces présentes dans les milieux cultivés possédaient déjà le même type de pollinisation et occupaient des habitats similaires à ceux de leurs espèces filles. C'est l'effet de « *niche conservatism* » (défini par Prinzing *et alii*, 2001). Cet effet s'observe très bien ici, par exemple chez les *Poaceae* et *Amaranthaceae* qui sont toutes des espèces anémogames.

Remarquons aussi qu'il est largement reconnu que l'autogamie est un mode de pollinisation sur-représenté parmi les plantes annuelles (Aarssen, 2000 ; Lososová *et alii*, 2006). Pour tenter d'expliquer ce fait avéré, l'hypothèse du « temps limité » a été développée par Lonnie Aarssen (2000) ; cette hypothèse prédit que dans les habitats qui sélectionnent

fortement les espèces à stratégie « r », les aptitudes (« *fitness* ») des plantes à coloniser ces milieux sont fortement optimisées par l'autogamie. Nous pouvons résumer les grandes lignes de cette hypothèse ainsi : si l'on compare l'autogamie et l'allogamie, on constate que le temps entre la maturation de la fleur et la fertilisation des ovules est plus long dans le deuxième cas que dans le premier. Dans les milieux fortement sélectifs où les plantes annuelles n'ont qu'un temps limité (par de fortes contraintes) pendant la saison de végétation pour réaliser une fécondation croisée et produire des graines matures, l'autogamie s'avère être un avantage sélectif important. En effet, dans ces conditions de « temps limité », plus la part allouée à la fécondité est grande, plus la *fitness* l'est en retour, car cela augmente la part de la progéniture qui pourra se développer dans les mêmes sites l'année suivante. Comme on l'a vu précédemment, les milieux cultivés sont parmi les habitats où la sélection en faveur des espèces à stratégie « r » est la plus importante. Il n'est donc pas étonnant d'y trouver une part importante de thérophytes autogames (12,1 %).

Au sein de la flore des lieux cultivés, la répartition des modes de pollinisation selon le statut des espèces diffère peu (cf. G-test, figure 9).

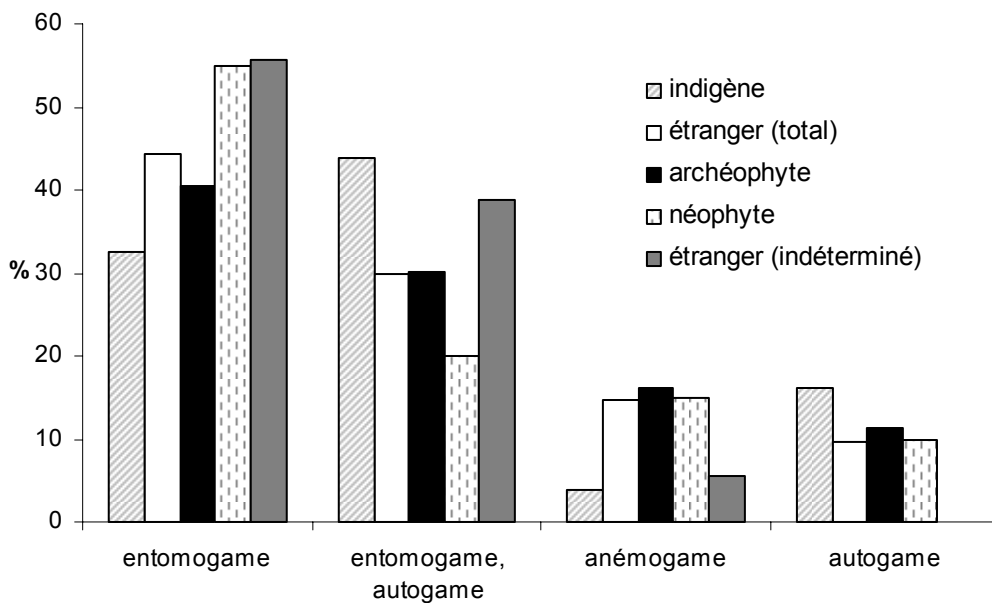


Figure 9 : répartition des modes de pollinisation des espèces des milieux cultivés au sein de chaque statut. Seuls les modes de pollinisation dont la contribution dépasse 1% sont présentés. étranger (total) = archéophytes + néophytes + étranger (indéterminé). La répartition des modes de pollinisation selon le statut n'est pas significativement différente (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 27,17$; $df = 21$; $P > 0,05$).

Alors que ce sont les taxons entomogames et facultativement autogames qui dominent dans la flore indigène (43,8% du total des espèces indigènes), les entomogames stricts dominent dans la flore étrangère (44,4% du total des espèces étrangères).

Constatons tout de même que l'on a un déficit d'espèces anémogames chez les indigènes et que c'est chez les archéophytes que l'on en trouve le plus (16%). Ces espèces anémogames appartiennent, pour 95% d'entre elles, aux familles des *Poaceae* et *Amaranthaceae*. Cet exemple illustre bien encore l'effet de « niche conservatism » (cf. *supra*).

III.1.1.5. Mode de dissémination des graines

Les espèces qui composent la flore des milieux cultivés sont le plus souvent à dissémination de type barochore (tableau 6, 39,1%) et épizoochore (33,3%) ; un peu plus d'un quart est tout de même anémochore (20,9%).

La majeure partie de deux premiers types de dispersion des semences se fait par l'intermédiaire du vecteur humain (anthropochorie). Récoltées en même temps que l'espèce cultivée, une partie des graines des espèces adventices sera ressemée l'année suivante. Pour éviter cette dissémination involontaire, l'homme a toujours trié les semences. Ce tri a pour principale conséquence de sélectionner les espèces qui ont des graines de tailles identiques à celles des espèces cultivées. Un lien étroit se forme ainsi entre des espèces devenues mimétiques (ivraie enivrante, brome faux-seigle, nielle des blés, adonis etc.) et les plantes cultivées. La dissémination peut aussi se faire en adhérant aux vêtements des hommes pendant la récolte, aux poils des animaux qui pâturent après la moisson etc. (telles les graines à aiguillons de *Ranunculus arvensis*). L'importance du vecteur humain explique la meilleure représentation de ces deux modes de dissémination dans les milieux cultivés par rapport à l'ensemble des espèces de la flore de France (cf. tableau 6).

	barochore		anémochore		épizoochore		myrméchochore	
	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%
Flore des milieux cultivés (225 espèces)	88	39,1	47	20,9	75	33,3	11	4,9
Flore de France (7133 espèces)	2236	31,3	1948	27,3	1865	26,1	232	3,2

Tableau 6 : répartition des principaux modes de dissémination dans la flore des milieux cultivés et dans la flore de France. Les données pour les espèces de la Flore de France proviennent de Julve (1998a). Seuls les modes de dissémination qui contribuent à plus de 1% du total de la flore des milieux cultivés sont présentés. La répartition des principaux modes de dissémination selon le type de flore considéré est significativement différente (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 31,08$; $df = 8$; $P < 0,05$).

Comme pour les modes de pollinisation, la moindre représentation de l'anémochorie dans la flore des milieux cultivés par rapport à la flore de France (tableau 6) est assez étonnante alors que nous sommes dans des milieux ouverts où, *a priori*, ce mode de dissémination devrait être efficace. Là encore, l'explication tient sûrement dans le fait que la majorité des espèces qui vivent dans ces lieux sont souvent moins hautes que l'espèce cultivée ce qui va limiter l'efficacité du transport des graines par le vent et rendre ce mode minoritaire malgré l'ouverture du milieu (Ozinga *et alii*, 2004, Lososová *et alii*, 2006).

Les différences dans la répartition des modes de dissémination selon le statut des espèces sont peu significatives (cf. G-test, figure 10).

On peut tout de même remarquer que c'est chez les espèces indigènes que l'on trouve le plus d'espèces anémochores (27,1%) et le moins de myrmécochores (1,2%). C'est chez les archéophytes que l'on a la plus forte proportion d'épizoochores (37,7%) et de myrmécochores (9,4%) ; et que les néophytes sont, elles, essentiellement barochores (50%).

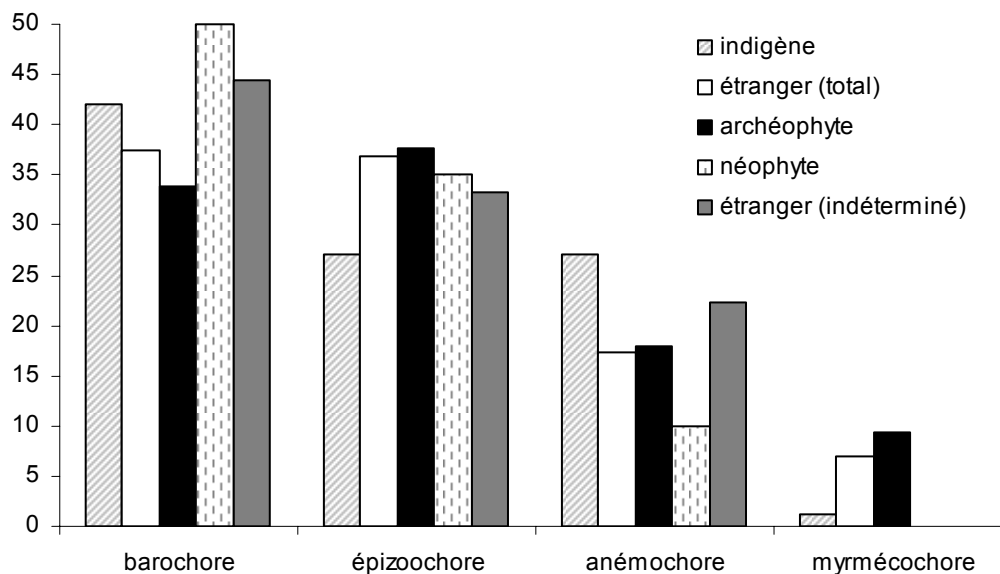


Figure 10 : répartition du mode de dissémination des graines des espèces des milieux cultivés au sein de chaque statut (d'après les données de Julve (1998a)). Seuls les modes de dissémination dont la contribution est supérieure ou égale à 1% sont présentés. La répartition des modes de dissémination selon le statut n'est pas significativement différente (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 24,54$; $df = 18$; $P > 0,05$).

Les espèces des lieux cultivés forment majoritairement des banques de graines persistantes (durée de vie supérieure à 1 an), ce qui est une stratégie commune dans les environnements stables d'une année à l'autre (Maillet & Godron, 1997 ; Lososová *et alii*, 2006). Cependant selon ces auteurs, l'actuelle domination des espèces qui forment une

banque de graines persistantes est probablement due aux évolutions récentes des techniques culturales. En effet l'amélioration du tri des graines, l'utilisation systématique de lots de semences pures ont entraîné un déclin des espèces à banque de graines transitoires. Il s'agit de toutes les espèces mimétiques (*Agrostemma githago*, *Bromus secalinus* etc.) qui forment des banques de graines à durée de vie courte (inférieure ou égale à 1 an) et qui étaient autrefois favorisées par le « mauvais » tri des semences et l'utilisation, d'une année sur l'autre, d'une partie de la récolte pour réensemencer les champs.

III.1.1.6. Niveau de ploïdie

D'un point de vue génétique, on trouve dans les lieux cultivés à la fois des espèces strictement diploïdes et d'autres présentant un ensemble de sous-espèces à la ploïdie et à la répartition géographique variable (Verlaque & Vilosa, 1997). Les données disponibles à ce sujet sont assez maigres : on citera les travaux de Verlaque & Vilosa (1997) et la compilation des nombres chromosomiques connus chez les espèces de la flore des champs cultivés proposée par P. Jauzein (1995). Devant l'impossibilité de connaître la ploïdie des espèces dans la région d'étude, nous ne pouvons pas synthétiser de données à ce sujet. Mais à partir de la littérature précitée, nous pouvons avancer quelques éléments généraux.

Remarquons simplement que les espèces monocarpiques, qui sont majoritaires dans les cortèges étudiés, sont à dominante diploïdes, à l'inverse des vivaces qui sont plutôt des polyploïdes (Verlaque & Vilosa, 1997). Il est cependant difficile d'avancer une règle générale concernant le lien entre le profil génétique d'une espèce et son statut. Verlaque & Filosa (1997) et Maillet & Godron (1997) avancent les hypothèses suivantes :

– les espèces menacées et en régression aujourd'hui sont majoritairement des diploïdes qui présentent souvent une faible variabilité génétique ;

– les espèces fréquentes aujourd'hui sont des taxons majoritairement polyploïdes. Si certains ont des profils génétiques stables, pour d'autres la polyploïdie permet l'augmentation de la variabilité génétique, de la plasticité intrapopulationnelle, du polymorphisme et donc de la capacité à coloniser des habitats divers, à résister aux stress etc..

A priori on peut dégager deux grandes tendances : des archéophytes (plutôt en voie de régression) majoritairement diploïdes et des néophytes majoritairement polyploïdes¹⁶.

¹⁶ Nous avons bien conscience que ces deux tendances sont des simplifications de situations plus complexes. Pour se faire une idée de l'état actuel des recherches, le lecteur peut se reporter à la synthèse bibliographique et l'étude du cas d'une plante envahissante (*Ambrosia artemisiifolia* L.) proposées par Boris Fumanal (2007).

III.1.2. Caractéristiques biologiques des plantes rudérales

Comme dans les milieux cultivés, dans les zones où se développent une flore rudérale c'est l'impact de l'homme qui caractérise le mieux ces systèmes écologiques. La composition de la flore est fortement dépendante de ces contraintes anthropiques et la périodicité des perturbations joue un rôle essentiel dans la dynamique de la végétation. En effet, si elles sont régulières (entretien annuel ou bisannuel des abords de maisons ou le piétinement constant des abords des étables etc.), des groupements artificiellement stabilisés se mettent en place. Par contre, si elles sont interrompues (abandon d'une parcelle), on observera une dynamique progressive dans la végétation qui se met en place. Dans tous les cas, la contrainte anthropique est toujours plus faible et surtout plus irrégulière que dans les milieux cultivés ; le spectre d'espèces aptes à s'installer dans ces milieux n'en sera que plus varié.

III.1.2.1. Représentation taxonomique

Dans ce cortège floristique typique des milieux rudéraux ce sont les *Asteraceae* qui dominent largement (19,4% de la totalité des espèces). Ensuite la structure taxonomique est significativement différente entre les plantes indigènes et étrangères (cf. G-test, figure 11).

Chez les plantes étrangères, ce sont respectivement les *Asteraceae*, *Brassicaceae* et *Amaranthaceae* qui sont les plus courantes (figure 11). Toutes font partie des familles les plus communément trouvées dans les flores étrangères des milieux tempérés (Pyšek *et alii*, 2002, 2003a) avec normalement les *Poaceae*, qui dans ce cortège sont majoritairement des espèces indigènes. Alors que les *Brassicaceae*, *Amaranthaceae* et dans une moindre mesure les *Geraniaceae*, *Euphorbiaceae*, *Boraginaceae* et *Solanaceae* sont mieux représentées parmi les espèces étrangères ; les *Caryophyllaceae* et dans une moindre mesure les *Poaceae*, *Fabaceae*, *Apiaceae*, *Scrophulariaceae* etc. sont surtout des espèces indigènes.

Comme dans la flore des milieux cultivés toutes les *Papaveraceae* sont des espèces étrangères (pavots et chélidoine). Il est aussi notable que toutes les *Rosaceae* (alchémille, benoîte, potentilles etc.), *Caprifoliaceae* (cardères et knautie, anciennes *Dipsacaceae*), *Convolvulaceae* (liserons, cuscute) et *Rubiaceae* (gaillets) sont des espèces indigènes.

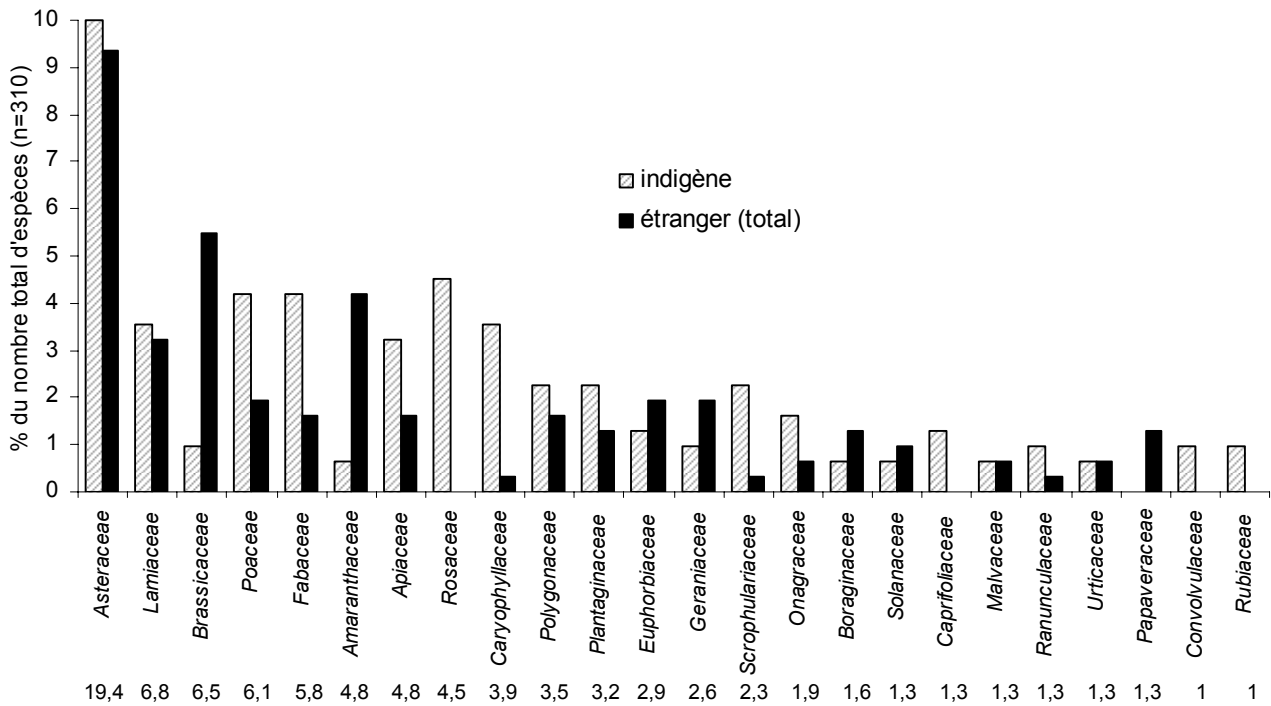


Figure 11 : structure taxonomique de la flore des milieux rudéraux exprimée selon le statut des espèces. Seules les familles dont la contribution dépasse 1% sont représentées (par rapport au nombre total d'espèces (n=310)). Les familles sont classées selon leur contribution décroissante à l'ensemble de la flore des milieux rudéraux (cette contribution en pourcentage est indiquée sous le nom de chaque famille). étranger (total) = archéophyte + néophyte + étranger (indéterminé). La répartition des familles selon le statut est significativement différente (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 109,99$; $df = 41$; $P < 0,001$).

Ce n'est que chez les *Alliaceae* (par ex. *Allium oleraceum*) que l'on ne trouve que des espèces indigènes ; ces dernières dominent chez les *Caryophyllaceae*, *Polygonaceae* et *Orobanchaceae* (famille qui ne contient ici que des anciennes *Scrophulariaceae*). Les autres familles sont majoritairement composées d'espèces étrangères à l'exception des *Fabaceae* et *Lamiaceae* où l'on trouve autant d'espèces de chaque type. Les *Plantaginaceae* (uniquement des anciennes *Scrophulariaceae*, cf. *supra*), *Papaveraceae* et *Geraniaceae* sont constituées seulement d'espèces étrangères.

Au sein de la flore étrangère, plus de la moitié des archéophytes, néophytes et étrangères indéterminées se retrouve dans 4 familles seulement (*Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Amaranthaceae* et *Lamiaceae*) et la composition taxonomique des différents statuts n'est pas significativement différente (cf. G-test, figure 12).

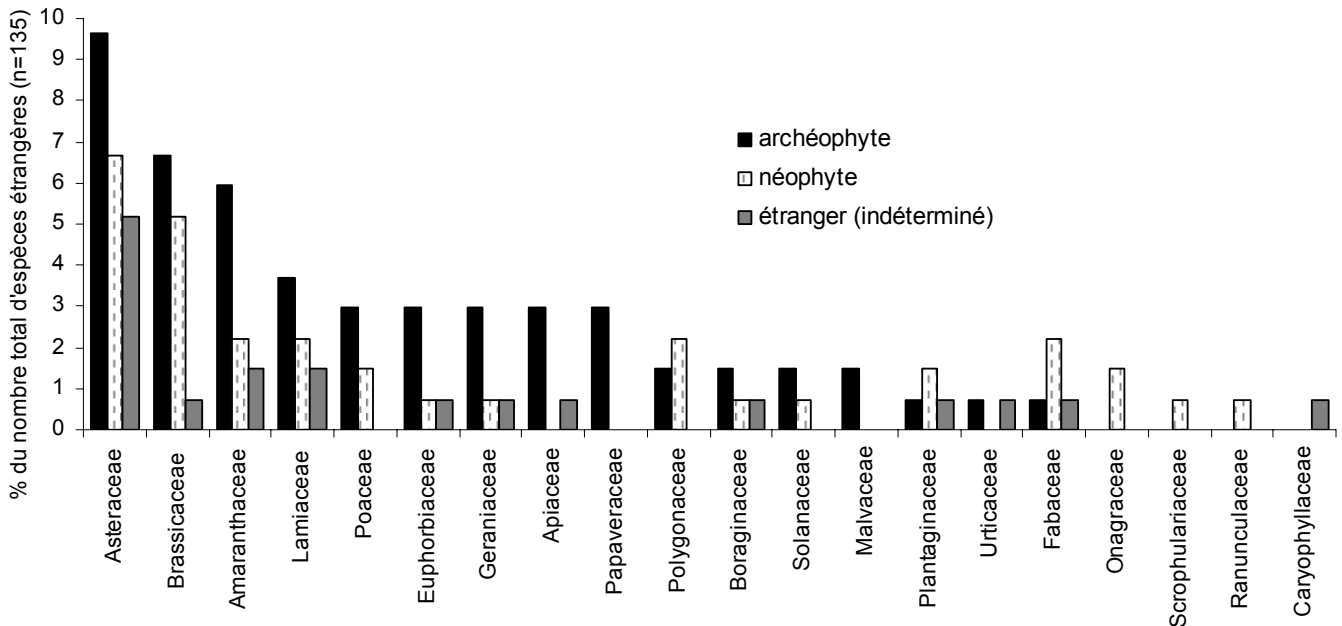


Figure 12 : structure taxonomique de la flore étrangère des milieux rudéraux exprimée selon le statut des espèces. Seules les familles dont la contribution dépasse 1% sont présentées (par rapport au nombre total d'espèces (n=225)). Les familles sont classées selon leur contribution décroissante au type : archéophyte. La répartition des familles selon le statut n'est pas significativement différente (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 59,83$; $df = 56$; $P > 0,05$).

Les *Fabaceae* (galéga, mélilot), *Polygonaceae* (épinard-oseille) et *Plantaginaceae* (linaire rampante...), respectivement 6,8, 6,8 et 4,5% du total des néophytes, sont plus nombreuses que chez les archéophytes et les *Onagraceae* (onagres), *Scrophulariaceae* (arbre aux papillons) et *Ranunculaceae* (dauphinelle) sont exclusivement des néophytes.

On ne trouve que des archéophytes chez les *Papaveraceae* et *Malvaceae* (certaines mauves) et elles sont majoritaires chez les *Euphorbiaceae* (certaines euphorbes), *Geraniaceae* (certains géraniums), *Apiaceae* (grande ciguë, fenouil) etc.

Tous ces résultats coïncident avec ceux des études de Pyšek *et alii* (2002, 2003).

III.1.2.2. Durée et cycle de vie

Dans ce cortège de plantes rudérales, ce sont les espèces vivaces qui dominent (54,8%), suivies des annuelles (34,5%) et des bisannuelles (32,5%). Contrairement aux espèces des milieux cultivés, la durée de vie des espèces est significativement différente selon leur statut (figure 13). Les plantes qui appartiennent à la flore indigène de notre région sont dans leur écrasante majorité des vivaces (70,3%), les annuelles sont très peu représentées (seulement 15,4%) et on y trouve la presque totalité des arbres ou arbustes (7,4%). Les plantes étrangères sont, elles, majoritairement des espèces annuelles (59,2%).

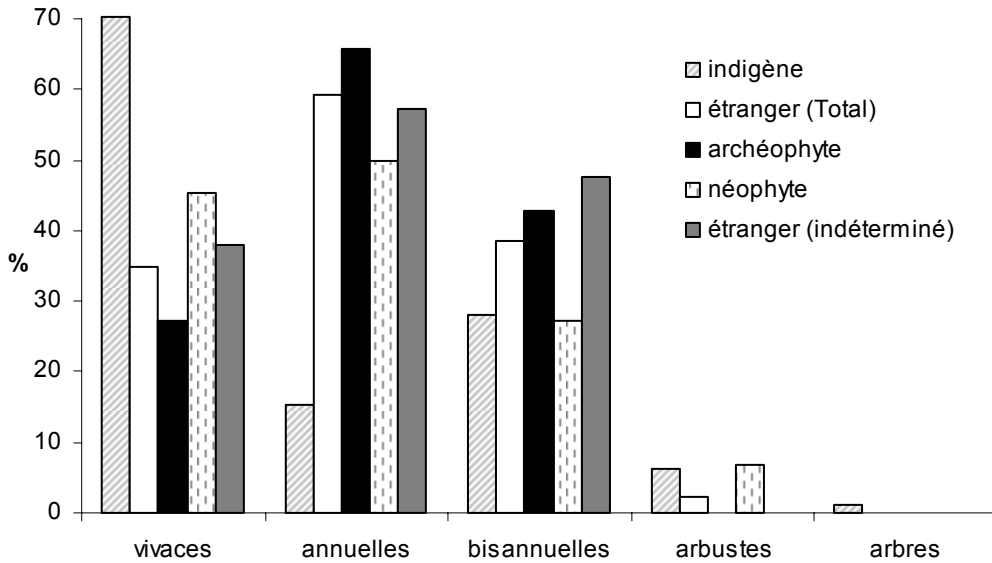


Figure 13 : distribution de la durée de vie (longévité) des espèces de la flore rudérale selon leur statut. Les espèces qui peuvent avoir des durées de vie variables sont considérées comme représentatives de chaque catégorie (le total pour chaque statut peut donc dépasser 100%). Etranger (total) = archéophyte + néophyte + étranger (indéterminé). La répartition de la durée de vie selon le statut est significativement différente (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 80,8$; $df = 12$; $P < 0,001$).

Les archéophytes et les néophytes diffèrent principalement par leur proportion d'espèces vivaces (respectivement 27,1 et 45,4%) ; les annuelles et bisannuelles sont par conséquent plus abondantes chez les archéophytes. Remarquons que c'est seulement parmi les néophytes que l'on trouve des arbustes (tel *Buddleja davidi*, l'arbre aux papillons). Les étrangères dont la période d'introduction est indéterminée ont une distribution intermédiaire entre celles des archéophytes et des néophytes.

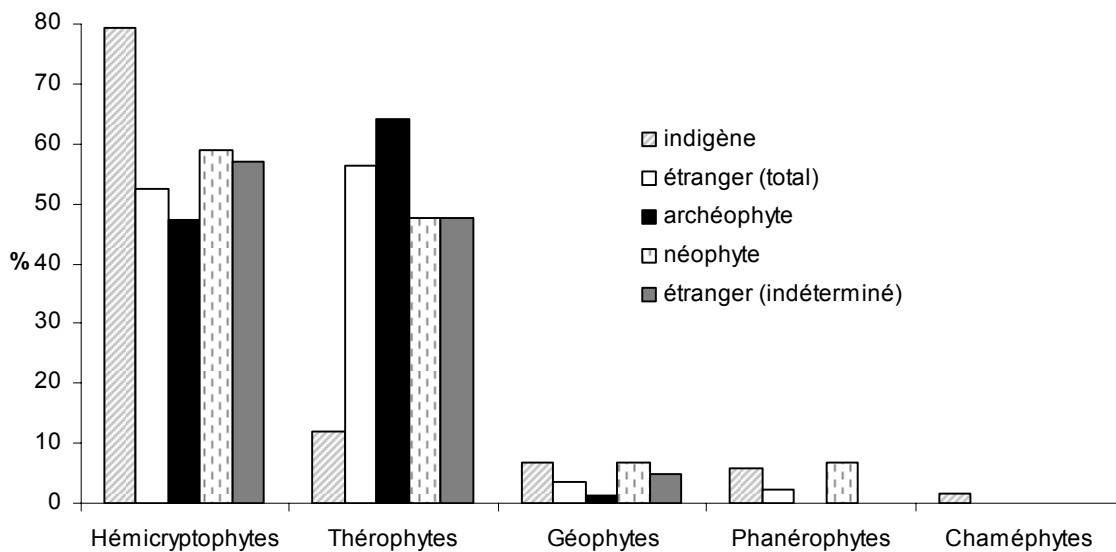


Figure 14 : distribution des types biologiques de Raunkiaer dans la flore rudérale (cf. Ellenberg, 1988 pour les définitions) selon le statut des espèces. Les espèces qui présentent plusieurs types biologiques sont considérées comme représentatives de chacun d'eux (si c'est le cas le total de chaque statut dépasse donc 100%). La répartition des types biologiques selon le statut est significativement différente (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 75,27$; $df = 12$; $P < 0,001$).

La répartition des types biologiques de Raunkiær (figure 14) nous permet de voir que les espèces vivaces sont très majoritairement (quel que soit le statut des espèces) des hémicryptophytes (79% chez les plantes indigènes, 59% chez les étrangères, mais seulement 47% chez les archéophytes). Les hémicryptophytes indigènes représentent 44,8% du total des espèces. Les thérophytes sont majoritaires chez les archéophytes (64,3%) et très peu représentées chez les indigènes (seulement 12%).

Les géophytes, très peu nombreuses, sont essentiellement des indigènes (12 espèces, tels *Ranunculus bulbosus* et *Urtica dioica*), voire des néophytes (3 espèces dont *Solidago canadensis*).

Face à ces milieux qui sont plus ou moins fortement et régulièrement perturbés, les espèces rudérales vont développer deux stratégies de vie différentes. On les a déjà en partie décrites en III.1.1.2. pour les espèces vivant dans les milieux cultivés. Nous n'insisterons que sur les particularités développées par les espèces rudérales par rapport aux précédentes.

Les thérophytes, peu nombreuses (sauf chez les espèces étrangères et particulièrement les archéophytes), sont particulièrement adaptées aux zones fortement perturbées. Elles présentent une génération par année ou des générations multiples (une par saison par exemple). La stratégie de reproduction, comme chez les espèces des milieux cultivés, est de type « r ». Ceci se traduit par un cycle court mais à forte capacité de reproduction. Ces adaptations sont typiques des plantes liées à des conditions pionnières : faible capacité de compétition, mais aptitude à produire en peu de temps un grand nombre de graines qui coloniseront d'autres sites perturbés. Les milieux instables temporaires, les premiers stades de friches des terrains abandonnés (*Sisymbrietea officinalis*, *Polygono arenastri–Coronopodion squamati*, *Potentillion anserinae*...) sont le domaine de prédilection de ces thérophytes.

Pour les espèces vivaces (majoritairement hémicryptophytes), comme précédemment dans les milieux cultivés, c'est l'efficacité de la multiplication végétative qui sera garante de leurs succès et qui va leur permettre de coloniser rapidement de nouveaux territoires. Racines, rhizomes et stolons facilitent la multiplication et la dispersion de ces plantes, souvent sur de grandes distances. Les plantules qui en dérivent ont de bonnes chances de survie car elles sont très souvent alimentées par la plante-mère au départ. La reproduction par graines garantit leur survie à long terme si les conditions changent : elles permettent de coloniser de nouveaux territoires situés à de plus grandes distances ou offrent (comme pour les annuelles) la

possibilité d'attendre des jours meilleurs. On peut citer quelques exemples de fonctionnement de la reproduction végétative et de son efficacité (Readman, 1993 ; Fitter & Cuisin, 1988) :

- Les espèces à simple souche renflée ou à racine pivotante : c'est le cas de nombreuses *Asteraceae* (pissenlits...), des plantains (*Plantago major*...), des *Apiaceae*, *Rumex* etc. Ce type d'organe permet une survie en place de la plante mais aussi une dispersion et une multiplication à courte distance. De nombreuses souches produisent des ramifications après l'hiver qui peuvent se scinder (naturellement ou lorsqu'on les coupe) et donner naissance à de nouvelles plantes : c'est la régénération. C'est le cas de la silène des prés (*Silene pratensis*), la verge d'or commune (*Solidago virgaurea*), ainsi que de nombreuses *Rosaceae*... Ainsi ce processus de propagation à courte distance contribue à long terme à former des touffes qui résistent fort bien à la concurrence d'autres espèces.

- Les espèces rhizomateuses : telle l'ortie (*Urtica dioica*), ses rhizomes peuvent s'allonger de 20 à 30 cm par an et leur ramification multidirectionnelle permet d'envahir tout un espace en formant un peuplement dense.

- Les espèces stolonifères : les stolons peuvent progresser d'un mètre ou plus chaque année, c'est le cas de la potentille rampante (*Potentilla repens*), la potentille anserine (*Potentilla anserina*), la renoncule rampante (*Ranunculus repens*), le trèfle des prés, le pâturin des prés (*Poa pratensis*)... Avec deux stolons par plante et une nouvelle plantule tous les 20 centimètres, on imagine sans peine la possibilité d'invasion d'une grande surface.

Selon leur port et l'efficacité de leur reproduction végétative, ces espèces vivaces colonisent préférentiellement soit les terrains piétinés (*Polygono arenastri-Coronopodium squamati*, *Potentillion anserinae*), soit des stades plus avancés de friches... (*Artemisietea vulgaris*, *Convolvulion sepium*, *Aegopodium podagrariae*, *Alliarion petiolatae*...).

Les bisannuelles strictes (par ex. les bardanes, *Arctium spp.*, les chardons, *Carduus spp.*) ont une stratégie de vie à la charnière entre celles des plantes annuelles et vivaces.

Il existe de nombreuses exceptions à cette classification ; les fortes variations du milieu ambiant entraînent chez certaines espèces une adaptation du cycle vital. Des espèces comme la picride fausse épervière (*Picris hieracioides*), la molène thapsus (*Verbascum thapsus*) ainsi que de nombreuses Apiacées (carotte sauvage, panais, berce) peuvent être annuelles, bisannuelles ou vivaces selon les circonstances. On remarquera que nombre d'espèces annuelles en plaine ont tendance à devenir bisannuelles en montagne (du fait des conditions de vie plus dures).

Pour conclure, comme chez les espèces des milieux cultivés ce sont les stratégies de vie de type R ou SR (tableau 4) qui sont les plus courantes chez les espèces rudérales des premiers stades de succession alors que les stades plus avancés vont favoriser les stratégies de type C et intermédiaires de type CSR (Lososová *et alii*, 2006). Les proportions de chaque type varient évidemment selon le degré de perturbation du milieu.

III.1.2.3. Phénologie des espèces rudérales

Le maximum de floraison et de fructification a lieu aux mois de juillet et d'août (figure 15). Par rapport aux espèces des milieux cultivés, on a proportionnellement moins d'espèces qui fleurissent au printemps (mars, avril, mai) mais on a, par contre, une floraison qui se prolonge plus nettement en fin d'été, début d'automne (août, septembre, octobre). Les espèces rudérales qui ne sont pas obligées de se calquer sur le cycle de vie d'une espèce cultivée peuvent profiter de la totalité de la saison de végétation pour se développer et se reproduire.

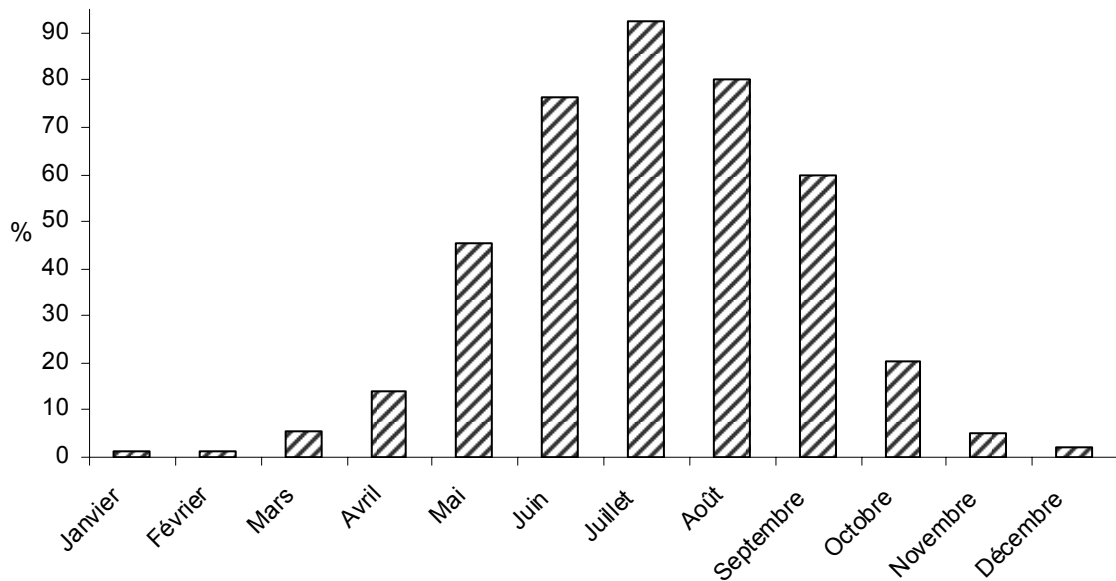


Figure 15 : mois de floraison de 297 des 310 espèces de la flore rudérale. Les espèces, dont la période de floraison peut s'étaler sur plusieurs mois, sont comptées dans chacun d'eux (d'après les données de Julve 1998a).

III.1.2.4. Mode de pollinisation

On retrouve quasiment la même répartition des différents modes de pollinisation entre la flore des milieux cultivés et la flore rudérale à deux différences près (cf. G-test, tableau 7).

	entomogame		entomogame, autogame		autogame		anémogame	
	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%
Flore rudérale (310 espèces)	129	41,6	104	33,5	12	3,9	46	14,8
Flore des milieux cultivés (224 espèces)	90	40,2	78	34,8	27	12,1	24	10,7
Flore de France (7319 espèces)	3980	54,4	1132	15,5	189	2,6	1398	19,1

Tableau 7 : répartition des principaux modes de pollinisation dans la flore rudérale, la flore des milieux cultivés et la flore de France. La répartition des principaux modes de pollinisation selon le type de flore considéré est significativement différente (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 149,73$; $df = 6$; $P < 0,001$).

Tout d'abord, les espèces autogames sont beaucoup moins nombreuses dans la flore rudérale (tableau 7, leur proportion correspond à celle de la flore de France). Dans ces milieux l'effet du « temps limité » (évoqué *supra*) a beaucoup moins d'importance. En effet, les contraintes qui peuvent pousser ces espèces rudérales à accomplir leur cycle de vie en un temps très court sont moins nombreuses et plus aléatoires que dans les lieux cultivés. Et c'est logiquement dans les milieux instables plus ou moins temporaires (*Sisymbrietea officinalis...*) que l'on trouve la majorité des thérophytes à stratégie « r » et les trois quart des espèces autogames.

Ensuite, la proportion d'espèces anémogames est significativement plus importante dans la flore rudérale (tableau 7). Il a été mis en évidence par de nombreuses études sur les succession de végétation (Prach & Pyšek, 1999 ; Culley *et alii*, 2002) que les habitats nouvellement créés sont plus facilement colonisés par des plantes qui ne dépendent pas d'autres organismes (comme les insectes) pour leur dissémination (de pollens ou de graines). Les espèces anémogames seront donc plus aptes à coloniser les premiers stades de friches, les milieux instables temporaires etc. ; la majeure partie de nos anémogames se retrouvent d'ailleurs dans ces groupements pionniers.

Ici aussi l'effet de « *niche conservatism* » (Prinzing *et alii*, 2001) s'observe bien. C'est dans les 4 familles suivantes, *Amaranthaceae*, *Poaceae*, *Polygonaceae* et *Urticaceae* que l'on trouve la majorité des 46 espèces anémogames.

Encore une fois la répartition des modes de pollinisation n'est pas significativement différente selon le statut des espèces (cf. G-test, figure 16).

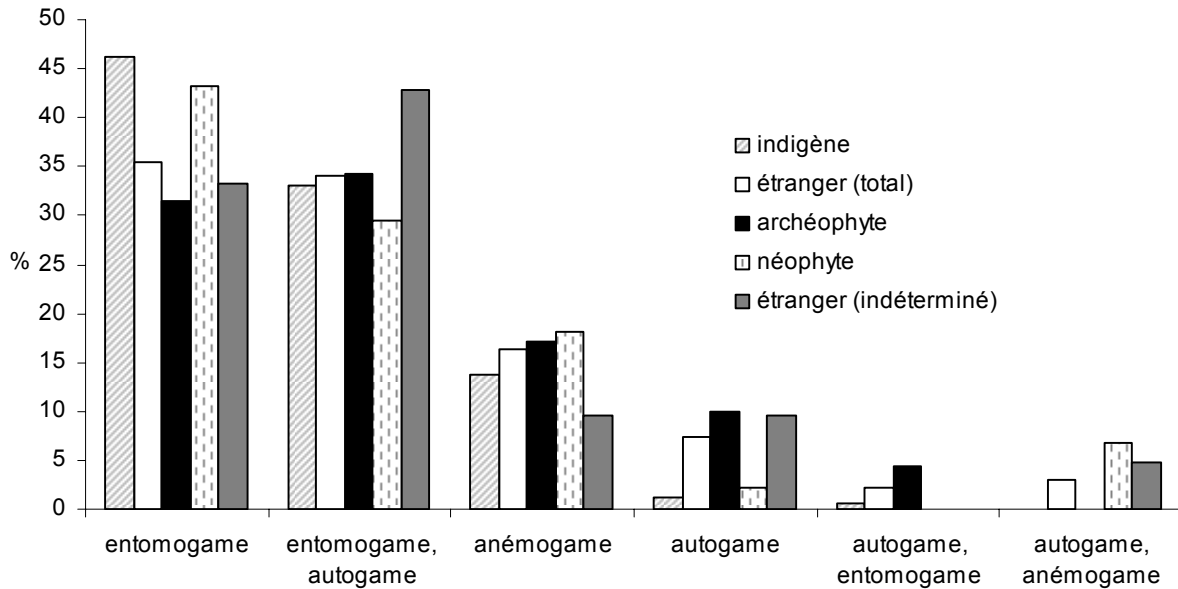


Figure 16 : répartition des modes de pollinisation des espèces rudérales au sein de chaque statut. Seuls les modes de pollinisation dont la contribution dépasse 1% sont présentés (cette contribution en pourcentage est indiquée sous le nom de chaque mode). étranger (total) = archéophytes + néophytes + étranger (indéterminé). La répartition des principaux modes de pollinisation selon le statut n'est pas significativement différente (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 42,81$; $df = 30$; $P > 0,05$).

Le seuil pour que cette différence soit significative est cependant à peine dépassé ($P = 0,06$) et on peut quand même observer quelques dissemblances intéressantes selon le statut des espèces :

- chez les indigènes près de la moitié des espèces sont des entomogames strictes (46,3%) et surtout les autogames strictes sont pratiquement absentes (1,1%) ;
- chez les espèces étrangères, les entomogames strictes ne représentent plus qu'un tiers des espèces (35,5%) et les autogames strictes sont significativement plus nombreuses (7,4%) et cela particulièrement chez les archéophytes (10% d'entre elles).

Nous remarquons que les archéophytes et les néophytes diffèrent principalement par leur proportions respectives d'autogames strictes (qui sont quasi inexistantes chez les néophytes alors qu'on y trouve 6,8% d'autogames, anémogames).

III.1.2.5. Mode de dissémination des graines

L'anémochorie, l'épizoochorie et l'endozoochorie qui permettent, toutes trois, un transport à longue distance, représentent les modes de dissémination de plus de la moitié des espèces (tableau 8, 61,2%).

Pour la majorité des espèces rudérales, qui sont des espèces vivaces, la reproduction végétative est le mode de dispersion le plus performant pour se maintenir dans les lieux déjà conquis. Mais les milieux anthropisés couvrent souvent de petites surfaces et sont très morcelés et dans ces milieux c'est souvent la règle du « premier arrivé, premier servi » qui s'applique. Pour coloniser ces nouveaux espaces libres plus éloignés, les espèces avec des modes de dissémination qui permettent de parcourir de longues distance, vont être favorisées.

Ainsi la proportion d'espèces anémochores est plus élevée chez ces espèces que chez celles trouvées dans les milieux cultivés (tableau 8) et on trouve ces espèces majoritairement dans les groupements pionniers (Lososová *et alii*, 2006). On peut citer comme exemple, parmi les plus spectaculaires, les graines de pissenlit (*Taraxacum officinale*) et de pas-d'âne (*Tussilago farfara*) qui ont des akènes pourvus d'une aigrette de soies en forme de « parachute » qui leur permettent de parcourir jusqu'à 14 km.

	barochore		anémochore		épizoochore		endozoochore		myrméchochore	
	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%
Flore rudérale (307 espèces)	99	32,2	81	26,4	89	28,9	18	5,8	16	5,2
Flore des milieux cultivés (225 espèces)	88	39,1	47	20,9	75	33,3	2	0,9	11	4,9
Flore de France (7133 espèces)	2236	31,3	1948	27,3	1865	26,1	439	6,1	232	3,2

Tableau 8 : répartition des principaux modes de dissémination dans la flore rudérale, la flore des milieux cultivés et dans la flore de France. Les données pour les espèces de la flore de France proviennent de Julve (1998a). Seuls les modes de dissémination qui contribuent à plus de 1% du total de la flore rudérale sont présentés. La répartition des principaux modes de dissémination selon le type de flore considéré est significativement différente (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 31,08$; $df = 8$; $P < 0,05$).

Les espèces épizoochores sont aussi nombreuses. Certaines ont des graines munies de crochets et s'accrochent au pelage telle la bardane (*Arctium lappa*) ou le gaillet gratteron

(*Galium aparine*) ou encore collent (mucilage) aux pattes d'oiseaux comme la capselle bourse à pasteur (*Capsella bursa-pastoris*).

De la même façon, on trouve une proportion d'espèces endozoochores proche de celle de la flore de France mais bien plus élevée que dans la flore des milieux cultivés (tableau 8). On trouve ces espèces dans les stades de friches avancées (*Aegopodium podagrariae*, *Alliaria petiolatae*...) et ce sont principalement des arbustes (*Rosa canina*, *Prunus spinosa*...), des chaméphytes herbacés (*Physalis alkenkengi*, *Rubus caesius*...), ou des espèces lianescentes (*Bryonia dioica*, *Solanum dulcamara*...).

Il ne faut pas non plus négliger le rôle de l'homme dans la dissémination des espèces rudérales : le transport involontaire avec les marchandises, les roues des véhicules etc. le long des voies de communication est un des meilleurs modes de propagation, nous y reviendrons dans la partie biogéographie (cf. *infra* III.2.).

Là encore, l'effet de « *niche conservatism* » (Prinzing *et alii*, 2001) s'observe bien : par exemple, 10 des 16 espèces myrmécochores sont des *Euphorbiaceae*. Les élaïosomes (éléments comestibles) collés à la graine et déplacés par les fourmis assurent une dissémination efficace de ces espèces.

Selon le statut des espèces, les modes de dissémination ne sont pas significativement différents (cf. G-test, figure 17).

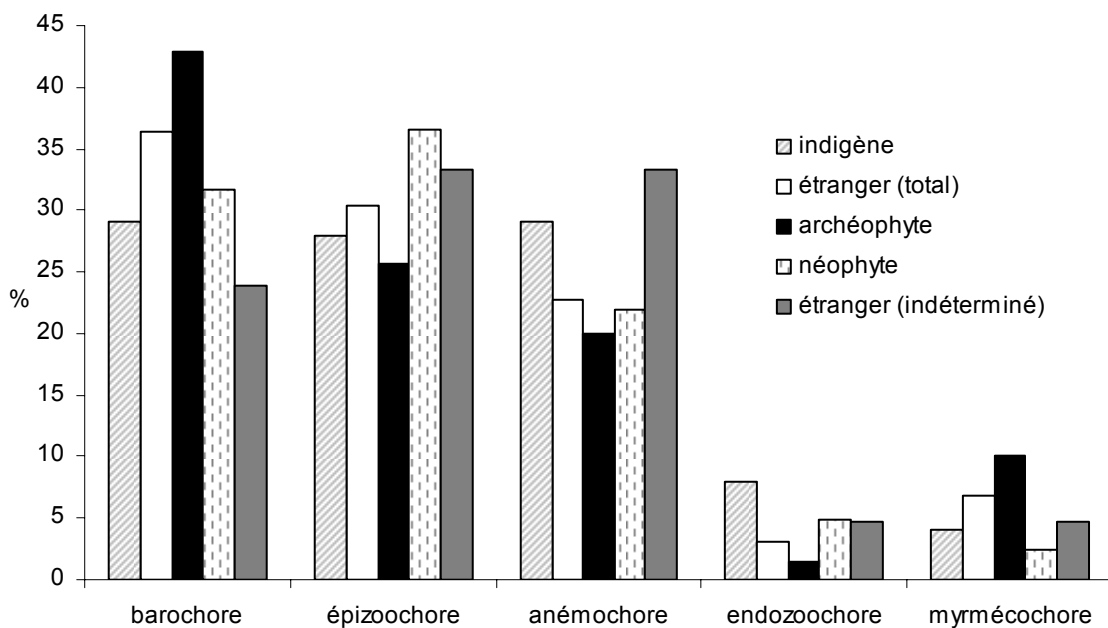


Figure 17 : répartition des modes de dissémination des graines des espèces rudérales au sein de chaque statut (d'après les données de Julve (1998a)). Seuls les modes de dissémination dont la contribution est supérieure ou égale à 1% sont présentés. La répartition des principaux modes de dissémination selon le statut n'est pas significativement différente (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 19,9$; $df = 18$; $P > 0,05$).

Les espèces indigènes et étrangères sont essentiellement barochores, anémochores et épizoochores. Mais c'est chez les archéophytes que l'on trouve le plus d'espèces barochores (42,8 %) et myrmécochores (10 %), chez les néophytes le plus d'espèces épizoochores (36,6 %) ; enfin les anémochores (29,1 %) et endozoochores (8 %) se trouvent surtout chez les espèces indigènes.

III.1.2.6. Autres adaptations

Elles vont permettre aux espèces de survivre à des conditions climatiques défavorables, au piétinement... ou aux herbivores (Readman, 1993 ; Fitter & Cuisin, 1988) :

- Adaptations morphologiques : le port en rosette ou rampant permet à nombre d'entre elles de résister aux pressions mécaniques répétées (plantain, pissenlit...). Il est intéressant de noter qu'en milieu non piétiné ou non tondu, ces espèces se développent en hauteur.

- Défense : port épineux ou richesse en substances répulsives permettent de résister à la pression des herbivores (faible appétence pour le bétail). Les chardons avec leurs épines, les poils urticants de l'ortie, les poils composés de molènes (les feuilles collent au palais et provoquent une irritation), enfin la toxicité de la grande cigüe... sont bien connus.

On peut remarquer, qu'à l'inverse, les propriétés alimentaires ou médicinales ont indirectement favorisé de nombreuses espèces qui étaient autrefois volontairement laissées aux abords des habitations (agripaume, bardane, épinard-oseille...).

III.2. Biogéographie et origine de la flore des milieux anthropisés

Avant d'étudier en détails la chorologie et l'origine des taxons qui composent la flore des milieux anthropisés en fonction, entre autres, de leurs statuts, il convient de rappeler le contexte phytogéographique de la région que nous étudions.

Les travaux de P. Küpfer (*in* Butler *et alii*, 2001) et J.-Y. Cretin (*in* Ferrez *et alii*, 2001, pp. 37-39) permettent de résumer les principales caractéristiques phytogéographiques du Jura et de la Franche-Comté.

Tout d'abord, le fonds de la flore jurassienne est composé d'espèces à large distribution : européennes, eurasiatiques ou circumboréales. De nombreuses vallées (du Doubs, de la Loue, de l'Ain, de la Saône etc.) permettent de multiples connexions entre la

région et des zones plus méridionales (Préalpes calcaires, Cévennes, vallée du Rhône, Massif central etc.). Ces ouvertures et « couloirs » vers le sud enrichissent la flore d'un important cortège d'espèces à affinités plus méridionales voire méditerranéennes, cortège qui perd de son importance du sud au nord-est de la région.

Les espèces à affinités atlantiques ou subatlantiques sont, par contre, peu nombreuses. De tendance plutôt acidophiles, elles pénètrent dans la région par la Saône et vont se retrouver préférentiellement aux pieds des Vosges. La discrétion de ce cortège, particulièrement dans le Jura, est sans doute plus dû à des facteurs édaphiques qu'à des limites climatiques.

Quant aux espèces sarmatiques venues des plaines d'Europe centrale, elles sont encore plus rares, les connexions géographiques avec ces régions (par l'Alsace et la Trouée de Belfort) étant ténues.

III.2.1. Végétation « adventice » des cultures

Les espèces des lieux cultivés ont des aires de répartition géographique variables.

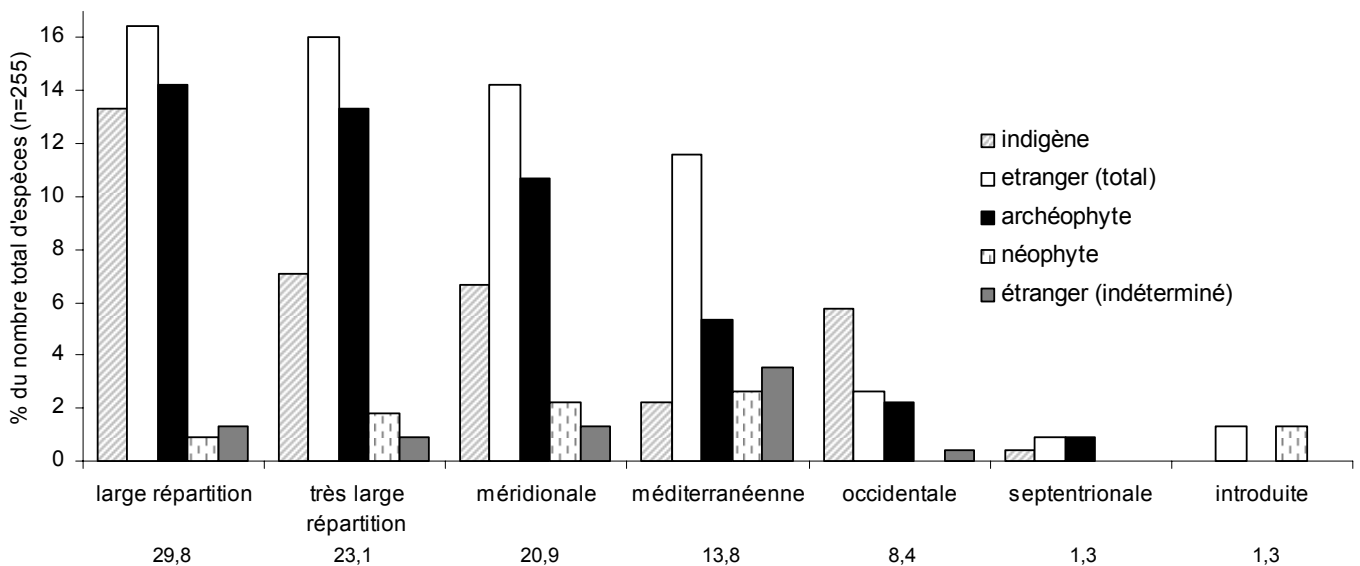


Figure 18 : chorologie actuelle de la flore des milieux cultivés exprimée en fonction du statut des espèces. La contribution de l'ensemble des espèces à chaque aire phytogéographique est indiquée en dessous de son nom (en pourcentage) et seules les catégories dont la contribution dépasse 1% sont indiquées.

Large répartition = eurasiatique, européen¹⁷, circumboréal, eurasiatique tempéré, européen tempéré ; très large répartition = holarctique, cosmopolite, cosmopolite(thermo) ; méridionale = eurasiatique méridional, européen méridional ; méditerranéenne = méditerranéen, méditerranéen(eury), méditerranéen-atlantique ; occidentale = européen occidental, atlantique, atlantique(eury), méditerranéen(eury)-atlantique(eury) ; septentrionale = eurasiatique septentrional, européen septentrional ; introduite = introduit(Amér. du nord), introduit(Amér. du sud). Les données proviennent de Julve (1998a).

La chorologie actuelle des espèces est significativement différente selon leur statut (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 56,82$; $df = 33$; $P < 0,05$).

¹⁷ Julve (1998a) emploie ces termes au masculin singulier, sous-entendant le mot « champ ».

Sans surprise la majorité d'entre elles (52,9%, figure 18) ont une large ou très large distribution. Un peu plus d'un tiers des espèces (34,7%) a une aire large mais à tendance méridionale ou méditerranéenne, les autres ont des aires plus réduites de type occidentale (atlantique), septentrionale etc.

Ces proportions varient de façon significative (cf. G-test, figure 18) selon le statut des espèces (indigène ou étranger) et selon la période d'introduction de ces espèces (archéophytes ou néophytes).

III.2.1.1. La flore indigène présente dans les milieux cultivés

La distribution des espèces indigènes (figures 18 et 19) qui appartiennent au cortège étudié correspond bien au profil phytogéographique de la région. Ce sont les espèces à large distribution qui dominent (36,6%), suivies à égalité par les espèces à très large répartition et les méridionales (19,5%). Les espèces occidentales sont moins nombreuses (15,8%) ; 3,8% seulement ont une distribution atlantique. Quant aux espèces septentrionales et centrales, elles sont très rares (moins de 2%). Pour finir, nous pouvons remarquer que c'est dans cette catégorie que l'on trouve le moins d'espèces méditerranéennes (seulement 6,1 %).

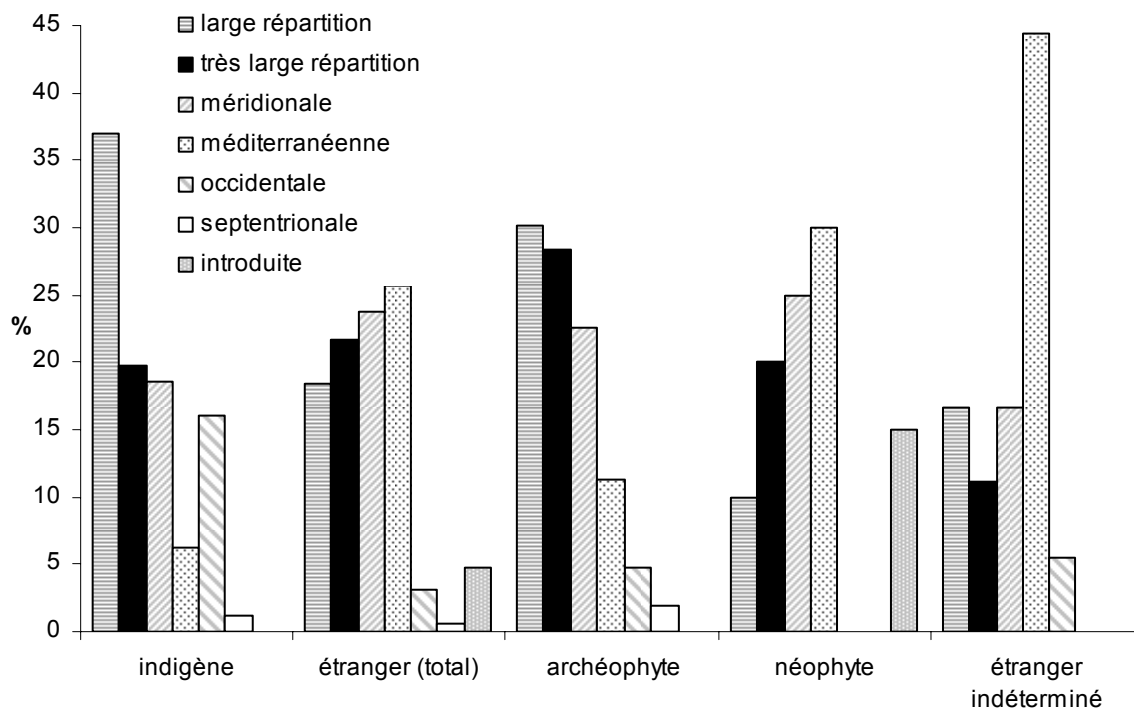


Figure 19 : distribution des aires de répartition actuelles selon le statut des espèces de la flore des milieux cultivés. Etranger (total) = l'ensemble des plantes étrangères sans distinction de période d'introduction. Le détail de chaque catégorie de répartition géographique est donné dans la figure 18.

III.2.1.2. La flore étrangère des milieux cultivés

Dans le groupe des espèces étrangères (figures 18 et 19), on a un gradient inverse : la majorité des espèces a une distribution méditerranéenne (25,6%), suivie par les méridionales (23,7%) et les espèces à très large répartition (21,7%). Les espèces à large répartition ne représentent plus que 18,4% de l'ensemble. Si l'on regarde plus en détail, on peut distinguer des différences selon la période d'introduction des espèces.

Pour comprendre cette distribution, il faut d'abord ne pas confondre l'aire de répartition géographique actuelle des archéophytes avec leur aire de répartition originelle. La chorologie de tous les taxons résulte, comme nous l'avons déjà vu, de migrations antérieures. Ces migrations ont eu lieu avant l'emprise de l'homme, principalement à la faveur de changements climatiques, et avaient pour limites les barrières géographiques naturelles. Le moteur essentiel est, depuis le Néolithique, la modification et la gestion du milieu naturel par les hommes. Une partie de ces espèces (ou leurs ancêtres), dont l'aire d'origine était plus réduite qu'elle ne l'est aujourd'hui, se sont propagées (principalement avec les semences) avec l'homme dans toutes les régions du monde et s'y sont naturalisées. Les plus dynamiques sont, par conséquent, devenues des espèces cosmopolites ou des espèces à aire large etc. C'est d'ailleurs chez les archéophytes que l'on trouve le plus d'espèces cosmopolites. Si l'on cherche à connaître l'aire originelle de ces 23 taxons (figure 20), on constate que plus de la moitié a une origine méditerranéenne (comme par exemple *Centaurea cyanus* et *Agrostemma githago* qui seraient originaires de la Méditerranée orientale, Lauber & Wagner, 2000).

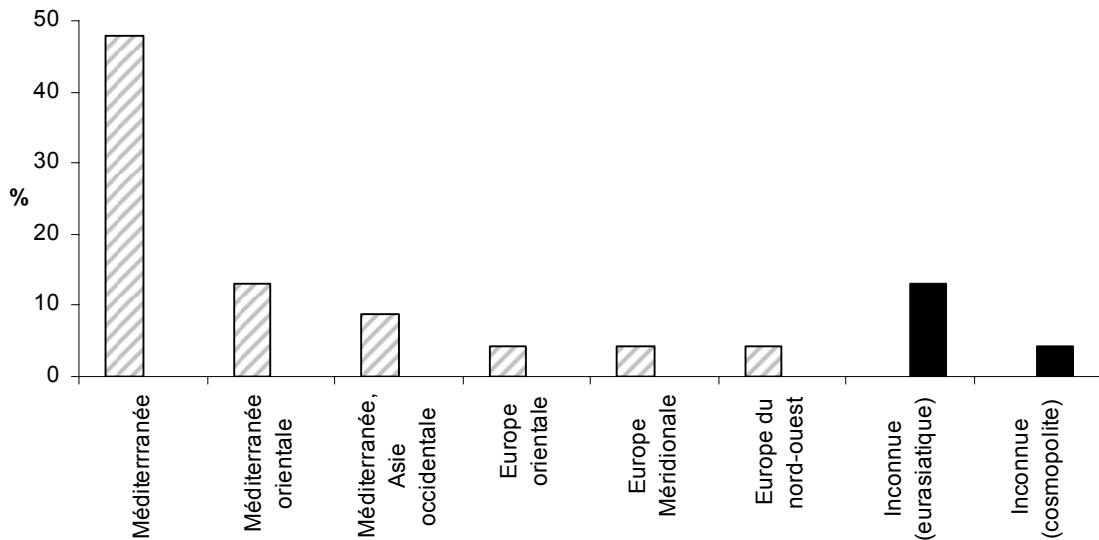


Figure 20 : origines des 23 archéophytes cosmopolites des lieux cultivés. Quand l'origine est inconnue la chorologie est indiquée entre parenthèses (toutes les données proviennent de la *Flora Helvetica*, Lauber & Wagner, 2000).

On a finalement 62,3% des archéophytes (cosmopolite + méridionale + méditerranéenne) qui ont une aire de répartition originelle ou actuelle méridionale ; avec les données de la *Flora Helvetica*, on arrive même à 73%.

Il paraît logique que l'aire originelle de nombres de ces espèces corresponde au berceau de l'agriculture (le Proche-Orient) et aux zones proches traversées au fur et à mesure de sa diffusion (Anatolie, Grèce, Balkans etc.) La progression vers l'ouest par les courants cardial et danubien a permis, grâce au transport de semences riches en impuretés, un enrichissement progressif de la flore des milieux cultivés au cours des millénaires. Cependant, la vision traditionnelle qui réduit l'origine des archéophytes (des milieux cultivés) au seul Moyen-Orient est largement remise en cause. En effet, déterminer l'origine des archéophytes est un exercice difficile et les phénomènes migratoires ont sûrement été plus complexes que l'on ne les imagine. Verlaque & Filosa (1997) mettent ainsi en évidence, à partir d'études caryologiques récentes, l'existence de différents sens migratoires : est-ouest évidemment (par ex. *Adonis...*), des courants inverses (ouest-est), latitudinaux (comme pour le genre *Tulipa*), rayonnants, sans oublier des espèces arrivées par l'Afrique du Nord etc.

Pour avancer dans ce domaine, il faut croiser à la fois de nombreuses données paléobotaniques (pour suivre la « progression » des espèces) et caryologiques (pour déterminer le berceau de chacune d'entre elle) sur les espèces concernées et leurs proches parents. Et si de nombreux travaux de ce type existent pour les taxons cultivés (céréales, légumineuses, oléagineuses etc. ; Zohary & Hopf, 2000 ; Petersen *et alii*, 2006 etc.), il y en a trop peu sur leurs flores compagnes (citons le travail de Verlaque & Filosa (1997) et la synthèse de P. Jauzein (2001a).

Les néophytes :

La chorologie des néophytes et étrangères (indéterminées) est semblable : les espèces méditerranéennes et méridionales dominant largement le spectre. Cette répartition diffère néanmoins, chez les néophytes, par la présence d'espèces dont la période d'introduction est connue (25% si l'on prend en compte les données sur l'origine de la *Flora Helvetica*) et qui proviennent toutes du continent américain.

Le spectre des néophytes se différencie de celui des archéophytes par des origines plus diversifiées. A partir du XVI^e siècle, l'intensification des échanges et la rupture de nouvelles barrières géographiques ont entraîné une progression importante des arrivées de nouvelles espèces qui étaient jusque là isolées de la flore de la région. P. Jauzein (2001a) met en avant

trois causes qui ont favorisé la multiplication de ces introductions : le développement des transports, l'importation de denrées agricoles et la déprise agricole récente. Comme le montre Pyšek *et alii* (2003b) et Jauzein (2001a), l'accélération des introductions a vraiment commencé vers 1840 pour les premiers et à partir de la fin du XVIII^e siècle pour le second.

Dans leur étude, Pyšek *et alii* (2003b) mettent en évidence que les néophytes d'origine européenne (méridionales et méditerranéennes) arrivent en premier, suivies des espèces américaines puis des espèces asiatiques et australiennes. P. Jauzein (2001a), quant à lui, met aussi en évidence une prédominance des espèces américaines parmi les néophytes ; pour lui cette suprématie actuelle « ne reflète que l'historique des échanges commerciaux » et si tel est le cas, on devrait voir dans les siècles qui arrivent une homogénéisation de la flore étrangère à l'image de la globalisation des échanges commerciaux d'aujourd'hui.

C'est également l'importation de nouvelles espèces cultivées d'origine américaine qui a permis, avec les semences, l'introduction de nombreuses adventices (par exemple *Ambrosia artemisiifolia*, Chauvel *et alii*, 2006). Ces cultures d'été (maïs, tournesol...) et les modes particuliers de culture qu'elles impliquent, ont participé au maintien et à l'expansion de ces espèces (Fumanal, 2007).

III.2.2. Végétation anthropique des lieux incultes et des friches

Les espèces rudérales ont des aires de répartition géographiques variables (figure 21). Ici aussi, une importante majorité d'entre elles (63,5%) ont une large ou très large distribution. Comme chez les espèces des milieux cultivés, 25% d'entre elles ont une aire large mais à tendance méridionale ou méditerranéenne. Les autres ont des aires plus réduites de type septentrionale, occidentale (atlantique), etc. Les espèces d'introduction récente (néophytes) sont par contre trois fois plus nombreuses que dans la flore des milieux cultivés.

Ces proportions varient de façon significative (cf. G-test, figure 21) selon le statut des espèces (indigène ou étranger) et selon la période d'introduction de ces espèces (archéophytes ou néophytes).

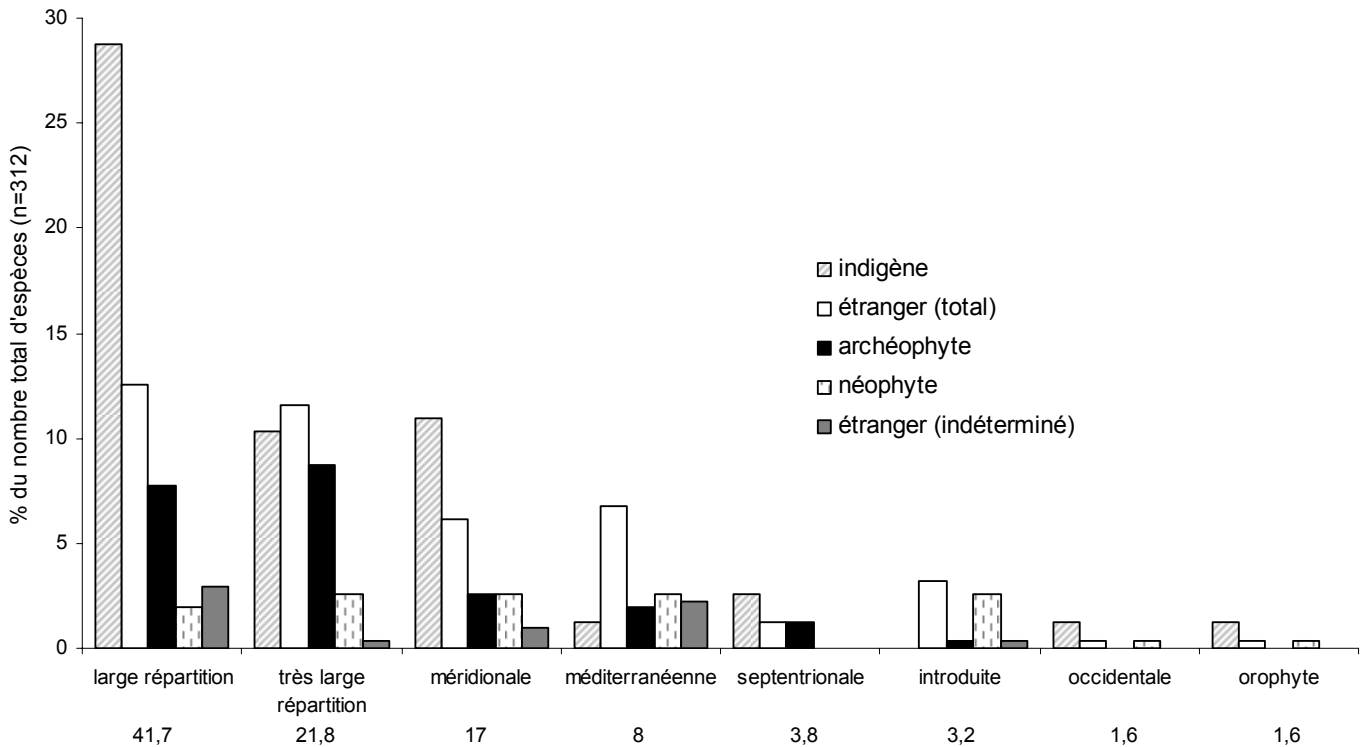


Figure 21 : chorologie actuelle de la flore des milieux rudéraux exprimée en fonction du statut des espèces. La contribution de l'ensemble des espèces à chaque aire phytogéographique est indiquée en dessous de son nom (en pourcentage), seules les catégories dont la contribution dépasse 1% sont indiquées. Large répartition = eurasiatique, européen, circumboréal, eurasiatique tempéré, européen tempéré ; très large répartition = holarctique, cosmopolite, cosmopolite(thermo) ; méridionale = eurasiatique méridional, européen méridional, holarctique méridional ; méditerranéenne = méditerranéen, m. occidental, m. oriental, m. méridional, méditerranéen(eury), méditerranéen-atlantique ; septentrionale = eurasiatique septentrional ; introduite = introduit(Amér. du nord), i.(Amér. du sud), i.(Asie occ.), i.(Asie orient.), i.(Himalaya) ; occidentale = atlantique(eury), méditerranéen(eury)-atlantique(eury) ; orophyte = orophyte alpien, o. eurasiatique, o. méridional, o. occidental. Les données proviennent de Julve (1998a).

La chorologie actuelle des espèces est significativement différente selon leur statut (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 109,16$; $df = 33$; $P < 0,001$).

III.2.2.1. La flore indigène des milieux rudéraux

La distribution des espèces indigènes (figures 21 et 22) qui appartiennent à notre cortège correspond bien au profil phytogéographique de la région. Les espèces à large distribution dominant largement (50,8%), suivies à quasi égalité par les espèces à très large répartition et les méridionales (environ 18,5% chacune). Tous les autres types sont très peu représentés (moins de 5%). Si on compare cette répartition à celle des milieux cultivés (figure 19), les espèces occidentales et méditerranéennes sont beaucoup moins nombreuses et les espèces à large répartition sont au contraire plus abondantes.

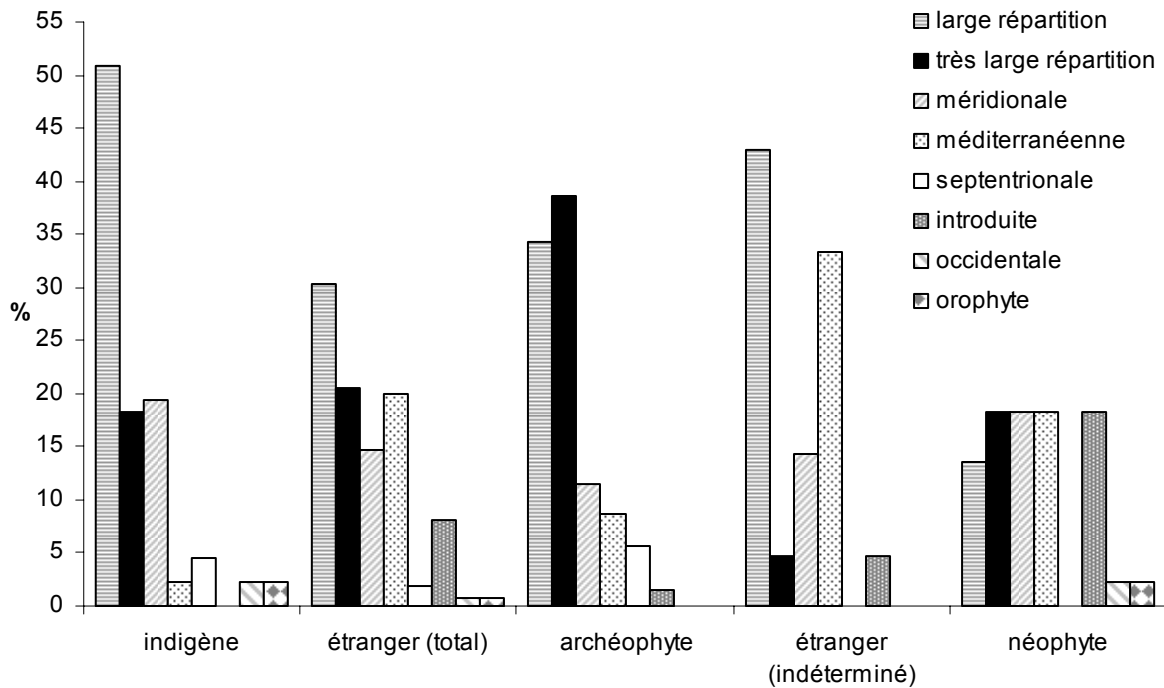


Figure 22 : distribution des aires de répartition actuelles selon le statut des espèces de la flore rudérale. Etranger (total) = l'ensemble des plantes étrangères sans distinction de période d'introduction. Le détail de chaque catégorie de répartition géographique est donné dans la figure 21.

III.2.2.2. La flore étrangère présente dans les milieux rudéraux

Dans le groupe des espèces étrangères (figures 21 et 22), si la majorité des espèces a aussi une large (30,2%) et très large répartition (20,5%), le spectre chorologique diffère de celui des espèces indigènes par une proportion accrue d'espèces méditerranéennes (20%) et introduites (8,1%).

Encore une fois, si on regarde plus en détail, on peut distinguer des différences marquées selon la période d'introduction des espèces.

Les archéophytes :

Le profil de répartition géographique est assez semblable à celui trouvé dans les milieux cultivés (figure 19) bien que la prédominance des espèces à large et surtout très large répartition soit encore plus marquée (72,4% contre 59%) et que les méridionales et méditerranéennes y sont moins nombreuses (seulement 21,7% contre 33,9%).

Les espèces cosmopolites de la flore des milieux rudéraux se démarquent de celles de la flore des milieux cultivés par une plus grande diversité de leurs origines (figure 23). C'est-à-dire que si les méridionales et méditerranéennes dominent toujours (environ 47%), 38%

d'entre elles, de type eurasiatique, ont su profiter de la création de ces biotopes liés aux installations et pratiques humaines pour s'y installer et accroître leurs aires de répartition.

Comme on l'a vu précédemment, les zones rudérales, plus diverses dans leur formes, sont bien moins contraignantes que les lieux cultivés ce qui offre la possibilité à plus d'espèces de tenter leur chance et de réussir leur installation. Par conséquent, nombre d'entre elles sont devenues des espèces à large et surtout très large répartition.

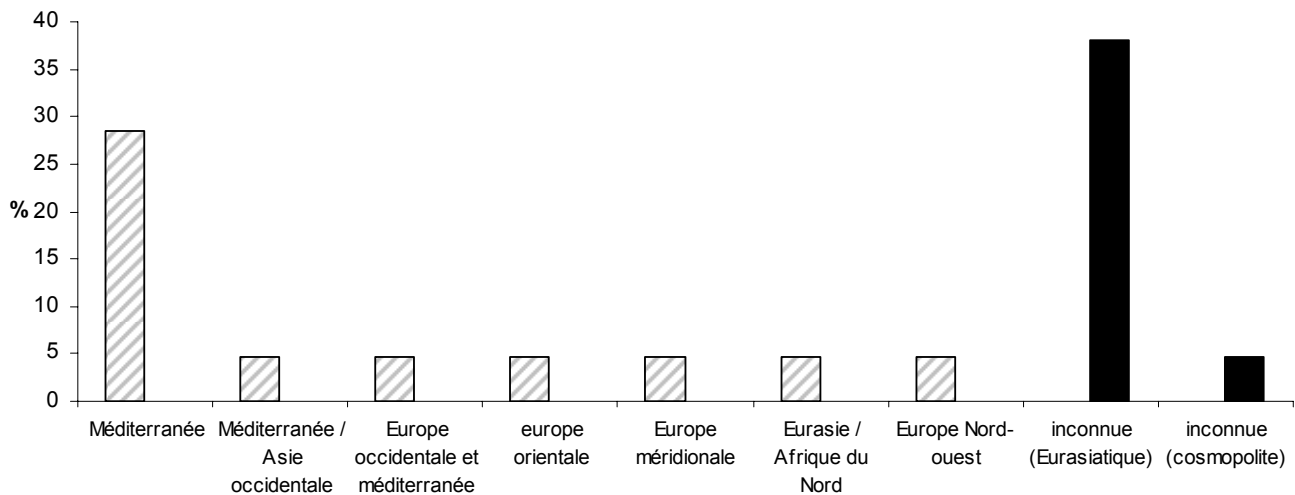


Figure 23 : origines des 21 archéophytes cosmopolites de la flore rudérale. Quand l'origine est inconnue la chorologie est indiquée entre parenthèses (toutes les données proviennent de la *Flora Helvetica*, Lauber & Wagner, 2000).

Les néophytes :

Chez les néophytes, on trouve de façon équitable (18,8%) des espèces à très large répartition, méridionales, méditerranéennes et introduites ; les espèces à large répartition (seulement 13,6%) sont ici largement sous-représentées.

Les espèces dont la période d'introduction est connue (35% si l'on prend en compte les données de la *Flora Helvetica*) proviennent ici encore majoritairement du continent américain (66% des espèces introduites) mais aussi d'origines plus variées que celles de la flore des lieux cultivés : Himalaya, Asie orientale, Inde orientale etc. Comme on l'a vu pour les néophytes des milieux cultivés, la prédominance des américaines n'est pas une surprise ; par contre, comme ces milieux sont moins contraignants, des espèces d'origine plus diverses (arrivées plus tardivement) ont déjà réussi à s'installer durablement (principalement des espèces asiatiques).

III.3. Profils-types, habitats originels et « chances de succès » de la flore des milieux anthropisés

III.3.1. La flore indigène

La création par l'homme de nouveaux milieux plus ou moins fortement perturbés, travaillés, enrichis etc., offre la possibilité à de nombreuses espèces qui possèdent les caractéristiques biologiques et écologiques requises (définies *supra* en III.1.), de tenter leur chance dans ces nouveaux biotopes.

III.3.1.1. Dans les milieux cultivés

Parmi les plantes indigènes, on peut distinguer deux types d'espèces aux profils différents :

- Tout d'abord, des espèces issues majoritairement de biotopes primaires fréquemment perturbés sur sols dénudés (à stratégie « r » qui craignent la compétition et à fort pouvoir de colonisation). Elles appartiennent généralement à des groupements naturels pionniers qui sont ordinairement peu étendus et marginaux (pieds d'éboulis, zones de fortes pentes fréquemment remaniées etc.). L'ouverture du milieu, due aux actions anthropiques, leur offre l'occasion d'étendre cette aire de répartition naturellement réduite. Elles trouvent dans ces biotopes secondaires (ici les champs cultivés) des conditions de vie similaires à celles de leur milieu originel. Nombre d'entre elles sont donc devenues des espèces à aire de répartition large ou très large.

- Ensuite, on y trouve toutes les espèces qui vont à un moment ou un autre réussir à profiter des façons culturales ; celles-ci leur offrent, en effet, un espace vide plus ou moins régulièrement travaillé, des apports variés (engrais, amendements, herbicides etc.). Toute espèce, qui arrive à pénétrer sur une parcelle cultivée, est susceptible de s'y établir si elle présente les prédispositions requises. Toutes les modifications des techniques culturales offrent donc la possibilité à de nouvelles espèces de s'installer, car si ces techniques éliminent certaines, elles peuvent aussi très bien en favoriser d'autres.

III.3.1.2. Dans les milieux rudéraux

Comme pour les lieux cultivés, toutes les espèces pionnières des milieux ouverts (type « r ») vont bénéficier de l'absence de compétition et profiter de ces milieux plus ou moins fortement perturbés pour proliférer (moins les contraintes sont fortes, plus les proportions d'espèces de type « K » seront nombreuses).

Ces espèces retrouvent dans les milieux secondaires des conditions de vie similaires à celles de leur(s) biotope(s) naturel(s). En effet, les perturbations naturelles créent régulièrement des variations temporaires dans certains habitats et les espèces qui y poussent sont naturellement les plus aptes à coloniser la grande variété de biotopes créés par les activités humaines. Ce sont par exemple les berges de rivières (*Aegopodium podagraria*, *Urtica dioica*, *Equisetum arvense*, *Elymus repens* etc.), les zones exposées aux vents (espèces de clairières telles *Cirsium arvense*, *C. vulgare*) et aux feux naturels, les zones d'éboulis (par exemple *Tussilago farfara*), les zones de passages des grands mammifères, tanières, bauges etc. (Wittig, 2004). Ces espèces trouvent, évidemment, dans les lieux rudéraux la possibilité d'élargir leur aire de répartition et, si elles existent encore dans ces biotopes naturels, elles sont aujourd'hui souvent beaucoup plus largement répandues dans les habitats anthropisés (Wittig, 2004, par exemple *Urtica dioica*...).

On peut souligner la part importante d'espèces nitrophiles qui bénéficient évidemment des apports importants en azote dans de nombreux lieux rudéraux (tas de fumier, déchets azotés divers des décombres...). C'est, par exemple, le cas d'espèces à l'origine typiques de berges de rivières, lieux où les nombreux phénomènes de crues déposent souvent des limons riches en matières azotés (*Chenopodium glaucum*...).

III.3.1.3. « Chances de succès »

Que ce soit dans les lieux cultivés ou rudéraux, ces habitats sont soumis à une pression permanente de colonisation de la part des espèces des milieux adjacents. Chaque année, la composition floristique de ces parcelles cultivés, friches s'enrichit d'une part plus ou moins grande d'espèces qui y subsisteront plus ou moins bien : arbustes de lisières, espèces semi-forestières, espèces de prairies etc. Leurs chances de succès dépend évidemment de leur adéquation avec ce nouveau milieu de vie.

III.3.2. Les archéophytes

III.3.2.1. Dans les milieux cultivés

Les archéophytes, majoritairement originaires des zones steppiques du Proche-Orient et plus largement de la région méditerranéenne, ont comme dénominateur commun leur profil biologique. On entend par là que, comme les espèces indigènes décrites plus haut, ce sont des thérophytes de type « r » à germination plutôt automnale... Dans leurs régions d'origine, l'ouverture de nouveaux milieux fortement perturbés (les champs cultivés) leur ont donné l'occasion d'étendre leur aire de répartition et de quitter les zones de sols pauvres, rocailloux et subarides auxquelles elles étaient jusque là cantonnées (Aymonin, 1965).

Ces thérophytes sont d'ailleurs naturellement beaucoup plus abondantes dans ces régions que dans les zones plus septentrionales – en effet, dans les zones chaudes et sèches ce type biologique est le mieux adapté pour résister à ces conditions climatiques difficiles – ; elles sont donc sûrement nombreuses à avoir tenté la migration vers des zones plus lointaines. Seules les espèces avec les exigences climatiques les moins strictes se sont maintenues jusque dans les régions les plus septentrionales. De nombreuses études montrent que les cortèges floristiques des milieux cultivés s'appauvrissent selon un gradient sud-nord en Europe (cf. par exemple Jauzein, 2001a).

III.3.2.2. Dans les milieux rudéraux

Majoritairement originaires, comme les espèces des milieux cultivés, de régions méridionales et méditerranéennes, les archéophytes présentent cependant ici un éventail d'origine plus varié (cf. *supra*). Leur profil-type dépend évidemment de l'importance des perturbations et, si la majorité d'entre elles sont des thérophytes (de type « r »), moins les perturbations sont importantes, plus la proportion d'espèces de type « K » augmente.

Un grand nombre d'entre elles sont des anciennes plantes cultivées (par exemple le pastel des teinturiers, *Isatis tinctoria*) ou des espèces tolérées (voire même favorisées) pour leurs propriétés médicinales (par exemple la verveine, *Verbena officinalis*, la chélidoine, *Chelidonium majus*), parce qu'elles sont toxiques (par exemple la grande Ciguë, *Conium maculatum*) ou tout simplement comestibles (par exemple le pourprier maraîcher, *Portulaca oleracea*, la chicorée, *Cichorium intybus*) etc. Encore une fois seules les espèces qui ont

réussi leur naturalisation dans le voisinage immédiat des installations humaines sont encore présentes aujourd’hui. Et, comme c’est la règle dans les milieux cultivés, un grand nombre d’espèces ont dû tenter leurs chances, subsister quelque temps pour finalement disparaître.

III.3.2.3. « Chances de succès »

Dans les deux types de milieu, les tentatives et les échecs ont dû être nombreux mais il est impossible d’en évaluer l’ampleur à partir des seules données actuelles et paléobotaniques.

En effet, les espèces qui existent encore aujourd’hui ne sont les représentantes que des individus qui se sont naturalisés (figure 24). Toutes celles qui, une fois introduites, ne s’étaient maintenues qu’accidentellement avant de disparaître nous sont forcément aujourd’hui inconnues. Seules les études actuelles sur les plantes récemment introduites (néophytes) et sur les mécanismes de naturalisation, peuvent nous permettre de s’en faire une idée. Pyšek *et alii* le formulent ainsi en 2002 :

“There is no reason to doubt that archaeophytes went, after their introduction, through processes similar to those we witness today with neophytes, and that their recent distribution is in many cases only a remnant of the past abundance and distribution.”

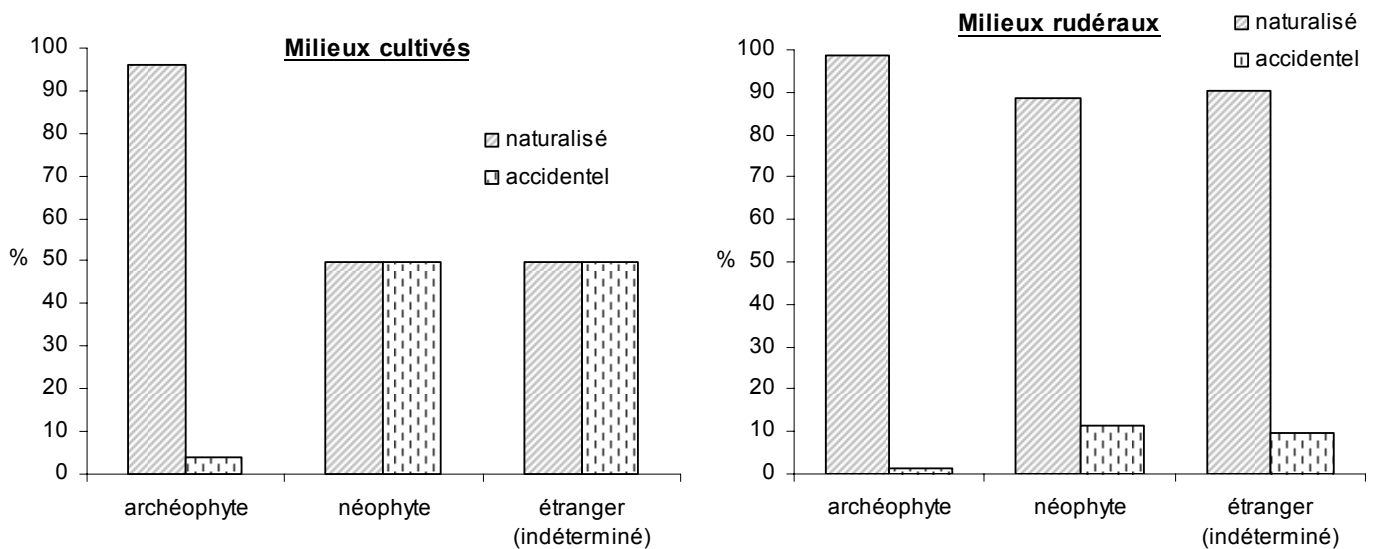


Figure 24 : degré d’implantation des populations introduites de chaque groupe de la flore étrangère des milieux cultivés et rudéraux (cf. annexe 4).

III.3.3. Les néophytes

III.3.3.1. Dans les deux milieux d'étude

Que ce soit dans les milieux cultivés ou rudéraux, les néophytes originaires d'Europe méridionale ou de la région méditerranéenne dominant mais ce cortège s'enrichit d'espèces majoritairement américaines puis asiatiques etc. Comme pour les indigènes et archéophytes, l'habitat originel de ces espèces est un milieu où les conditions de vie sont similaires à celles des habitats secondaires. Nous ne reviendrons pas sur les caractéristiques de ces espèces déjà énumérées précédemment.

Pour cerner le profil-type d'une néophyte, on peut se référer à l'article écrit sur le sujet par Pyšek *et alii* en 2003b. Grâce à l'étude d'un grand nombre d'espèces (668) dont la date d'introduction est connue, les auteurs ont pu proposer un archétype de « première néophyte » en Europe centrale : c'est une espèce européenne avec une stratégie de type CSR (tableau 4), apportée délibérément pour être cultivée (plutôt comme plante alimentaire ou médicinale que comme plante ornementale). Une fois échappée de cette culture, elle s'établit dans la nature et est favorisée par sa capacité à fleurir tôt et à réaliser son cycle de vie rapidement. Ce profil est naturellement valable pour tous les types d'habitats.

Evidemment, dans les milieux cultivés, les néophytes sont majoritairement des espèces à stratégie de type R et dans les milieux rudéraux, elles seront plutôt de type CSR... (cf. *supra*).

III.3.3.2. « Chances de succès »

L'étude des néophytes nous permet d'évaluer le flux d'espèces introduites et d'estimer la part d'entre elles qui arrivent à se naturaliser.

Pyšek *et alii* (2002) ont estimé, pour l'ensemble des néophytes présentes en République Tchèque (soit 1046 espèces), la part d'espèces naturalisées et accidentelles. Sur l'ensemble de ces néophytes, seules 229 sont naturalisées (soit 21,9%) et 817 sont des accidentelles (soit 78,1%).

Williamson (1996) énonce, lui, les chances de succès des étrangères ainsi (« règle des dix ») : Il y a une chance sur dix pour qu'une espèce importée se maintienne temporairement, une chance sur dix pour qu'une espèce introduite s'installe durablement...

Si l'on suit cette règle pour le cortège de néophytes de la République Tchèque, seules 10% des espèces devraient être naturalisées (au lieu de 21,9%) mais il faudrait pour cela aussi tenir compte des espèces introduites dès le début du XVI^e siècle et disparues depuis (ce qui n'est pas le cas dans cette étude).

Dans notre cortège d'espèces compagnes des cultures, la moitié des néophytes présentes est naturalisée ; l'autre moitié n'est présente que de manière accidentelle. Par contre dans les milieux rudéraux seules 11% des néophytes ne sont qu'accidentelles (figure 24). Ces proportions ne reflètent pas la réalité qui doit bien évidemment se situer dans des proportions semblables à celles de l'étude de Pyšek *et alii* (2002). En effet, nous n'avons pris en compte que les néophytes qui, bien qu'accidentelles, se maintiennent depuis le début du XIX^e siècle (par exemple *Lepidium graminifolium*, *Vicia lutea*, *Anchusa italica* etc.). Toutes les nouvelles espèces extrêmement fugaces qui apparaissent, disparaissent au gré des importations ou des extensions des voies et moyens de communication récentes n'ont pas été ajoutées à nos cortèges.

Les milieux propices à l'arrivée de nouvelles espèces subissent une pression de colonisation constante. Les nombreuses études sur le phénomène des invasions biologiques permettent de schématiser les différentes étapes qui jalonnent l'installation d'une nouvelle espèce dans une communauté végétale.

Les communautés végétales des zones rudérales et cultivées font partie de celles qui sont vulnérables aux invasions. B. Fumanal (2007) distingue plusieurs points qui peuvent expliquer cette sensibilité : « la disponibilité des niches¹⁸, la disponibilité des ressources, les perturbations, la composition spécifique (richesse spécifique) et le niveau de prédation ou de facilitation » (cf. Fumanal, 2007, p. 16).

Les niches vacantes ou sous-utilisées dans un milieu donné sont le point de départ de la phase de colonisation et d'installation d'une espèce. La perturbation de ces milieux est reconnu comme un facteur favorisant l'installation de nouvelles espèces (réduction du nombre d'espèces présentes, de la compétition inter-spécifique pour l'espace, la lumière, les ressources...) ¹⁹ Dans ces zones d'introduction (bords de voies de communication, lieux de stockage, friches industrielles etc.) les espèces peuvent végéter de nombreuses années et rester uniquement accidentelles. Seules les espèces qui présentent un profil particulier peuvent dépasser ce stade. Les caractéristiques reproductives (potentiel reproductif, dispersion...) sont le facteur discriminant le plus important ; elles leur confèrent un taux d'accroissement et une

¹⁸ C'est-à-dire le nombre de niches écologiques vacantes ou sous-utilisées.

¹⁹ Nous ne détaillerons pas les autres points ; nous renvoyons le lecteur à la thèse de B. Fumanal (2007) ou à l'ouvrage de Williamson (1996).

dynamique des populations suffisants pour coloniser de proche en proche de nouveaux milieux en utilisant les voies de communications (bords de routes, voies de chemins de fer etc.) et finalement se naturaliser (Williamson, 1996 ; Fumanal, 2007)²⁰.

Le temps de latence entre la première introduction et l'installation durable d'une espèce s'explique souvent par l'inadéquation des végétaux introduits avec les conditions de vie du milieu d'accueil. Par exemple, nombre de ces espèces importées de régions chaudes ne supportent pas les hivers froids des régions plus septentrionales et n'arriveront pas à dépasser une certaine latitude. Pour que l'installation réussisse, il faut évidemment qu'elles présentent un profil biologique et écologique tel qu'on l'a décrit dans la partie précédente (Wittig, 2004).

De nombreux exemples de ces introductions existent pour la région dans les flores du XIX^e siècle. On peut mentionner les notes de René **Maire** qui herborise durant de nombreuses années aux abords des magasins généraux de Gray. Cet ensemble de hangars qui se situe près des voies ferrées s'avère être un lieu d'étude privilégié pour observer ces importations. Dans ces nombreux articles sur le sujet (par exemple, dans celui de 1895 sur la « Florule adventice de Gray » paru dans la *Feuille des Jeunes Naturalistes*) il énumère les espèces qui apparaissent de façon fugace et disparaissent (telle *Bifora radians* etc.) et celles qui s'installent progressivement. Citons deux exemples :

- l'espèce rudérale *Lepidium draba* L. (p. 155) : « A été trouvé à Gray, près du pont suspendu, par Paillot, puis retrouvé, le 6 juin 1881, par M. V. Madiot, a disparu depuis de cette station. Je l'ai retrouvé depuis sur les bords du canal de la Souffroide, où il se maintient et se multiplie. Dans les environs de Nans-les-Rougemont (Doubs). M. Paillot l'a vu envahir les champs, d'où les travaux de cultures n'ont plus le déloger. »

- l'espèce des lieux cultivés *Oxalis fontana* Bunge (*O. stricta* L., p. 156) : « Espèce très envahissante, difficile à détruire à cause de ses longs stolons charnus. A existé à Gray, pendant trois ou quatre ans, près de la gare de Gy, mais a fini par disparaître ; j'en ai retrouvé depuis un pied, sur le quai Mavia. Cette plante s'est surtout développée dans les champs cultivés sur l'oxfordien, qu'elle infeste à Fouvent, Larret, Courtesoult, etc. Elle ne me paraît pas du tout indigène, quoi qu'en dise M. Paillot, et je la tiens pour une plante étrangère, à puissance d'invasion presque aussi grande que l'*Elodea canadensis*. »

Signalons aussi les nombreux travaux de **Justin Paillot** et **Xavier Vendrely** (1870-1871). Quel exemple intéressant que celui de la « Note sur les plantes transportées par le mouvement de nos troupes en 1870-1871. » qu'ils publient dès ces années-là ! Ils y indiquent

²⁰ Le franchissement de nouvelles barrières peut permettre à certaines de ces espèces de passer à l'étape suivant la naturalisation, c'est-à-dire l'envahissement des communautés végétales.

toutes les espèces observées sur les terrains incultes qui avoisinent la gare de Besançon, espèces qui se retrouvent partout où il y a eu des campements de troupes et de chevaux. Ce sont essentiellement des espèces fourragères et leurs adventices (*Trifolium resupinatum*, *Vicia lutea*, *Melilotus albus*, *Reseda alba*, *Malva parviflora*, *Rapistrum rugosum* etc.). Ce cas illustre bien le rôle majeur que joue l'homme dans les déplacements des espèces végétales, par l'intermédiaire de ses déplacements, des importations de fourrages etc. Leurs publications ultérieures permettent d'apprécier les réussites et échecs qui suivent ces introductions²¹.

Au delà de leur caractère anecdotique, ces exemples permettent de préciser comment l'histoire des introductions végétales est entièrement liée à celle des flux, des échanges, des déplacements humains et commerciaux... Surtout, si ce phénomène d'enrichissement est continu depuis les temps préhistoriques, des événements majeurs ou mineurs peuvent apporter ponctuellement leur lot de nouvelles espèces et créent ainsi des singularités propres à chaque région.

III.4. Quels milieux de vie ? Quels statuts ?

III.4.1. Végétation « adventice » des cultures

Dans la flore compagne des lieux cultivés, les groupements définis en I.3. ont des proportions d'espèces indigènes ou étrangères qui diffèrent fortement (cf. G-test, figure 25).

Seul le *Scleranthion annui* (2) contient plus d'espèces indigènes (62,2% des espèces de cette alliance) que d'espèces étrangères (seulement 37,8% des espèces de cette alliance, dont seulement 29,2% d'archéophytes).

C'est dans la végétation compagne des cultures sur sols calcaires que l'on trouve le plus d'espèces étrangères. C'est-à-dire surtout dans le *Caucalidion lappulae* (1, 77% des espèces de cette alliance, dont 62% d'archéophytes) et le *Veronico agrestis-Euphorbion peplus* (5, 82% des espèces de cette alliance, dont 55,5% d'archéophytes). Le *Lolio remotae - Linion usitatissimi* (3), composé d'espèces fortement mimétiques et aujourd'hui disparues (certaines même déjà absentes des flores écrites du XIX^e siècle, par exemple *Cuscuta epilinum*), était un groupement riche en archéophytes comme le 1 et 5.

²¹ La présence de végétaux liée aux mouvements de troupes et aux sièges lors des conflits militaires a été mise en évidence à de nombreuses reprises (par exemple pour l'ambrosie, Chauvel *et alii*, 2006).

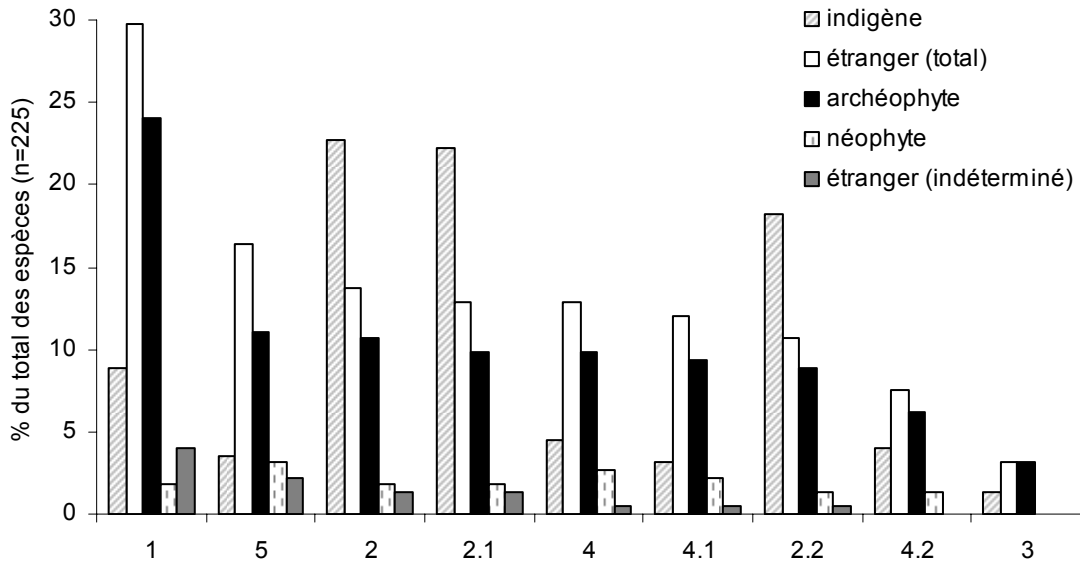


Figure 25 : répartition des espèces indigènes et étrangères dans les différents groupements de la flore des milieux cultivés (voir leur description *supra* en I.3.)

1 = *Caucalidion lappulae* ; 2 = *Scleranthion annui* ; 2.1 = *Arnoserenion minimae* ; 2.2 = *Scleranthion annui* ; 3 = *Lolio remotae-Linion usitatissimi* ; 4 = *Panico crus-galli-Setarion viridis* ; 4.1 = *Panico crus-galli-Setarion viridis* ; 4.2 = *Eu-Polygono persicariae-Chenopodion polyspermi* ; 5 = *Veronico agrestis-Euphorbion peplus* (cf. données en annexe 3a).

Certaines espèces peuvent appartenir à plusieurs groupements (le total est donc supérieur à 100%). 1 = 1 + les espèces les plus courantes ; 2 = 2 + 2.1 + 2.2 + les espèces les plus courantes ; 2.1 = 2 + 2.1 + les espèces les plus courantes ; 2.2 = 2 + 2.2 + les espèces les plus courantes ; 3 = 3 + les espèces les plus courantes ; 4 = 4 + 4.1 + 4.2 + (4+5) + les espèces les plus courantes ; 4.1 = 4 + 4.1 + (4+5) + les espèces les plus courantes ; 4.2 = 4 + 4.2 + (4+5) + les espèces les plus courantes ; 5 = 5 + (4+5) + les espèces les plus courantes.

Les groupements sont classés selon leur proportion décroissante d'archéophytes.

La répartition des espèces dans les alliances est significativement différente selon le statut de chacune d'entre elle. Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 96,72$; $df = 24$; $P < 0,001$.

Le *Panico crus-galli-Setarion viridis* (4) est assez proche des groupes 1 et 5 (environ 25% d'indigènes, 74% d'étrangères dont 55 % d'archéophytes dans cette alliance) et il a surtout en commun avec le *Veronico agrestis-Euphorbion peplus* (5) de présenter la plus forte proportion de néophytes (environ 15% des espèces dans chaque alliance).

Il n'y a pas de différences significatives entre les deux sous-alliances du *Scleranthion annui* (2.1 et 2.2) et celles du *Panico crus-galli-Setarion viridis* (4.1 et 4.2).

Pyšek *et alii* (2005), dans un article sur les espèces étrangères des communautés d'adventices des cultures, ont montré qu'en Europe centrale les archéophytes, néophytes et indigènes occupent des habitats différents. Les archéophytes des lieux cultivés trouvent des conditions optimales de développement dans les groupements des régions sèches sur des sols secs et calcaires (plutôt de basses altitudes) alors que les espèces indigènes se trouvent préférentiellement dans les régions plus froides, plus arrosées sur des sols plutôt humides et riches en nutriments. Ensuite, les archéophytes sont plus nombreuses dans les cultures

traditionnelles existantes depuis les débuts de l'agriculture (céréales...) et très peu présentes dans les cultures les plus récentes (maïs, colza). Et enfin, les néophytes sont au contraire plus courantes dans les cultures modernes (betteraves, colza, maïs etc.) et dans les zones chaudes et densément peuplées (Pyšek *et alii*, 2005, tableau 4, p. 780).

Concernant les archéophytes, indigènes et néophytes de notre cortège d'espèces compagnes des cultures, on retrouve une répartition assez similaire au sein des groupements. Les archéophytes sont plus nombreuses dans les cultures traditionnelles d'hiver sur sols neutro-alkalin (majoritairement les céréales : blé, orge, avoine etc.).

Les néophytes sont plus fréquentes dans les groupements de cultures sarclées (4 et 5) car ce sont majoritairement des cultures d'introduction récente (pommes de terre, betterave). Mais notons, comme dans l'étude de Pyšek *et alii* (2005, p. 782), que, malgré tout, dans ces cultures sarclées, le nombre d'archéophytes et d'espèces natives est aussi important. D'après ces auteurs, ce sont les façons culturales propres à ces cultures qui permettent la présence d'une flore riche et abondante. En effet, la répétition des sarclages entraîne une diminution de la compétitivité de l'espèce cultivée et des adventices déjà installées ce qui offre la possibilité à toute espèce présente à proximité de s'y établir et cela plusieurs fois dans la saison (que ce soit une archéophyte, une néophyte ou une espèce native).

Les indigènes se retrouvent, elles, majoritairement dans les cultures sur sols sablonneux plus ou moins acides. Si Pyšek *et alii* (2005) ne mettent pas en évidence de lien entre le type de culture et la présence d'espèces natives, la présence de ces dernières est fortement associée aux régions froides et humides. Comme nous l'avons déjà mis en avant, notre région d'étude a pour particularité de présenter une seule zone à tendance fortement acidophile (où l'on trouvera la majorité des espèces du *Scleranthion annui*) : le massif vosgien et ses marges. Cette zone de la Franche-Comté est caractérisée par un climat plutôt froid (hivers rudes), pluvieux et ceci à plus basse altitude que dans le massif jurassien (cf. I.1.). Cette singularité peut expliquer la forte proportion d'espèces indigènes présentes dans cette alliance. Notons aussi que certaines espèces, archéophytes en République Tchèque, ont été considérées comme des indigènes probables dans notre *dition* (indigène ? : *Arnoseria minima*, *Anthemis nobilis*), ce qui participe à l'augmentation de la proportion d'indigènes dans ce cortège à affinité acidophile.

III.4.2. Végétation anthropique des lieux incultes et des friches

Au sein de la flore rudérale, les groupements définis en I. 2. présentent des proportions d'espèces indigènes ou étrangères qui diffèrent fortement (figure 26).

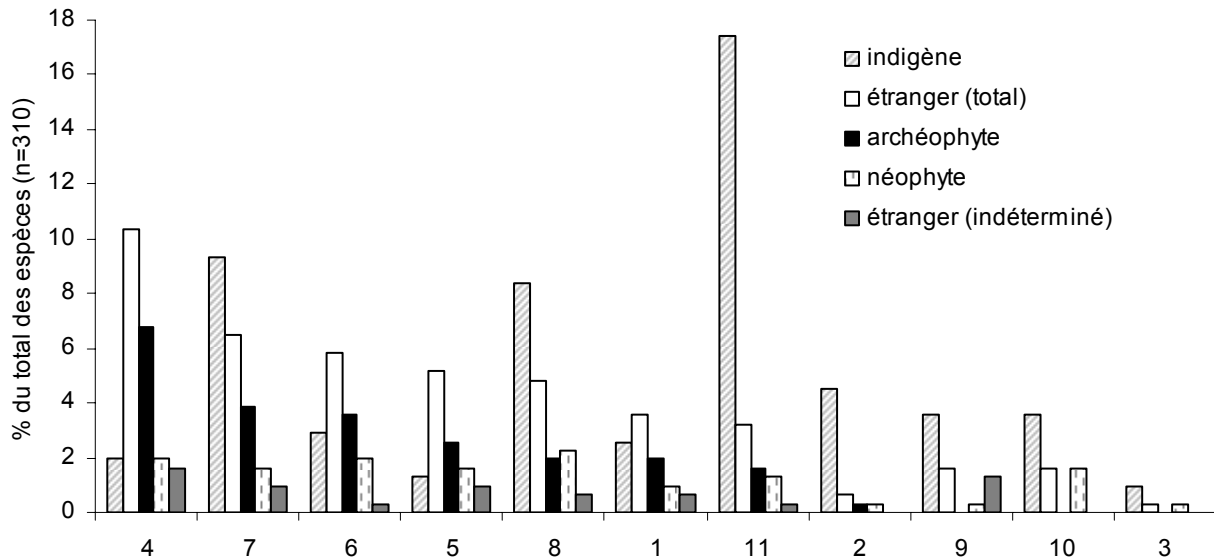


Figure 26 : répartition des espèces indigènes et étrangères dans les différents groupements de la flore rudérale (voir leur description *supra* en I. 2.).

1 = *Polygono arenastri–Coronopodium squamati* ; 2 = *Potentillion anserinae* ; 3 = *Poion supinae* ; 4 = *Sisymbrium officinalis* ; 5 = *Chenopodium muralis* ; 6 = *Arction lappae* ; 7 = *Onopordion acanthii* ; 8 = *Dauco carotae–Melilotion albi* ; 9 = *Convolvulo arvensis–Agropyron repentis* ; 10 = *Convolvulion sepium* ; 11 = *Aegopodion podagrariae + Alliarion petiolatae* (cf. annexe 3b).

Les groupements sont classés selon leurs proportions décroissantes d'archéophytes.

La répartition des espèces dans les alliances est significativement différente selon le statut de chacune d'entre elle. Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 113,37$; $df = 30$; $P < 0,001$.

C'est dans les cortèges floristiques des stades pionniers de la végétation rudérale que l'on trouve le plus d'archéophytes et de néophytes : *Sisymbrium officinalis*, (4, la plus riche en archéophytes, 55,2% des espèces de l'alliance), *Chenopodium muralis* (5) et toutes les alliances de l'*Artemisietea vulgaris* (6, 7 et 8). Les stades plus avancés sont par contre beaucoup plus riches en espèces indigènes, c'est surtout le cas de l'*Aegopodion podagrariae* et l'*Alliarion petiolatae* (11, 84,4% des espèces de l'alliance).

Ces résultats concordent bien avec ceux d'études sur les successions de végétation dans les lieux anthropisés (cf. Pyšek & Pyšek, 1991, fig. 5, p. 133) qui montrent que dans ce processus les espèces indigènes remplacent graduellement les étrangères et que les premiers stades de ces successions de végétation sont plus riches en archéophytes et néophytes (cf. Pyšek *et alii*, 2004a, p. 785).

Comme dans la flore des lieux cultivés, on peut distinguer deux autres gradients : la richesse en archéophytes et néophytes dépend aussi de l'altitude et de l'humidité du milieu. Ces gradients s'observent bien au sein des lieux piétinés (alliances **1**, **2** et **3**). La première alliance, que l'on trouve dans les lieux chauds de plaine, est riche en espèces étrangères (57,9% des espèces de cette alliance). Les alliances **2** et **3**, que l'on trouve respectivement dans les lieux humides de plaine et dans les zones d'altitude, sont les deux groupes où l'on trouve le moins d'espèces étrangères (12,5 et 25% des espèces de ces alliances, figure 26).

III.5. Synthèse

L'étude de l'ensemble de ces caractéristiques permet de mettre au jour de nombreuses différences au sein de la flore rudérale et de la flore des milieux cultivés entre les espèces indigènes et étrangères et entre les archéophytes et néophytes.

Les caractéristiques types des espèces des milieux cultivés que l'on vient de dégager longuement sont à présent résumées de manière synthétique dans le premier tableau ci-dessous (tableau 9).

On procède ensuite de la même manière avec celles des milieux rudéraux (tableau 10).

Enfin, il est intéressant de comparer, en croisant les données de ces deux tableaux précédents, quelques caractéristiques biologiques, écologiques et chorologiques des espèces typiques des biotopes anthropisés (milieux cultivés et rudéraux, tableau 11).

Statut des 225 espèces	Indigène (36%)	Etranger (64%)	
		Néophyte (8,9%)	Archéophyte (47,1%)
Familles les plus fréquentes	<i>Caryophyllaceae, Asteraceae, Brassicaceae</i>	<i>Asteraceae, Poaceae, Fabaceae</i>	<i>Poaceae, Asteraceae, Brassicaceae</i>
Familles présentes uniquement dans ce groupe	<i>Alliaceae</i>	<i>Plantaginaceae, Geraniaceae</i>	
		-	<i>Papaveraceae</i>
Cycle de vie et types biologiques	81% de thérophytes (dont 24% sont facultativement bisannuelles) et 25% d'espèces vivaces (majoritairement des hémicryptophytes)	76% de thérophytes (dont 23% sont facultativement bisannuelles) et 23% d'espèces vivaces (hémicryptophytes ou géophytes)	99% de thérophytes (dont seul 13% sont facultativement bisannuelles)
Phénologie et floraison des espèces annuelles	Essentiellement des annuelles d'hiver, éventuellement de printemps, réalisant leur cycle entre le semis et la moisson ou un peu au-delà (le maximum de floraison est atteint entre juin et juillet)		
Pollinisation	Entomogames mais surtout entomogames/autogames et autogames strictes dominant		
	Déficit d'anémogames	-	
Stratégie démographique	Fort investissement reproductif, cycle de vie annuel (type « r »), espèces spécialisées et peu compétitives (type R et SR de Grime) OU fort investissement végétatif, cycle de vie vivace (type « k »), espèces spécialisées et peu compétitives (type R et SR de Grime)	Fort investissement reproductif, cycle de vie annuel (type « r »), espèces spécialisées et peu compétitives (type R et SR de Grime)	
Dissémination	Anthropochore (barochore, épizoochore) et anémochore		
Caractéristiques chromosomiques	Ploïdie variable	Fréquemment polyploïdes	Fréquemment diploïdes
Biogéographie	Semblable au profil phytogéographique de la région. Seul groupe où l'on trouve des espèces occidentales	Une majorité d'espèces méditerranéennes et méridionales (voire à très large répartition)	Beaucoup d'espèces à très large répartition, à répartition méridionale et méditerranéenne
Origine	-	Méditerranéenne, méridionale et aussi américaine (25%)	Majoritairement méridionale et méditerranéenne (Proche-Orient, mer Egée, Balkans...)
Alliances	Majoritaires dans le <i>Scleranthion annui</i> (2)	Majoritairement dans les cultures sarclées : <i>Panicum crus-galli</i> - <i>Setarion viridis</i> (4) et <i>Veronica agrestis</i> - <i>Euphorbion peplus</i> (5)	Majoritaires dans le <i>Caucalidion lappulae</i> (1)

Tableau 9 : principales caractéristiques des espèces qui se développent dans les milieux cultivés.

Statut des espèces	Indigène (56,4%)	Etranger (43,6%)	
		Néophyte (14,2%)	Archéophyte (22,6%)
Familles les plus fréquentes	<i>Asteraceae, Rosaceae, Poaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Caryophyllaceae</i>	<i>Asteraceae, Brassicaceae, Amaranthaceae, Lamiaceae, Polygonaceae, Fabaceae</i>	<i>Asteraceae, Brassicaceae, Amaranthaceae, Lamiaceae</i>
Familles présentes uniquement dans ce groupe	<i>Rosaceae, Caprifoliaceae, Convolvulaceae, Rubiaceae</i>	-	<i>Papaveraceae</i>
Cycle de vie et types biologiques	79% d'hémicryptophytes, seulement 12% de thérophytes et 7,4% d'arbres et arbustes	59% d'hémicryptophytes, 47,7% de thérophytes et 6,8% de géophytes et arbustes	64,3% de thérophytes et 47,1% d'hémicryptophytes
Floraison	La floraison s'étale tout au long de la saison de végétation, le maximum est atteint entre juillet et août		
Pollinisation	Entomogames et entomogames/autogames dominant		
	Déficit d'autogames	Le plus d'autogames/anémogames	Le plus d'autogames
Stratégie démographique	Espèces fortement spécialisées et peu compétitives en milieux fortement perturbés (type R et SR de Grime) OU Espèces moins spécialisées et plus compétitives en milieux moins perturbés (Type CSR, CR... de Grime)		
	Majorité d'espèces à fort investissement végétatif, cycle de vie vivace (type « k »)		Majorité d'espèces à fort investissement reproductif, cycle de vie annuel (type « r »)
Dissémination	Le plus souvent dissémination barochore, épizoochore et anémochore		
Biogéographie	Semblable au profil phytogéographique de la région.	Des espèces avec des aires de répartition variées	Beaucoup d'espèces à très large et large répartition (les autres ont surtout une répartition méridionale et méditerranéenne)
Origine	-	Méditerranéenne, méridionale mais aussi américaine (23%), asiatique etc.	Majoritairement méridionale et méditerranéenne mais aussi eurasiatique etc.
Alliances	Majoritaires dans les stades de friches les plus avancés : <i>Aegopodion podagrariae</i> + l' <i>Alliarion petiolatae</i> (11) et dans les zones humides et/ou de hautes altitudes : <i>Potentillion anserinae</i> (2), <i>Poion supinae</i> (3)	Majoritairement dans les stades pionniers où dominent les annuelles et dans les zones chaudes et/ou de basses altitudes : <i>Sisymbrium officinalis</i> (4), <i>Onopordion acanthii</i> (7), <i>Chenopodium muralis</i> (5), <i>Polygono arenastrum</i> - <i>Coronopodium squamati</i> (1)...	

Tableau 10 : principales caractéristiques des espèces de la flore rudérale.

	Milieus cultivés (225 espèces)	Milieus rudéraux (310 espèces)
Familles les plus fréquentes	<i>Asteraceae, Brassicaceae, Poaceae, Caryophyllaceae, Fabaceae</i>	<i>Asteraceae, Lamiaceae, Brassicaceae, Poaceae, Fabaceae</i>
Familles présentes uniquement dans ces milieux	<i>Orobanchaceae, Alliaceae, Liliaceae, Myrsinaceae, Linaceae, etc.</i>	<i>Scrophulariaceae, Onagraceae, Urticaceae, Adoxaceae, Resedaceae, etc.</i>
Cycle de vie et types biologiques	Majoritairement des espèces annuelles (thérophytes)	Majoritairement des espèces vivaces (hémicryptophytes)
Pollinisation	Entomogames et entomogames/autogames dominant	
	Excédent d'autogames strictes	Déficit d'autogames strictes
Dissémination	Le plus souvent dissémination barochore, épizochore et anémochore	
	Déficit d'endozoochores	-
Biogéographie	Plus d'espèces à aire de répartition occidentale (atlantique)	Moins d'espèces à aire de répartition occidentale

Tableau 11 : comparaison de quelques caractéristiques de la flore des milieux cultivés et rudéraux. Pour chaque caractéristique, les différences entre les deux types de flore sont à chaque fois significative.

Comparaison de la composition taxonomique (Familles) : G-test réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 108,3$; $df = 48$; $P < 0,001$.

Comparaison de la durée des cycles de vie : G-test réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 166,7$; $df = 4$; $P < 0,001$.

Comparaison des types biologiques : G-test réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 198,72$; $df = 4$; $P < 0,001$.

Comparaison des modes de pollinisation : G-test réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 24,15$; $df = 10$; $P < 0,05$.

Comparaison des modes de dissémination : G-test réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 14,63$; $df = 6$; $P < 0,05$.

Comparaison de la répartition géographique : G-test réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 40,27$; $df = 11$; $P < 0,001$.

IV. IMPLICATIONS POUR LES ETUDES PALEOENVIRONNEMENTALES

IV.1. Evolution de la biodiversité dans les milieux anthropisés

IV.1.1. Dynamique floristique du Néolithique aux flores écrites

Comme on l'a souligné dans le chapitre précédent, c'est au gré des changements de méthodes culturales et de l'évolution des implantations humaines que la composition floristique des milieux cultivés et rudéraux a varié et évolué.

A l'échelle d'une parcelle cultivée ou d'une friche, ces changements ont des conséquences extrêmement rapides et variables, le flux d'espèces prêtes à coloniser un nouvel espace étant toujours important. Dans un premier temps, ce sont toujours les espèces opportunistes qui vont en profiter mais opportunisme ne rime pas avec pérennité. Et si chaque année un certain nombre d'espèces s'installe, sur le long terme elles échouent pratiquement toutes (cf. *supra* III.3.).

Par conséquent, seuls les changements profonds et continus induisent des modifications durables de la composition de la flore présente dans les milieux cultivés et rudéraux. La présentation synthétique de l'évolution de l'emprise de l'homme sur son territoire (densité de population, défrichements, évolution des techniques agricoles etc.) du Néolithique à l'époque moderne et contemporaine dans la région peut permettre de les évaluer.

IV.1.1.1. Le Néolithique (5500–2200 av. J.-C.)

Au Néolithique ancien, la présence humaine était relativement faible dans un paysage largement dominé par les forêts (Schaal, 2004). Loin de défricher durablement de grands espaces, les communautés humaines avaient adopté un système où les clairières ouvertes pour la mise en culture étaient exploitées pendant quelques années (1 à 3 ans) ; suivait alors une longue période de jachère qui permettait la reconstitution de la forêt (15 à 20 ans). Au Néolithique moyen et au début du Néolithique final, les champs seraient cultivés pendant des périodes plus longues (1 à 10 ans) puis laissés en jachères durant des périodes plus courtes (6 à 10 ans). Jachère et culture s'équilibraient parfois en durée. Enfin, au Néolithique final,

l'établissement de différents groupes culturels (Horgen, Clairvaux, Chalain) venus du sud-ouest de l'Allemagne (lacs de Zurich et de Constance) et de la Suisse entraînerait une augmentation de la densité de la population (Gauthier, 2001). Cet accroissement des populations combiné à une sédentarisation plus importante des villages aurait eu pour conséquence une intensification de l'agriculture qui se serait traduite par un raccourcissement des durées de jachère.

Ces deux systèmes de cultures (cultures à jachère-forêt et à jachère-buisson) sont deux modalités d'une agriculture itinérante qui dominerait pendant le Néolithique. Il existe de nombreux travaux sur le sujet : Boserup (1970), Rösch (1990), Brombacher (1995) et surtout pour la région d'étude ceux concernant les installations néolithiques de Chalain et Clairvaux qui sont les plus importantes et emblématiques de cette époque : Pétrequin (ed., 1986, 1989 et 1997), Pétrequin & Pétrequin (1988) Pétrequin (2002).

La durée de l'utilisation des champs et des forêts est encore incertaine et l'existence de champs permanents dès le début du Néolithique (Maier, 2001) ou dès le Néolithique moyen (Brombacher & Jacomet, 1997 ; Bogaard, 2002) est aussi une possibilité à envisager.

Evolution de la végétation « adventice » des cultures

Les espèces cultivées au cours du Néolithique sont présentées dans le tableau 12. La culture des céréales (amidonnier, engrain, froment, orge), qui vont constituer la base de l'alimentation, prédomine dès le début de la période. Elle est le plus souvent accompagnée de celles du pois, du lin et du pavot. Pour connaître l'importance de chaque type de culture (ou de chaque céréale) pendant les différentes périodes du Néolithique, le lecteur est invité à se reporter aux nombreuses publications de Karen Lundström-Baudais (1986, 1989a, 1989b) sur les sites de Chalain et Clairvaux et à la synthèse de Christoph Brombacher (1995) pour la Suisse.

Les espèces indigènes

Par définition, toutes les espèces indigènes de notre cortège ont pu être présentes dès les débuts de l'agriculture. Le développement des pratiques culturales a offert la possibilité aux espèces les plus proches de ces zones défrichées de s'y installer. Parmi ces 81 espèces, seules 14 ont été trouvées dans des sites néolithiques (cf. tableau 13 et annexe 5b, soit 17,3%), mais notons que nous n'avons pas d'enregistrements fossiles pour la majeure partie de ces espèces (49 espèces, soit 60,5% des espèces indigènes).

Espèces cultivées	Néolithique	Age du Bronze	Age du Fer	Période Romaine	Moyen Âge
Céréales					
Amidonnier <i>Triticum diccocon</i>	●	●	●	●	●
Engrain <i>Triticum monococcum</i>	●	●	●	●	●
Froment <i>Triticum aestivum</i>	●	●	●	●	●
Orge à quatre rangs <i>Hordeum vulgare</i>	●	●	●	●	●
Epeautre <i>Triticum spelta</i>		●	●	●	●
Orge à deux rangs <i>Hordeum distichon</i>					
Orge à six rangs <i>Hordeum vulgare</i> subsp. <i>hexastichum</i>		●			
Millet cultivé <i>Panicum miliaceum</i>		●	●	●	●
Millet des oiseaux <i>Setaria italica</i>		●	●	●	●
Seigle <i>Secale cereale</i>		○	○	○	●
Avoine <i>Avena sativa</i>				●	●
Légumineuses					
Pois cultivé <i>Pisum sativum</i>	●	●	●	●	●
Lentille <i>Lens culinaris</i>		●	●	●	●
Fève <i>Vicia faba</i>		●	●	●	●
Ers <i>Vicia ervilia</i>		● + ○	● + ○	● + ○	
Gesse cultivée <i>Lathyrus sativus</i>		○	○	● ?	
Vesce cultivée <i>Vicia sativa</i>			● ou ○	● + ○	●
Luzerne <i>Medicago sativa</i>					●
Oléagineuses / Textiles					
Lin <i>Linum usitatissimum</i>	●	●	●	●	●
Chou (sauvage) <i>Brassica rapa</i>	○	(● ?) ○	(●) ○	●	●
Pavot officinal <i>Papaver somniferum</i>	●	●	●	?	?
Caméline cultivée <i>Camelina sativa</i>	(● ?) + ○	●	●	?	?
Chanvre <i>Cannabis sativa</i>				● ?	●

● = espèce cultivée. ○ espèce adventice dans les cultures

Tableau 12 : espèces cultivées en Franche-Comté et ses marges à chaque période préhistorique et historique. Seule la présence ou l'absence de l'espèce à la période considérée est indiquée. Les références sont les mêmes que celles utilisées pour déterminer la présence des espèces des milieux cultivés (cf. annexe 5).

Remarquons que les enregistrements paléobotaniques des espèces proviennent essentiellement de sites archéologiques et de données carpologiques (cf. annexe 5). Comme en palynologie, les limites de la carpologie archéologique sont nombreuses. Sans détailler ici les causes des problèmes de représentativité des échantillons carpologiques, on peut en résumer les grandes lignes ainsi :

– d’une part, les restes végétaux sont fragiles et leurs conditions de dépôt (en milieu sec ou humide) ainsi que la nature du sédiment génèrent de grandes différences de fossilisation et de conservation ;

– d’autre part, l’action de l’homme sur les végétaux (différentes préparations et consommations), associée aux modes d’échantillonnage et d’identification, sont autant de paramètres pouvant modifier la composition de ces assemblages et l’interprétation des données (Marinval, 1999 ; Bouby, 2000).

Nous nous contenterons de l’image partielle de cette végétation locale que nous offrent ces résultats pour essayer d’en tirer quelques renseignements.

Statut	Espèces
Indigène	<i>Aphanes arvensis</i> , <i>Atriplex prostrata</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Erophila verna</i> , <i>Galium aparine</i> , <i>Mentha arvensis</i> , <i>Polygonum persicaria</i> , <i>Stellaria media</i> , <i>Trifolium arvense</i> , <i>Valerianella locusta</i> , <i>Vicia hirsuta</i> , <i>Vicia tetrasperma</i> , <i>Viola tricolor</i> .
Archéophyte	<i>Aethusa cynapium</i> , <i>Agrostemma githago</i> , <i>Apera spicata-venti</i> , <i>Atriplex patula</i> , <i>Camelina sativa</i> , <i>Capsella bursa-pastoris</i> , <i>Chenopodium polyspermum</i> , <i>Euphorbia exigua</i> , <i>Fallopia convolvulus</i> , <i>Papaver argemone</i> , <i>Polygonum aviculare</i> , <i>Silene gallica</i> , <i>Solanum nigrum</i> , <i>Sonchus asper</i> , <i>Valerianella dentata</i> .

Tableau 13: espèces indigènes et archéophytes de notre cortège de plantes compagnes des cultures trouvées dans des sites néolithiques (cf. annexe 5a et 5b).

Parmi les quelques espèces trouvées avec les plantes cultivées, certaines sont courantes et peu spécialisées (par exemple : *Galium aparine*, *Stellaria media*), d’autres se trouvent aussi dans des habitats non-anthropisés (clairières, forêts : *Vicia hirsuta*, *V. tetrasperma*, bords de rivières : *Mentha arvensis*, *Polygonum persicaria*). On trouve même très régulièrement des espèces aujourd’hui plus spécifiquement rudérales (voire forestières), par exemple *Lapsana communis* et *Galeopsis tetrahit*.

Ces plantes sont de bonnes indicatrices d’un système agraire tel qu’il a été décrit où le travail du sol devait être peu intensif. Il est probable que l’utilisation de simples bâtons à sillons et d’outils aratoires peu élaborés a été la règle pendant la majeure partie du Néolithique (Lundström-Baudais, 1986 ; Jacomet *et alii*, 1989 etc.).

Les archéophytes

Parmi les 106 archéophytes, une quinzaine (soit 14,2%, tableau 14) arrivent dès le Néolithique (la liste des espèces se trouve dans la tableau 13). L'identification de la période d'introduction n'a pas été possible pour chaque archéophyte (cf. tableau 14). Celles pour qui les données paléobotaniques ne nous permettent pas de proposer une période d'introduction sont relativement peu nombreuses (35 espèces, soit 33% du total) et des causes probables de leur absence des enregistrements archéobotaniques sont proposées dans l'annexe 5a (colonne « commentaires »).

Période	Durée	Nombre d'espèces	%
Néolithique	5500–2200 av. J.-C.	15	14,2
Age du Bronze	2200–725 av. J.-C.	27	25,5
Age du Fer	750–52 av. J.-C.	16	15,1
Période gallo-romaine	I ^{er} siècle–500 ap. J.-C.	4	3,8
Moyen Âge	500–1500 ap. J.-C.	9	8,5
Pas de données disponibles		35	33
Total		106	100

Tableau 14 : période d'introduction probable des 106 archéophytes des milieux cultivés (d'après les données paléobotaniques compilées en annexe 5a).

Dès le Néolithique moyen, quelques espèces typiques des cultures d'hiver (*Valerianella dentata*) et de printemps (*Aethusa cynapium*, *Fallopia convolvulus*, etc.) apparaissent ainsi que des espèces indifférentes à large spectre de milieux de vie qui confirment, là encore, le faible travail du sol (le laiteron rude, *Sonchus asper*, la capselle bourse-à-pasteur, *Capsella bursa-pastoris* etc.).

Cette dichotomie entre cultures d'hiver et de printemps devient plus marquée à partir du Néolithique final qui voit l'arrivée de nouvelles espèces typiques des cultures d'hiver (*Agrostemma githago*, *Silene gallica*, *Papaver argemone*, *Apera spicata-venti*) et de printemps (*Euphorbia exigua*). D'ailleurs l'augmentation significative des espèces accompagnant les cultures d'hiver a été mise en évidence en Suisse (Jacomet *et alii*, 1989 ; Brombacher, 1995) et dans la région (Lundström-Baudais, 1986).

Malgré tout, la quantité d'archéophytes présentes au Néolithique reste relativement faible dans notre région. Christoph Brombacher fait le même constat pour la Suisse : « Dans

l'ensemble, le pourcentage de plantes étrangères à notre flore, arrivées anciennement dans nos régions, en même temps que les céréales (=archéophytes) est encore faible au Néolithique. » (Brombacher, 1995, p. 90).

Evolution de la végétation anthropique des lieux incultes et des friches

Les espèces indigènes

Comme dans les milieux cultivés, en principe toutes les espèces indigènes sont susceptibles de coloniser les nouveaux espaces défrichés par l'homme au cours du Néolithique : abords de maisons, zones de passages, clairières ouvertes pour la culture puis abandonnées etc.

Parmi ces 175 espèces, 73 ont été trouvées dans des sites dès le Néolithique (cf. annexe 5b, soit 41,7%). Notons que nous ne disposons pas d'enregistrements fossiles pour seulement 62 de ces espèces (soit 35,4%).

Une grande part de ces 73 espèces (environ 70%) est typique des stades de friches avancés et nitrophiles (*Artemisieta vulgaris*, 30,1%) et surtout des ourlets nitrophiles (*Aegopodium podagrariae* et *Alliarion petiolatae*, 39,8%). Même si l'image, obtenue par le biais des analyses carpologiques, de la végétation environnant ces sites n'est que partielle, les caractéristiques des espèces présentes concordent plutôt bien avec l'idée d'une végétation rudérale dont la composition est très influencée par sa proximité avec l'espace forestier. La mise en jachère prolongée d'une part importante des territoires exploités par l'homme a favorisé ces espèces pérennes typiques de zones de friches pluriannuelles.

Parmi ces espèces, certaines ont été probablement favorisées pour la cueillette ; l'exemple le plus emblématique est celui du Coqueret (*Physalis alkekengi*) retrouvé en abondance dans de nombreux sites dont celui de Chalain (Schaal, 2004).

Les archéophytes

Parmi les 70 archéophytes, une quinzaine (soit 20%, tableau 15) arrivent dès le Néolithique. Comme dans les lieux cultivés, l'identification de la période d'introduction n'a pas été possible pour chaque archéophyte (31,4% du total, tableau 15).

On y trouve des espèces ubiquistes des lieux anthropisés (également présentes dans les lieux cultivés) : *Capsella bursa-pastoris*, *Chenopodium polyspermum*, *Euphorbia exigua*, *Polygonum aviculare*, *Solanum nigrum*...

Période	Durée	Nombre d'espèces	%
Néolithique	5500–2200 av. J.-C.	14	20
Age du Bronze	2200–725 av. J.-C.	15	21,4
Age du Fer	750–52 av. J.-C.	12	17,1
Période gallo-romaine	I ^{er} siècle–500 ap. J.-C.	0	0
Moyen Âge	500–1500 ap. J.-C.	7	10
Pas de données disponibles		22	31,4
Total		70	100

Tableau 15 : période d'introduction probable des 106 archéophytes des milieux rudéraux (d'après les données paléobotaniques compilées en annexe 5a).

D'autres, plus spécifiques, sont arrivées avec les hommes et leur présence a pu être tolérée voire favorisée pour la cueillette à cause de leurs différentes propriétés. C'est le cas de la bardane officinale (*Arctium lappa*) légume et plante médicinale, de la jusquiame noire (*Hyoscyamus niger*) plante médicinale aux fortes propriétés psychotropes, de la grande mauve (*Malva sylvestris*) légume, plante médicinale et tinctoriale, et de la verveine officinale (*Verbena officinalis*) tisane et plante médicinale.

IV.1.1.2. L'âge du Bronze (2200–725 av. J.-C.)

L'âge du Bronze est une période caractérisée par de nombreuses fluctuations climatiques qui influent sur les occupations humaines et leur localisation. Les cultures et habitats du Bronze ancien (2200–1700 av. J.-C.) sont assez mal connus sur le territoire comtois. Le nombre de sites archéologiques augmente pour la période suivante (pendant la transition avec le Bronze moyen vers 1750–1600 av. J.-C.). On y trouve des habitats en grottes et autour des lacs (à Pontarlier par exemple, Gauthier, 2001).

Le Bronze moyen correspond à une période de refroidissement qui s'installe entre 1550 et 1350 av. J.-C. environ. La rareté des vestiges archéologiques pour cette époque peut être liée à une chute démographique (l'abandon des villages littoraux est par exemple attesté). Dès 1350 av. J.-C., le climat se réchauffe, surtout dans la seconde partie du Bronze final (1200–810 av. J.-C.) entraînant probablement de nouvelles occupations des rives dues à un abaissement prononcé du niveau des lacs (Magny *et alii*, 1998). Pour cette période ce sont surtout les habitats groupés dans les vallées alluviales de plaines et le long des plateaux qui se

développent (Walter *et alii*, 2006) ; et plus particulièrement les zones de Lons-le-Saunier et Salins-les-Bains pour l'exploitation des sources salées (Gauthier, 2001). Les grottes restent fréquentées (sûrement pendant les périodes d'insécurité), comme la Grotte des planches par exemple (Pétrequin, 1990).

Evolution de la végétation « adventice » des cultures

Les cultures de céréales, légumineuses et oléagineuses déjà connues au Néolithique se poursuivent à l'âge du Bronze, la prépondérance des différentes espèces variant selon les époques et les sites (cf. Jacomet, 1998a ; Martin, 2001).

Cette période voit surtout l'apparition de nouvelles espèces qui viennent enrichir le spectre des plantes cultivées (principalement à partir du Bronze final, cf. tableau 12). Ce sont, pour les céréales, l'épeautre (*Triticum spelta*) et les millets (le millet commun, *Panicum milliaceum* et le millet des oiseaux, *Setaria italica*) qui viennent s'ajouter à la liste. La caméline cultivée (*Camelina sativa*), espèce oléagineuse déjà connue au Néolithique, a sûrement été domestiquée et cultivée à partir des formes adventices présentes dans les cultures de lin et de céréales (Jacquat, 1989 ; Zohary & Hopf, 2000). Chez les légumineuses, ce sont les lentilles (*Lens culinaris*) et la fève (*Vicia faba*) qui font leur apparition.

Le seigle (*Secale cereale*), la gesse cultivée (*Lathyrus sativus*), le chou sauvage (*Brassica rapa*) et l'ers (*Vicia ervilia*) apparaissent sporadiquement dans certains sites et sont plutôt considérés comme des contaminants d'autres cultures. Le seigle est très vraisemblablement une adventice des cultures de céréales (cf. Jacomet, 1998a, pp. 156-158 ; Gauthier, 2001, pp. 214). La gesse, trouvée en très faible quantité à Varois-et-Chaignot (Côte-d'Or, Wiethold, com. pers.) est sûrement adventice dans les cultures d'autres légumineuses (lentille, fève ou pois). Le chou sauvage, adventice des cultures sarclées, est probablement récolté pour en extraire de l'huile, mais sa culture reste très hypothétique pour l'âge du Bronze (Jacquat, 1989 ; Martin, 2001). Le cas de l'ers est un peu différent. Originaire de Méditerranée orientale, cette espèce a probablement été disséminée en Europe centrale dès le Néolithique comme adventice tolérée de la lentille. Ses apparitions deviennent plus fréquentes à partir de l'âge du Bronze, ce qui peut indiquer un début de culture seule ou en mélange avec la lentille. L'ers est la légumineuse la plus fréquente dans les sites de Bourgogne du Bronze final (Wiethold, 1998) et du premier âge du Fer (Labeaune & Wiethold, 2006), contrairement à la Suisse où elle ne fait que de faibles apparitions. Ce sont les conditions climatiques favorables de la plaine de Bourgogne qui permettent cette culture. Est-elle alors également

cultivée dans les zones basses de notre région ? Il n'y en a qu'une seule preuve archéologique, à Chargey-les-Gray (Wiethold, 1998).

Le développement de zones d'habitats de longue durée et l'augmentation de la population dans certaines zones (surtout au Bronze final) semblent s'accompagner d'une généralisation d'un système de culture à jachères courtes et probablement pâturées (cf. Jacquat, 1989 ; Jacomet, 1998b, p. 168) et l'araire représente l'innovation technologique la plus importante de cette période.

Les espèces indigènes

Une dizaine d'espèces s'ajoutent à celles déjà présentes au Néolithique (cf. annexe 5b). La multiplication des cultures d'hiver et de printemps profite à certaines d'entre elles : *Arrhenatherum elatius*, *Lathyrus hirsutus* dans les premières, *Convolvulus arvensis*, *Galeopsis ladanum*, *Galeopsis segetum*, *Teucrium botrys* dans les secondes. D'autres relativement indifférentes au type et à la saison de culture sont aussi relevées dans certains sites : *Juncus bufonius*, *Ranunculus sardous* etc.

Les archéophytes

Ce ne sont pas moins de 27 nouvelles espèces étrangères (soit 25,5%, tableau 14 et annexe 5a) qui apparaissent à l'âge du Bronze. La majorité d'entre elles a été retrouvée dans des sites du Bronze final, plus nombreux et plus riches en informations paléobotaniques que les sites plus anciens de cette période.

Le spectre des adventices typiques des cultures de céréales d'hiver (comme l'épeautre) s'enrichit de diverses espèces : *Avena fatua*, *Bromus arvensis*, *Bromus secalinus*, *Bupleurum rotundifolium*, *Caucalis platycarpus*, *Centaurea cyanus*, *Myosotis arvensis*, *Papaver rhoeas*, etc. ainsi que d'espèces de petites tailles (5 à 30 cm) : *Sherardia arvensis*, *Ajuga chamaepitys*, *Scleranthus annuus*, *Valerianella rimosa*. La présence de ces dernières laisse à penser à une coupe basse des céréales lors des récoltes (Jacquat, 1989), à la main ou au moyen de faucilles en bronze qui sont attestées depuis au moins le Bronze moyen (Jacomet, 1998a).

D'autres espèces, typiques des nombreuses cultures de printemps (millets, légumineuses), arrivent en même temps que ces nouvelles cultures : *Anagallis arvensis*, *Echinochloa crus-galli*, *Kickxia spuria*, *Setaria pumila*, *Setaria viridis*, *Setaria verticillata*, *Stachys annua*.

L'augmentation de la palette des espèces cultivées à la fin de l'âge du Bronze s'accompagne logiquement d'un enrichissement important du spectre des adventices

étrangères (c'est la période pour laquelle on a le plus de nouvelles apparitions d'espèces, tableau 14). La présence de ces nombreuses espèces originaires de la Méditerranée orientale et de ses marges (*Bromus secalinus*, *Vicia ervilia* etc.) est un bon indicateur du développement des contacts avec les mondes méditerranéens.

Evolution de la végétation anthropique des lieux incultes et des friches

Les défrichements, plus nombreux qu'au Néolithique, sont suffisamment importants pour être perçus par les analyses polliniques. E. Gauthier (2001) met en évidence une accélération de ces défrichements dans les zones d'exploitation des sources salées (Grozon par exemple) et dans les vallées de basse altitude pendant le Bronze final.

Les espèces indigènes

Les 21 espèces indigènes (annexe 5b) supplémentaires qui sont présentes dans les analyses paléobotaniques de l'âge du Bronze ne nous apportent pas d'informations particulières sur l'évolution des associations rudérales à cette période.

Les archéophytes

Comme dans les milieux cultivés, l'âge de Bronze est la période pour laquelle nous avons le plus de nouvelles espèces étrangères (15 espèces, soit 21,4%, voir tableau 15 et annexe 5a).

Parmi ces quinze espèces, huit se trouvent préférentiellement dans les premiers stades de friches, de décombres, dans les bordures de champs etc. (elles appartiennent au *Sisymbrium officinalis*, tels *Chenopodium hybridum*, *Hordeum murinum*, *Sisymbrium officinale*, *Urtica urens*...).

L'apparition en nombre d'espèces typiques des friches annuelles est un argument supplémentaire qui plaide pour l'existence de cultures à jachères courtes. Ces espèces ont profité de ces milieux régulièrement perturbés pour s'installer et ont pu être ainsi parfois récoltées avec la plante cultivée.

D'autres sont, encore une fois, sûrement favorisées par l'homme aux abords des habitations pour leurs diverses propriétés : la grande ciguë (*Conium maculatum*) espèce fortement toxique, le lamier blanc (*Lamium album*) qui peut se consommer comme légume et à des propriétés médicinales, la cataire (*Nepeta cataria*) etc.

IV.1.1.3. L'âge du Fer (750–52 av. J.-C.)

Une forte détérioration climatique caractérise le passage de la fin de l'âge du Bronze au début de l'âge du Fer. Elle marque le début d'une longue phase de refroidissement (Gauthier, 2001). Le climat devient plus froid et plus humide.

Le peuplement pendant le premier âge du Fer (Halstatt : 750–450 av. J.-C.) est assez bien connu pour la région. Il se concentre autour des zones alluviales, en plaine et sur le premier plateau ; l'occupation du deuxième plateau reste épisodique (la Chaux-d'Arlier) et la haute-chaîne semble déserte. Et si l'habitat rural demeure assez mal connu pour cette période, on peut, en se basant sur l'exemple de régions proches, imaginer des habitats groupés, ouverts, implantés préférentiellement dans les basses terrasses des vallées alluviales (Gauthier, 2001). Les échanges avec les zones méditerranéennes par l'axe nord-sud (sillon rhodanien) et l'axe est-ouest (de l'Etrurie à la Saône) se multiplient pendant cette période (Walter *et alii*, 2006).

Le deuxième âge du Fer (La Tène : 450–52 av. J.-C.) est par contre moins bien documenté. Là encore, les sites de plaines restent les plus occupés, la population se fixe le long des axes de communications et à Besançon par exemple ; les échanges avec les pays méditerranéens s'intensifient (Walter *et alii*, 2006). La comparaison avec des régions voisines autorise à penser que la pression humaine s'amplifie surtout grâce à l'amélioration des pratiques agricoles et l'amélioration climatique qui s'amorce dès le I^{er} siècle av. J.-C. (Gauthier, 2001).

Evolution de la végétation « adventice » des cultures

Le spectre des plantes cultivées à l'âge du Fer reste très proche de celui de l'âge du Bronze (tableau 12). La seule innovation marquante est l'apparition de la culture d'avoine (*Avena sativa*) à partir du second âge du Fer (Jacomet & Jacquat, 1999).

La présence de *Vicia sativa* s.l.²² est attestée dans certains sites de Côte-d'Or (Wiethold, com. pers.). Le problème se pose ici de savoir s'il s'agit de la forme cultivée (vesce cultivée, *Vicia sativa* subsp. *sativa*) ou de la forme adventice (vesce noire, *Vicia sativa* subsp. *nigra*). La forme cultivée est, elle, attestée dès la fin de l'âge du Fer en France septentrionale (Matterne, 2000).

²² «s.l.» signifie *sensu lato*.

La spécialisation des zones cultivées dans tel ou tel type de cultures est plus ou moins importante selon les sites et les régions. Nous pouvons, sur ce point, nous référer à l'étude de l'agriculture durant l'âge du Fer en France septentrionale de V. Matherne (2000) ou à l'étude de Labeaune & Wiethold (2006) dans le Dijonnais.

A priori l'alternance de cultures d'hiver, de printemps et de courtes périodes de jachères est toujours la règle. L'imposante quantité de « mauvaises herbes » retrouvées dans des silos de cette période est un indice qui permet de penser que la mise en culture des champs est quasi permanente et que l'on pratique des amendements. L'utilisation des fumures est d'ailleurs clairement attestée pour cette période (Jacomet, 1999 ; Matherne, 2000).

L'âge du Fer se caractérise aussi par une amélioration des techniques et outils agricoles. Le fer, métal nouveau, a en effet permis le développement d'outils plus performants, à la fois pour le labour (arares) et la récolte (faucilles et faux) (Jacomet, 1999 ; Matherne, 2000).

Remarquons aussi que, dès cette époque, on peut avoir des sites de productions agricoles différents des sites de consommations. Les échanges avec les régions proches ou lointaines s'intensifient (Jacomet & Jacquat, 1999 ; Matherne 2000). Il faut donc envisager que certaines preuves archéologiques de la présence d'une espèce puissent correspondre à des importations et non à de nouvelles espèces en cours de naturalisation.

Les archéophytes

Les moissons de l'âge du Fer s'enrichissent de 16 nouvelles archéophytes (tableau 14 et annexe 5a). Ces espèces se retrouvent principalement dans le spectre des espèces typiques des cultures d'hiver : *Adonis aestivalis*, *Anthemis cotula*, *Anthemis arvensis*, *Lithospermum arvense*, *Neslia paniculata*, *Orlaya grandiflora* et *Torilis arvensis*. Parmi les autres, on peut noter la présence d'espèces qui poussent indifféremment dans les cultures d'hiver ou de printemps mais qui sont surtout favorisées par l'apport de nutriments. Ce sont des espèces eutrophiles (*Fumaria officinalis*, *Lamium purpureum* et *Sonchus oleraceus*) probablement favorisées par le développement des fumures.

Certaines sont probablement introduites avec des semences importées des régions méditerranéennes. Cette hypothèse a été attestée pour l'orlaya à grandes fleurs à l'âge du fer et à la période gallo-romaine (Wiethold, 1998, 2002a ; Matherne, 2000).

Evolution de la végétation anthropique des lieux incultes et des friches

Les archéophytes

Une douzaine d'espèces s'ajoutent à celles précédemment introduites (tableau 15).

Encore une fois, parmi ces archéophytes de nombreuses espèces ont pu être favorisées pour leur différentes propriétés : la moutarde noire (*Brassica nigra*) comme légume ou condiment, la lampourde glouteron (*Xanthium strumarium*) comme plante médicinale et tinctoriale, les résédas jaune et jaunâtre (*Reseda lutea* et *R. luteola*) également utilisé pour leurs propriétés tinctoriales etc. La culture éventuelle de certaines d'entre elles peut même être envisageable comme dans le cas du fenouil (*Foeniculum vulgare*) comme épice ou condiment (cf. Labeaune & Wiethold, 2006, p. 90).

IV.1.1.4. La période gallo-romaine (I^{er} siècle–500 ap. J.-C.)

A la conquête romaine, les zones habitées de la région sont densément peuplées. Les vestiges archéologiques sont abondants pour toute la période. Le développement, l'épanouissement de cette société romaine sont favorisés par l'amélioration climatique qui se poursuit jusqu'en 250 ap. J.-C. environ. Le territoire est structuré par une vingtaine d'agglomérations et les routes, nombreuses, suivent les principaux couloirs naturels de circulation (Gauthier, 2001). La partie basse du territoire (plaines et premiers plateaux) reste la plus peuplée ; par contre les régions d'altitude semblent toujours pratiquement vides (la haute-chaîne, les plateaux du Doubs etc., voir Gauthier, 2001). Si la romanisation des campagnes est évidente – construction de nombreuses *villae* – l'importance des domaines ruraux reste encore mal connue. Les réseaux routiers et fluviaux (l'axe Rhône-Saône et le Doubs) facilitent encore une fois, les nombreux échanges avec le monde méditerranéen (Walter *et alii*, 2006).

Evolution de la végétation « adventice » des cultures

La culture de la vesce et la gesse cultivée (*Vicia sativa* subsp. *sativa* et *Lathyrus sativus*) est définitivement attestée pour cette période (tableau 12, au moins en France septentrionale pour la dernière). Le seigle reste encore sûrement une adventice des cultures de céréales (Gauthier, 2001, Wiethold, com. pers.)

L'importance des diverses cultures et espèces varie évidemment au sein de la période (voir Mattered, 2000 pour la France septentrionale ; Jacomet & Mermod, 2002 pour la Suisse). Les sites ayant livré des résultats archéobotaniques pour la région sont malheureusement inexistantes. L'économie régionale, pour l'ensemble de la période, est fondée sur l'élevage, la culture céréalière et également la culture du lin à Besançon (Walter *et alii*, 2006).

Les archéophytes

Quatre occurrences d'espèces nouvelles pour cette période sont enregistrées dans des sites de Côte-d'Or (tableau 14 et annexe 5a).

Ces espèces toutes d'origine méditerranéenne viennent s'ajouter aux précédentes : ce sont la vacaire (*Vaccaria hispanica*), l'ivraie (*Lolium temulentum*), la renoncule des champs (*Ranunculus arvensis*) et le chrysanthème des moissons (*Glebionis segetum*). Ces espèces sont probablement introduites avec des semences importées des régions méditerranéennes. Certaines se retrouvent ainsi en limite de leur aire de répartition et ne se maintiennent que difficilement. En effet, si on regarde leur abondance au cours du XIX^e siècle, on constate qu'elles sont toujours restées rares (c'est le cas du chrysanthème des moissons). Certaines même n'ont jamais réussi leur naturalisation et ne se sont maintenues qu'au stade d'espèce accidentelle, c'est par exemple le cas du myagre perfolié (*Myagrum perfoliatum*) qui est enregistré dès l'époque romaine (Wiethold, com. pers. ; Jacomet *et alii*, 2003) mais ne fera au XIX^e siècle que des apparitions fugaces dans le sud-ouest de la région (annexe 6a et 6c).

Evolution de la végétation anthropique des lieux incultes et des friches

Aucune nouvelle archéophyte n'est enregistrée pour cette période (tableau 15). La carence en données disponibles en est sûrement l'explication.

L'intensification des échanges avec les zones méditerranéennes a à coup sûr favorisé l'arrivée de nouvelles espèces, notamment des épices ou condiments probablement cultivés à cette époque et qui ont pu s'échapper et se naturaliser dans le voisinage des installations humaines (ou d'autres tolérées pour leurs propriétés). C'est le cas probable de *Foeniculum vulgare*, *Chelidonium majus* etc. implantés dès la période gallo-romaine dans la région.

IV.1.1.5. Le Moyen Âge (500–1500 ap. J.-C.)

La période de migration des tribus germaniques (principalement les Alamans, Burgondes et Francs) qui dure de la fin de la période gallo-romaine (III^e siècle ap. J.-C.) jusqu'au VII^e siècle ap. J.-C. entraîne un recul des activités anthropiques attesté dans la région mais aussi en Suisse et en Allemagne (Gauthier, 2001).

Au Haut Moyen Âge (V^e–X^e siècle ap. J.-C.) la Franche-Comté est traversée par ces invasions de populations qui, à terme, viennent s'ajouter à celle, d'origine gallo-romaine, déjà présente. L'augmentation de la population est sûrement plus importante dans les zones de plaines. Les villes et villages se développent et un parcellaire (souvent concentrique) se met en place à leurs périphéries. Le haut Jura est partiellement colonisé (implantations monastiques) dès cette période mais il reste encore certainement peu peuplé (Gauthier, 2001 ; Walter *et alii*, 2006).

Le « beau Moyen Âge »²³ (X^e–XIII^e siècle ap. J.-C.) est une période de croissance économique et de prospérité concomitante avec une phase d'amélioration climatique. Les comtés de Bourgogne et de Montbéliard sont rattachés à l'Empire, cela a pour conséquence le développement d'un vaste territoire agricole. A partir des zones déjà colonisées l'emprise humaine s'intensifie dans le haut Jura (surtout sur le deuxième plateau) au dépend des forêts (Gauthier, 2001 ; Walter *et alii*, 2006). Pendant cette période la région est traversée par les voies du commerce international. Entre les deux foyers très dynamiques des Flandres et d'Italie, se développent des routes commerciales maritimes (Rhin-Saône) et terrestres (par Pontarlier, Besançon ou Salins) importantes (Walter *et alii*, 2006).

Au Bas Moyen Âge (XIII^e–XV^e siècle ap. J.-C.) les conflits armés, la Guerre de Cent ans et les épidémies de peste noire sont particulièrement meurtriers et s'accompagnent d'un début de période de refroidissement (Petit Age Glaciaire). La dépression économique et démographique s'accompagne d'une déprise agricole dans certaines parties de la région (surtout dans le haut Jura) alors que d'autres restent prospères (notamment autour de l'exploitation des sources salées).

²³ Suivant l'expression de Georges Duby.

Evolution de la végétation « adventice » des cultures

Aux espèces cultivées de la période gallo-romaine s'ajoutent ici celles, avérées, du seigle (*Secale cereale*) et du chanvre (*Cannabis sativa*) dès le Haut Moyen Âge (Gauthier, 2001). Le chanvre est déjà présent à la période gallo-romaine (Matterne, 2000 ; Wiethold, com. pers.) mais sa culture n'est pas certaine pour la région avant le Moyen Âge (tableau 12).

Parmi les légumineuses, la luzerne (*Medicago sativa*), cultivée pour le fourrage, apparaît dès le X^e siècle à Mulhouse (Lundström-Baudais & Guild, 1997). Il est possible qu'aux céréales et légumineuses s'ajoute un certain nombre de légumes et plantes aromatiques mais les découvertes faites par l'archéobotanique sont relativement rares (Brombacher & Kühn, 2005).

La charrue est une des innovations techniques de cette période. La polyculture à base céréalière se développe et certains secteurs se spécialisent (développement des vignobles par exemple, Gauthier, 2001 ; Walter *et alii*, 2006). C'est alors que l'on voit apparaître l'assolement triennal sous sa forme classique (alternance de deux années de cultures et d'une année de jachère), assolement qui n'est formellement attesté qu'à partir du milieu du XIII^e siècle (Duby, 1962).

Les archéophytes

Neuf nouvelles espèces viennent s'ajouter aux précédentes (soit 7,1%, tableau 14). Elles enrichissent un cortège d'espèces adventices des cultures déjà bien fourni : certaines sont typiques des cultures d'hiver (*Legousia speculum-veneris*, *Melampyrum arvense*, *Silene noctiflora*, *Galium tricornerutum*, *Viola arvensis*), d'autres des cultures de printemps (*Digitaria sanguinalis*, *Mercurialis annua*).

Evolution de la végétation anthropique des lieux incultes et des friches

Les archéophytes

Comme pour la période précédente les arrivées d'espèces sont peu nombreuses. Seules sept nouvelles espèces apparaissent (tableau 15, annexe 5a) dont la luzerne qui s'est sûrement naturalisée très rapidement après les premières mises en cultures (Prost, 2000), la mercuriale que l'on trouve aussi bien dans les cultures qu'au pied des murs etc. Notons aussi l'arrivée de la chicorée (*Cichorium intybus*) et du pourprier (*Portulaca oleracea*) qui sont consommés comme légumes.

IV.1.1.6. Les nouvelles espèces de la période moderne et contemporaine (du XVI^e siècle à nos jours)

L'essor agricole commencé au Moyen Âge se maintient à partir du XVI^e siècle et ne cessera pas jusqu'au début du XIX^e siècle où il atteint son apogée. La population s'accroît et l'emprise de l'homme sur son environnement suit un rythme identique (accélération des défrichements). A partir du milieu du XIX^e siècle, la population amorce un lent déclin démographique principalement marqué dans les zones rurales et en Haute-Saône. Le progrès des transports (routes, chemins de fer) commence à provoquer l'abandon des zones de cultures les moins rentables et le repli des céréales vers les vallées (Walter *et alii*, 2006). Les grandes crises agricoles qui marquent la fin du XIX^e siècle signent la fin de la polyculture, des petites exploitations et d'un fonctionnement autarcique et archaïque. Au début du XX^e siècle, l'adaptation à ces conditions nouvelles s'accompagne de la mise en place de zones spécialisées. C'est principalement l'élevage de vaches laitières pour la fabrication fromagère (comté dans le Jura et emmental en Haute-Saône) qui se développe. A l'origine dans les régions hautes du Jura, cet élevage laitier essaime dans la quasi-totalité de la Franche-Comté et ce succès ne se démentira pas (92% du territoire agricole est occupé par des prairies en 1970). A côté de cet élevage, se développent en plaine quelques zones de grandes cultures : cultures maraîchères en bord de Saône, cultures céréalières dans le Finage. Il demeure également quelques îlots de polycultures : en Bresse et dans les Vosges comtoises.

Si les années 1950 voient le retour d'un certain essor démographique, il reste surtout concentré dans les villes. L'économie agricole reste orientée vers l'élevage et, si dans les zones les plus productives les exploitations se modernisent et s'agrandissent, la déprise agricole est partout ailleurs très marquée (Walter *et alii*, 2006).

Evolution de la végétation « adventice » des cultures

Grâce à l'étude des flores anciennes, les nombreuses espèces cultivées au XIX^e siècle sont bien connues. On s'appuiera ici particulièrement sur deux références : celle de Philibert **Babey** (1845) pour l'agriculture dans le Jura et celle de Ferdinand **Renauld** (1873) pour l'agriculture en Haute-Saône.

On trouve en Franche-Comté de la plaine à la haute chaîne (cf. carte annexe 1) :

- dans les zones de plaines à dominante calcaire (environ < à 500 m) : toutes les céréales, du sarrasin mais surtout du blé (peu de seigle) et du maïs, des oléagineuses (navette, colza), des plantes textiles (le chanvre), des espèces fourragères (trèfles, luzerne, sainfoin), beaucoup de légumineuses, cultivées pour leur graines (vesces, gesse, haricot, lentille), des légumes (betteraves, carottes, navets, pommes de terre) ainsi que de la vigne et de nombreux fruitiers ;

– dans les zones de plaines siliceuses (principalement en Haute-Saône) : seigle, avoine, orge, sarrasin, chanvre, carottes, navets, pommes de terre, gesse, trèfle. En revanche, peu de blé, pas de vigne, de sainfoin, ni de maïs, pas ou peu de luzerne. On plante le cerisier pour le kirsch et divers arbres fruitiers (sauf le pêcher et l'abricotier qui sont rares) ;

– dans la région moyenne : en plus des produits de la haute région, on cultive le blé d'automne (quelquefois mêlé d'un peu de seigle), le pois, la fève, mais aussi la vesce commune ou pesette, le colza, la rave, la cameline, la navette d'hiver et le chou, et, dans quelques vallons abrités, une variété de maïs appelé petit-turquie ou quarantain. On y sème aussi le sainfoin, la luzerne et le trèfle ;

– dans la haute région : on cultive un très petit nombre de végétaux destinés aux besoins de l'homme ou à ceux des animaux. L'avoine, l'orge, la pomme-de-terre, le lin, le chanvre et les plantes potagères sont les plus communes. Dans les lieux les plus chauds, on peut trouver la culture du seigle et de plantes légumineuses tels le pois, la lentille et la vesce.

La croissance agricole commence surtout au début du XVII^e siècle avec le perfectionnement des techniques de culture, avec, en particulier, la généralisation des charrues lourdes. La diversification des cultures atteint ici son maximum et les introductions et les essais sont nombreux. Cependant les cultures nouvelles arrivent relativement tard, sauf aux environs de Montbéliard où l'on cultive la pomme de terre dès 1745 et où se développent les prairies artificielles et l'usage des engrais (Walter *et alii*, 2006, p. 153). Le maïs, possiblement cultivé dès le XVI^e siècle en Allemagne (Rösch, 1998), est absent de la région à cette période (et notamment en Bresse) ou c'est encore « le millet qui en tenait l'emploi » (Febvre, 1970, p. 29). Au fur et à mesure, apparaissent aussi le sarrasin (*Fagopyrum esculentum*), le sainfoin (*Onobrychis viciifolia*), le colza (*Brassica napus*), de nombreuses espèces de trèfles pour le fourrage : trèfle renversé (*Trifolium resupinatum*), trèfle incarnat (*T. incarnatum*), trèfle à tige creuse (*Trifolium suaveolens*) etc. On cultive également abondamment de nombreux légumes

sous différentes variétés (pour de plus amples détails voir l'article « L'histoire des légumes cultivés en France » de M. Chauvet, 2001).

Une vingtaine de néophytes apparaissent au cours de cette période (annexe 6a et 6c). Mais il nous est difficile de dater, à partir des données disponibles, les introductions antérieures à 1758. L'histoire précise de certaines espèces est cependant bien connue telle la vergerette du Canada (*Conyza canadensis*), signalée en 1655 au jardin botanique de Blois, qui devient commune dès le XIX^e siècle dans notre région. *Muscari neglectum* est introduite par Jean Bauhin au jardin botanique de Montbéliard au milieu du XVI^e siècle et elle est déjà signalée comme naturalisée en 1761. Beaucoup d'espèces sont signalées comme arrivant au début du XIX^e siècle avec les semences de luzerne provenant du midi (*Anchusa italica*, *Hirschfeldia incana*, *Centaurea solstitialis*, *Ammi majus*).

D'autres encore sont arrivées très récemment comme *Panicum capillare* et *Panicum dichotomiflorum* introduites en 1990-2000 et déjà très largement répandues.

Evolution de la végétation anthropique des lieux incultes et des friches

Comme on l'a vu précédemment, les espèces qui arrivent du Nouveau monde dominant parmi les néophytes. 44 nouvelles espèces apparaissent au cours de cette période (annexe 6b et 6c).

Les modalités d'introduction sont diverses (Pyšek *et alii*, 2002). Une grande partie des espèces proviennent d'importations volontaires : pour la culture en prairie artificielle (*Galega officinalis*) – dans les jardins où elles étaient cultivées pour leurs propriétés médicinales ou aromatiques comme la bourrache officinale (*Borago officinalis*), la mélisse (*Melissa officinalis*), la menthe en grappe (*Mentha spicata*), la stramoine (*Datura stramonium*) etc. – pour l'ornement tels l'oursin à tête ronde (*Echinops sphaerocephalus*), la vergerette annuelle (*Erigeron annuus*), le solidage du Canada (*Solidago canadensis*).

D'autres sont souvent introduites involontairement. La région se trouve entre 1870 et 1945 sur le passage des armées pendant les trois guerres. Des exemples de ce cas ont déjà été donnés (III.3.3.2.). On pense ainsi aux espèces semées avec graines des prairies artificielles (*Xanthium spinosum*), à celles propagées par les grands travaux (*Lepidium draba*) ou par la navigation (sur le Doubs, par exemple *Euphorbia esula*).

IV.1.1.7 Synthèse : l'enrichissement continu de la flore des milieux anthropisés du Néolithique à nos jours

Comme l'a établi la partie précédente, l'enrichissement floristique des milieux anthropisés semble avoir atteint son apogée à l'aube du XX^e siècle.

Le flux d'espèces migrantes qui arrivent dans la région est continu du Néolithique à nos jours (figure 27). Mais l'image que nous offre cette figure de l'évolution de la biodiversité au cours du temps n'est que l'addition des conservations successives. En effet, les 152 archéophytes qui appartiennent à notre flore ne sont que la partie émergée de l'iceberg et nous ne savons rien des échecs qui ont eu lieu au fil du temps. Ces résultats nous permettent tout de même dégager plusieurs tendances (figure 27) :

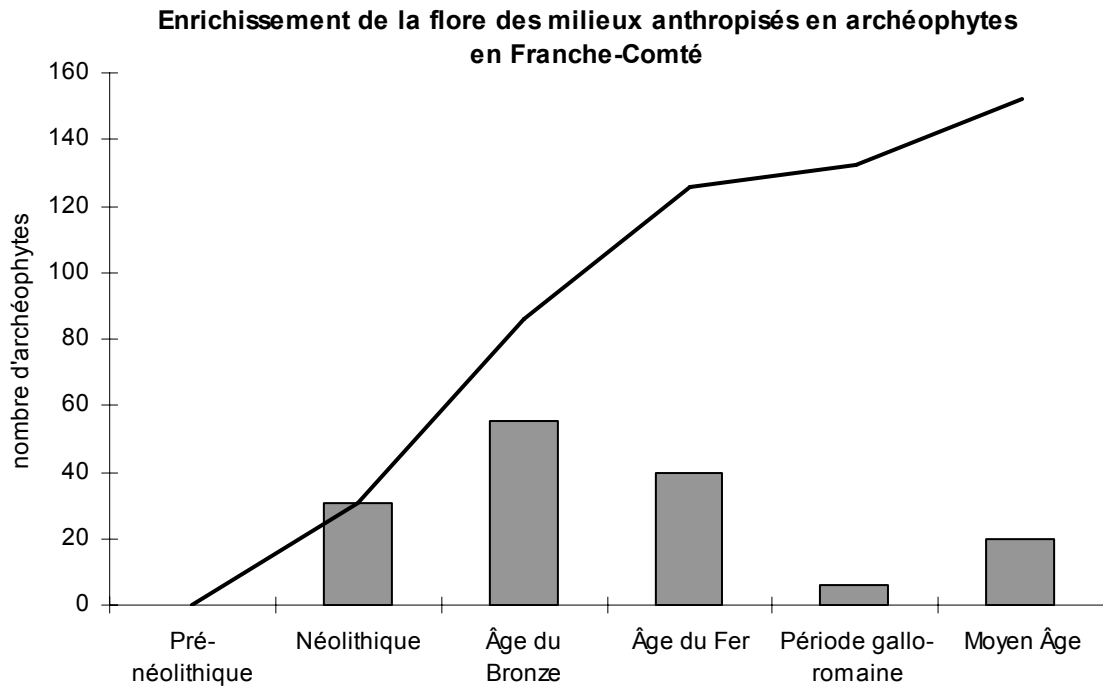


Figure 27 : enrichissement de la flore des milieux anthropisés (lieux cultivés et rudéraux confondus) en archéophytes du Néolithique au XV^e siècle. Les limites chronologiques des périodes sont identiques à celles du tableau 14. Remarque : le nombre d'archéophytes apparaissant à chaque période a été recalculé sur la base des 99 espèces pour lesquelles des données sont disponibles et extrapolées au nombre total d'archéophytes (soit 152 espèces). Voir les tableaux 14 et 15 pour connaître le nombre d'espèces véritablement présentes à chaque période.

– tout d'abord, la plus importante période d'immigration correspond au Néolithique et à l'âge du Bronze. Au cours de ces deux périodes, 56,6% des 99 archéophytes arrivent dans notre région (99 est le nombre d'espèces pour lesquelles des données sont disponibles sur la période d'introduction probable). Cet enrichissement marque un pic à l'âge du Bronze et

particulièrement au Bronze final (1350–810 av. J.-C.) : 36,4% des archéophytes arrivent à cette période. Comme on l'a vu, l'augmentation simultanée de la pression démographique, du spectre des espèces cultivées et des échanges avec des civilisations plus méridionales est sûrement à l'origine de cette grande diversification du spectre des espèces dans les lieux anthropisés ;

– ensuite, si cette tendance se maintient au cours de l'âge du Fer, la période gallo-romaine correspond à un net ralentissement des nouvelles arrivées et la reprise n'est que timide pendant le Moyen Âge.

Nous avons choisi de comparer cette évolution à celle d'autres pays d'Europe pour lesquels le même type de données est disponible. La République Tchèque se révèle, encore une fois, remplir ces conditions. La figure 28 est adaptée d'une étude de Pyšek *et alii* parue en 2003b (voir la fig. 3, p. 122). Notons que ces données prennent en compte l'ensemble des archéophytes et non pas uniquement celles qui vivent dans les milieux anthropisés. On peut aussi s'appuyer sur l'étude de M. Rösch (1998) qui étudie l'évolution des espèces cultivées et des adventices dans le sud-ouest de l'Allemagne.

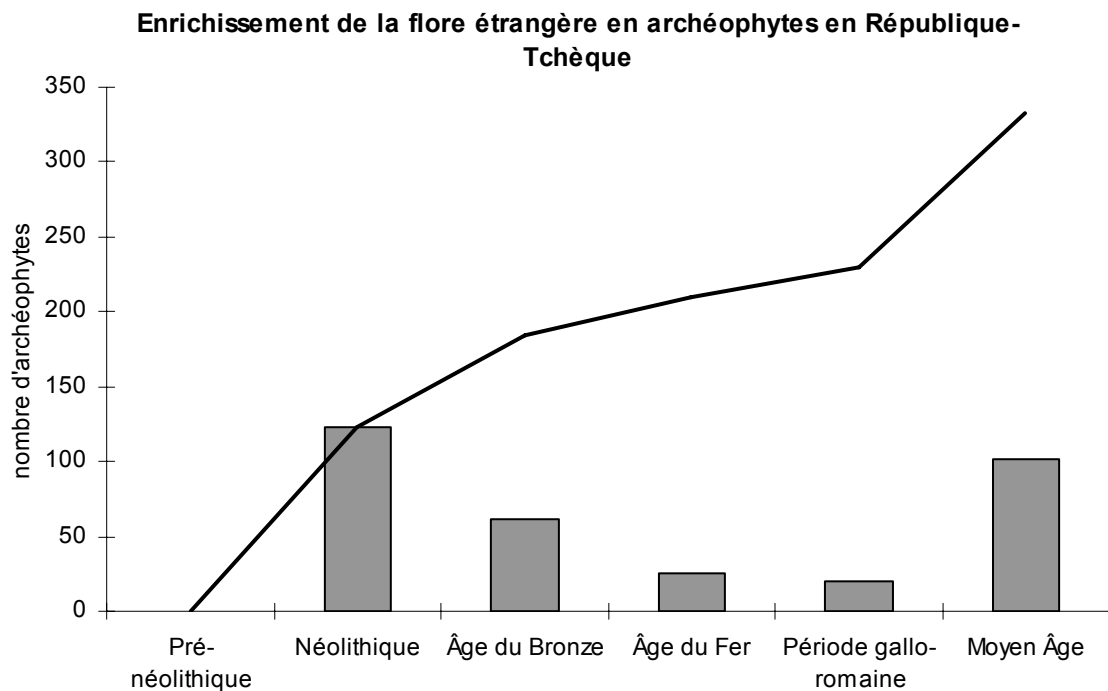


Figure 28 : enrichissement de l'ensemble de la flore de la République Tchèque en archéophytes du Néolithique au XV^e siècle. Les limites chronologiques des périodes sont les suivantes : Néolithique 5300-2200 av. J.-C., Age du Bronze : 2200-750 av. J.-C., Age du Fer : 750-0, Période gallo-romaine : 0-550 ap. J.-C., Moyen Âge : 550-1500 ap. J.-C. Remarque : le nombre d'archéophytes apparaissant à chaque période a été recalculé sur la base des 137 espèces pour lesquelles des données sont disponibles et extrapolées au nombre total d'archéophytes (soit 332 espèces).

Les tendances dégagées par les auteurs sont assez proches des nôtres. En République Tchèque, un premier pic d'immigration a lieu au Néolithique et correspond à la période où les défrichements y sont les plus importants. (cf. Pyšek *et alii*, 2003a, p. 123). A la différence de la région Franche-Comté, un second pic est enregistré pendant la période médiévale.

En Allemagne, (cf. Rösch, 1998, fig. 7, p. 118) la majorité des nouvelles espèces²⁴ arrivent à la fin du Néolithique et les arrivées pendant la période gallo-romaine et le début du Moyen Âge sont beaucoup plus importantes que dans notre région.

A l'aune de ces deux études, notre région semble souffrir d'un déficit d'arrivée d'archéophytes pendant la période gallo-romaine et le Moyen Âge. Ce décalage est sans doute la conséquence du faible *corpus* de données disponibles pour ces périodes. En effet, les données collectées (annexe 5) proviennent, pour la période gallo-romaine exclusivement de quelques sites de Côte-d'Or et pour le Moyen Âge exclusivement des quelques études réalisées par Karen Lundström-Baudais (à Besançon, Mulhouse et au lac de Paladru) ou Julian Wiethold (à Preny). Les investigations pour cette période sont aussi assez faibles dans les régions limitrophes (Lundström-Baudais & Guild, 1997 ; Brombacher & Kühn, 2005, p. 229 pour la Suisse).

IV.1.2. Bilan des apparitions, disparitions, raréfactions et maintien des espèces dans les lieux anthropisés de la région à l'aube du XXI^e siècle

L'utilisation de référentiels actuels comme outils au service de la reconstitution des environnements passés se base, on l'a dit, sur l'hypothèse que les flores fossiles sont comparables aux flores actuelles. L'étude des changements intervenus dans la composition floristique des milieux anthropisés depuis le XIX^e siècle devrait nous permettre de confirmer ou non cette hypothèse, voire d'y apporter quelques nuances.

Pour estimer ces changements de la flore des lieux cultivés et rudéraux, nous nous appuyons sur les flores publiées entre 1845 et 2000 (annexe 6). Nous déterminons quatre catégories de variation de la fréquence sur la base des données disponibles. Etant donné les imprécisions liées à l'appréciation de fréquences propre à chaque auteur, nous considérerons

²⁴ Remarque : M. Rösch range dans sa catégorie « nouvelles espèces » toutes les espèces nouvellement arrivées qui se développent dans les champs à une période donnée i.e. à la fois les apophytes et les espèces étrangères (les archéophytes). Il faut donc soustraire les apophytes pour se faire une idée des arrivées d'archéophytes à chaque période.

que pour être significatif l'amplitude de tout changement doit porter sur au moins deux classes de fréquence.

Les quatre catégories sont les suivantes :

- les espèces stables dont la fréquence n'a pas changée depuis 1845 ;
- les espèces en régression (dont la fréquence a significativement diminuée) ;
- les espèces en progression (dont la fréquence a significativement augmentée) ;
- les espèces disparues depuis 1845.

IV.1.2.1. Changements intervenus dans la flore des champs cultivés

L'évolution de la flore des milieux cultivés depuis 1845 est synthétisée dans la figure 29. Si plus de la moitié des espèces (57,3%) se maintient à un niveau identique depuis un siècle et demi, ce sont tout de même 40% des espèces qui soit ont déjà disparu soit sont près de l'être. Les espèces en progression (c'est-à-dire des espèces invasives, cf. II.2. pour la définition) sont, elles, largement minoritaires (2,7%). Voir l'annexe 6a et 6c pour plus de détails.

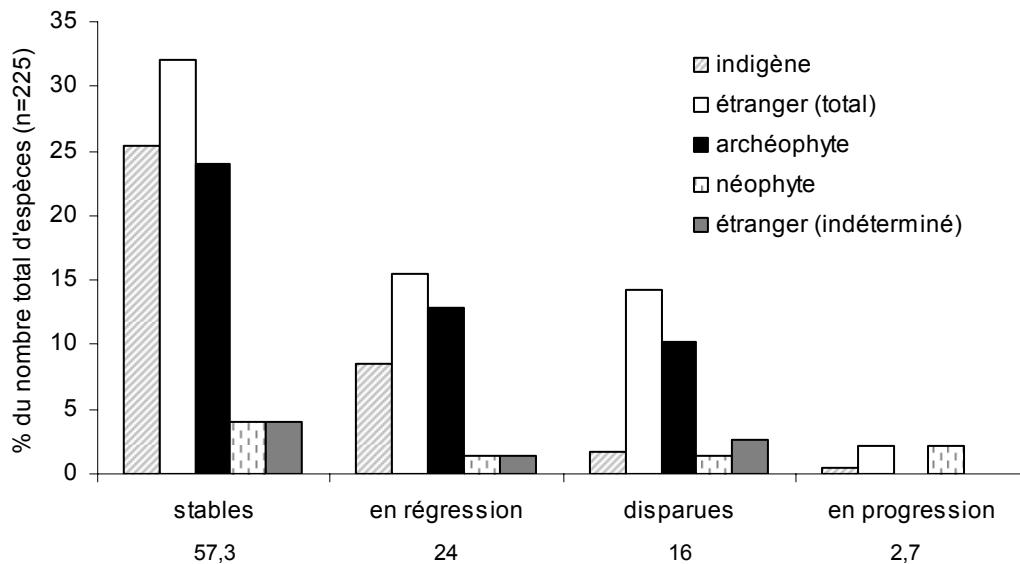


Figure 29 : espèces stables, en régression, disparues et en progression au sein de la flore des lieux cultivés exprimées selon le statut des espèces. Les catégories sont classées selon leur contribution décroissante à l'ensemble de la flore des milieux cultivés (cette contribution en pourcentage est indiquée sous le nom de chaque catégorie).

La répartition des espèces dans chaque catégorie est significativement différente selon le statut des espèces (archéophytes). (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 39,36$; $df = 9$; $P < 0,001$).

Selon le statut des espèces, l'évolution de la fréquence est significativement différente (cf. G-test, figure 29). C'est tout juste la moitié des archéophytes (50,9%) qui se maintient

aujourd'hui à des fréquences semblables à celles du XIX^e siècle. Les autres ont disparu (21,7%, voir le tableau 16 pour la liste des espèces) ou sont en régression (27,4%). Les étrangères dont la période d'introduction n'a pu être déterminée ont une répartition proche de celles des archéophytes ; les espèces disparues sont aussi indiquées dans le tableau 16.

Les espèces indigènes sont mieux loties : 70,4% d'entre elles sont stables, 23,5% régressent et seulement 4,9% ont disparu (tableau 16) et une espèce est en progression depuis le milieu des années 1970 (*Medicago arabica*).

65% des néophytes sont stables ou progressent. Quelques unes qui avaient toujours été rares ou très rares ont disparu (15%, tableau 16).

Espèces disparues	
archéophytes	<i>Adonis aestivalis</i> , <i>Adonis annua</i> , <i>Adonis flammea</i> , <i>Agrostemma githago</i> , <i>Asperula arvensis</i> , <i>Bupleurum rotundifolium</i> , <i>Bromus secalinus</i> , <i>Camelina alyssum</i> , <i>Camelina sativa</i> , <i>Caucalis platycarpus</i> , <i>Glebionis segetum</i> , <i>Legousia hybrida</i> , <i>Lolium temulentum</i> , <i>Lolium remotum</i> , <i>Neslia paniculata</i> , <i>Polycnemum arvense</i> , <i>Silene gallica</i> , <i>Silene noctiflora</i> , <i>Turgenia latifolia</i> , <i>Vaccaria hispanica</i> , <i>Vicia ervilia</i> , <i>Vicia villosa</i> subsp. <i>varia</i>
indigènes	<i>Coincya cheiranthos</i> subsp. <i>cheiranthos</i> , <i>Gagea pratensis</i> , <i>Galeopsis ladanum</i> , <i>Spergularia segetalis</i>
étrangères (indéterminées)	<i>Conringia orientalis</i> , <i>Iberis pinnata</i> , <i>Lathyrus cicera</i> , <i>Linum trigynum</i> , <i>Medicago tuberculata</i> , <i>Myagrum perfoliatum</i>
néophytes	<i>Centaurea solstitialis</i> , <i>Lathyrus angulatus</i> , <i>Lolium rigidum</i>

Tableau 16 : espèces de la flore des champs cultivés disparues depuis 1845.

L'appauvrissement progressif de la flore des champs cultivés est attesté depuis le milieu du XX^e siècle dans une grande partie des pays d'Europe. Les causes et conséquences de cette régression ont été largement étudiées au Danemark, en Belgique, au Royaume-Uni et en France (Andreasen *et alii*, 1996 ; Meerts, 1997 ; Sutcliffe & Kay, 2000 ; Jauzein, 2001b et Collin *et alii*, 2002).

Ce déclin trouve son origine dans l'intensification des pratiques culturales qui s'est particulièrement accrue depuis la fin de la seconde guerre mondiale. Les principales transformations sont les suivantes : l'utilisation massive d'herbicides, les changements dans le travail du sol (dus à la mécanisation), dans la rotation des cultures (rotation simplifiée), dans l'époque de semis des céréales (les semis hivernaux deviennent largement minoritaires), la disparition de la diversité des terroirs (les amendements massifs induisent par exemple la disparition des terres pauvres et acides qui abritaient un cortège particulier d'espèces etc.) et

enfin les problèmes de remembrement de l'espace agricole (Jauzein, 2001b ; Robinson & Sutherland, 2002).

Les archéophytes, qui appartiennent aux groupements typiques des adventices des cultures céréalières (*Caucalidion lappulae*, *Scleranthion annui* et *Lolio remotae*–*Linion usitatissimi*) sont les plus touchées par la généralisation de ces pratiques (Pyšek *et alii*, 2005). Leur forte spécialisation et leur faible pouvoir de compétition (cf. tableau 9) en font les premières victimes.

Les plus spécifiques d'entre elles, incapables de trouver des habitats de substitution, ont disparu depuis longtemps. C'est le cas par exemple du cortège d'espèces typiques des cultures de lin (appelées *linicoles*) déjà absentes, pour la plupart, des flores du XIX^e siècle (la culture du lin étant réduite à cette époque aux champs de la montagne dans la région les Bouchoux-les-Molunes). Si on y rencontrait encore de façon sporadique *Camelina alyssum* subsp. *alyssum* et *Lolium remotum*, *Cuscuta epilinum* avait, elle, déjà disparu de la région alors qu'on la trouvait dans les cultures de lin du Néolithique et du Bronze final (Baudais *et alii*, 1997 ; Jacquat, 1988).

Parmi les archéophytes qui ont beaucoup régressé depuis le XIX^e siècle, nombreuses sont celles dont les populations sont dans un état critique et presque la moitié d'entre elles sont au bord de l'extinction (par exemple : *Orlaya grandiflora*, *Scandix pecten-veneris*, *Anthemis cotula* etc.).

Dans les alliances précitées, les archéophytes ne sont pas les seules espèces à se raréfier, une part non négligeable d'espèces indigènes (presque un quart) est aussi en régression et cela majoritairement dans le *Scleranthion annui*. La déprise agricole importante dans certaines parties de la région est pour beaucoup dans ce recul. Les terres les moins fertiles et les moins faciles d'accès sont progressivement abandonnées et la flore typique de ces lieux, majoritairement d'affinité atlantique (cf. III.2.), est en passe de disparaître : *Arnosseris minima* (Brun, 2005), *Holosteum umbellatum*, *Galeopsis segetum*, *Logfia arvensis*, *Logfia minima*, *Myosurus minimus*, *Odontites vernus* subsp. *vernus*...

IV.1.2.2. Changements intervenus dans la flore rudérale

L'évolution de la flore rudérale depuis 1845 est synthétisée dans la figure 30. Ici une large majorité des espèces montre une relative stabilité (86,8%), les autres progressent ou régressent. Surtout aucune disparition d'espèces n'est encore aujourd'hui à signaler. Voir l'annexe 6b et 6c pour plus de détails.

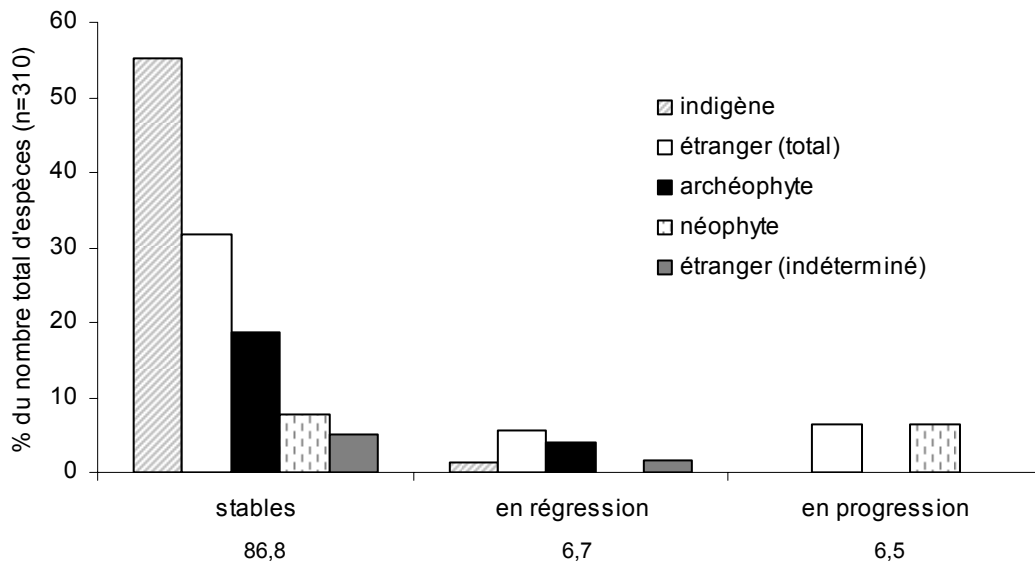


Figure 30 : espèces stables, en régression et progression au sein de la flore rudérale exprimées selon le statut des espèces. Les catégories sont classées selon leur contribution décroissante à l'ensemble de la flore rudérale (cette contribution en pourcentage est indiquée sous le nom de chaque catégorie).

La répartition des espèces dans chaque catégorie est significativement différente selon le statut des espèces (archéophytes...) (Un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 113,06$; $df = 6$; $P < 0,001$).

Chez ces espèces, selon leur statut, l'évolution de la fréquence est significativement différente (cf. G-test, figure 30). Les archéophytes et étrangères indéterminées sont majoritaires parmi les espèces qui régressent (respectivement 17,1 et 23,8% du total des espèces de chaque statut). *A contrario* 97,7% des espèces indigènes se maintiennent, quelques-unes seulement étant en voie de régression (tableau 17). Et enfin, presque la moitié (45,4%) des néophytes ont vu leur fréquence progresser depuis un siècle et demi.

La modification par l'homme des modes de gestion de ses lieux de vie est la principale cause de régression dans les lieux rudéraux. La diminution constante des surfaces de friches et des terrains vagues, la raréfaction de certains habitats rudéraux (dépotoirs, décombres, chemins non goudronnés), l'urbanisation croissante aux abords des villes et des villages sont les principales conséquences de ces mutations (Delarze *et alii*, 1998 ; Pyšek *et alii*, 2004a).

Espèces en voie de régression	
archéophytes	<i>Chenopodium hybridum</i> , <i>Chenopodium polyspermum</i> , <i>Chenopodium urbicum</i> , <i>Chenopodium vulvaria</i> , <i>Conium maculatum</i> , <i>Hyoscyamus niger</i> , <i>Lepidium squamatum</i> , <i>Malva neglecta</i> , <i>Malva sylvestris</i> , <i>Tanacetum parthenium</i> , <i>Xanthium strumarium</i> , <i>Urtica urens</i>
indigènes	<i>Cynoglossum officinale</i> , <i>Rumex pulcher</i> , <i>Physalis alkekengi</i> , <i>Stachys germanica</i>
étrangères (indéterminées)	<i>Centaurea calcitrapa</i> , <i>Falcaria vulgaris</i> , <i>Leonurus cardiaca</i> , <i>Parietaria officinalis</i> , <i>Veronica polita</i>

Tableau 17 : espèces rudérales en voie de régression depuis 1845.

Les premières espèces touchées appartiennent à la végétation nitrophile qui se développe sur les sols engraisés par l'homme, et ces espèces tolérées, voire favorisées par l'homme pendant des millénaires, sont aujourd'hui négligées et tendent à disparaître. Parmi ces dernières, on trouve évidemment une majorité d'archéophytes : les chénopodes (*Chenopodium hybridum*, *C. vulvaria*), la grande ciguë (*Conium maculatum*), les mauves (*Malva neglecta* et *Malva sylvestris*), la lampourde (*Xanthium strumarium*) etc., mais aussi quelques espèces indigènes comme le physalis (*Physalis alkekengi*).

Les secondes sont les espèces des groupes les plus thermophiles de la végétation rudérale comme l'*Onopordion acanthii*, avec la centaurée chausse-trappe (*Centaurea calcitrapa*), l'épiaire d'Allemagne (*Stachys germanica*), le cynoglosse officinale (*Cynoglossum officinale*) et le chénopode des villages (*Chenopodium urbicum*).

IV.1.2.3. Implications pratiques des changements observés

Le développement qui précède en mettant en avant les modifications importantes subies par la flore des lieux cultivés, 81,3% de conservation des espèces (dont 57,3% d'espèces déterminées comme stables), implique le choix d'un terrain d'étude spécifique (espaces exploités de manière traditionnelle, hors des zones de grandes cultures) pour pouvoir utiliser légitimement les référentiels actuels.

Pour la flore rudérale, la meilleure conservation des cortèges floristiques (93,5%) rend moins contraignant, ou du moins moins restrictif, le choix du terrain d'expérience. Plusieurs critères, dont l'énoncé sera donné et justifié au chapitre 2, peuvent entrer en ligne de compte.

IV.2. Perceptions et implications de ces évolutions dans les enregistrements paléobotaniques

IV.2.1. Un mot sur l'intérêt de la détermination de ces évolutions pour les études carpologiques

La carpologie archéologique cherche à déterminer les systèmes de cultures, les types de sols exploités, le traitement des récoltes... afin de révéler les pratiques agraires des sociétés humaines passées. Ces recherches reposent essentiellement sur l'étude des assemblages de « semences de mauvaises herbes ». L'interprétation de ces données se fonde sur l'utilisation des propriétés écologiques actuelles de ces espèces. Les carpologues ont évidemment à l'esprit qu'« il faut se garder d'un comparatisme trop rigide entre ensembles archéologiques et données actuelles. Les groupements de mauvaises herbes tout particulièrement, mais aussi les autres communautés végétales, ont évolué avec le temps. » (Bouby, 2000). La détermination du statut des espèces et de leurs spécificités vis-à-vis d'une culture ou de pratiques particulières (type de labours, amendements...) peut permettre d'appréhender ces évolutions floristiques et d'envisager ainsi l'évolution des communautés végétales au cours du temps. Ainsi comme l'appelle de ses vœux L. Bouby (2000), ces travaux offrent la possibilité « (...) de compléter et d'affiner les modèles de référence ».

IV.2.2. Evolution de l'image pollinique des milieux anthropisés et détermination des marqueurs « forts » de l'anthropisation

La palynologie s'applique à la reconstitution de la dynamique de la végétation et à la connaissance de l'évolution de l'impact de l'homme sur le couvert végétal (défrichement, mises en cultures...). Pour reconstituer les végétations anciennes, il est impératif de connaître parfaitement la production et la dispersion des grains de pollen et des spores de végétaux actuels c'est-à-dire l'image pollinique des milieux anthropisés.

Il est nécessaire de poser les principes et limites de la méthode palynologique pour comprendre la démarche de reconstitution de la végétation ancienne. Celle-ci est fondée sur trois hypothèses (Reille, 1990) :

- la pluie pollinique représente fidèlement la végétation ;

– les conditions de dépôt et de conservation des spores et des grains de pollen ne modifient pas l'image de la pluie pollinique ;

– le prélèvement des échantillons, l'extraction, le comptage et la détermination des spores et grains de pollen restituent fidèlement l'image de la pluie pollinique.

L'analyse des séquences polliniques, provenant de sites naturels ou archéologiques, permet de retracer une histoire assez précise de la végétation et de détecter les conséquences de son anthropisation.

Avant d'étudier plus en avant la relation entre la flore actuelle des milieux anthropisés et sa pluie pollinique²⁵, on peut d'ores et déjà avancer quelques pistes de réflexions sur la définition et la reconnaissance de marqueurs et assemblages polliniques spécifiques de l'anthropisation.

Comme la flore, l'image pollinique des milieux anthropisés a varié au fur et à mesure de l'enrichissement de ces milieux. Est-ce que le niveau de détermination pollinique peut permettre de percevoir cet enrichissement continu en espèces étrangères ? Peut-on différencier des marqueurs liés spécifiquement aux espèces indigènes et étrangères ? Et peut-on ainsi identifier des marqueurs « forts » au sein des types polliniques représentatifs de ces milieux ? Enfin, est-ce que l'étude de la pluie pollinique actuelle peut permettre d'identifier ces marqueurs malgré les raréfactions et disparitions constatées ? Telles sont les principales interrogations qui guideront notre réflexion.

Le niveau de détermination pollinique est très variable : il va de l'identification de certaines espèces ou genre, à la simple reconnaissance de la famille surtout chez les herbacées. Cela implique que plusieurs espèces sont regroupées dans une même famille, un même genre : on parle alors de type pollinique²⁶. Cette limite inhérente à la méthodologie palynologique nous permet de proposer un premier niveau de hiérarchisation des types polliniques représentatifs des lieux anthropisés.

Afin d'éviter les confusions dues aux différents niveaux taxonomiques utilisés, nous avons fait les choix suivants : le terme « taxon » est utilisé pour désigner une unité quelconque de la classification (famille, genre, espèce etc.) ; le terme « espèce » est utilisé

²⁵ Cf. *infra*, chapitre 2.

²⁶ Prenons un exemple simple : les espèces suivante *Aegopodium podagraria*, *Aethusa cynapium* et *Daucus carota* ne se déterminent pas au niveau pollinique, elles sont toutes regroupées dans le type : *Apiaceae*. Les types polliniques portent souvent le nom de l'espèce la plus représentative (par exemple *Sagina apetala*-Type) ou plus simplement le nom du genre ou de la famille (*Geranium*, *Poaceae*).

pour désigner un élément déterminé au niveau floristique et le terme « type pollinique » pour désigner un élément déterminé au niveau pollinique.

La correspondance entre les espèces des lieux cultivés et les types polliniques est donnée en annexe 7a et celle entre les espèces des lieux rudéraux et les types polliniques en annexe 7b.

Incontestablement, les types polliniques dont le niveau de détermination est le plus précis possible (l'espèce ou un type regroupant quelques espèces ou encore le genre) seront les plus intéressants pour permettre l'identification de ces milieux. Les types *Poaceae*, *Brassicaceae* qui représentent chacun une quarantaine d'espèces des lieux cultivés et rudéraux ne peuvent attester à eux seuls la présence de ces habitats. D'autres espèces des mêmes familles aux exigences écologiques différentes et provenant de lieux adjacents peuvent être enregistrées dans la pluie pollinique collectée sans que l'on puisse les distinguer.

Par conséquent seuls les types polliniques qui regroupent des espèces avec un profil écologique le plus restreint possible pourront nous assurer de la présence d'un biotope précis. Et, parmi eux, ceux qui ne rassemblent que des archéophytes apporteront encore un poids supplémentaire à l'identification de ces biotopes. En effet, comme on l'a mis en évidence dans le III.1., c'est parmi ces archéophytes que l'on trouve les espèces les mieux adaptées et les plus spécifiques ; car si quelques unes sont communes aux habitats cultivés et rudéraux, la plupart se limitent toujours à l'un ou à l'autre. De plus, les archéophytes n'ont pas d'habitats naturels proches susceptibles de servir d'habitats de substitution en cas de nécessité. Si des changements durables et défavorables pour certaines espèces interviennent dans un champ cultivé ou une friche, elles sont condamnées à disparaître. C'est cette spécificité qui doit leur conférer un statut particulier au sein des marqueurs polliniques de l'anthropisation.

IV.2.2.1. Image pollinique attendue des lieux cultivés

La totalité de la flore des milieux cultivés est ici théoriquement représentée par 83 types polliniques (parmi lesquels un type « inconnu » regroupe les 6 espèces dont la détermination pollinique n'est pas connue). Parmi ces types, un peu plus d'un tiers n'est composé que d'archéophytes (36,1%, tableau 18), un peu plus d'un quart (28,9%) ne représentent que des espèces indigènes, un autre quart ont une composition mixte (on y trouve à la fois des espèces archéophytes, indigènes etc.). La liste des types polliniques, les espèces qu'ils représentent et la répartition des archéophytes en leur sein est donnée en annexe 7a.

Statuts	Nombre de types polliniques	%
Archéophyte	30	36,1
Indigène	24	28,9
Mixte	22	26,5
Néophyte	5	6
Etranger (indéterminé)	2	2,4
Total	83	100

Tableau 18 : répartition des archéophytes, indigènes... au sein des types polliniques représentatifs de la flore des champs cultivés. La catégorie « mixte » regroupe les types polliniques composés d'espèces aux statuts différents.

Quels sont les nouveaux types polliniques qui arrivent dans le sillage de l'homme et à quelle période ?

Comme on l'a vu, 30 des types polliniques ne représentent que des espèces archéophytes et 5 uniquement des néophytes. Les données récoltées pour les espèces permettent d'estimer, pour certains de ces types polliniques, la période à partir de laquelle on peut escompter les rencontrer dans des analyses polliniques (tableau 19).

Période d'apparition probable	Nombre de types	Types polliniques
Néolithique	7	<i>Agrostemma githago</i> , <i>Fallopia</i> , <i>Papaver argemone</i> , <i>Polygonum aviculare</i> -Type, <i>Silene</i> -Type, <i>Solanum nigrum</i> -Type, <i>Sonchus</i> -Type
Age du Bronze	5	<i>Centaurea cyanus</i> , <i>Chaenorrhinum minus</i> , <i>Kickxia</i> , <i>Papaver rhoeas</i> -Groupe, <i>Scleranthus</i>
Age du Fer	4	<i>Adonis aestivalis</i> -Type, <i>Fumaria</i> , <i>Lithospermum arvense</i> , <i>Spergula arvensis</i>
Période gallo-romaine	2	<i>Ranunculus arvensis</i> -Groupe, <i>Vaccaria hispanica</i>
Moyen Âge	4	<i>Legousia</i> -Type, <i>Melampyrum</i> , <i>Melandrium</i> , <i>Mercurialis annua</i>
Inconnue	8	<i>Aconitum</i> -Groupe, <i>Antirrhinum</i> -Type, <i>Erodium</i> , <i>Heliotropium europaeum</i> -Type, <i>Lycopsis arvensis</i> -Type, <i>Nigella</i> , <i>Polycnemum</i> , <i>Sagina apetala</i> -Type
Période moderne et contemporaine	5	<i>Muscari</i> , <i>Oxalis stricta</i> -Type...

Tableau 19 : les types polliniques attendus de la flore des lieux cultivés composés uniquement d'archéophytes ou de néophytes et leur période d'apparition. La catégorie « inconnue » regroupe les archéophytes dont la période d'introduction n'a pu être estimée.

Succinctement, on peut dire que parmi ces types, un peu plus du tiers ne représente qu'une seule espèce (soit 14 types, annexe 7a, par exemple *Agrostemma githago*, *Chaenorrhinum minus*, *Scleranthus...*); un autre tiers n'est composé que d'un petit nombre d'espèces toutes typiques des lieux cultivés (soit 10 types, annexe 7a, citons par exemple le type *Kickxia* = *Kickxia elatine* et *Kickxia spuria*; *Adonis aestivalis*-Type = *Adonis aestivalis* et *Adonis annua* et *Adonis flammea*).

Quelques uns sont par contre peu exploitables car ils peuvent potentiellement représenter des espèces qui vivent dans d'autres milieux (prairies...), c'est le cas par exemple de *Silene*-Type et *Melandrium*.

D'autres sont potentiellement présents à la fois dans les lieux cultivés et rudéraux : *Aconitum*-Groupe, *Polygonum aviculare*-Type, *Solanum nigrum*-Type et *Sonchus*-Type.

Quels sont les types polliniques les plus spécifiques de la flore des milieux cultivés et quelle chance a-t-on de les rencontrer dans les assemblages polliniques ?

De nombreuses études (Prentice, 1988; Domínguez-Vázquez *et alii*, 2004) ont montré que la composition et la diversité des assemblages polliniques dépend étroitement de la production, la dispersion et la préservation de chaque type pollinique.

Deux caractéristiques peuvent nous permettre d'appréhender en partie ces facteurs et discuter ces problèmes de représentation pollinique :

– le mode de pollinisation de l'espèce. De ce mode dépend étroitement la capacité de dispersion des grains de pollen. La probabilité de retrouver le pollen d'espèces anémogames dans un échantillon pollinique est, en effet, plus importante que celle de trouver des pollens d'espèces entomogames, entomo-autogames, autogames etc (qui sont moins dispersés, voire pas du tout) ;

– la taille des grains de pollen. Plus les grains de pollen sont gros, moins ils iront loin.

La relation entre le mode de pollinisation, la taille des grains de pollen et la présence d'un taxon dans la flore et la pluie pollinique d'un milieu a été mise en évidence dans de nombreuses études (Hjelle, 1997, 1999...).

Le croisement de ces deux types de données dans les tableaux 20, 21, 22 et 23 est un moyen simple de visualiser les chances théoriques que l'on a de rencontrer un taxon dans la pluie pollinique.

Taille des grains de pollen	anémogame	entomogame	entomogame/ autogame	autogame
< à 18 µm			<i>Lithospermum arvense</i>	
18 – 25 µm	<i>Polycnemum</i>	<i>Chaenorrhinum minus</i> , <i>Kickxia</i>	<i>Antirrhinum</i> -Type, <i>Kickxia</i> , <i>Melampyrum</i>	
25 – 40 µm		<i>Heliotropium europaeum</i>	<i>Centaurea cyanus</i> , <i>Fumaria</i> , <i>Legousia</i> - Type, <i>Sagina apetala</i> - Type, <i>Spergula arvensis</i>	<i>Fumaria</i>
35 – 50 µm		<i>Adonis aestivalis</i> - Type, <i>Lycopsis arvensis</i> - Type, <i>Nigella</i> , <i>Vaccaria hispanica</i>	<i>Papaver argemone</i> , <i>Scleranthus</i>	
50 – 75 µm		<i>Agrostemma githago</i> , <i>Ranunculus arvensis</i> - Groupe	<i>Erodium</i>	

Tableau 20 : tableau croisant le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen des types polliniques **ne contenant que des archéophytes et qui sont spécifiques des lieux cultivés**. Les modes de pollinisation proviennent de Julve (1998a) et la taille des grains de pollen de Beug (2004).

Les tableaux 20 et 21 regroupent les types polliniques, composés uniquement d'archéophytes, présents soit exclusivement dans les lieux cultivés, soit plus communément dans les lieux cultivés et rudéraux. La probabilité de rencontrer un type pollinique décroît selon la diagonale « anémogame / < à 18 µm » et « autogame / 50 – 75 µm ». On a par exemple, logiquement, davantage de chance de trouver des pollens de *Polycnemum* que d'*Erodium* dans la pluie pollinique d'un champ cultivé.

Taille des grains de pollen	entomogame/ anémogame	entomogame	autogame
18 – 25 µm	<i>Mercurialis annua</i>		
25 – 40 µm		<i>Aconitum</i> -Groupe, <i>Papaver rhoeas</i> - Groupe	<i>Fallopia</i> , <i>Polygonum aviculare</i> -Type

Tableau 21 : tableau croisant le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen des types polliniques **ne contenant que des archéophytes et qui sont spécifiques des lieux cultivés et rudéraux**. Les modes de pollinisation proviennent de Julve (1998a) et la taille des grains de pollen de Beug (2004).

Les tableaux 22 et 23 présentent les types polliniques composés soit seulement d'espèces indigènes soit d'un mélange de différents statuts. Ils ont comme point commun de

ne représenter que très peu d'espèces et d'être, eux aussi, spécifiques de la flore des lieux cultivés (tableau 22) ou de la flore des lieux cultivés et rudéraux (tableau 23).

Taille des grains de pollen	entomogame	entomogame/ autogame	autogame
18 – 25 µm	Anagallis-Type	<i>Myosotis discolor</i> , <i>Ornithopus</i>	
25 – 40 µm	<i>Arnoseris minima</i> , <i>Odontites</i> -Type, <i>Sinapis</i>		<i>Aphanes arvensis</i> - Type, <i>Valerianella</i>
35 – 50 µm	<i>Thymelaea passerina</i>		
> à 50 µm	<i>Viola tricolor</i> -Type	<i>Gagea</i> -Type, <i>Ornithogalum</i> <i>umbellatum</i> -Type	

Tableau 22 : tableau croisant le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen des types polliniques **contenant soit des espèces indigènes soit des espèces d'origines variées et spécifiques des lieux cultivés**. Les modes de pollinisation proviennent de Julve (1998a) et la taille des grains de pollen de Beug (2004).

Taille des grains de pollen (µm)	anémogame	entomogame	autogame/ anémogame	entomogame/ autogame	autogame/ entomogame	autogame
< à 18		<i>Herniaria glabra</i> -Type				
18 – 25		<i>Euphorbia</i>	Chenopodiaceae/ <i>Amaranthus</i>	<i>Spergularia</i> - Type	Chenopodiaceae/ <i>Amaranthus</i>	
25 – 40	Chenopodiaceae/ <i>Amaranthus</i>	<i>Euphorbia</i> , <i>Solanum nigrum</i> -Type, <i>Galeopsis</i> / <i>Ballota</i> -Groupe		<i>Galeopsis</i> / <i>Ballota</i> -Groupe		
35 – 50		<i>Euphorbia</i> , <i>Sonchus</i> -Type				<i>Persicaria maculosa</i> - Type
> à 50				<i>Convolvulus arvensis</i> -Type		

Tableau 23 : tableau croisant le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen des types polliniques **contenant soit des espèces indigènes soit des espèces d'origines variées et spécifiques des lieux cultivés et rudéraux**. Les modes de pollinisation proviennent de Julve (1998a) et la taille des grains de pollen de Beug (2004).

Nous avons déjà étudié en détail la répartition des modes de pollinisation de la flore des lieux cultivés (cf. III.1.1.4.) et mis en évidence une sur-représentation des espèces autogames dans ces habitats. L'autogamie stricte ou facultative d'une grande part de nos

taxons sous-entend que le pollen produit par la fleur n'est pas (ou peu) libéré dans le milieu extérieur et la probabilité de le retrouver au-delà de quelques mètres autour de sa source est de la sorte très faible et aléatoire.

Les taxons anémogames spécifiques de la flore des lieux cultivés sont quasiment absents, excepté *Polycnemum* qui a malheureusement un pollen de très petite taille (20 µm en moyenne). Ces grains de pollen, comme ceux de *Lithospermum arvense*, *Myosotis discolor*, *Ornithopus*... seront le plus souvent perdus pendant la préparation des échantillons polliniques. En effet, selon les procédures classiques de préparation (Faegri & Iversen, 1989), les échantillons sont filtrés avec des mailles de 20 µm, tous les pollens de taille inférieure ou égale à 20 µm sont donc généralement absents des échantillons polliniques²⁷. Le type Chenopodiaceae/ *Amaranthus* reste de ce fait le seul type anémogame typique des lieux cultivés et rudéraux.

Les taxons entomogames sont, eux, les plus nombreux. Leur présence dans la pluie pollinique est généralement assez aléatoire (Hjelle, 1997). Comme pour les taxons autogames, c'est grâce à l'étude de la pluie pollinique actuelle que nous pourrions déterminer ceux qui sont généralement présents.

Parmi ces types, quels sont ceux qui ne sont plus présents ou sont en régression dans la pluie pollinique actuelle des champs cultivés de la région ?

La régression de la flore des champs cultivés constatée *supra* (IV.1.2.1) n'est pas sans conséquence sur la perception possible de la pluie pollinique actuelle.

Cela a d'abord des conséquences sur la composition qualitative de la pluie pollinique. Sept types polliniques sont représentatifs d'espèces aujourd'hui disparues dans la région (tableau 24), il ne sera donc pas possible de les percevoir dans la pluie pollinique actuelle des lieux cultivés

Ensuite, cela a des incidences quantitatives. En effet, même si la recherche de lieux cultivés les mieux préservés possibles (en dehors des zones de grandes cultures...) permet de rencontrer des taxons aujourd'hui en régression (15 types, tableau 24), seule la présence ou l'absence de ces taxons polliniques pourra être interprétée, leur abondance actuelle (dans la flore et dans la pluie pollinique) ne correspondant pas avec ce qu'elle a pu être par le passé.

²⁷ Remarquons que cette limite n'est pas aussi catégorique car certains échantillons peuvent se préparer selon des procédures simplifiées qui ne nécessitent pas de filtrage. C'est par exemple le cas de la craie lacustre (Richard, com. pers.)

Types polliniques	composés uniquement d'archéophytes	autres
disparus	<i>Adonis aestivalis</i> -Type, <i>Agrostemma githago</i> , <i>Melandrium</i> , <i>Nigella</i> , <i>Silene</i> -Type, <i>Vaccaria hispanica</i>	
composés d'espèces en régression	<i>Antirrhinum</i> -Type, <i>Centaurea cyanus</i> , <i>Heliotropium europaeum</i> -Type, <i>Legousia</i> -Type, <i>Lithospermum arvense</i> , <i>Melampyrum</i> , <i>Papaver argemone</i> , <i>Ranunculus arvensis</i> -Groupe, <i>Sagina apetala</i> -Type, <i>Scleranthus</i> , <i>Spergula arvensis</i>	<i>Aphanes arvensis</i> -Type, <i>Arnoseris minima</i> , <i>Montia fontana</i> , <i>Myosotis discolor</i> , <i>Thymelaeae passerina</i>

Tableau 24 : types polliniques des champs cultivés disparus ou composés d'espèces qui sont en régression. La catégorie « autres » regroupent des types composés soit d'espèces indigènes, soit d'un mélange de différents statuts.

IV.2.2.2. Image pollinique attendue des lieux rudéraux

La flore rudérale est théoriquement représentée par 110 types polliniques (dont 5 espèces dont la détermination pollinique n'est pas connue regroupées sous le terme de type « inconnu »). Parmi ces types, près de la moitié est, logiquement, composée d'espèces indigènes (48,6%, tableau 25) ; seuls 13,8% des types polliniques ne sont composés que d'archéophytes et 10% ne représentent que des néophytes. La liste des types polliniques, les espèces qu'ils représentent et la répartition des archéophytes en leur sein est donnée en annexe 7b.

Statuts	Nombre de types polliniques	%
Archéophyte	16	14,5
Indigène	53	48,2
Mixte	26	23,6
Néophyte	11	10
Etranger (indéterminé)	4	3,6
Total	110	100

Tableau 25 : répartition des archéophytes, indigènes etc. au sein des types polliniques représentatifs de la flore des lieux rudéraux. La catégorie « mixte » regroupe les types polliniques composés d'espèces aux statuts différents.

Quels sont les nouveaux types polliniques qui arrivent dans le sillage de l'homme et à quelle période ?

15 types polliniques représentent uniquement des espèces archéophytes et 11 exclusivement des néophytes. Grâce aux données récoltées pour les espèces, on peut estimer, pour certains de ces types polliniques, la période à partir de laquelle on peut escompter les rencontrer dans des analyses polliniques (tableau 26).

Période d'apparition probable	Nombre de types	Types polliniques
Néolithique	5	<i>Fallopia</i> , <i>Hyoscyamus niger</i> , <i>Malva sylvestris</i> -Type, <i>Polygonum aviculare</i> -Type, <i>Verbena officinalis</i>
Age du Bronze	2	<i>Omphalades</i> -Type, <i>Papaver rhoeas</i> -Groupe
Age du Fer	2	<i>Reseda</i> , <i>Xanthium strumarium</i> -Type
Période gallo-romaine	0	-
Moyen Âge	3	<i>Chelidonium majus</i> , <i>Medicago sativa</i> -Type, <i>Mercurialis annua</i>
Inconnue	3	<i>Echium</i> , <i>Malva neglecta</i> -Type, <i>Marrubium</i>
Période moderne et contemporaine	11	<i>Borago</i> , <i>Datura stramonium</i> , <i>Echinops</i> , <i>Galega officinalis</i> , <i>Oenothera biennis</i> , <i>Oxalis stricta</i> -Type, <i>Parthenocissus</i> , <i>Salvia verticillata</i> , <i>Xanthium spinosum</i> -Type...

Tableau 26 : les types polliniques attendus de la flore rudérale composés uniquement d'archéophytes ou de néophytes et leur période d'apparition. La catégorie « inconnue » regroupe les archéophytes dont la période d'introduction n'a pu être estimée.

Parmi ces 15 types composés uniquement d'archéophytes, la moitié ne représente qu'une seule espèce (9 types, annexe 7b, par exemple *Chelidonium majus*, *Hyoscyamus niger* etc.) et les six autres types ne sont composés que d'un petit nombre d'espèces toutes typiques des lieux rudéraux (annexe 7b, par exemple : *Resesa* = *Reseda lutea* et *Reseda luteola*...).

D'autres, comme on l'a déjà vu, sont potentiellement présents à la fois dans les lieux cultivés et rudéraux : *Papaver rhoeas*-Groupe, *Polygonum aviculare*-Type...

Tous ces types, qu'ils soient archéophytes ou néophytes, sont tous très spécifiques de la flore rudérale.

Quels sont les types polliniques les plus spécifiques de la flore rudérale et quelle chance a-t-on de les rencontrer dans les assemblages polliniques ?

Comme pour la flore des milieux cultivés, le tableau 27 présente la relation entre les modes de pollinisation et la taille des grains de pollen des archéophytes exclusivement présentes dans les lieux rudéraux. Comme précédemment, les chances de rencontrer *Marrubium* dans la pluie pollinique sont plus grandes que celles de rencontrer des pollens de mauves (*Malva neglecta*-Type et *Malva sylvestris*-Type). Les pollens d'*Echium* et d'*Omphalades*-Type (*Myosotis arvensis*) de taille inférieure à 18 µm font partie des types potentiellement perdus au cours de la préparation des échantillons polliniques.

Les types polliniques composés d'archéophytes communes aux lieux cultivés et rudéraux ont, elles, déjà été présentées dans le tableau 21.

Taille des grains de pollen	entomogame	entomogame/ autogame
< à 18 µm	<i>Echium</i>	
18 – 25 µm		<i>Reseda, Verbena officinalis</i>
25 – 40 µm	<i>Marrubium, Xanthium strumarium</i> -Type	<i>Chelidonium majus, Reseda</i>
35 – 50 µm	<i>Hyoscyamus niger</i>	<i>Medicago sativa</i> -Type
> à 75 µm		<i>Malva neglecta</i> -Type, <i>Malva sylvestris</i> -Type

Tableau 27 : tableau croisant le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen des types polliniques **ne contenant que des archéophytes et qui sont spécifiques des lieux rudéraux**. Les modes de pollinisation proviennent de Julve (1998a) et la taille des grains de pollen de Beug (2004).

Le tableau 28 présente les types polliniques composés soit uniquement d'espèces indigènes soit d'un mélange de différents statuts. Ils ont comme point commun de ne représenter que très peu d'espèces et d'être, eux aussi, très spécifiques de la flore rudérale (tableau 28) ou de la flore des lieux cultivés et rudéraux (tableau 23).

Taille des grains de pollen	anémogame	entomogame	entomogame/ autogame	autogame
< à 18 µm	<i>Urtica</i>	<i>Cynoglossum</i> , <i>Lappula</i>		
18 – 25 µm	<i>Artemisia</i> , <i>Urtica</i>	<i>Verbascum</i> , <i>Symphytum</i>	<i>Cuscuta europaea</i> - Type, <i>Linaria</i> -Type	
25 – 40 µm		<i>Lamium album</i> -Type	<i>Verbascum</i>	
35 – 50 µm		<i>Lactuca</i> -Type	<i>Saussurea</i> -Type	<i>Lactuca</i> -Type
50 – 75 µm			<i>Saussurea</i> -Type	
> à 75 µm		<i>Dipsacus/Cephalaria</i> , <i>Lavatera</i> -Type	<i>Dipsacus/Cephalaria</i> , <i>Lavatera</i> -Type	

Tableau 28 : tableau croisant le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen des types polliniques **contenant soit des espèces indigènes soit des espèces d'origines variées et spécifiques des lieux rudéraux**. Les modes de pollinisation proviennent de Julve (1998a) et la taille des grains de pollen de Beug (2004).

Alors qu'ils sont spécifiques de la flore rudérale, le plus souvent on ne rencontrera pas *Cynoglossum*, *Lappula* et une partie des espèces d'*Urtica* (les pariétaires) dont les pollens sont trop petits. *Artemisia* et *Urtica*, seuls taxons anémogames, sont ceux que l'on peut potentiellement rencontrer le plus facilement. *Urtica* représente des espèces qui ont une amplitude écologique assez grande, même si elles sont aujourd'hui plus souvent présentes dans les lieux rudéraux que dans leur biotopes d'origine (cf. III.3.1.2.) : sa présence seules ne peut donc suffire à signer la présence d'activités humaines.

D'autres types peuvent être qualifiés de marqueurs des activités agropastorales de façon générale, c'est-à-dire qu'on les trouvera aussi bien de zones rudérales que dans des prairies grasses pâturées, des prairies fauchées etc. Ils regroupent des espèces aux exigences écologiques moins strictes et qui peuvent par conséquent coloniser des habitats différents. Ils sont présentés dans le tableau 29.

Taille des grains de pollen	anémogame	entomogame/ anémogame	entomogame	entomogame/ autogame
18 – 25 μm	<i>Plantago major/media</i> -Type, <i>Rumex acetosa</i> -Type	<i>Plantago lanceolata</i> -Type		
25 – 40 μm	<i>Rumex acetosa</i> -Type, <i>Rumex obtusifolius</i> -Type	<i>Plantago major/media</i> -Type	<i>Medicago lupulina</i> -Type, <i>Sanguisorba minor</i> , <i>Trifolium repens</i> -Type, <i>Veronica</i> -Type	<i>Veronica</i> -Type
35 – 50 μm			<i>Trifolium pratense</i> -Type	<i>Cirsium</i>

Tableau 29 : tableau croisant le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen des types polliniques **contenant soit des espèces indigènes soit des espèces d'origines variées et qui sont typiques des activités agropastorales**. Les modes de pollinisation proviennent de Julve (1998a) et la taille des grains de pollen de Beug (2004).

D'autres encore seront plus spécifiques des stades de friches avancées dans lesquelles on trouve beaucoup de types aux affinités forestières (tableau 30). Ces taxons signaleront la présence de lisières forestières, le plus souvent d'origine anthropique.

Taille des grains de pollen	Entomogame	Entomogame/ autogame
< à 18 μm	<i>Solanum dulcamara</i>	
18 – 25 μm	<i>Rubus</i>	<i>Geum</i> -Type
35 – 50 μm	<i>Bryonia</i>	<i>Agrimonia</i>
> à 75 μm	<i>Calystegia</i>	

Tableau 30 : tableau croisant le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen des types polliniques **contenant soit des espèces indigènes soit des espèces d'origines variées que l'on trouve majoritairement dans les lisières forestières**. Les modes de pollinisation proviennent de Julve (1998a) et la taille des grains de pollen de Beug (2004).

Parmi ces types, quels sont ceux qui ne sont plus présents ou sont en régression dans la pluie pollinique actuelle des zones rudérales de la région ?

La régression de certaines espèces rudérales, en particulier parmi les archéophytes, a été discutée *supra* (IV.1.2.2.). Le phénomène n'a d'incidence que sur un très petit nombre de types (8 types, tableau 31). Comme dans les milieux cultivés, l'abondance actuelle de ces

types polliniques ne correspond pas à ce qu'elle a pu être par le passé et cette distorsion devra être prise en compte dans les études de la pluie pollinique actuelle.

Types polliniques	composés uniquement d'archéophytes	autres
composés d'espèces en régression	<i>Hyoscyamus niger</i> , <i>Malva neglecta</i> -Type, <i>Malva sylvestris</i> -Type, <i>Xanthium strumarium</i> -Type	<i>Chenopodiaceae/Amaranthus</i> , <i>Cynoglossum</i> , <i>Solanum nigrum</i> -Type, <i>Urtica</i>

Tableau 31 : types polliniques des zones rudérales composés d'espèces qui sont en régression. La catégorie « autres » regroupent des types composés soit d'espèces indigènes, soit d'un mélange de différents statuts. Remarque : chez *Chenopodiaceae/Amaranthus* et *Urtica* une partie seulement des espèces est en voie de régression (quatre chénopodes chez le premier, *Urtica urens* et *Parietaria officinalis* chez le second).

IV.2.2.3. Synthèse

La détermination fine de la présence de milieux cultivés ou rudéraux repose sur très peu de types polliniques car le niveau de détermination ne permet pas, dans la majeure partie des cas, d'avoir une précision suffisante.

Cependant la présence de certains types prend un poids important pour cette détermination ; on peut les caractériser ainsi :

- la perception des milieux cultivés dans la pluie pollinique peut se faire au moyen des types regroupés dans le tableaux 20 et 22 ;
- la perception des milieux rudéraux dans la pluie pollinique peut se faire au moyen des types regroupés dans les tableaux 27 et 28 ;
- la perception des milieux cultivés et rudéraux confondus peut se faire au moyen des types regroupés dans les tableaux 21 et 23 ;
- les types regroupés dans les tableaux 29 et 30 ne peuvent permettre de signaler à eux seuls des activités humaines mais associés à des types des tableaux précédemment cités, ils peuvent apporter des informations supplémentaires et permettre de confirmer des interprétations.

Afin de mieux visualiser les différents types de marqueurs (archéophyte / mixte / indigène) et les milieux dont ils sont spécifiques, nous les avons regroupés sous forme de tableaux de synthèse (tableaux 32a, 32b et 32c).

a			b			
Marqueurs polliniques forts	Lieux cultivés	Lieux rudéraux	Marqueurs polliniques mixtes	Lieux cultivés	Lieux rudéraux	Autres lieux anthropisés
<i>Adonis aestivalis</i> -Type	+		<i>Anagallis</i> -Type	+		
<i>Agrostemma githago</i>	+		<i>Gagea</i> -Type	+		
<i>Antirrhinum</i> -Type	+		<i>Sinapis</i>	+		
<i>Centaurea cyanus</i>	+		<i>Valerianella</i>	+		
<i>Chaenorrhinum minus</i>	+		<i>Viola tricolor</i> -Type	+		
<i>Erodium</i>	+		Chenopodiaceae/ <i>Amaranthus</i>	+	+	
<i>Fumaria</i>	+		<i>Euphorbia</i>	+	+	
<i>Heliotropium europaeum</i>	+		<i>Galeopsis/ Ballota</i> -Groupe	+	+	
<i>Kickxia</i>	+		<i>Geranium</i>	+	+	
<i>Legousia</i> -Type	+		<i>Herniaria glabra</i> -Type	+	+	
<i>Lithospermum arvense</i>	+		<i>Solanum nigrum</i> -Type	+	+	
<i>Lycopsis arvensis</i> -Type	+		<i>Sonchus</i> -Type	+	+	
<i>Melampyrum</i>	+		<i>Rumex obtusifolius</i> -Type	+	+	+
<i>Nigella</i>	+		<i>Veronica</i> -Type	+	+	+
<i>Polycnemum</i>	+		<i>Astragalus</i> -Type		+	
<i>Ranunculus arvensis</i> -Groupe	+		<i>Artemisia</i>		+	
<i>Sagina apetala</i> -Type	+		<i>Lactuca</i> -Type		+	
<i>Scleranthus</i>	+		<i>Lamium album</i> -Type		+	
<i>Spergula arvensis</i>	+		<i>Lappula</i>		+	
<i>Vaccaria hispanica</i>	+		<i>Linaria</i> -Type		+	
<i>Aconitum</i> -Groupe	+	+	<i>Saussurea</i> -Type		+	
<i>Fallopia</i>	+	+	<i>Urtica</i>		+	
<i>Mercurialis annua</i>	+	+				
<i>Papaver rhoeas</i> -Groupe	+	+				
<i>Polygonum aviculare</i> -Type	+	+				
<i>Chelidonium majus</i>		+				
<i>Echium</i>		+				
<i>Hyoscyamus niger</i>		+				
<i>Malva neglecta</i> -Type		+				
<i>Malva sylvestris</i> -Type		+				
<i>Marrubium</i>		+				
<i>Medicago sativa</i> -Type		+				
<i>Reseda</i>		+				
<i>Verbena officinalis</i>		+				
<i>Xanthium strumarium</i> -Type		+				

Tableau 32a et 32b : tableau de synthèse des marqueurs polliniques forts (a) et mixtes (b) de l'anthropisation attendus dans les milieux cultivés, rudéraux et autres milieux anthropisés de la région Franche-Comté. Le « + » indique la présence du type pollinique dans un milieu donné.

c			
Marqueurs polliniques indigènes	Lieux cultivés	Lieux rudéraux	Autres lieux anthropisés
<i>Arnoseris minima</i>	+		
<i>Aphanes arvensis</i> -Type	+		
<i>Odontites</i> -Type	+		
<i>Myosotis discolor</i>	+		
<i>Ornithogalum umbellatum</i> -Type	+		
<i>Ornithopus</i>	+		
<i>Thymelaea passerina</i>	+		
<i>Convolvulus arvensis</i> -Type	+	+	
<i>Persicaria maculosa</i> -Type	+	+	
<i>Spergularia</i> -Type	+	+	
<i>Cirsium</i>	+	+	+
<i>Medicago lupulina</i> -Type	+	+	+
<i>Plantago major/media</i> -Type	+	+	+
<i>Plantago lanceolata</i> -Type	+	+	+
<i>Rumex acetosa</i> -Type	+	+	+
<i>Sanguisorba minor</i>	+	+	+
<i>Trifolium repens</i> -Type	+	+	+
<i>Agrimonia</i>		+	
<i>Bryonia</i>		+	
<i>Calystegia</i>		+	
<i>Cuscuta europaea</i> -Type		+	
<i>Cynoglossum</i>		+	
<i>Dipsacus/ Cephalaria</i>		+	
<i>Geum</i> -Type		+	
<i>Lavatera</i> -Type		+	
<i>Mentha</i> -Type		+	
<i>Rubus</i>		+	
<i>Solanum dulcamara</i>		+	
<i>Symphytum</i>		+	
<i>Verbascum</i>		+	

Tableau 32c : tableau de synthèse des marqueurs polliniques indigènes de l'anthropisation attendus dans les milieux cultivés, rudéraux et autres milieux anthropisés de la région Franche-Comté. Le « + » indique la présence du type pollinique dans un milieu donné. Les espèces que l'on peut également trouver dans des milieux naturels (lisières forestières) sont sur fond gris.

Conclusion partielle : les archéophytes, marqueurs « forts » d'anthropisation

Voici les principaux résultats auxquels notre étude de l'évolution de la végétation anthropique a permis d'aboutir.

L'utilisation de référentiels actuels pour approcher la flore passée est légitime, avec quelques restrictions qu'il faut avoir en tête : avec 81,3% (IV.1.2.1.) de conservation de la végétation des milieux cultivés, il est indispensable de prendre pour terrain d'étude des champs très spécifiques.

Le problème ne possède pas la même acuité pour la flore des milieux rudéraux puisque 93,3% (IV.1.2.2.) de la végétation y est conservée.

On a ensuite mis en évidence l'importance particulière des archéophytes comme marqueurs d'anthropisation. Citons notamment : *Agrostemma githago*, *Centaurea cyanus*, *Chelidonium majus*, *Fallopia*, *Papaver argemone*, *Papaver rhoeas*-Groupe, *Polygonum aviculare*-Type, *Verbena officinalis*...

Mais ces résultats doivent encore se vérifier à partir de nos propres données d'expérience (végétation réelle / pluie pollinique réelle). Ce second temps de l'analyse commandera, avec le même souci de légitimité qu'ici, que l'on établisse d'abord le lien pluie pollinique réelle/pluie pollinique théorique, trop souvent considéré comme *a priori* acquis.

Chapitre 2
Etude floristique et pollinique
des milieux cultivés et rudéraux de Franche-Comté

L'étude de la flore et de la pluie pollinique, qui forme l'objet de ce chapitre, sera menée successivement dans les milieux cultivés puis rudéraux de la région.

Nous explorerons d'abord les relations entre les relevés de végétation et leur image pollinique théorique et réelle afin :

- d'évaluer si le changement de niveau taxonomique de détermination entre la flore et sa pluie pollinique attendue (espèces vs types polliniques) influence la perception des communautés végétales ;

- de déterminer si la pluie pollinique réelle de ces milieux est le fidèle reflet de la pluie pollinique attendue. On pourra ainsi mettre en évidence les facteurs qui influencent la représentativité pollinique.

La prise en compte de ces résultats permettra ainsi, dans un deuxième temps de l'analyse, d'identifier les types polliniques marqueurs de chaque milieu étudié.

I. METHODES ET STRATEGIES D'ETUDE

I.1. Choix des sites et stratégie d'échantillonnage

I.1.1. Acquisition des données floristiques

I.1.1.1. A la recherche des lieux cultivés les mieux préservés

Le territoire franc-comtois est presque pour moitié (44%)²⁸ recouvert par la forêt (deuxième région française pour son taux de boisement), pour un quart par les prairies permanentes (26%) et on compte 19% de terres arables.

La production laitière domine dans la majorité des exploitations franc-comtoises (62%), loin devant les cultures de céréales, d'oléagineux et de fourrage. Depuis les années 1950 (remembrement etc.), les exploitations agricoles sont de moins en moins nombreuses et de plus en plus grandes : la surface moyenne des exploitations est passée de 29 ha en 1979 à

²⁸ Tous les chiffres cités à propos de l'agriculture proviennent du SRSA de Franche-Comté : Service Régional de Statistiques Agricole, recensements agricoles et estimations. Ministère de l'agriculture et de la pêche. Agreste – Statistique agricole annuelle : <http://www.agreste.agriculture.gouv.fr>.

52,8 ha en 2001. Ce sont, évidemment, les plus petites exploitations (moins de 50 ha) qui disparaissent le plus vite (par exemple, 35% d'entre elles ont disparu entre 2000 et 2003).

Parmi les terres utilisées pour l'agriculture, plus de la moitié sont des superficies toujours en herbe et des prairies temporaires ou artificielles (tableau 33 : 69,6% en 2005), le reste se partage entre les cultures de céréales (19,2%), d'oléagineux (4,7%)...

Utilisation du territoire (superficie en hectares)	1980	1990	2000	2005	(2005) %
Superficie agricole utilisée				732 360	100
Terres arables				301 807	41,2
céréales	137 300	123 200	138 600	140 700	19,2
oléagineux	8 100	33 300	37 900	34 400	4,7
cultures fourragères ^a	18 000	22 900	20 300	20 100	2,7
prairies temporaires et artificielles ^b	51 700	58 100	89 200	87 400	11,9
jachères	?	?	?	14 270	1,9
cultures industrielles ^c , légumières et pommes de terre	2 700	1 900	1 800	1 800	0,25
Superficies toujours en herbe	550 800	508 200	434 900	422 800	57,7
Vignes	2 300	2200	2 300	2 300	0,32

Tableau 33 : utilisation du territoire agricole en Franche-Comté (Source : ministère de l'Agriculture et de la Pêche – Agreste Franche-Comté, la statistique agricole, 2005). (a) total choux, racines et tubercules fourragers et fourrages annuels, le maïs fourrage et ensilage constitue 99% de ces cultures fourragères. (b) les prairies temporaires sont semées et maintenues quelques années pour la fauche et la pâture (généralement des mélanges de plusieurs graminées : dactyle, ray grass, pâturin... et légumineuses : trèfle blanc, trèfle violet...). Les prairies artificielles, généralement semées de légumineuses (trèfles, luzerne, sainfoin), participent au système d'assolement qui change annuellement. (c) les cultures industrielles présentes dans la région sont la betterave sucrière et le chanvre.

Dans le Doubs et le Jura, la proportion des zones en herbes est encore plus importante (85% dans le Doubs, 75% dans le Jura) et cela particulièrement dans les zones d'altitude où les autres cultures ont été abandonnées (comme le lin, les céréales etc.) ; les cultures de céréales se limitent aux zones de plaines (Bresse, Finage, Val d'Amour, plaines et basses vallées du Doubs, de la Saône et de l'Ognon, voir annexe 1). La moitié des 140 700 hectares cultivés en céréales de la région sont en Haute-Saône et c'est dans ce département et le Territoire de Belfort que les cultures de céréales, d'oléagineux et les surfaces en jachères sont les plus importantes (respectivement 27,5%, 8% et 3% du territoire agricole en Haute-Saône).

Depuis les années 1980, les surfaces cultivées en oléagineux dans la région ont quadruplé (tableau 33), une partie des prairies permanentes a été remplacée par des prairies temporaires et les cultures de pommes de terre ont quasiment disparu (encore 1200 ha en 1980 contre seulement 100 ha en 2005).

25 283 ha sont cultivés en « bio » (soit 3,8% de la surface agricole), ce qui fait de la Franche-Comté la troisième région française pour l'agriculture biologique, mais la majorité correspond à des surfaces fourragères (21 300 ha) ; les cultures de céréales sont minoritaires (seulement 2650 ha, soit 10%) (source CPEPESC²⁹, 2005).

La prospection floristique dans les lieux cultivés de la région est faite avec l'objectif de trouver la flore la plus représentative des cultures « traditionnelles », donc les zones cultivées les mieux préservées.

Quelques règles ont guidé la recherche :

– tout d'abord seules les cultures « traditionnelles » d'hiver (céréales) et d'été (céréales et légumineuses) sont prises en compte. Les cultures d'introduction récente : les oléagineux (dont la répartition est la suivante : 70% de colza, 23% de tournesol et 7% de soja), les cultures fourragères (maïs) et industrielles (betteraves) ne présentent pas d'intérêt dans notre recherche de référentiels valables sur le temps long³⁰. Par ailleurs, notons que dans ces cultures se trouvent le plus de néophytes et les nombreux traitements intensifs rendent leur flore compagne généralement assez pauvre (c'était le cas particulièrement dans les cultures de maïs avant l'arrêt de l'utilisation de l'atrazine, par exemple, Fried *et alii*, 2005) ;

– ensuite, parmi les cultures de céréales (tableau 34), l'accent a été mis sur la recherche d'assemblages floristiques typiques des zones acides et des zones neutro-alcalines. Pour les premières, on a exploré la partie sous-vosgienne de la Haute-Saône où il existe quelques zones reliques³¹ où le seigle est encore parfois cultivé ainsi que le triticale et l'avoine (la moitié des superficies cultivées de ces deux céréales se trouve en Haute-Saône). Pour les secondes, nous avons recherché des champs de blé tendre, d'orge et d'escourgeon sur l'ensemble des plaines du Doubs, du Jura et de la Haute-Saône ainsi que sur les premiers plateaux (annexe 1) ;

²⁹ CPEPESC : Commission de Protection des Eaux, du Patrimoine, de l'Environnement, du Sous-sol et des Chiroptères de Franche-Comté. C'est une association agréée au titre de la protection de l'environnement. <http://cepepesc.org/index.php>.

³⁰ Nous avons toutefois remarqué pendant nos prospections que les cultures de colza servent souvent de refuge à certaines espèces adventices (notamment les bleuets qui y sont localement abondants).

³¹ Ces zones correspondent généralement à une agriculture vivrière, couvrant de petites surfaces, œuvre de paysans retraités.

Céréales	Superficie en hectares	%
blé tendre	60 380	42,9
orge et escourgeon ^a	35 920	25,5
maïs grain	31 760	22,5
triticale ^b	6 050	4,3
avoine	3 260	2,3
autres céréales	3 346	2,4

Tableau 34 : répartition des principales cultures céréalières en Franche-Comté (Source : ministère de l'Agriculture et de la Pêche – Agreste Franche-Comté, la statistique agricole, 2005). (a) escourgeon ou écourgeon sont des noms communs de l'orge d'hiver à six rang (*Hordeum vulgare* subsp. *hexastichum*). (b) le triticale est une céréale créée à partir de croisements entre différentes espèces de blé et de seigle.

– enfin, les jachères annuelles non semées et quelques prairies artificielles généralement semées en légumineuses (trèfles, luzerne) et fauchées ont aussi été intégrées dans notre corpus. En effet, les premières offrent, *a priori*, la possibilité à la flore des champs cultivés de s'exprimer (entre les labours), les secondes sont représentatives des cultures de printemps.

La prospection s'est donc faite dans toutes les zones de basse altitude de la région, en dehors des zones de grandes cultures et si possible dans les zones où la polyculture persiste encore, c'est-à-dire en Haute-Saône et dans la Bresse. Cette recherche s'est aussi appuyée sur les réseaux de botanistes locaux³², qui largement sollicités, nous ont permis de trouver quelques lieux riches en espèces (dans la région de Mélisey par exemple). Les premiers plateaux ont été explorés dans l'espoir de rencontrer des prairies artificielles (légumineuses) ou des mélanges de céréales destinés à nourrir les animaux (mélange d'avoine et d'orge...) souvent moins traités et donc propices au développement d'un cortège floristique compagnon des cultures.

Cette prospection systématique et préférentielle a donné lieu, à chaque découverte d'une zone floristiquement riche et étendue, à un relevé de végétation.

³² Ce sont les membres du Conservatoire Botanique de Franche-Comté (CBFC et plus particulièrement Yorick Ferrez) ainsi que les membres des Espaces Naturels Comtois (ENC et plus particulièrement Pascal Collin).

I.1.1.2. Friches, dépotoirs, terrains vagues, ruines, quelle stratégie poursuivre ?

Même si les problèmes de disparition d'espèces sont moindres dans les milieux rudéraux (cf. chapitre 1), les modifications apparues dans la gestion des territoires agropastoraux depuis les années 1950 ne sont pas sans conséquences sur le développement de ces milieux. En effet, le passage de systèmes agropastoraux extensifs à des systèmes de plus en plus intensifs a entraîné la disparition des zones de transition (par exemple des ourlets externes des lisières forestières), des parcelles périphériques non cultivées, de nombreux terrains vagues etc. (Ferrez *et alii*, 2001). A cela, s'ajoute une déprise agricole importante dans les zones les moins productives (partie sous-vosgienne de la Haute-Saône, zones d'altitude etc.). Par conséquent, un nombre croissant de terres n'est plus exploité et les friches puis la forêt gagnent alors l'espace rural et modifient de façon importante le paysage. Parmi ces milieux, ce sont les premiers stades de friches rudérales qui sont les plus menacés, les terrains où elles peuvent traditionnellement être observées ayant nettement régressé. Mais on peut nuancer ce bilan car en contrepartie les friches urbaines et industrielles ont pris de l'importance et les travaux routiers, les abords d'autoroutes etc. sont devenus des lieux privilégiés d'expression de cette flore rudérale annuelle.

La prospection dans la région n'était donc pas contrainte par la rareté des sites. On a donc cherché à visiter un panel de sites les plus représentatifs possibles des diversités de la flore rudérale, avec deux objectifs :

– tout d'abord, nous avons voulu déterminer s'il existe des différences de composition floristique dans ces milieux selon l'altitude. Pour cela, au cours de nos prospections, nous avons suivi un transect altitudinal ouest-est passant par la plaine, les premiers et seconds plateaux, puis les hauts plateaux ;

– ensuite pour pouvoir utiliser au mieux les référentiels actuels, la recherche de végétation rudérale s'est concentrée autour de sites où des données polliniques fossiles sont disponibles. Ainsi les résultats de nos travaux pourront être utilisés dans le futur pour comparer la pluie pollinique actuelle et fossile autour de ces sites.

La prospection s'est faite autour des sites de Neublans « Les Couards », Beauvoison « Le Pullier », Pleure « Le Mou de Pleure » dans la plaine, des lacs de Chalain et Clairvaux sur le premier plateau du Jura, du site de Censeau « La Seigne », du lac de Malpas et du site

de « La Beuffarde » sur le deuxième plateau du Jura (Gauthier, 2001, annexe 1) et également à proximité d'un site sur le plateau du Marchairuz en Suisse (Bégeot, 2000).

1.1.2. Méthode floristique adoptée

Dans la mesure du possible, nous avons cherché une surface de végétation homogène (en terme de structure et composition floristique) de 100 x 100 mètres minimum pour chaque relevé. Dans cette surface une aire de 10 x 10 mètres a été choisie pour être échantillonnée. Dans de nombreux cas, les surfaces, couvertes par la végétation des lieux cultivés ou la végétation rudérale, sont inférieures à 10 000 m², ou ne sont pas homogènes sur une aussi grande superficie (par exemple, les abords des tas de fumier, les surfaces piétinées, la flore des lieux cultivés qui est souvent cantonnée aux marges des champs...). Dans ces cas, une superficie inférieure à 1000 m² a du être acceptée et la surface des relevés de végétation peut varier de 25 à 100 m².

Une fois la surface d'inventaire repérée et délimitée, nous avons dressé une liste aussi complète que possible de toutes les espèces présentes. L'attribution à chacune d'un indice « d'abondance-dominance » (Braun-Blanquet, 1965) permet d'établir une distinction entre les espèces dominantes ou abondantes et celles dont les individus sont dispersés ou rares dans la station. L'échelle utilisée est la suivante :

- r les individus de l'espèce sont rares, leur recouvrement est insignifiant
- + les individus sont en petit nombre, leur recouvrement est inférieur à 1%
- 1 les individus sont peu abondants ou abondants, leur recouvrement est inférieur à 5%
- 2 les individus sont abondants ou très abondants, leur recouvrement est compris entre 5 et 25%
- 3 les individus, en nombre variable, recouvrent une surface comprise entre 25 et 50%
- 4 les individus, en nombre variable, recouvrent une surface comprise entre 50 et 70%
- 5 les individus, en nombre variable, recouvrent une surface comprise entre 70 et 100%

Pour distinguer les espèces dont les individus ont tendance à se grouper de celles qui ne présentent pas ce caractère, on attribue à chaque espèce un indice de sociabilité (ou agrégation), dont l'échelle est la suivante :

- 1 les individus de l'espèce sont isolés
- 2 les individus sont en groupes de petite taille (touffes...)
- 3 les individus forment des petites plages assez nombreuses (coussinets, petites tâches)
- 4 les individus forment un peuplement lâche et étendu ou de petites colonies
- 5 les individus forment un peuplement continu, dense et étendu

A cet inventaire sont ajoutés des paramètres stationnels divers : altitude, description du type de substrat, topographie ainsi que la localisation exacte de la station.

I.2. Collecte des données polliniques

I.2.1. Choix des sites pour l'échantillonnage de la pluie pollinique

Pour estimer la pluie pollinique des milieux prospectés, nous avons collecté des échantillons dans plus d'un tiers des sites. En effet, il était peu envisageable de collecter un échantillon par site visité, la préparation et la lecture pollinique étant des exercices longs et minutieux. C'est dans les relevés les plus représentatifs de chaque groupe floristique (groupes définis par les analyses statistiques, voir *infra* I.3.1.1.) que nous avons choisi d'échantillonner la pluie pollinique.

I.2.2. Méthode d'échantillonnage – prélèvements de mousses

Pour estimer la pluie pollinique actuelle des milieux végétaux prospectés, nous devons adopter une méthode qui permet d'obtenir des échantillons actuels les plus proches possible des échantillons fossiles (les données fossiles proviennent de carottages dans des sédiments lacustres ou tourbeux). Pour que la comparaison soit possible il faut que ces échantillons contiennent plusieurs années de pluie pollinique ; ainsi le spectre pollinique collecté représente, comme un échantillon fossile, une pluie pollinique moyenne. La collecte d'un assemblage de bryophytes au sein de la station échantillonnée est actuellement la technique la plus utilisée (Gaillard *et alii*, 1992, 1994 ; Hicks & Birks, 1996 ; Hjelle, 1997, 1998, 1999 ; Räsänen, 2001). Les mousses sont en effet des capteurs naturels de la pluie pollinique provenant des communautés végétale environnantes.

Le nombre d'années de pluie pollinique contenu dans les échantillons bryophytiques est encore largement discuté. Il était estimé à une dizaine d'années ou plus dans les années 1970 (Heim, 1970) et n'est plus que de 1 à 2 ans seulement dans les études récentes (Cundill, 1991 ; Räsänen *et alii*, 2004).

Huit à dix spécimens de différentes espèces ont été systématiquement récoltés dans chaque site choisi, à la fin de la période de végétation (en octobre/novembre) ; la mousse entière a été collectée (au ras du sol, sans prélever les rhizoïdes terreux). Ce protocole qui permet de récolter environ deux années de pollinisation (Räsänen *et alii*, 2004), permet ainsi de minimiser l'effet des variations inter- et intra-annuelles de production pollinique.

1.2.3. Extraction, détermination et comptage

Nous avons ensuite extrait les pollens selon la procédure de Faegri et Iversen (1989). Les échantillons de mousses ont d'abord été homogénéisés et coupés finement. Ils ont ensuite été successivement traités à chaud par la soude (NaOH 10%) pour éliminer la matière organique, à l'acide fluorhydrique (HF 40%) pour éliminer les éléments siliceux³³, puis une liqueur dense de chlorure de zinc (ZnCl₂) permet d'éliminer les particules argileuses restantes. Enfin, après filtration (entre 200 et 20 µm), une acétolyse permet d'obtenir les échantillons polliniques finaux. Ils sont ensuite conservés dans de la glycérine.

Nous avons ensuite procédé à la détermination et au comptage pollinique sous microscope optique à partir de la collection de référence disponible au Laboratoire de Chrono-Ecologie de Besançon ainsi que des Atlas polliniques de M. Reille (1992, 1995 et 1998) et de H.-J. Beug (2004). La taxonomie pollinique suit la nomenclature de H.-J. Beug (2004). Comme nous l'avons déjà signalé, le niveau de détermination pollinique est très variable et si la majorité des arbres et arbustes se déterminent au moins au niveau du genre, voire de l'espèce, il n'en est pas de même pour les espèces herbacées. A l'exception de quelques arbustes présents dans des stades de friches avancés, les cortèges floristiques échantillonnés se composent uniquement d'espèces herbacées. A cet égard, un effort particulier a été fait pour arriver à un niveau de détermination pollinique le plus précis possible pour l'ensemble de ces espèces.

³³ Cette étape n'était pas forcément nécessaire pour tous les échantillons (cela dépend de la nature du substrat) mais elle a été appliquée à tous pour que le protocole soit identique.

I.3. Analyses des données

L'analyse des données floristiques et polliniques se divise en deux grandes parties :

[1] Lien entre végétation et pluie pollinique

Pour étudier le lien qui existe entre la végétation et sa pluie pollinique, nous avons procédé en trois étapes :

- la première consiste à réaliser une typologie des relevés de végétation pour déterminer des groupements au sein de la flore des lieux cultivés et des lieux rudéraux ;
- la deuxième consiste à estimer si le niveau de détermination taxonomique influence ou non la structure des données de végétation.

En effet, si l'identification des plantes vasculaires se fait au niveau de l'espèce, voire de la sous-espèce, les types polliniques regroupent généralement un grand nombre d'espèces que l'on ne peut pas distinguer à partir de leur morphologie pollinique en microscopie. Ces types rassemblent alors fréquemment des espèces qui vivent dans des conditions écologiques différentes, ce qui peut induire un biais dans la relation entre la végétation et sa pluie pollinique, et donc dans l'interprétation paléoenvironnementale de ces données. La question se pose alors de savoir si cette différence de résolution permet ou non de distinguer les ensembles écologiquement homogènes précédemment définis à partir des données floristiques.

Ainsi pour permettre d'estimer l'influence du niveau de détermination, il est nécessaire de regrouper les espèces en types polliniques au sein des données de végétation. Le jeu de données obtenu, représente donc, l'image pollinique probable ou attendue que peut produire cette végétation (on l'appellera la **pluie pollinique théorique**).

- la dernière étape consiste enfin à tester la concordance entre les données polliniques théoriques et réelles (collectées au moyen des échantillons de bryophytes).

[2] Les types polliniques marqueurs de l'anthropisation

L'identification des types polliniques marqueurs (ou spécifiques) de chacun des types de végétation peut se faire en utilisant la méthode des indices de représentation définie par Davis (1984).

Ainsi, après l'échantillonnage de la végétation et de la pluie pollinique, trois jeux de données sont disponibles :

D1 : les données de végétation exprimées au niveau taxonomique de l'espèce.

D2 : les données de végétation exprimées au niveau taxonomique pollinique, c'est-à-dire la pluie pollinique théorique.

D3 : les données de la pluie pollinique « réelle » exprimées au niveau taxonomique pollinique.

1.3.1. Etude de la relation entre la végétation, sa pluie pollinique théorique et réelle

1.3.1.1. Classification de la végétation et de la pluie pollinique

Le but de l'étude étant d'explorer le lien entre la végétation, sa pluie pollinique théorique et sa pluie pollinique réelle, nous avons choisi de travailler uniquement avec les données en présence/absence. L'utilisation des données en présence/absence permet de focaliser les analyses sur les différences de composition en taxons de chaque site plutôt que sur les différences (relative ou absolue) d'abondance de chaque taxon entre les sites.

Pour chaque jeu de données, une matrice de similarité de Jaccard (s) est calculée. L'indice de Jaccard³⁴ (d) permet de calculer une mesure de la distance qui sépare les relevés :

$$d(x,y) = \sqrt{1 - s(x,y)}$$

avec $s(x,y) = a / (a+b+c)$

a définit le nombre de taxons présents à la fois dans les sites x et y , b le nombre de taxons présents uniquement en x et c le nombre de taxons présents uniquement en y .

Pour faire une typologie de la végétation, identifier les groupes forts et en déterminer le nombre optimal, nous réalisons, à partir de la matrice de distance calculée sur les données D1, une classification ascendante hiérarchique avec un lien de « Ward ».

Une fois les groupes floristiques identifiés, une analyse en coordonnées principales (ACoP) à partir de la matrice de Jaccard est effectuée pour chaque jeu de données. L'ACoP

³⁴ L'indice de Jaccard est couramment utilisé en écologie pour l'étude de jeux de données binaires. Il a pour principale caractéristique de ne pas tenir compte des doubles absences (Legendre & Legendre, 1998).

est une technique multivariée qui vise à représenter la matrice de distance dans un espace de dimensions réduites qui préserve autant que possible les relations de distance entre les échantillons de la matrice originale (Legendre & Legendre, 1998).

Des représentations graphiques des deux premières dimensions de l'ACoP sont produites pour les trois jeux de données. Les groupes floristiques déterminés par la classification sont ajoutés sur ces représentations.

I.3.1.2. Mise en évidence des relations entre végétation/pluie pollinique théorique/pluie pollinique réelle

Pour tester la concordance entre les trois jeux de données, deux par deux, nous utilisons des analyses de co-inertie procrustéenne (PCIA, Dray *et alii*, 2003).

Ces analyses permettent d'une part d'estimer si le niveau de détermination taxonomique influence ou non la structure des deux jeux de données provenant de la végétation (D1 et D2) et d'autre part d'évaluer si la pluie pollinique réelle de ces milieux est le fidèle reflet de la pluie pollinique attendue, c'est-à-dire de tester la proximité des représentations produites par l'analyse des données polliniques réelles (D3) et par la végétation (D2, pluie pollinique théorique).

L'analyse de co-inertie procrustéenne est une technique d'ordination qui cherche un consensus entre deux représentations graphiques (par translation, rotation, dilatation) en minimisant la somme des carrés des écarts entre les objets homologues des deux représentations. Elle fournit des représentations graphiques de la concordance entre, par exemple, deux plans d'ordinations d'ACoP. La mise en évidence d'une structure similaire entre les deux représentations est évaluée par la statistique m^2 . Cette statistique est basée sur le calcul de la somme des carrés. Plus cette valeur est proche de zéro, plus fort est le lien entre les deux matrices et meilleure est la superposition. La configuration ainsi formée est testée par la méthode PROTEST de permutation de Peres-Neto & Jackson (2001). C'est un test de randomisation avec 9999 permutations (Dray *et alii*, 2003).

1.3.2. Identification des taxons marqueurs d'anthropisation – les indices d'association et de représentation

Le calcul des indices de Davis (1984) permet, d'une part, de mettre en évidence la bonne **association** entre la présence d'un taxon dans la pluie pollinique et dans la végétation d'un même site et, d'autre part, de mettre en évidence les taxons **sous-représentés / sur-représentés** dans la pluie pollinique par rapport à la végétation.

Ces indices d'association (A), de sous-représentation (U = under-representation) et de sur-représentation (O = over-representation) de Davis (1984) sont calculés pour chaque type pollinique trouvé à la fois dans la végétation (D2) et dans la pluie pollinique réelle (D3). Ils sont calculés à partir des données exprimées en présence/absence de la façon suivante :

$$A = B_0 (P_0 + P_1 + B_0)^{-1}$$
$$U = P_1 (P_1 + B_0)^{-1}$$
$$O = P_0 (P_0 + B_0)^{-1}$$

B_0 est le nombre de relevés dans lesquels le type pollinique et les plantes associées sont présents à la fois dans la végétation et dans la pluie pollinique réelle ;

P_0 est le nombre de relevés dans lesquels le type pollinique est présent dans la pluie pollinique réelle mais les plantes associées absentes de la végétation ;

P_1 est le nombre de relevés dans lesquels les plantes associées sont présentes dans la végétation mais le type pollinique absent de la pluie pollinique réelle.

Ensuite, pour représenter graphiquement la relation entre les trois indices calculés (les variables) et les types polliniques (les objets), nous utilisons une Analyse en Composante Principale (ACP, ter Braak, 1987). Considérant que les taxons ont une réponse linéaire aux indices de Davis, l'ACP permet de représenter la variabilité de la matrice des taxons décrits par ces variables selon des axes principaux dans un espace réduit, les premiers axes absorbant le plus de variance. Cette ACP est faite à partir d'une matrice de covariance avec des vecteurs propres normés par la racine carrée de leur valeur propre.

Pour améliorer l'interprétation de cette analyse, on ajoute passivement, sur la représentation graphique, deux informations pour chaque type pollinique :

– le type de pollinisation le plus courant chez la (ou les) espèce(s) présente(s) dans la végétation qui compose(nt) le type pollinique. Il a été déterminé en utilisant les données de Proctor *et alii* (1996), Hjelle (1997), Julve (1998a) et Zohary & Hopf (2000). Nous les avons regroupés en 4 ou 5 types :

(1) les taxons anémogames ;

(1') les taxons entomogames-anémogames : cette catégorie a été utilisée pour *Plantago lanceolata*-Type dans l'étude de la flore rudérale uniquement ;

(2) les taxons strictement entomogames : avec des fleurs uniques, ouvertes qui exposent de nombreuses anthères ou des inflorescences qui peuvent présenter des fleurs avec moins d'anthères ;

(3) les taxons entomogames-autogames : ils ont généralement peu d'anthères exposés à l'extérieur de la fleur, par conséquent l'autogamie est fréquente ;

(4) les taxons autogames : les anthères sont généralement cachés (certaines espèces sont mêmes cléistogames, les fleurs ne s'ouvrent même pas).

– la taille moyenne des grains de pollen de chaque type pollinique. Les données proviennent ici de la publication de H. J. Beug (2004). Quatre classes de tailles ont été définies :

(1) < à 25 μm ; (2) 25–40 μm ; (3) 35–50 μm ; (4) > à 50 μm . Les classes (2) et (3) se chevauchent (entre 35 et 40 μm) car il y a un large éventail de grains de pollen dans cette gamme de taille.

Toutes les analyses statistiques ont été faites avec le logiciel R (R Development Core Team, 2005). Les classifications, ACoP, PCIA, ACP et tests de permutations ont été réalisés en utilisant des fonctions du package ade4 pour R (Chessel *et alii*, 2005).

II. ETUDE DE LA FLORE ET DE LA PLUIE POLLINIQUE ACTUELLE DES LIEUX CULTIVES

Arable-weed flora and its pollen representation: a case study from the eastern part of France

Cécile Brun ^a, Fabrice Dessaint ^b, Hervé Richard ^a et François Bretagnolle ^b

^a Laboratoire de Chrono-Ecologie, UMR CNRS 6565, Université de Franche-Comté, 16 route de Gray, F-25030 Besançon cedex, France

^b INRA/Université de Bourgogne, UMR1210 Biologie et Gestion des Adventices, F-21000 Dijon, France

Article publié dans *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2007, 146, pp. 29-50.
doi:10.1016/j.revpalbo.2007.02.001

Abstract

Local pollen deposition in human-influenced vegetation types is studied with the aim of establishing the relationship between arable-weed vegetation and its pollen representation as an aid in interpreting human presence and impact on vegetation from pollen assemblages. The study area is located in the Franche-Comté region, eastern part of France.

The presence of plants within 100 m² plots and their pollen representation in moss samples within the same plots was recorded from different crops and annual fallows. Patterns in the vegetation and pollen assemblages were investigated separately using principal coordinate analysis (PCoA). Procrustean co-inertia analysis (PCIA) was then used to test whether two configurations of sites in the PCoA plots were similar to one another. The relationship between plant and pollen presences was quantified using association, over- and under-representation indices. Each taxon was related to its mode of pollination and characteristics of the flowers, as well as to the size of its pollen grain.

Six groups of relevés are defined on the basis of species composition (arable-weed flora of acid or basic soil, etc.). PCIA analyses revealed that the general patterns found in the vegetation data are the same with different levels of determination (species or pollen types). On the other hand, the numerical analyses of the modern pollen data-set not allow us to distinguish all the groups. Only the first one (of acid soil) can be distinguished from the others (with few differences nevertheless).

The patterns found with the representation indices are explained by flower characteristics (mode of pollination, etc.), which all have an important influence on their pollen production and dispersal properties. The discrepancies found between the two data-sets (vegetation and modern pollen assemblages) may be explained by these characteristics (pollen production, dispersal and preservation of individual taxa as well as by land-use practices).

If the identification of our groups of vegetation relevés from their pollen assemblages is not possible, we can nevertheless identify pollen indicators of arable areas classically found in northern countries (*Cerealia*, *Centaurea cyanus*, *Polygonum aviculare*-Type, *Fallopia*, etc.) and some others which seem to be present rather in more southern countries (*Papaver rhoeas*-Group, *Sinapis*, *Kickxia*, *Scleranthus*, *Euphorbia* and *Valerianella*).

Keywords: modern pollen; arable weeds; pollen-vegetation relationships; anthropogenic indicators; procrustean analyses; France

II.1. Introduction

An understanding of the relationships between modern pollen spectra and the surrounding vegetation is crucial in order to reconstruct past vegetation. The main and most interesting objective of such studies is to link these results with data found in archaeological excavations, soil profiles, lakes and peat sequences. Many studies have shown that pollen assemblages reflect general patterns in the vegetation and the composition of local vegetation and pollen production, dispersal and preservation influence the composition and diversity of pollen rain (Prentice, 1988; Domínguez-Vázquez *et al.*, 2004).

One of the applications of these relationships concerns the quantification of human interference on vegetation. It is important to study various humaninfluenced environments in order to characterize these vegetation types (e.g. arable-weed flora, ruderal flora, meadow, etc.) by their pollen assemblages. Such studies are important to understand landscape change and human impact on a fine spatial scale. Several approaches have been used to explore the qualitative and quantitative relationships between vegetation and its pollen representation. The composition of herb pollen assemblages and the recognition of taxa favoured by human activity ('indicator species') have often been the most common approaches (Behre, 1981; Vorren, 1986; Hicks, 1988; Birks, 1990). Recent methods, using the presence-absence of pollen taxa and plants have also been employed (Davis, 1984; Hjelle, 1997; Bunting, 2003; Fontana, 2005; Mazier *et al.*, 2006). Davis (1984) defined indices (association, under- and over-representation) based on the number of plots in which a plant is present, pollen is present, and both are present, to quantify various aspects of the pollen-vegetation relationship.

Many surveys have shown a relation between pollen rain and different human-influenced vegetation types, e.g. in cultural landscapes and boreal areas in Sweden (Gaillard *et al.*, 1992; Hicks and Birks, 1996; Broström *et al.*, 1998), mown meadows and pastures in Norway (Hjelle, 1997, 1998, 1999) and cultural mountain environments in France (Court-Picon *et al.*, 2005, 2006; Mazier *et al.*, 2006).

Few studies have investigated the relationship between pollen and vegetation in cultivated fields (Heim, 1970; Vuorela, 1973; Vorren, 1986; Hicks, 1988, Hall, 1989). These studies identified pollen assemblages and indicator taxa of different land-use practices in northern Europe (e.g. Vuorela, 1973 in southern Finland). The validity of the application of these results in more southerly regions of Europe is still an open question. In fact, the paucity

of modern pollen-rain surveys in cultivated fields in southern Europe, and especially in France, is striking. In order to contribute to the interpretation of past cultural activities on a local scale, a region rich in peat bog and palynological investigations (Franche-Comté, France) was chosen for our investigations (e.g. Richard, 2000; Gauthier, 2001). The relationship between pollen and vegetation on a very local scale is examined by only taking herbs into account. In this study we analysed surface pollen samples with the aim of characterizing the main plant communities of arable land in terms of their pollen assemblages.

The aims of the present study are:

(1) To test whether differences in the taxonomic level of determination (species taxa or pollen types) influence the recognition of different cultivated field types.

(2) To establish whether the pattern found in the representation indices of Davis (1984) can be related to the mode of pollination, flower characteristics and the size of pollen types.

(3) To identify specific modern pollen analogues for cultivated fields and establish whether these are significantly different from those defined in northern Europe.

II.2. Study area

The study area is located in the Franche-Comté region, eastern part of France, essentially in a plain area at altitudes between 196 and 530 m a.s.l. (Fig. 31). The geomorphologic features of the sites studied are characterized by:

(I) plains corresponding to the ‘Bressane’ and Alsatian depressions at 150–400 m a.s.l.; (II) The ‘Revermont’ or vineyard, a narrow space formed of hills and slopes which marks the transition between the plain and the first plateau of the Jura mountains at 300–500 m a.s.l.; (III) in the north, the southern part of the Vosges massif at 300–500 m a.s.l.

The climate of this region is semi-continental with oceanic influences and is characterized by relatively cold winters and hot summers with stormy rains. Numerous climatic gradients influence agriculture and landscape. Nevertheless, the agro-climatic characteristics of the lower part of the region are quite homogeneous. Average rainfall varies between 800 and 1200 mm a year and the main annual temperatures varies between 8.8 and 10.5 °C.

II.3. Methods

II.3.1. Vegetation and pollen analysis

The environment of cultivated fields is very particular. Typical arable-weed flora associations are well defined in France (Julve, 1998; Bournérias *et al.*, 2001). However, floristic composition varies from year to year and is, in fact, difficult to quantify. Farming practices are the principal factors which influence the floristic composition of the arable-weed flora. The three major aspects of crop husbandry are sowing time (autumn and spring sowing regimes), cultivation intensity (soil fertility, soil disturbance, etc.) and crop-rotation regimes (e.g. three-year: legume–fallow–cereal; two-year: usually fallow–cereal) (Jones, 1992; Palmer, 1998; Jauzein, 2001). Moreover, during the last half of the century, agriculture has been intensified. The use of pesticides and the change in the size and type of crops grown have considerably decreased the biodiversity of agricultural landscapes. Consequently, preliminary surveys in the region were done in order to obtain a network of cultivated plots with the most typical and abundant arable-weed flora outside of the system of intensive open cereal fields.

II.3.1.1. Vegetation surveys

40 vegetation relevés were collected from a network of cultivated plots throughout the entire region. One relevé was made in each plot either in 2003 or in 2004 (Fig. 31). We focused on cereal crops (wheat, barley, oats and rye), clover crops and annual fallow land (Table 35). Many of the plots which were surveyed were sown to feed cattle or are annual fallow, and therefore they had not been treated with herbicides.

Vegetation relevés were made during the spring or summer. At each plot, we sampled an area of 10×10 m within an area of homogenous vegetation (floristically and structurally) of 100×100 m as the basis for the vegetation descriptions. In some cases, areas with a homogenous arable-weed flora were rare and not extensive enough; hence, we had to reduce the size of the area to an area smaller than 100×100 m around each 10×10 m. In each 10×10 m area, all the species present were listed and their cover-abundance values were estimated using the Braun-Blanquet (1965) abundance/dominance scale. This scale is composed of seven values. r: only some rare elements; +: very few elements (cover <1%); 1: elements quite abundant (cover <5%); 2: elements very abundant (5%<cover<25%); 3: (25%<cover<50%); 4: (50%<cover<75%); 5: (75%<cover<100%).

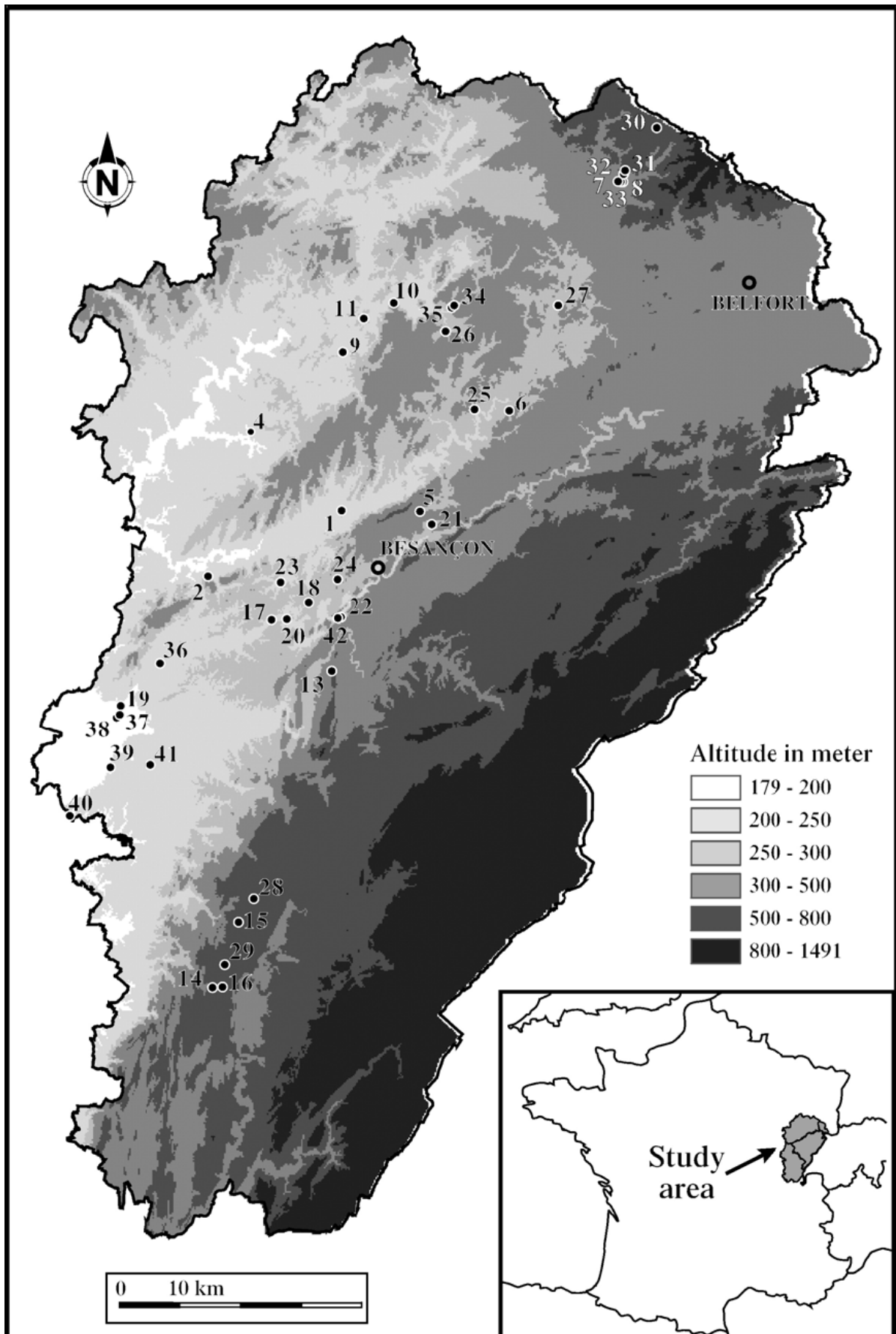


Fig. 31. The study area in the eastern part of France, Franche-Comté region. Location of the 40 relevés (black and white dots) where vegetation data were collected. The description of the sites (types of crops, etc.) are given in Table 1.

The relevé furnishes a semi-quantitative description of the species occurring in the herb vegetation layer. Vascular plant nomenclature follows Bock (2005). The phytosociological level (orders, classes, associations) used in the text refer to those defined by Julve (1998).

Table 35. Descriptive information of the 40 sites selected for vegetation relevés

Vegetation group	N° of relevé	Type of crops or Species cultivated	Altitude (m)	Vegetation richness		Pollen types richness of the modern pollen samples	Common pollen types between vegetation and modern pollen data set
				species richness	pollen richness		
1	7	Wheat and oats	437	24	16	26	12
1	8	Barley	437	16	11		
1	27	Wheat, pea and <i>Triticosecale</i>	274	24	18		
1	30	Rye	717	20	15		
1	31	Oats	497	23	16		
1	32	Rye	475	20	18		
1	33	Rye	437	19	16		
2	17	Fallow land	250	33	20		
2	18	Clover (<i>Trifolium suaevolens</i>)	257	18	13		
2	19	Fallow land	199	22	19		
2	20	Fallow land	219	26	22	29	12
2	22	Wheat	234	19	13	22	10
2	23	Wheat	246	20	14		
2	25	Fallow land	285	26	18	28	14
2	26	Oats	267	18	14		
2	28	Barley	528	35	26		
2	29	Barley	520	30	22		
2	34	Lucerne	287	47	36	38	23
2	35	Fallow land	282	56	37	30	22
2	36	Fallow land	236	35	25	36	18
2	37	Fallow land	196	50	36		
2	38	Fallow land	196	23	17		
3	21	Fallow land	278	56	32	24	14
3	24	Fallow land	266	48	28		
3	39	Fallow land	192	68	37		
3	40	Fallow land	210	49	28	25	15
3	41	Fallow land	220	51	29		
4	1	Wheat	242	30	24		
4	2	Oats and barley	240	18	16		
4	4	Wheat	200	13	11		
4	5	Wheat	320	16	15		
4	6	Wheat and barley	274	29	19	21	10
4	10	Wheat	214	28	17		
4	11	Wheat	245	21	16	19	9
4	13	Wheat	330	23	14	27	10
4	42	Wheat	234	17	14		
5	14	Barley and oats	530	45	35	26	18
5	15	Barley	525	39	37		
5	16	Barley, oats and clover (<i>Trifolium resupinatum</i>)	530	24	21		
6	9	Wheat	250	17	11	17	4

The sites where moss samples were collected for the modern pollen data-set are shown in grey.

II.3.1.2. Modern pollen rain

In order to estimate the pollen rain, moss polsters were collected in some relevés of each floristic group (defined by statistical analyses, see below: Data analysis). The criterion of choice was the diversity of species and their abundance in the fields. Consequently, 18 relevés were chosen (about one moss polster for three relevés). But due to the climatic conditions of the summer in 2003 (heatwave and drought), the data-set was reduced to only 14 relevés (see Table 35). In fact, in some samples the herb pollen sum was too small (less than 200) or too many pollen grains were damaged and indeterminable. Moreover, in some cases, the level of pollen identification was not as precise as required. For these reasons, 4 samples have been eliminated (two in group 1, one in group 4 and one in group 5, see below: Data analysis).

To obtain a good analogue of a fossil sample, it is necessary to choose a modern pollen sample which represents several years of pollen deposition that is with the same temporal precision. Another problem is the annual variation in pollen production of species; to minimize this effect, it is important to have several years of pollen rain collected in moss samples. Bulk moss samples were collected in the 10×10 m area of the plot in order to obtain the most representative samples as possible. Eight or ten samples of different species of mosses were amalgamated at each site (Gaillard *et al.*, 1992) at the end of the flowering season (October, November). We then tried to collect the whole moss without the soil (with the aim of collecting as many years as possible, Räsänen *et al.*, 2004). Therefore, ten bulk moss samples were collected in 2003 and eight in 2004.

In order to extract pollen, each moss sample was treated using the methods of Faegri and Iversen (1989). First, each sample was homogenized, then the mosses were thinly cut and successively treated with 10% NaOH (and sieved), 40% HF (to eliminate mineral material) and ZnCl₂ (a dense solution which separates pollen grains and clay material). Next, the residue was filtered using a 10-µm sieve. Finally, the acetolysis made it possible to obtain the concentrated pollen. Microscope slides were prepared from the residues which were mounted in glycerine.

Pollen analysis was made using the modern reference collection of the laboratory of Chrono-Ecologie of Besançon, and the pollen atlas of Reille (1992, 1995, 1998). Pollen taxonomy and nomenclature follow Beug (2004). The connection between pollen types and plant taxa is given in Appendix A.

In this paper, the relationship between pollen and vegetation on a local scale is investigated. Pollen from trees and dwarf-shrubs reflect the surrounding vegetation. Consequently, only herb taxa (NAP, Non Arboreal Pollen) were taken into account.

Therefore, we counted a minimum of 500 pollen grains in each slide and we attempted to determine a minimum of 400 NAP grains; otherwise, important but rare indicator taxa would not be represented. The calculation sum, used to obtain percentages of the pollen taxa in the pollen diagram, excludes trees and dwarf-shrubs taxa as well as fern spores (in all 32 taxa were excluded).

II.3.2. Data analysis

While vascular plants can be identified to the species level, pollen are described as pollen types frequently including several species, indistinguishable on the basis of their pollen morphology. Therefore, the difference in taxonomic resolution (species versus pollen) may induce bias in the relationship between vegetation and pollen. In order to make the comparison with the pollen data-set, plant taxa were also grouped according to pollen types.

After the sampling of vegetation and pollen data, three data-sets (DS1, DS2 and DS3) were available:

DS1: A vegetation data-set expressed on a species taxonomic level: 40 relevés and 226 species.

DS2: A vegetation data-set expressed as pollen morphological types: 40 relevés and 89 pollen types.

DS3: A modern pollen data-set expressed as pollen morphological types: 14 relevés and 70 pollen types.

For the three data-sets, the species richness or the pollen-type richness index (total number of taxa or pollen type) were calculated as a measure of taxonomic diversity in each relevé. Palynological richness $[E(T_n)]$ was estimated by rarefaction analysis (Birks and Line, 1992) where $E(T_n)$ is the estimated average palynological richness with a constant pollen count (n). (n) is usually the lowest pollen count value in all pollen spectra (here $n=256$).

II.3.2.1. Vegetation and pollen patterns

At first, a vegetation typology was made to identify the more stable groups and the optimal number of groups. The vegetation data-set DS1 was classified into groups using floristic-statistical tools of the software MULVA-5 (Wildi and Orloci, 1996). This software made a three-stage procedure (referred as MULVA-5 procedures).

The first one allowed detecting outlier samples. The second stage applied ordination analysis of either correspondence analysis (CA) or principal coordinate analysis (PCoA, Gower, 1966) combined with hierarchical clustering methods. These were applied either directly to the original data-set (semi-quantitative coverabundance values), after presence/absence or squareroot transformation, or to the co-ordinates obtained through the ordinations. In the third stage, the comparison of the results of the various clustering was made using criteria such as concentration and discriminant analyses. This allows obtaining a final typology of the vegetation relevés. The different groups of vegetation identified by the MULVA-5 procedures were then used to improve the interpretation of the main patterns of variation in both the pollen and the vegetation data.

Secondly, a principal coordinate analysis (PCoA) was performed on each data-set. PCoA is a multivariate technique that aims to map a k-dimensional distance matrix into a low-dimensional ordination space which preserves the distance relationships among the samples in the original matrix (Legendre and Legendre, 1998).

To do the PCoA, all the data were transformed into presence–absence values and between-site dissimilarity was determined using the Jaccard index.

The transformation to presence–absence data served to focus the analysis on the criterion of whether sites have different species compositions rather than on the differences between sites in relative or absolute abundances of individual taxa.

The Jaccard distance was calculated as:

$$d(x,y) = \sqrt{1 - s(x,y)}$$

with

$$s(x,y) = a / (a+b+c)$$

with a the number of taxa present in both x and y sites and b (respectively c), the number of taxa that occur only in x (respectively in y).

Ordination plots of the first two dimensions of the PCoA analyses were subsequently produced for the three (but not all shown) data-sets.

II.3.2.2. Pollen–vegetation relationships

To test the concordance between the three data-sets, two by two, we used procrustean co-inertia analysis (PCIA, Dray *et al.*, 2003). This allows us (1) to assess whether the taxonomic level of determination influences or not the structure of the vegetation data-sets and (2) to establish whether vegetation and pollen data-sets have similar structure.

PCIA is an ordination technique that finds a consensus ordination for two data matrices (usually ordination configurations such as those produced by PCoA) by minimising the sum-of-squared distances between corresponding samples of the two data matrices (Dray *et al.*, 2003). The presence of a significant common structure between the two tables was assessed using the statistic m^2 and the PROTEST permutation method of Peres-Neto and Jackson (2001) with 9999 permutations (see Dray *et al.*, 2003, for more details). The statistic m^2 is based on the sum-of-squared distances between corresponding samples of the two data matrices. So the more the value is near zero, stronger is the link between the two matrices.

II.3.2.3. Association and representation indices

Indices of association (A), under-representation (U) and over-representation (O) (Davis, 1984) were calculated for all taxa found both as plant and as pollen in one or more of the 14 plots. The indices were calculated using presence/absence data as follows:

$$A = B_0 (P_0 + P_1 + B_0)^{-1}$$

$$U = P_1 (P_1 + B_0)^{-1}$$

$$O = P_0 (P_0 + B_0)^{-1}$$

where B_0 is the number of relevés in which the pollen type and the associated plant taxon are present in the pollen sample and in the vegetation; P_0 is the number of relevés in which the pollen type is present in the pollen sample but not the associated plant taxon in the vegetation and P_1 is the number of relevés in which the plant taxon is present in the vegetation but not the pollen type in the pollen sample. Ordination by principal component analysis (PCA, ter Braak, 1987) was used to display the relation between the calculated indices (variables) and the pollen taxa (objects). PCA used a covariance matrix with the eigenvectors adjusted by variance.

Each taxon is related to the mean size of its pollen grain using data of Beug (2004). Four size classes have been used: (1) <25 μm , (2) 25–40 μm , (3) 35–50 μm , (4) >50 μm ,

following Hjelle (1997). An overlap in the range 35–40 μm is given, as there is a large range in the sizes of most pollen grains.

Further, each taxon is related to its mode of pollination using the data of Proctor *et al.* (1996), Hjelle (1997) and Julve (1998). Four groups have been used (following Hjelle, 1997):

- (1) anemophilous taxa, including facultative anemophilous species;
- (2) entomophilous taxa having open flowers and numerous freely exposed anthers. Both single flowers and compound units are included here. In the compound units, each flower may have few anthers;
- (3) entomophilous taxa having open flowers and few exposed anthers;
- (4) entomophilous taxa with more or less concealed anthers (generally autogamous species). All of this information is summarized in Table 36.

All the statistical analyses were produced using MULVA-5 software (Wildi and Orloci, 1996) or the R computer software (R Development Core Team, 2005). PCoA, PCIA and permutation tests were implemented using functions in the ade4 package for R (Chessel *et al.*, 2005).

Table 36. Indices of association (A), over-representation (O) and under-representation (U) for taxa present in both plant and pollen data-sets

Pollen taxon	A	U	O	Mode of pollination	Pollen grain size	No plant/ No pollen
Strongly associated taxa (SAT)						
Poaceae	1	0	0	Anemophilous	25-40 μm	14/14
<i>Hypericum perforatum</i> -Type	1	0	0	Numerous exposed anthers	< 25 μm	1/1
<i>Medicago sativa</i> -Type	1	0	0	Concealed anthers	35-50 μm	1/1
<i>Scleranthus</i>	1	0	0	Few exposed anthers	35-50 μm	1/1
<i>Antirrhinum</i> -Type	1	0	0	Few exposed anthers	25-40 μm	1/1
Cichorioideae	0,92	0	0,08	Numerous exposed anthers	25-40 μm	12/13
<i>Papaver rhoeas</i> -Group	0,91	0	0,09	Numerous exposed anthers	25-40 μm	10/11
<i>Fallopia</i>	0,83	0,17	0	Concealed anthers	25-40 μm	6/5
<i>Sinapis</i>	0,8	0,2	0	Few exposed anthers	25-40 μm	5/4
Cerealia	0,79	0	0,21	Concealed anthers	35-50 μm	11/14
<i>Matricaria</i> -Type	0,79	0,15	0,08	Numerous exposed anthers	25-40 μm	13/12
<i>Polygonum aviculare</i> -Type	0,77	0,23	0	Concealed anthers	25-40 μm	13/10
Brassicaceae	0,71	0	0,29	Few exposed anthers	< 25 μm	10/14
Associated taxa (AT)						
Rubiaceae	0,58	0,13	0,36	Few exposed anthers	< 25 μm	8/11
<i>Geranium</i>	0,56	0,44	0	Few exposed anthers	> 50 μm	9/5
Apiaceae	0,55	0,25	0,33	Numerous exposed anthers	25-40 μm	8/9
<i>Convolvulus arvensis</i> -Type	0,55	0,4	0,14	Few exposed anthers	> 50 μm	10/7
<i>Lathyrus/Vicia</i> -Type	0,5	0,38	0,29	Concealed anthers	35-50 μm	8/7
<i>Kickxia</i>	0,5	0,5	0	Few exposed anthers	< 25 μm	8/4
<i>Valerianella</i>	0,5	0,5	0	Few exposed anthers	25-40 μm	6/3
<i>Astragalus</i> -Type	0,5	0,5	0	Concealed anthers	25-40 μm	2/1
<i>Malva neglecta</i> -Type	0,5	0,5	0	Few exposed anthers	> 50 μm	2/1

Pollen taxon	A	U	O	Mode of pollination	Pollen grain size	No plant/ No pollen
<i>Minuartia verna</i> -Type	0,5	0,5	0	Few exposed anthers	< 25µm	2/1
<i>Oxalis stricta</i> -Type	0,5	0,5	0	Few exposed anthers	25-40 µm	4/2
Chenopodiaceae p.p./ <i>Amaranthus</i>	0,5	0	0,5	Anemophilous	25-40 µm	7/14
<i>Plantago major/media</i> -Type	0,5	0	0,5	Numerous exposed anthers	< 25µm	5/10
<i>Sanguisorba minor</i> -Type	0,5	0	0,5	Anemophilous	25-40 µm	2/4
Over-represented taxa (ORT)						
<i>Rumex acetosa</i> -Type	0,25	0	0,75	Anemophilous	< 25µm	3/12
<i>Plantago lanceolata</i> -Type	0,29	0	0,71	Anemophilous	25-40 µm	4/14
<i>Centaurea jacea</i> -Type	0,13	0,5	0,86	Numerous exposed anthers	35-50 µm	2/7
<i>Ranunculus acris</i> -Type	0,15	0,33	0,83	Numerous exposed anthers	35-50 µm	3/12
<i>Senecio</i> -Type	0,33	0,2	0,64	Numerous exposed anthers	< 25µm/25-40 µm	5/11
Weakly-associated taxa (WAT)						
<i>Cerastium</i> -Type	0,44	0,5	0,2	Few exposed anthers	35-50 µm	8/5
<i>Euphorbia</i>	0,33	0,63	0,25	Few exposed anthers	25-40 µm	8/4
<i>Lotus</i> -Type	0,33	0,33	0,6	Concealed anthers	< 25µm	3/5
<i>Silene</i> -Type	0,33	0,4	0,57	Few exposed anthers	25-40 µm	5/7
<i>Cirsium</i>	0,25	0,6	0,6	Numerous exposed anthers	35-50 µm	5/5
Under-represented taxa (URT)						
<i>Viola tricolor</i> -Type	0,1	0,9	0	Few exposed anthers	> 50 µm	10/1
<i>Trifolium pratense</i> -Type	0,17	0,8	0,5	Concealed anthers	35-50 µm	5/2
<i>Centaurea cyanus</i>	0,25	0,75	0	Few exposed anthers	25-40 µm	4/1
<i>Rumex obtusifolius</i> -Type	0,25	0,75	0	Anemophilous	25-40 µm	4/1
<i>Polygonum persicaria</i> -Type	0,27	0,7	0,25	Concealed anthers	35-50 µm	10/4
<i>Anagallis</i> -Type	0,33	0,67	0	Few exposed anthers	< 25µm	12/4
<i>Epilobium</i>	0,33	0,67	0	Concealed anthers	> 50 µm	3/1
<i>Galeopsis/Ballota</i> -Group	0,4	0,6	0	Few exposed anthers	35-50 µm	5/2
<i>Veronica</i> -Type	0,38	0,62	0	Few exposed anthers	25-40 µm	8/3
Unassociated taxa (UT)						
<i>Linaria</i> -Type	0	1	1	Few exposed anthers	< 25µm	2/2
<i>Zea mays</i>	0	1	1	Anemophilous	> 50 µm	1/5

Strongly associated taxa: $A > 65\%$; associated taxa: $50\% < A < 65\%$; over-represented taxa: low A values, $O > 65\%$ or/and $U = 0$; weakly associated taxa: low A values and relatively high values for both U and O ; under-represented taxa: low A values, $O = 0$ or/and $U > 65\%$ and unassociated taxa: $A = 0$ and high O and U values. (No number of relevés in which plant and pollen appear.

II.4. Results

II.4.1. Vegetation

II.4.1.1. Typology and gradient in vegetation data

Dominant species, found in more than half of the relevés, are characteristic of the wild flora of arable fields (belonging mainly to class Stellarietea mediae (Schubert *et al.*, 1995)). The characteristic species of this class (species highly representative of the group to which they belong) are *Anagallis arvensis*, *Polygonum aviculare* subsp. *aviculare*, *Veronica persica*,

Planche 1



2004, Cécile Brun

Coquelicots et pavots douteux (*Papaver rhoeas* subsp. *rhoeas* et *Papaver dubium*)
Champ d'orge (n° 28) au-dessus de Poligny, Le Fied (Jura)
Groupe 2 (végétation compagne des moissons sur sols calcaires)



2004, Cécile Brun

Arnosseris naine (*Arnosseris minima*) et fausse camomille (*Anthemis arvensis*)
Champ de seigle (n° 30) au nord de Beulotte-Saint-Laurent,
vers le lieu-dit « La goutte du Tronc » (Haute-Saône)
Groupe 1 (végétation compagne des moissons acidophiles)

Vicia sativa subsp. *sativa*, *Viola arvensis*, *Myosotis arvensis*, *Papaver rhoeas*, *Sonchus asper* and *Convolvulus arvensis*. Species richness in fallow lands is on the average twice that of cultivated fields (see Table 35).

However, we have succeeded in finding more precise floristic units in the arable-weed flora. Six groups of relevés, based on floristic composition, were defined by cluster analysis with MULVA-5. The relationship between the classification and the ordination is given in the legend for the cluster groups on the PCoA scatter plot (Fig. 32).

The first three co-ordinate axes explain respectively 13.7%, 9.3% and 6.5% of the total variation in the vegetation data-set. The first co-ordinate axis divides the floristic data-set into two groups (Group 1 and the others). Axis 1 shows a clear gradient from the arable-weed flora of basic to acid soil. Samples of arable-weed flora of acid soil have positive values on this axis. Axis 2 appears to represent a gradient in the number of companion and opportunist species present in each sample. Samples with a large number of species have negative values on this axis. Axis 3 separates groups 2 and 3.

From this analysis, 6 groups have been isolated:

The first group includes samples from acid-soil sites belonging to the *Scleranthion annui* alliance. This community is found on sandy soil in the northern part of our region (Fig. 31). These sites are characterized by the presence of relatively few weed species (20 per relevé), such as *Arnoseris minima*, *Anthemis arvensis*, *Odontites vernus*, *Spergula arvensis*, *Scleranthus annuus* subsp. *annuus*, etc.

The second group includes samples collected from cultivated fields, as well as from annual fallow lands. The vegetation recorded in these sites is characterized by a typical arable weed of basophilous crops (*Papaver rhoeas*, *Ajuga chamaepitys*, *Chaenorrhinum minus*, etc.). In addition, frequent opportunist species of annual and perennial fallows, pastures, lawns and meadows are found, such as *Galium aparine*, *Geranium columbinum*, etc.

Annual fallow land (Group 3) with the richest wild flora (on average 50 species per relevé), has a flora dominated by an arable-weed community of basic crops (*Papaveretalia rhoeadis*). These sites are distinguished by the high frequency of opportunist species, such as *Coryza canadensis*, *Crepis capillaris*, etc.

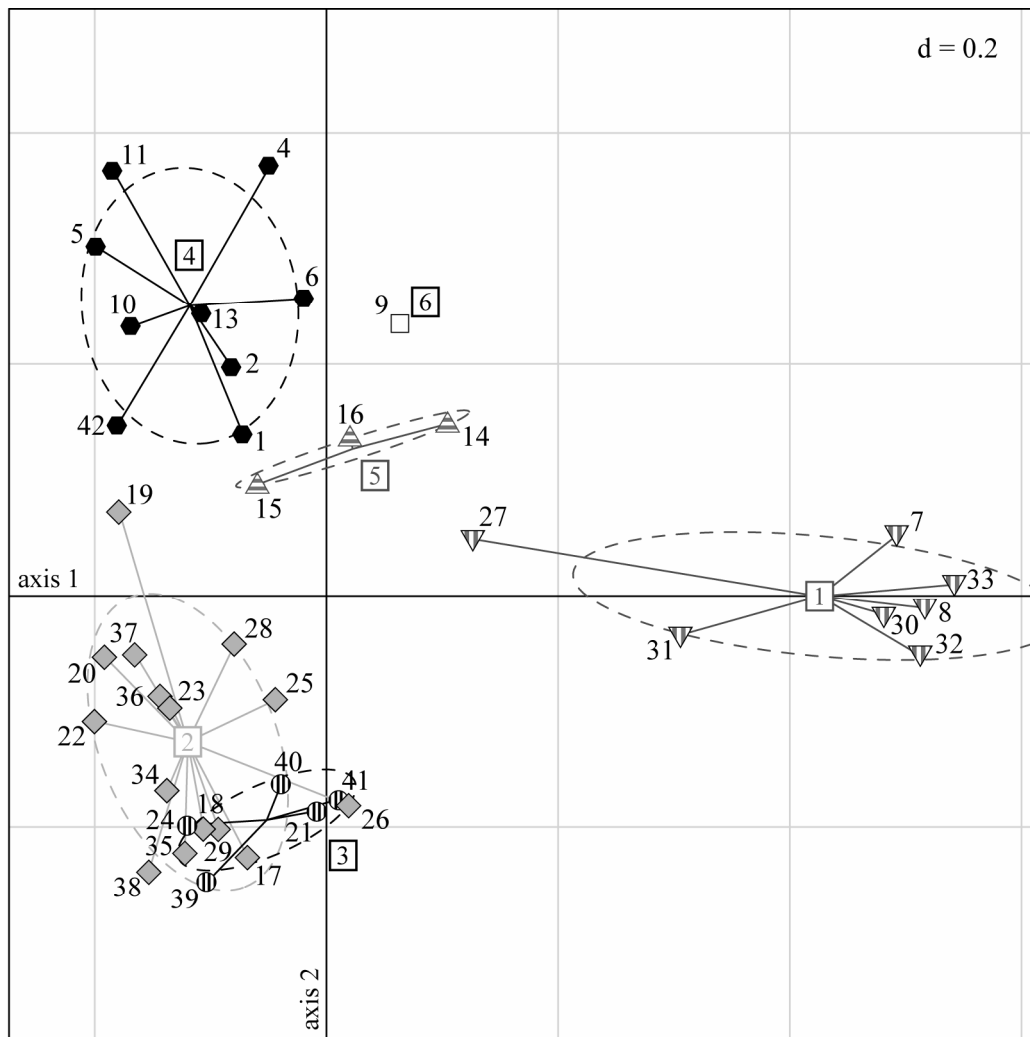


Fig. 32. Principal coordinate analysis (PCoA) of the vegetation data-set, with 40 floristic relevés and 226 species. Groups according to the clustering are indicated by different symbols:

1, ▽; 2, ◆; 3, ⊕; 4, ●; 5, ▲; 6, □.

The value of d gives the scaling for the axes and indicated the size of the squares on grid of the graph.

Samples from group 4 present a vegetation of an arable-weed community on basic soil, as well as of a pioneer hygrophilous community. We found characteristic species, such as *Polygonum persicaria*, *Atriplex patula*, *Echinochloa crus-galli*, etc.

The three relevés of group 5 differ from the others by an equal mixture of arable weeds and typical species of meadows, annual and perennial fallow lands.

Sample 9 (Group 6) is an atypical field with very few species. *Centaurea cyanus* and *Viola arvensis* dominate the vegetation.

II.4.1.2. From species to pollen types: is the same pattern found in the vegetation data-set?

The results of the PCoA made on the vegetation dataset, expressed in terms of species or pollen types, were compared using PCIA (Fig. 33).

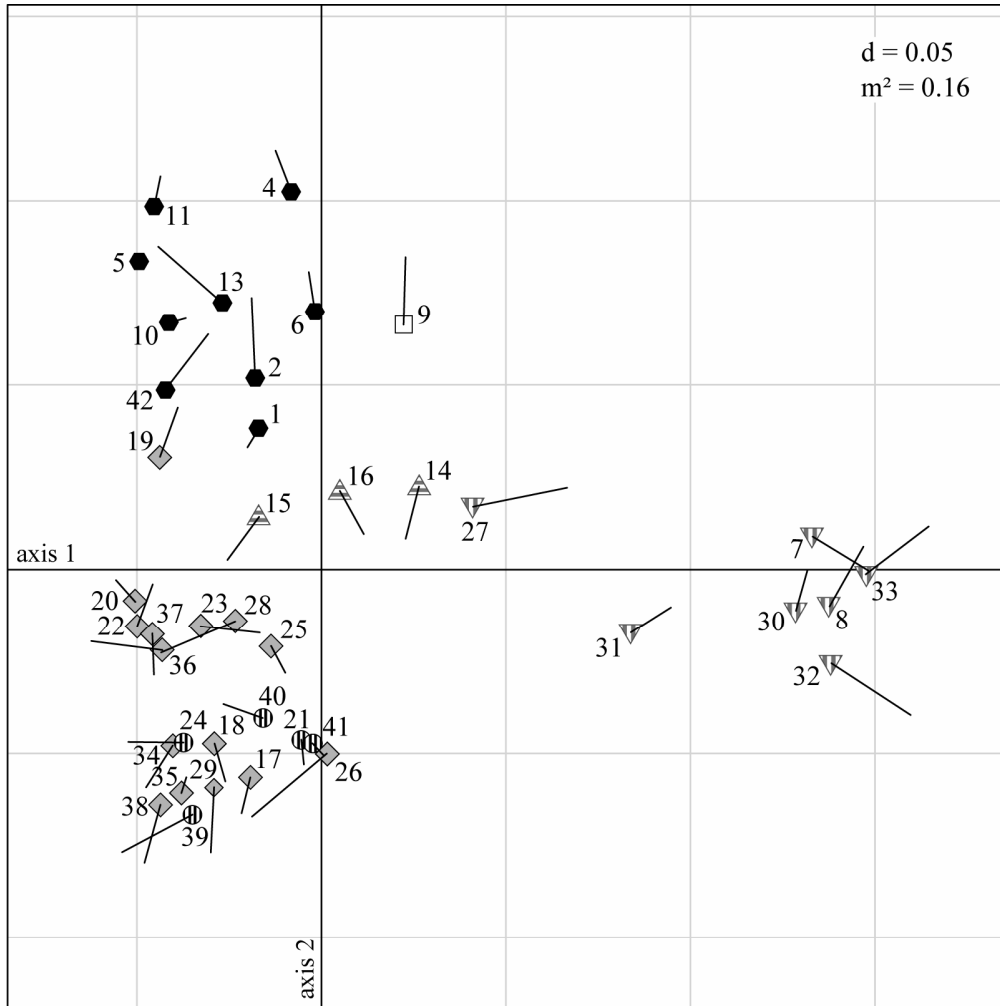


Fig. 33. Procrustean co-inertia analysis (PCIA) of vegetation data. Coupling the results of PCoA with species data (40 samples, 226 species) and with theoretical pollen data (40 samples, 89 pollen types). The symbol represents the position of the site in the specific matrix and the end of the line the position of the site in the theoretical pollen matrix. Line segments are residuals between the scores obtained from the two matrices (specific and pollen matrix). The longer the line, the more important is the loss of information. m^2 statistics are indicated. Symbols for sites are cluster groups from Fig. 2 (1, ∇ ; 2, \diamond ; 3, \oplus ; 4, \bullet ; 5, \triangle ; 6, \square).

The value of d gives the scaling for the axes and indicated the size of the squares on grid of the graph.

The results show that the use of pollen types gives similar results to using species ($m^2=0.16$ and PROTEST is very significant: p -value <0.0001).

The PCIA analysis shows that the structure of the two data-sets is very similar. In other words, when the taxa are expressed in terms of theoretical pollen types, the loss of information is very low. In this case, we can consider that two different taxonomic levels do not cause important changes in the position nor in the grouping of the set of points.

In the PCIA scatter plot (Fig. 33), the six groups of relevés previously defined are not so easily identified as discrete groups. The first axis always shows a clear gradient and separates the first group from the others. The groups on the second axis are close together. Groups 1, 4 and 6 are quite separate whereas the distinction within Groups 2, 3 and 5 is more difficult. Moreover, high residuals (drawn by line segments on the PCIA scatter plot) are

found for some relevés (e.g. 26, 28, 39, etc.). It indicates that these relevés have lost diagnostic taxa because of the transformation of species to pollen types (the level determined by palynology is commonly the genus or only the family level).

Some pollen taxa are found in all the groups, such as *Poaceae*, *Cichorioideae*, *Matricaria*-Type, *Cerealina*, *Veronica*-Type, *Brassicaceae*, *Polygonum aviculare*-Type, *Anagallis*-Type, *Lathyrus/Vicia*-Type, *Viola tricolor*-Type, *Convolvulus arvensis*-Type and *Papaver rhoeas*-Group.

Group 1 is characterized by pollen taxa that only occur in this sample (*Scleranthus*, *Secale*, etc.). Details of the theoretical pollen-type composition of the six groups of relevés (defined with the species data-set) are given in Appendix 9.

II.4.2. Modern pollen assemblages

In the 14 sites with pollen samples, the total pollen sum (trees, dwarf-shrubs and herbs) varied from 516 to 1200 grains, and the pollen sum of herbs from 256 to 765. Pollen identifications of the herb taxa were made to a taxonomic level as precisely as possible.

A total of 100 pollen types were identified: 30 trees and dwarf-shrubs (which were excluded) and 70 herb pollen types (see Appendix 8). Pollen-percentage data from surface samples are shown in a synthetic pollen diagram in Fig. 34 (Tilia version 2.0.b.4, Grimm, 1991-1993). The pollen diagram shows the 48 taxa recorded as plants and as pollen and 3 abundant taxa recorded only as pollen. Pollen taxa are arranged according to the 6 categories defined from the indices of Davis (see below). The 14 samples are arranged according to the six groups of relevés defined with the vegetation dataset.

II.4.2.1. Pollen–vegetation relationships and gradients detected in surface sample pollen spectra

PCoA analysis was carried out on the modern pollen data-set as was done for vegetation data. Comparisons between the modern pollen assemblages (14 samples, 70 pollen types) and the vegetation data-set were made by using PCIA (Fig. 35). To do relevant comparison, we reduced the vegetation data-set to the relevés where modern pollen samples were collected, so the data-set were composed of 14 samples with 70 pollen types. The fit between the two sets of data is good ($m^2=0.14$ and PROTEST is significant: p -value <0.0045).

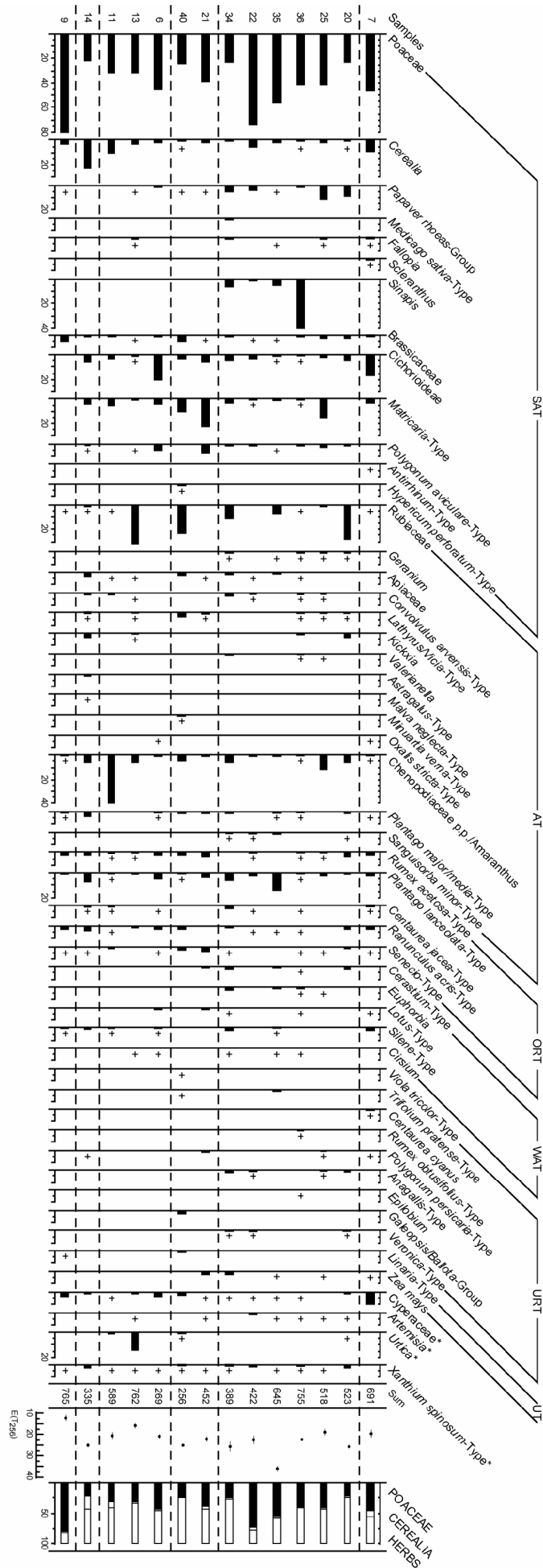


Fig. 34. Simplified pollen diagram showing percentage values for the 14 moss samples and 52 selected pollen taxa. Samples are grouped according to the results of the PCoA analysis of the floristic data (Fig. 2). Surface sample numbers refer to the relevé numbers on Figs. 1, 2 and 3 and Table 1. All values are expressed as percentage of total Non Arboreal Pollen sum after excluding trees and dwarf-shrubs taxa as well as fern spores. The presence of taxa with low percentages (<1%) is indicated by a cross. Pollen taxa are arranged according to the 6 categories defined from indices of Davis (see Table 2 for the abbreviations).
*Taxa recorded only as pollen.

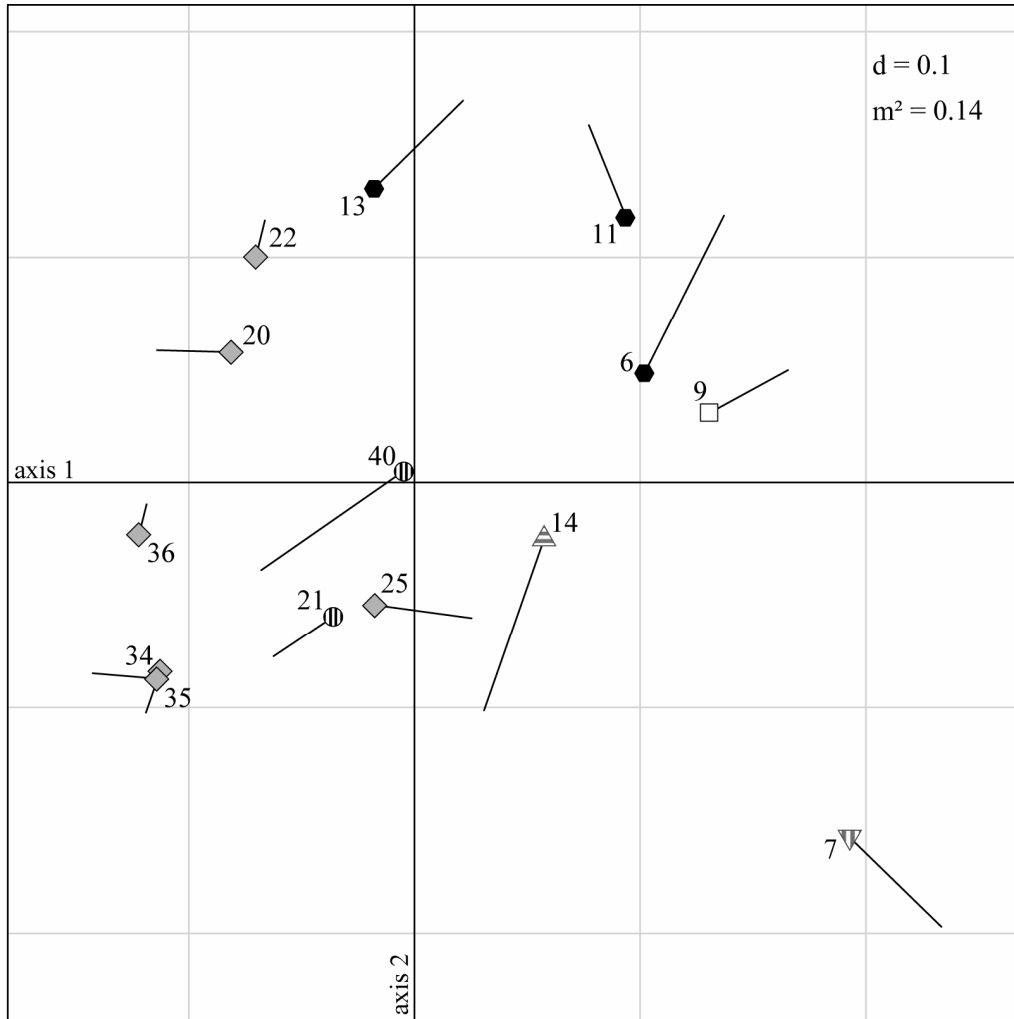


Fig. 35. Procrustean co-inertia analysis (PCIA) of vegetation and pollen data. Coupling the results of PCoA with vegetation data (14 samples, 70 pollen types) and with modern pollen data (14 samples, 70 pollen types). Line segments are residuals between the scores obtained from the two matrices. The longer the line, the more important is the loss of information. m^2 statistics are indicated. Symbols for sites are cluster groups from Fig. 2 (1, ∇ ; 2, \diamond ; 3, \oplus ; 4, \bullet ; 5, \triangle ; 6, \square).

The value of d gives the scaling for the axes and indicated the size of the squares on grid of the graph.

However, if we compare the two PCIA results (Figs. 3 and 5), we can see that the loss of information is equivalent in Figs. 5 and 3 (m^2 statistic is stable: 0.16 or 0.14). However, in the two PCIA scatter plots the residuals for each sample increase (Figs. 33 and 35, compare the length of the lines, but note the different scales). Indeed, the taxonomic diversity in the modern pollen samples is much lower than in the vegetation data-set (see Table 1). Moreover, some of the pollen types present in the pollen samples are non-local taxa.

The details of the modern pollen-type compositions of the six groups of relevés are given in Appendix 9.

II.4.2.2. Association and representation indices

II.4.2.2.1. Ordination

Only 48 taxa were recorded both as plant and as pollen in the 14 surface samples. The calculated indices of Davis (1984) are summarized in Table 36. The relationships between the different taxa and the calculated indices are explored with PCA (Fig. 36). Taxa were grouped into six categories according to their index scores, adapted to those defined by Bunting (2003). The first principal component accounts for 67.7% of the variation in the indices, and the first two axes capture nearly 97% of the variation. The first axis separates strongly associated taxa (SAT: e.g. *Poaceae*) from the unassociated taxa (UA: e.g. *Linaria*-Type, *Zea mays*). The second axis divides the taxa into overrepresented (ORT: in this case, the pollen are found in many samples while they are absent from the vegetation, e.g. *Plantago lanceolata*-Type, *Rumex acetosa*-Type) and under-represented (URT: here the plants are found in many samples while they are absent from the pollen rain, e.g. *Viola tricolor*-Type, *Centaurea cyanus*).

II.4.2.2.2. Relationship between the mode of pollination, flower characteristics, the size of the pollen grain and the calculated indices.

The mode of pollination, flower characteristics and the size of the pollen grain of the taxa are shown by different symbols in Fig. 36. Anemophilous taxa and taxa with open flowers and numerous exposed anthers are found on the negative side of axis 2 in the best-associated groups (STA and AT) as well in the ORT. The pollen-grain size of all these taxa is less than 40µm (with the exception of *Cerealia* pollen).

Taxa with open flowers and few exposed anthers or anthers more or less concealed (some have specialized pollination) are predominantly found on the upper part of the PCA scatter plot in the under-represented groups (URT). With some exceptions, the tendency of these taxa to have a pollen-grain size less than 35 µm is low. Indeed, all the pollen grains whose size is N50 µm are found here. The major part (70%) of the strongly associated taxa (SAT) is prevalent taxa in the vegetation, and one or more is a dominant element in every plant community sampled (e.g. *Poaceae*, *Papaver rhoeas*-Group, *Cichorioideae*, *Brassicaceae*, *Matricaria*-Type, *Fallopia*, *Sinapis*). Some others are present only in one plot as plant and as pollen (sporadic taxa such as *Anthirrhinum*-Type, *Scleranthus* and *Medicago sativa*-Type).

Generally, associated taxa (AT) are common in some samples but they are not universally present in the arable-weed communities. Some anemophilous taxa or taxa with numerous exposed anthers (all with small pollen grains) are most often found as pollen (*Chenopodiaceae*, *Plantago major/media*-Type, *Sanguisorba minor*-Type). Conversely, some taxa with few open anthers or concealed anthers are most often found as plants (e.g. *Geranium*, *Convolvulus arvensis*-Type, *Valerianella*, *Oxalis stricta*-Type).

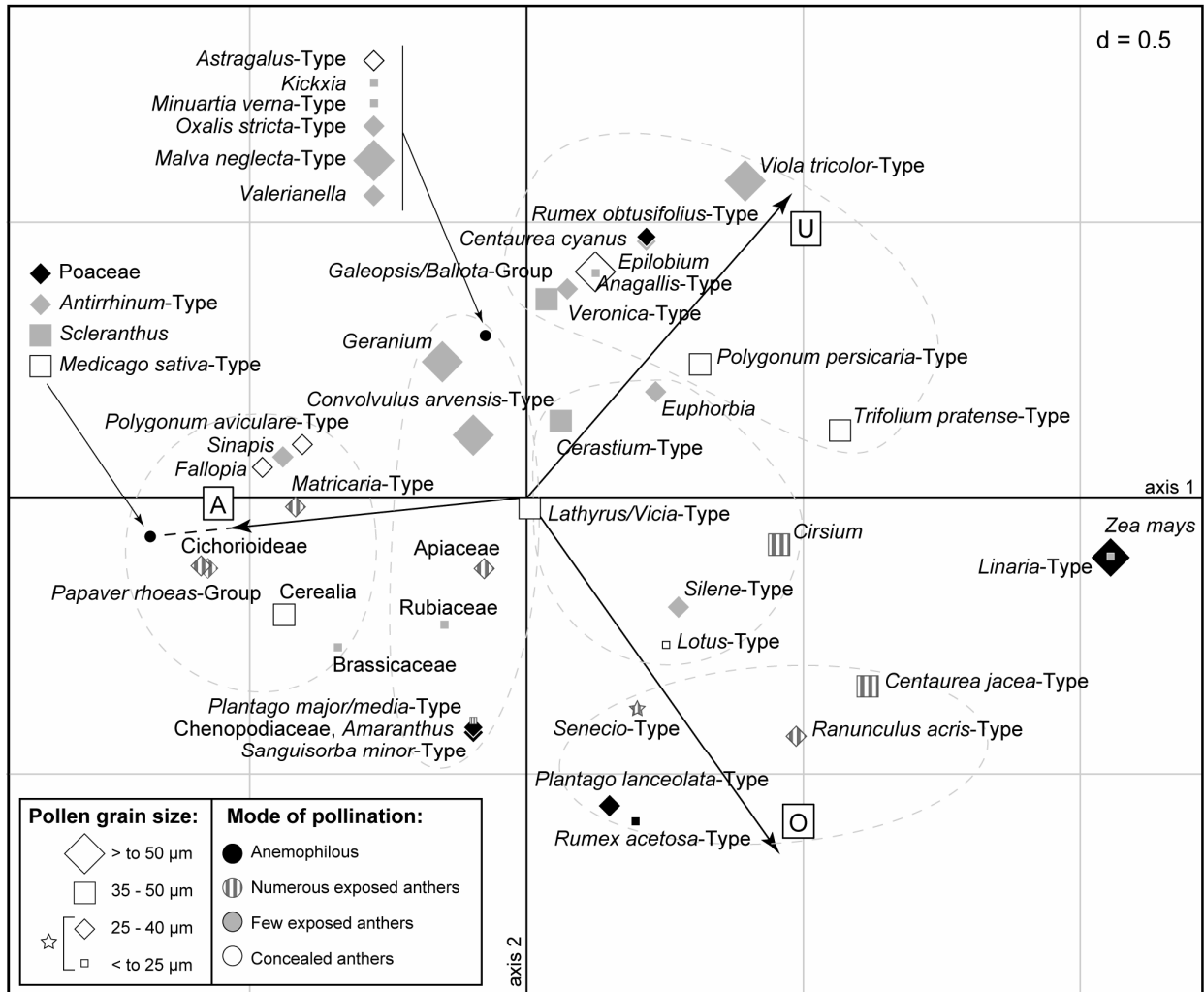


Fig. 36. Correlation biplot based on PCA showing the relationship between calculated indices (arrows) and the different taxa (points). A = association index arrow; O = over-representation index arrow; U= under-representation index arrow. The different categories of taxa are represented by dots (See the categories in Table 2). The eigenvalues of the first three principal component axes are 0.188 (67.7%), 0.082 (29.7%) and 0.007 (2.5%), respectively.

The value of d gives the scaling for the axes and indicated the size of the squares on grid of the graph.

Over-represented taxa reflect the vegetation present outside the study area (such as vegetation communities present close to the arable fields: pastures, meadows, etc.) with anemophilous pollen types such as *Plantago lanceolata*-Type, *Rumex acetosa*-Type; or entomophilous (but with open flowers and numerous anthers) pollen types, e.g. *Centaurea jacea*-Type and *Ranunculus acris*- Type.

Weakly associated taxa have a wide range of pollen grain sizes and modes of pollination (e.g., *Cirsium*, *Silene*-Type).

Under-represented taxa (with one exception *Rumex obtusifolius*-Type) are either rare taxa in the vegetation, with open flowers and few exposed anthers (e.g. *Galeopsis/Ballota*-Group, *Centaurea cyanus*), or frequent taxa in the vegetation, with concealed anthers and, in many cases, specialized pollination mechanisms, e.g. self-fertilized species (*Polygonum persicaria*, *Epilobium*). Some of these taxa have pollen-grain sizes greater than 50 µm (e.g. *Viola tricolor*-Type). Low pollen production, due to their specialized mode of pollination, seems to be characteristic of these taxa. Such specialized pollination also implies that few pollen grains are dispersed. Large pollen-grain size implies that the pollen only fall near the plant taxa. It is therefore a matter of chance to find these species in pollen samples. However, some species are found (e.g. *Polygonum persicaria*, *Viola arvensis*, *Galeopsis/Ballota*-Group (*Ajuga chamaepitys* and *Lamium purpureum*), *Centaurea cyanus*, *Anagallis arvensis* and *Veronica persica*) and their possibility of representing the local vegetation is rather high.

Unassociated taxa occur infrequently in the vegetation and pollen rain (*Zea mays*).

II.5. Discussion

II.5.1. Arable-weed vegetation and its theoretical pollen representation

Declining population trends of plants in arable habitats have been reported elsewhere in north European countries, for example in Denmark, Belgium and England (Meerts, 1997; Andreasen *et al.*, 1996; Sutcliffe and Kay, 2000). These areas are more affected than southern countries in Europe (Jauzein, 2001). The impoverishment of arable-weed vegetation and the decline in the richness of species and plant density of the wild flora in arable fields has been clearly established in France (Montegut, 1997; Benest *et al.*, 1999; Jauzein, 2001) and also in a part of our study area: the Jura mountains (Collin *et al.*, 2002).

In cultivated fields, land-use practices are the major factor which determines the composition of the arableweed flora. These species have long been associated with the presence of humans who developed the environmental potential for crop production. Nevertheless, farming practices have become increasingly intensive since the post-war period. Changes in crop management (mechanization), massive use of herbicides, changes in crop rotations, changes in the timing of cereal sowing, reduction of landscape diversity

(improvement of soil which involves the disappearance of extreme environments) and fragmentation of fields (Jauzein, 2001; Robinson and Sutherland, 2002) are the major factors in the decline of the arable-weed flora.

Our study shows that the flora of cultivated fields has a weak species diversity and only a few stands show an arable-weed flora with a high species richness (especially fallow lands). Dominant taxa found are generalist species (cosmopolitan or sub-cosmopolitan), such as *Papaver rhoeas*, *Polygonum aviculare*, *P. persicaria*, *Sonchus asper*, *Veronica persica*, *Viola arvensis*, *Anagallis arvensis*, *Convolvulus arvensis*, etc. Taxa belonging to the most specific associations of the arable-weed flora are rare (e.g. *Arnoseris minima*, *Anthemis arvensis*, *Valerianella dentata*, *Ajuga chamaepitys*).

Consequently, arable-weed communities become difficult to identify precisely on the basis of their species composition. Indeed, PCoA gradients in Fig. 32 are low and the different groups are quite close.

When we change the taxonomic level (species replaced by their corresponding pollen taxa), the major patterns are preserved. The PCIA (Fig. 33) shows a general conservation of the information. But in detail, species which allowed the identification of floristic assemblages, group together in higher taxonomic levels (e.g. *Poaceae*, *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Rubiaceae*) and this reduces the difference between groups.

Indeed, a high level of taxonomic precision is difficult to achieve in open and non-arboreal environments (Hjelle, 1997; Fontana, 2005; Court-Picon *et al.*, 2005). In field environments, the major vegetation taxa (*Poaceae*, *Brassicaceae*, *Rubiaceae*, *Chenopodiaceae* and *Asteraceae*) produce pollen with only slight morphological variation and the taxonomic level determined by palynologists are, with some exceptions, commonly the genus or only the family level.

Nevertheless, it seems that theoretically the arableweed flora of acid soil (Group 1) can be distinguished from those of basic soil by their pollen composition (but with very slight differences, see Appendix 9), while the group of basic vegetation (Groups 2, 3, 4, 5 and 6) cannot be differentiated by characteristic pollen taxa but rather by the differences in the proportions of some taxa.

II.5.2. Relationships between modern pollen and vegetation assemblages

II.5.2.1. Concordance between the two data-sets (PCIA)

It seems possible to characterize general crop vegetation based on their pollen spectra. Practically all the dominant taxa in the vegetation assemblages are found in the pollen spectra (*Poaceae*, *Cichorioideae*, *Matricaria*-Type, *Cerealina*, *Polygonum aviculare*-Type, *Fallopia*, *Papaver rhoeas*-Group, *Sinapis*, *Kickxia*, *Scleranthus*, *Euphorbia*, *Valerianella*, etc.).

The major part of the high residuals found in the PCIA is due to the lack of taxonomic precision in pollen identification. Moreover, variation in pollen production and dispersal between plant species, and differential preservation of pollen grain affect the presence of any pollen grain in a pollen assemblage. Pollen production and dispersion are also affected by land-use practices (Hjelle, 1997) which, in this investigation, are processing techniques and harvesting. We have previously seen how agricultural practices in arable farming have an impact on floristic diversity.

The particularity of arable land is that the cultivation changes from year to year (e.g. there are different crop-rotation regimes, for example a three-year regime: legume–fallow–cereal or a two-year regime: fallow–cereal). Many years of cultivation and fallow are found in the modern pollen assemblages while only one year (of cultivation or fallow) is found in the floristic assemblage.

Crop-rotation regimes may raise the problem of congruency between the two data-sets but the PCIA results suggested a good correspondence between the two assemblages. This could be explained by the fact that the taxonomic level of pollen types erases the differences between the years. Indeed, even if some arable-weed species are absent one year, other species belonging to the same pollen types can be present and vice versa. Therefore, one could suggest that there are slight qualitative variations in cultivated vegetation over a period of time.

Another explanation could be that the pollen assemblages collected in moss polsters represent a few years of pollen deposition (one or two maximum) as was suggested by Räsänen *et al.* (2004).

Concerning harvesting, even if the majority of the species of the arable-weed flora have flowered before, some of them flower late in July or August and may be affected by early harvesting. Consequently, they may be under-represented or absent in the pollen record. For example, early harvesting of the dominant winter crops affects late autumn-germinating

species, e.g. *Lithospermum arvense* (Wilson, 1992) which have become rare (Collin *et al.*, 2002). Indeed, we have found this species only twice in the vegetation and never in the pollen rain.

Moreover, in an open area with grass-dominated vegetation, the pollen-source area is larger than the vegetation relevé area. Indeed, Broström *et al.* (2005) estimated the area beyond which the correlation between pollen and vegetation does not improve ('relevant source area of pollen', Sugita, 1994) for moss polsters in cultural landscapes (in an open region) in southern Sweden to be c. 400 m. Consequently, the pollen samples collected in arable fields contain a part of extra-local pollen which belongs to the surrounding vegetation.

All these causes of discrepancies between vegetation and pollen assemblages suggest that the identification of the different groups defined with the floristic data-set is not possible on the basis of their pollen assemblages. Indeed, in our study, only three rare taxa present in the modern data-set (in less than 1% of the pollen spectrum) allowed us to make the distinction between the first group and the others. A higher number of modern pollen samples would perhaps allow one to clarify the difference between modern pollen assemblages of acid and basic soil.

II.5.2.2. Indices of association and representation

The indices of Davis, obtained from the cultivated data-set, provide some information on the qualitative pollen-vegetation relationships. Even if the calculated indices are mainly influenced by pollen production and dispersion (Davis, 1984; Hjelle, 1997) as well as by the frequency of the plant inside the relevé and in the surrounding vegetation, the results of the PCA indicate some relationships between the calculated indices and the mode of pollination, the flower characteristics and pollen-grain size.

Our results can be compared to those of Hjelle (1997) which were obtained in mown meadows and pastures in western Norway. The author concluded that high associated and over-represented taxa are typically anemophilous or entomophilous with numerous exposed anthers, high to relatively high pollen production, and good dispersal properties. Moreover, their pollen-grain size is generally smaller than 40 µm.

Our study confirms this result for anemophilous taxa, such as *Poaceae*, *Plantago lanceolata*-Type, *Chenopodiaceae* and *Rumex acetosa*-Type, which are also supported by other investigations (Hjelle, 1997; Bunting, 2003; Mazier *et al.*, 2006). The same conclusions

can be made for taxa with open flowers and numerous freely exposed anthers, such as *Plantago major/media*-Type, *Apiaceae*, *Senecio*-Type, etc. However, these entomophilous taxa have a tendency to give a better representation of the local vegetation than anemophilous taxa, especially for strongly-associated taxa, such as *Cichorioideae*, *Matricaria*-Type and *Papaver rhoeas*-Group. All these taxa have in common the capacity to produce high quantities of pollen as well as good pollen dispersal properties.

Taxa with different pollination characteristics also have high association indices (>0.5). Some of these taxa compensate their low pollen production by effective pollen dispersion (e.g. *Rubiaceae* and *Kickxia*, which have small single flowers and small pollen grains). Effective pollen dispersion is confirmed by the overrepresentation of some taxa, such as *Rubiaceae* and *Brassicaceae*. Other taxa have features which enable them to occur in relatively few plots as plants and as pollen (see Table 36, e.g. *Scleranthus*, *Medicago sativa*-Type), which indicates in this case a close correspondence between plants and pollen (Davis, 1984).

Taxa with open flowers and few exposed anthers or with specialized entomophilous pollination are predominantly under-represented taxa. As a rule, their pollen are not found in samples from relevés in which the plant is absent, but may be found in samples from relevés in which the plant is present. This observation supports the fact that their pollen production and dispersal are low (Hjelle, 1997; Fontana, 2005).

An exception to the general pattern is the presence of *Cerealia* pollen in the strongly-associated taxa and the presence of *Zea mays* in the unassociated taxa. Actual cultivated hybrids of *Cerealia* species are almost exclusively self-pollinating species. It has often been demonstrated that the pollen of cereals have a poor dispersal ability and are poorly represented (but always present), even in the immediate vicinity of crops (Vuorela, 1973; Hall, 1989). The unassociation of *Zea mays* is probably due to the uncertain dispersion of this large anemophilous pollen.

II.5.2.3. Comments on some pollen taxa

In the *Asteraceae* family, all the pollen taxa have good association indices. The highest association index is found in *Cichorioideae* (*Crepis capillaris*, *Sonchus asper*, etc.) and in *Matricaria*-Type (*Matricaria recutita*, *M. perforata*, etc.) and the highest overrepresentation is found in *Senecio*-Type (*Conyza canadensis*).

In the Brassicaceae family, *Brassicaceae* pollen tends to be over-represented, while *Sinapis* shows a better association index. Indeed, *Sinapis* represents only one weed species (*Sinapis arvensis*), while *Brassicaceae* represents weed species (*Raphanus raphanistrum*, etc.) as well as species of the surrounding vegetation.

Chenopodiaceae/Amaranthus pollen type includes different species present in the relevés. The species *Chenopodium album*, which is wind-pollinated, the species *Atriplex patula*, which is commonly self-pollinated, and the genus *Amaranthus*, with flowers which are 5 to 30% anemophilous, the rest being self-pollinating. It means that in these pollen taxa, *Chenopodium album* is well- or over-represented, whereas *Atriplex patula* and *Amaranthus* are under-represented.

The low representation of *Centaurea cyanus* seems difficult to explain since it is normally well reflected in pollen diagrams. With the exception of relevé 9, this species is present in few quantities in the vegetation. This relevé has the smallest palynological richness (see Fig. 4) and it was made during the year of the drought. This could suggest that, in our study, there has been a problem of preservation of pollen grain for this species.

II.5.2.4. Taxa present either only in the vegetation or only in the pollen samples

Twenty two taxa of herbs are present in the pollen assemblages, but are absent in the vegetation. Some of them are anemophilous taxa (e.g. *Cyperaceae*, *Artemisia* and *Urtica*). *Xanthium spinosum*-Type is present in 92% of the sampling plots in low quantities, this taxon corresponds to the introduced and invasive species *Ambrosia artemisiifolia* (anemophilous species), which has become common in the southern part of the region. All the other taxa are found in few stands and with only few pollen grains.

On the other hand, 22 taxa are never found in the pollen assemblages, but are present in the vegetation. Some of them are potentially important indicators of the arable-weed flora, such as *Spergula arvensis*, *Myosotis*, *Chaenorrhinum minus*, *Consolida*-Type, *Legousia*-Type, *Fumaria*, and *Lithospermum arvense*. They are all rare in the vegetation and are entomophilous with freely exposed anthers or more or less concealed anthers (sometimes with specialized modes of pollination). *Myosotis arvensis* is the only one present in many plots in few quantities, but its small pollen grain (almost always <10µm) always goes through the sieve during the preparation of the pollen samples.

II.5.3. Use of taxa as a pollen indicator of the arable-weed flora

The calculated indices in this investigation, based on moss samples, give information on pollen dispersal and representation in fields and annual fallows. Moss samples have been found to be representative of soil profiles, local bogs and small hollows, but they have also been compared with sediment records from small lakes with generally good results (Gaillard *et al.*, 1994).

The crop taxa are represented here by Cerealia pollen. Hall (1988) has demonstrated that the dispersal and concentration of Cerealia pollen depends greatly on harvesting methods. Therefore, it seems that characterizing one field by its amount of pollen is too uncertain.

However, the presence of Cerealia pollen is a good indicator of the practice of agriculture in the area around the sampling point.

Anemophilous taxa (*Poaceae*, *Plantago lanceolata*-Type, *Chenopodiaceae* and *Rumex acetosa*-Type), present or not in the vegetation and in the pollen assemblages, have to be used with care. Even if they are classical pollen indicators of human activity, they can reflect local vegetation (e.g. *Chenopodium album*) as well as extra-local vegetation. Indeed they are present in modern pollen surface samples even where they are absent from the vegetation (Hjelle, 1997; Mazier *et al.*, 2006). Consequently, for these taxa, percentage data are important in the interpretation of pollen records. In our results, all four taxa have the highest percentage values in samples where they are present as plant species (this agrees with the results of studies by Hall, 1989 and Vuorela, 1973).

Entomophilous taxa with open flowers and numerous anthers are a priori better indicators of the local vegetation. Results found for the *Asteraceae* family corroborate again with results from of Hall (1989) and Vuorela (1973). *Apiaceae* was not found in Hall's (1989) and Vuorela's (1973) studies, but it represents two weed species: *Aethusa cynapium* and *Daucus carota*. Moreover, in the four relevés where these species are present in important quantities (mean abundance 25%), we found the most significant values of *Apiaceae* pollen (between 1 and 3%). Finally, *Papaver rhoeas*-Group is the most interesting pollen; it represents the characteristic weed species *Papaver rhoeas*. In this case, there is also a good correspondence between the presence of the Common Poppy in the vegetation and its pollen representation (e.g. in relevé 25, *Papaver rhoeas* has a mean cover of 90% of the area and represents 11.3% of NAP). It is important to note that this pollen taxon is not found in modern

pollen–vegetation studies in the northern part of Europe, in which arable land was included (cf. Vuorela, 1973; Behre, 1981; Hicks, 1988; Hall, 1989; Gaillard *et al.*, 1994), but it is found in studies of central Europe (cf. Court-Picon *et al.*, 2005, 2006).

Rubiaceae and *Brassicaceae* behave like *Apiaceae*. These taxa represent specific weed species (e.g. *Raphanus raphanistrum*, *Sherardia arvensis*, *Galium aparine*, etc.) as well as species in the surrounding vegetation. When weed species of these families are present in the relevés, the percentage values of these pollen taxa increase.

Some entomophilous taxa with few exposed or concealed anthers are often associated with cultivated fields and occur evenly in pollen rain. Vuorela (1973), Vorren (1986), Hall (1989) also found some of these taxa: *Polygonum aviculare*-Type, *Polygonum persicaria*-Type, *Galeopsis/Ballota*-Group (*Ajuga chamaepitys*, *Galeopsis tetrahit*, etc.), *Convolvulus arvensis*-Type, *Centaurea cyanus*, *Cerastium*-Type (*Stellaria media*), while Behre (1981) found *Fallopia*. Moreover, some of these taxa such as *Sinapis* (*Sinapis arvensis*), *Kickxia*, *Scleranthus*, *Euphorbia* (*Euphorbia exigua*, *E. plathyphyllos*) and *Valerianella* have not always been determined with the same taxonomic precision in cultivated fields from northern Europe (cf. Vuorela, 1973; Behre, 1981; Vorren, 1986; Hicks, 1988; Hall, 1989). All these characteristic taxa are important indicators of cultivated fields. However, although present in important frequencies in the vegetation, these entomophilous taxa occur sporadically in the pollen rain, always with low pollen percentages (rarely greater than 5%). The results of future studies should be improved by a more precise taxonomic pollen level.

Despite the absence of some rare (but important) pollen taxa, the presence of a diagnostic pollen type can be used as positive evidence for the existence of cultivated areas in the past. This reconstruction is more likely if many taxa are present in the pollen record. The proven presence in other studies of the major part of these indicator pollen taxa strengthens their values. However, some other diagnostic taxa are found in our study.

These results also imply that future investigations of modern pollen assemblages from cultivated fields should be performed in the more southern parts of Europe in order to obtain the best analogues as possible to aid in the identification of past cultivation. Indeed because of climatic gradients, the richness of arable species decreases from the southern to the northern part of Europe, and it has been shown that the decline (due to modern agricultural practices) observed in the arable-weed flora is particularly considerable in the northern European countries (Meerts, 1997; Andreasen *et al.*, 1996; Sutcliffe and Kay, 2000; Jauzein, 2001).

II.6. Conclusions

The study of vegetation and modern pollen spectra of cultivated areas in the Franche-Comté region provides useful information for the interpretation of past pollen assemblages and leads to the following conclusions:

(1) It is possible to define six groups of crops and fallows on the basis of the floristic assemblages. The general pattern found in the vegetation data-set is the same whether plant species or pollen types are used.

(2) The general pattern found in the pollen assemblages fits well with that of the vegetation data-set. The major and dominant taxa of the vegetation are found in the pollen spectra, such as *Poaceae*, *Cichorioideae*, *Matricaria*-Type, *Cerealina*, *Brassicaceae*, *Polygonum aviculare*-Type, *Papaver rhoeas*-Group, etc. However, major discrepancies are found between vegetation and pollen representation. Pollen representation in cultivated fields is influenced by: [1] differences in pollen production and dispersion of individual taxa; [2] land-uses practices; [3] large pollen-source areas in open landscape, and [4] differential preservation of pollen grains.

(3) Based on the indices of association and representation, a pattern is found for different taxa, which may be related to the mode of pollination, flowers type and pollen-grain size (which all greatly influence their pollen production and dispersal properties).

(4) Classical pollen indicators of cultivated areas in northern countries can be identified (*Cerealina*, *Centaurea cyanus*, *Polygonum aviculare*-Type, *Fallopia*, etc.). Some others seem to be more prevalent in more southern countries (*Papaver rhoeas*-Group, *Sinapis*, *Kickxia*, *Scleranthus*, *Euphorbia* and *Valerianella*).

This study has important implications for defining modern vegetation of arable fields according to their qualitative pollen representation, and for providing analogues for comparison with subfossil pollen assemblages in the region.

Acknowledgements

The authors wish to thank Patricia Alexandre for her help with the English revisions and Florence Mazier for her assistance during fieldwork. Special thanks go to Pascal Collin and Yorick Ferrez for their help in finding crops with high species diversity, and to Emilie Gauthier and Isabelle Jouffroy for their valuable assistance in the identification of pollen. We also thank Anne Vignot for the draft of Fig. 31 and her encouragements. We are greatly indebted to the referees for their constructive suggestions.

This research has been funded by the laboratory of Chrono-Ecologie (UMR CNRS), Faculty of Natural Sciences, University of Besançon, France.

III. ETUDE DE LA FLORE ET DE LA PLUIE POLLINIQUE ACTUELLE DES LIEUX RUDERAUX

Une grande partie des résultats analysés ici est également présentée dans l'article suivant : Brun, C., Dessaint, F., Richard, H. & Bretagnolle, F., 2008. La flore des milieux rudéraux et sa représentation pollinique : une nouvelle approche pour la reconstruction des paléoenvironnements humains. *In* : Galop, D., (dir), *Paysages et environnement : de la reconstitution du passé aux modèles prospectifs*. Besançon, Presses Universitaires Franc-Comtoises, à paraître (Collection environnement).

III.1. La flore des milieux rudéraux et sa représentation pollinique théorique

Deux campagnes successives de relevés floristiques ont été effectuées aux printemps/été 2003 et 2004. Elles ont donné lieu à 101 relevés s'échelonnant de la plaine à la Haute-Chaîne (figure 37).

Le tableau 37 propose une description succincte des sites et de leur richesse floristique et pollinique. De cet échantillonnage de la végétation, on a tiré les deux jeux de données suivants :

D1 : les données de végétation exprimées au niveau taxonomique de l'espèce : 101 relevés et 465 espèces.

D2 : les données de végétation exprimées au niveau taxonomique pollinique : 101 relevés et 158 types polliniques.

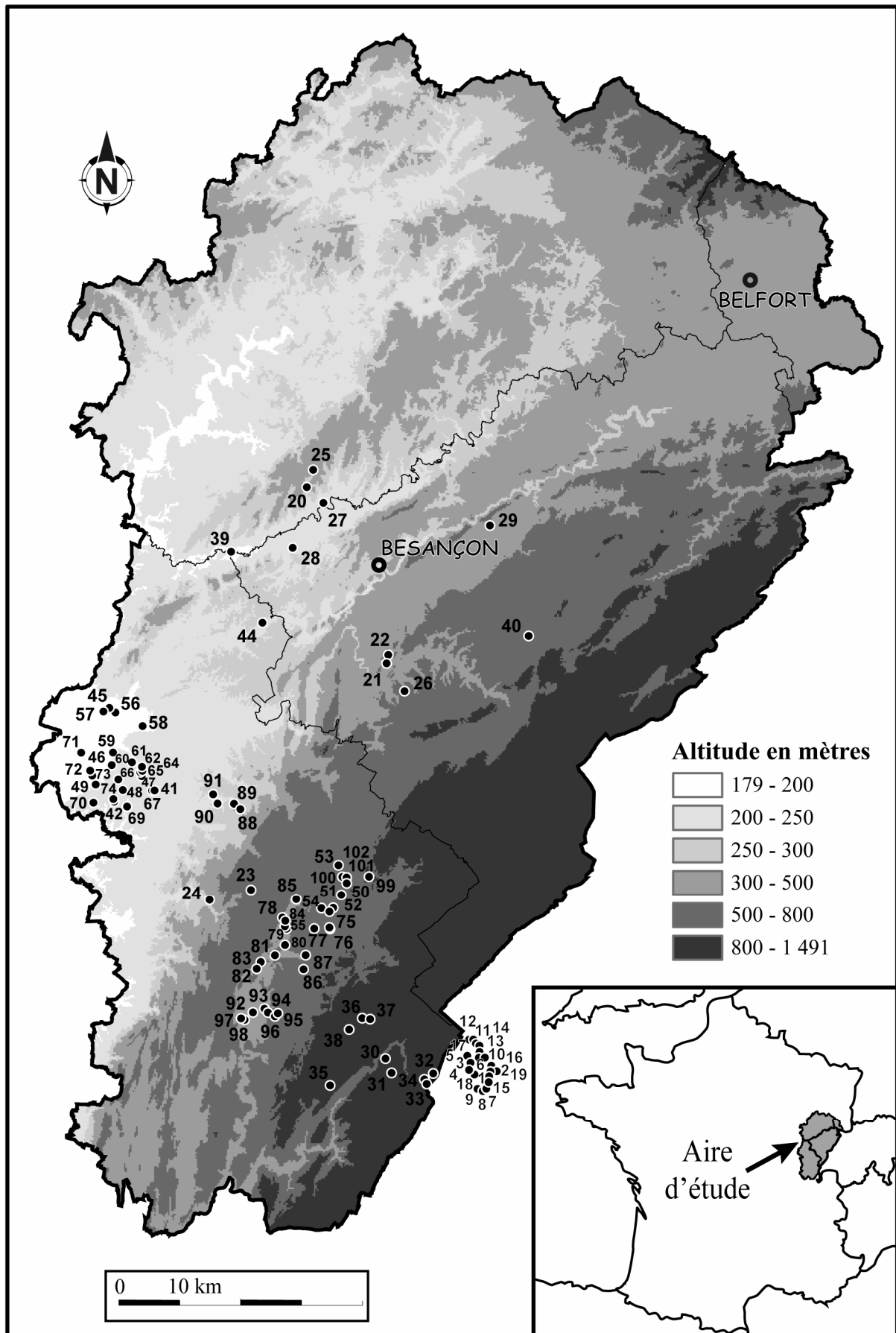


Figure 37 : localisation des 101 relevés de végétation faits dans les milieux rudéraux de la région (points noirs et blancs). Le tableau 37 propose une description succincte des relevés.

Tableau 37 : description des 101 relevés de végétation faits dans les milieux rudéraux. Les groupes de végétation sont ceux définis par la classification (figure 38). Les relevés sont classés dans l'ordre de cette classification. (1) richesse spécifique, (2) richesse pollinique théorique, (3) richesse pollinique réelle. Les sites dans lesquels des mousses ont été collectées pour échantillonner la pluie pollinique actuelle ont le fond grisé.

Groupe de Vegetation	N° de relevé	Description succincte des sites	Altitude (en mètres)	Richesse floristique		(3)
				(1)	(2)]	
1	36	Friche sur gravas, décombres autour d'une étable, clôturée	907	33	22	
1	24	Friche dans le village, zone close (murs) abandonnée	440	30	20	
1	37	Ancienne prairie (?) en friche, rectangulaire et clôturée	910	73	53	26
1	30	Friche autour d'un bâtiment abandonné	920	50	39	27
1	38	Friche en face d'une ferme, zone de remblais, décombres	830	49	38	
1	34	Abords d'un tas de fumier et remblais non fauchés	1110	32	21	
1	32	Tas de fumier en friche	1090	48	32	29
1	33	Friche derrière une maison secondaire occupée sporadiquement	1155	27	17	21
1	13	Friche autour du tas de fumier, clôturée, derrière une étable	1341	36	25	27
1	1	Friche âgée autour d'un chalet	1384	33	27	22
1	17	Enclos en friche où se trouve une citerne (sûrement fauché)	1325	34	26	
1	11	Arrière de ferme, clôturé au dessus d'une citerne	1321	33	24	24
1	18	Arrière de ferme, friche en pente	1283	34	26	
1	16	Zone de décombres, gravas en pente	1261	29	19	
1	31	Friche aux abords d'une étable abandonnée depuis plusieurs années, non fauchée	1025	27	18	
2	15	Zone très piétinée entre un chalet et un abreuvoir	1216	40	26	
2	12	Tas de fumier proche d'une étable en activité	1324	47	28	21
2	19	Arrière de ferme en friche non brouté	1279	39	28	
2	14	Zone très piétinée entre un chalet et un abreuvoir	1314	31	24	
2	7	Chemin piétiné par les vaches, végétation très rase	1270	27	18	
2	2	Zone piétinée, rase, très enrichie	1460	22	18	
2	10	Entrée d'étable, zone très piétinée à la végétation rase	1297	26	16	18
2	8	Tas de fumier clôturé	1330	34	26	
2	9	Tas de fumier devant une étable, non clôturé	1318	15	12	
2	4	Tas de fumier derrière l'étable d'un chalet, non clôturé	1296	31	21	
2	3	Tas de fumier en friche derrière l'étable d'un chalet, clôturé	1445	28	18	
2	5	Arrière d'étable d'un chalet (zone en pente)	1271	19	16	
2	6	Autour d'un tas de fumier et d'une citerne à l'abandon	1270	14	11	
3	81	Zone enrichie, clôturée proche d'une étable	520	13	10	
3	27	Tas de fumier derrière une étable	210	13	10	
3	97	Bord de route en friche	455	35	25	
3	89	Friche autour d'une maison en construction	251	43	35	
3	72	Abris à cheveux en semi-ruine entouré d'une grande zone de friche	186	60	42	35
3	71	Zone abandonnée entre deux maisons, clôturée		26	20	
3	22	Friche dans une pente (autour prairie fauchée), plutôt humide	395	37	29	
3	21	Friche sur tas de gravas, terre, très sèche	390	37	24	24
3	25	Friche autour d'un bâtiment abandonné, entourée de champs	289	29	23	
3	20	Friche devant un bâtiment de ferme abandonné	240	35	28	24
3	93	Abord d'une maison laissée à l'abandon, clôturé et entouré d'1 haie d'épicéa	482	46	31	
3	53	Friche à l'arrière d'une maison abandonnée	586	57	38	41
3	83	Talus enrichi au croisement de deux routes	540	43	30	
3	95	Prairie abandonnée, grande zone en friche le long de la route	545	59	42	40
3	75	Zone en friche entre deux maisons	692	68	44	29
3	82	Zone en friche entre une prairie fauchée et une forêt	470	49	34	
3	47	Friche autour d'une maison abandonnée	215	48	36	38

Groupe de Vegetation	N° de relevé	Description succincte des sites	Altitude (en mètres)	Richesse floristique		(3)
				(1)	(2)]	
3	42	Grande friche devant une maison plus ou moins abandonnée	190	43	27	
3	76	Maison abandonnée, arrière en friche	692	43	28	28
3	55	Devant de maison abandonnée (en restauration) en friche	495	37	25	37
3	99	Petite friche le long d'une prairie	730	49	32	
4	90	Maison fermée, terrain adjacent à l'abandon	305	47	31	36
4	70	Grange abandonnée, devant en friche	210	49	36	
4	68	Maison abandonnée, en ruine, devant en friche	205	42	31	
4	65	Maison abandonnée (?), devant en friche	220	38	25	27
4	26	Friche à l'arrière d'une maison abandonnée	545	43	31	
4	61	Ancien jardin abandonné à l'arrière d'une maison	210	63	35	40
4	46	Zone en friche, à côté d'un champ de maïs	200	61	42	
4	59	Maison abandonnée, grande zone en friche devant	200	53	34	34
4	48	Friche entre deux bâtiments abandonnés	218	49	39	
4	69	Zone clôturée le long d'une maison	217	50	34	
4	41	Friche dans des décombres, derrière une étable, clôturée	228	63	37	
4	74	Zone en friche dans des débris	211	42	30	
4	73	Bâtiment de ferme mal entretenu, entouré d'une friche dépotoir	211	36	27	
4	98	Friche derrière un bâtiment	465	43	28	
4	66	Ruine d'une petite maison avec friche âgée	221	34	21	
4	67	Maison en ruine dont une partie est en friche	238	55	35	31
4	62	Zone en friche le long d'un chemin, avec gravas, remblais...	209	50	35	
4	60	Devant d'une maison en friche, clôturée, non fauchée	210	27	18	
5	85	Derrière d'une étable, zone pâturée avec une zone de gravas, terre, plus ou moins en friche	495	72	49	38
5	35	Tas de décombres derrière un bâtiment, recouvert d'une friche très variée	889	61	43	
5	88	Talus en friche avec gravas et terre	260	61	40	
5	29	Friche autour d'une maison en ruine dans le village, dépôt de fumier proche	412	49	36	
5	40	Tas de terre, colonisé par une friche très jeune (de l'année)	720	50	33	
5	23	Friche dans zone de gravas, autour d'un enclos à fumier	530	53	39	21
5	39	Etable avec gravas sur le côté en friche	205	45	31	
5	28	Friche graveleuse (grande surface)	210	44	30	19
5	87	Ancienne pâture, zone de stabulation enrichée	589	24	22	
5	51	Petite zone en friche entre deux maisons	536	36	27	
5	91	Maison à l'abandon et écroulée, grande zone en friche	255	59	39	34
5	84	Grande zone de débris en friche à côté d'une étable	490	55	36	
5	64	Dans des bâtiments de ferme, zone clôturée avec débris graveleux, etc.	220	43	32	
5	80	Arrière d'une étable, vers un tas de fumier	515	35	25	
6	56	Grande friche (ancienne zone de culture abandonnée ?)	193	55	36	23
6	43	Petite friche dans zone abandonnée à côté d'un rond point	190	33	24	
6	57	Zone abandonnée en friche le long de la nationale	195	26	16	
6	78	Talus et replas couvert de débris (terre, graviers...)	480	89	62	47
6	58	Friche graveleuse, sableuse	198	61	44	
6	96	Friche entre une menuiserie et une ferme, bâtiment en ruine	535	79	48	38
6	44	Friche graveleuse au bord de la nationale	253	77	42	41
6	50	Zone de gravas, terre... en friche	545	128	77	47
6	49	Décharge avec gravas, déchets végétaux, terre...	187	123	62	37
6	54	Zone de dépôt de gravas, terre, débris végétaux...	527	92	58	
6	100	Très grande zone en friche, clôturée, à côté d'une fabrique	602	63	48	37
6	94	Friche graveleuse dans une zone industrielle	520	65	42	
6	86	Zone de friche au pied d'une ancienne carrière (ancienne pâture ?)	595	64	50	

Groupe de Vegetation	N° de relevé	Description succincte des sites	Altitude (en mètres)	Richesse floristique		(3)
				(1)	(2)]	
6	79	Hangar entouré d'un terrain abandonné et clôturé, friche sur gravas	469	74	53	33
6	101	Bord de pâture en friche, très sec	595	42	34	
6	52	Friche graveleuse à côté d'un hangar	530	45	33	37
6	45	Friche graveleuse sur l'emplacement d'une ancienne maison	196	51	38	
6	102	Friche devant une scierie, zone graveleuse	605	69	45	39
6	92	Friche derrière une ancienne fabrique, zone de dépôt de gravas	460	71	47	35
6	77	Scierie abandonnée, grande zone graveleuse en friche	647	63	42	

III.1.1. Typologie de la végétation rudérale en Franche-Comté

Six groupes de relevés, basés sur leur composition floristique, ont été définis à partir de la classification ascendante hiérarchique ; elle est présentée en figure 38.

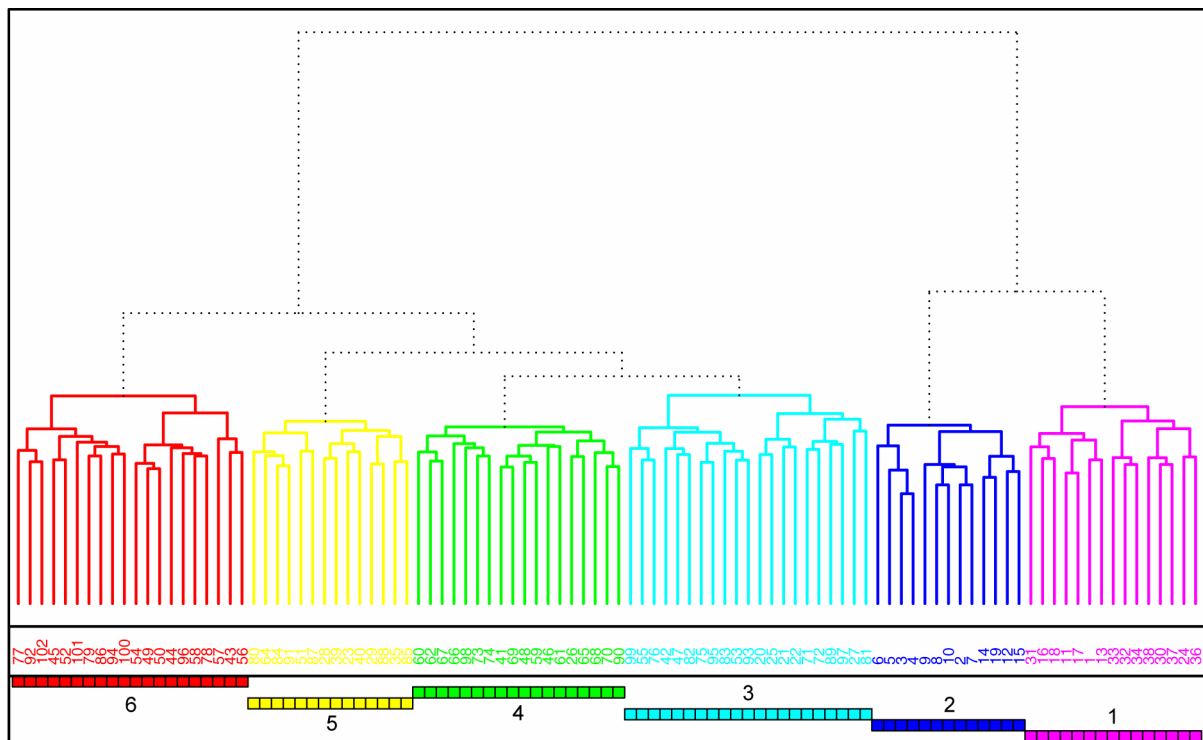


Figure 38 : classification ascendante hiérarchique avec un lien de " Ward ", faite à partir de la matrice de similarité de Jaccard, des 101 relevés rudéraux.

Sous le dendrogramme la position de chaque relevé est indiquée par son numéro et chaque groupe est matérialisé par une couleur.

Les six groupes sont ajoutés sur l'ACoP faite à partir de la matrice de similarité de Jaccard, sur le même jeu de données (figure 39).

Remarquons tout d'abord que deux ensembles bien distincts se détachent dans la classification et sur l'axe 1 de l'ACoP. En effet, cet axe montre un fort gradient en fonction de l'altitude. Les relevés faits au-dessus de 800 m ont des valeurs négatives sur cet axe (groupe 1 et 2), tandis que les relevés de plaines et des premiers plateaux (< à 800 m) ont des valeurs positives.

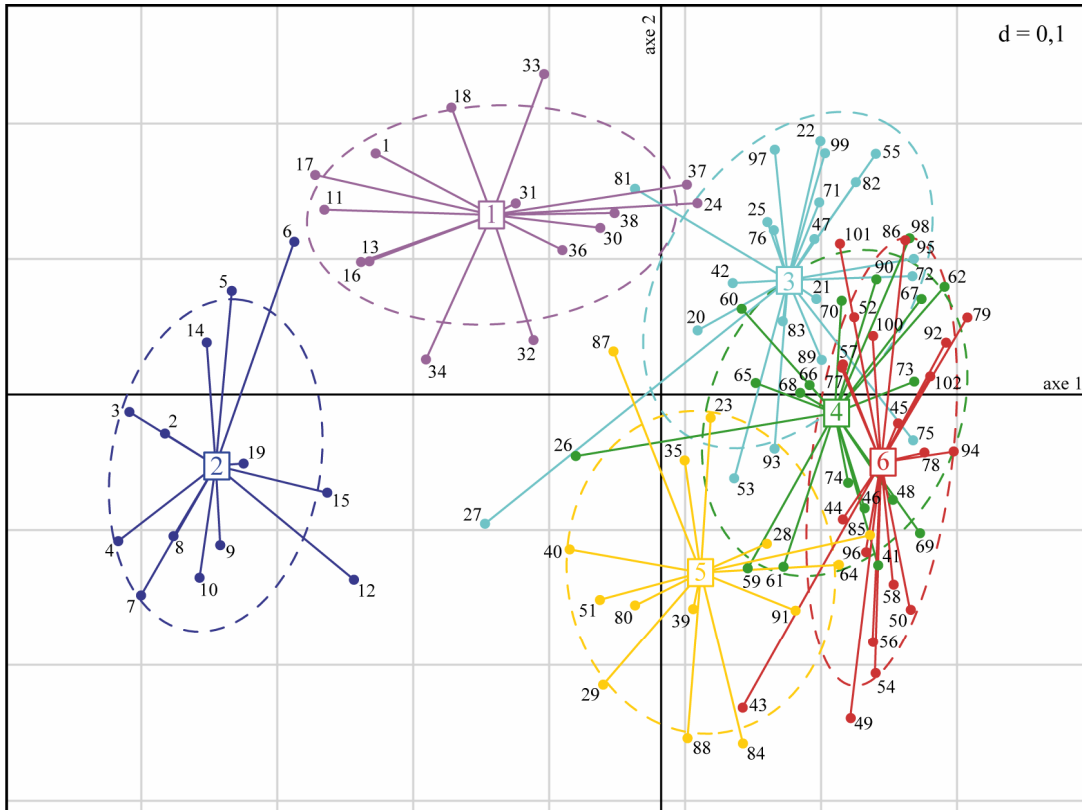


Figure 39 : analyse en Coordonnées Principales (ACoP) des données de végétation avec 101 relevés et 465 espèces. d indique la taille des carrés de la grille.

Les groupes définis par la classification (figure 38) sont indiqués par la couleur du point (1, ● ; 2, ● ; 3, ● ; 4, ● ; 5, ● ; 6, ●).

Le gradient de l'axe 2 permet lui de séparer les milieux jeunes et ouverts, dominés par les espèces annuelles (valeur négatives de l'axe), des milieux plus denses et fermés caractérisés par la présence d'espèces vivaces et de jeunes arbustes.

Le gradient de l'axe 3 semble, quant à lui, dépendre principalement de l'enrichissement du sol en nutriments. Les relevés du groupe 6 y ont les valeurs les plus négatives, ceux du groupe 5 y ont les valeurs positives les plus fortes.

L'analyse en détail de la composition floristique de chaque groupe permet de les rattacher à une (ou des) alliance(s) phytosociologique(s) connue(s). La présentation des groupes se fait selon les gradients détectés dans l'ACoP.

Les groupes d'altitude :

– *Le groupe 2* est composé de relevés fait dans des zones de végétation plutôt rases en plages discontinues (tableau 37 : zones de passages proches des habitations qui sont soit piétinées, soit broutées, soit fauchées...). On peut le rattacher à l'alliance des *Polygono arenastri–Coronopodion squamati* (tonsure annuelle des lieux surpiétinés). La richesse spécifique y est faible (tableau 38, 28 espèces en moyenne) et les espèces les plus caractéristiques sont : *Matricaria discoidea*, *Poa annua*, *Polygonum aviculare* subsp. *depressum*, *Plantago major*... On y trouve aussi une proportion d'espèces qui ne croît qu'en altitude : *Alchemilla monticola*, *Poa supina*... Les sites les moins intensément piétinés du groupe (relevés 5 et 6) évoluent vers l'*Arction lappae* avec une strate herbacée plus haute et un nombre d'espèces vivaces plus important (*Chenopodium bonus-henricus*, *Geranium pyrenaicum*, *Rumex obtusifolius*...)

Groupe	Nombre de relevés	Altitude moyenne	Richesse spécifique moyenne	Richesse pollinique théorique moyenne
1	15	1086	37	27
2	13	1314	28	20
3	21	408	41	29
4	18	251	47	31
5	14	451	49	34
6	20	426	68	45

Tableau 38 : présentation succincte des six groupes de relevés déterminés à partir de la classification ascendante hiérarchique.

– *Le groupe 1* est composé de relevés faits dans des zones de friches relativement âgées (plusieurs années), peu entretenues et qui sont par conséquent dominées par des espèces vivaces (surtout des hémicryptophytes). Cette végétation nitrophile d'ourlets (lisières, bords de chemins, arrières d'habitations, tous proches de la forêt) se distingue par la prédominance de *Cruciata laevipes*, *Heracleum sphondylium*, *Urtica dioica*, *Anthriscus sylvestris*, *Silene dioica*, *Epilobium montanum*, etc. Ces espèces différentielles permettent de rattacher cet ensemble à deux alliances difficiles à distinguer : l'*Aegopodion podagrariae* et l'*Alliarion petiolatae*. Ces groupements subissent de nombreuses influences floristiques des milieux à proximité desquels ils se trouvent, les accidentelles y sont donc abondantes. On trouve par exemple des espèces typiques de mégaphorbiaies (*Geranium sylvaticum*, *Carduus crispus*, *Valeriana officinalis*), ainsi que de nombreuses espèces forestières, prairiales...



2003, Cécile Brun

Planche 2

Tas de fumier (relevé n° 12)
plateau du Marchairuz (Jura Suisse)
Groupe 2 (*zones de végétation rases*)



2003, Cécile Brun

Friche âgée (relevé n° 18)
plateau du Marchairuz (Jura Suisse)
Groupe 1 (*zones de friches relativement âgées*)



2004, Cécile Brun

Jeune friche (relevé n° 88)
près de Grozon (Jura)



2004, Cécile Brun

Orge des rats (*Hordeum murinum*)
Jeune friche (relevé n° 91) près d'Aumont (Jura)

Groupe 5 (*premiers stades des successions des terrains en friche*)

Les groupes de plaines et de plateaux (la présentation suit le gradient de l'axe 2, les stades de friches les plus jeunes sont présentés en premier, puis les stades plus âgés) :

– *Le groupe 5* inclut des relevés dominés par des espèces annuelles et bisannuelles. Ce sont les premiers stades de la succession de terrains en friche ou des décombres assez régulièrement perturbés (abords d'habitations, bords de champs, dépôts de terre végétale, etc.). On peut les rattacher à l'alliance du *Sisymbrium officinalis*. La diversité floristique est élevée (49 espèces en moyenne). C'est une végétation nitrophile caractérisée par : *Sisymbrium officinale*, *Lactuca serriola*, *Galium aparine*, *Capsella bursa-pastoris*, *Stellaria media*, *Chenopodium album*, *Veronica persica*...

– *Le groupe 6* se compose de relevés faits dans des friches (hautes herbes) moyennement denses et dominées par des espèces vivaces. On les trouve sur des substrats pauvres et plus ou moins grossiers dans des zones très irrégulièrement perturbées, des terrains inexploités (friches graveleuses, terrains vagues, terrasses alluviales, terrains décapés, remblais minéraux...). Elles sont très répandues dans les zones urbaines, les gravières, les carrières. On peut les rattacher à l'alliance des *Daucus carotae*–*Melilotion albi*. Ces relevés sont très riches en espèces (tableau 38, 68 en moyenne) ; les plus caractéristiques sont les suivantes : *Daucus carota* subsp. *carota*, *Artemisia vulgaris*, *Crepis capillaris*, *Verbena officinalis*, *Melilotus officinalis*, *M. albus*, *Hypericum perforatum*, *Echium vulgare*, etc. Avec le temps, cette végétation évolue vers des friches à graminées (*Convolvulo arvensis*–*Agropyro repentis*) dominées par *Elytrigia repens* et *Convolvulus arvensis*.

– *Le groupe 4* rassemble des friches plus âgées que dans le groupe 6, mais moins que dans le 3. Elles se développent sur des substrats plus riches en matière organique et en nutriments que les friches du groupe 6 et plus humides que celles du groupe 3. Elles contiennent aussi moins d'arbustes (*Prunus cerasus*, *Sorbus* sp.) et beaucoup plus d'annuelles (par exemple *Bromus sterilis*, *Conyza canadensis*, *Galium aparine*) que les friches de ce dernier groupe. Les espèces dominantes sont *Urtica dioica*, *Convolvulus arvensis*, *Erigeron annuus*, *Epilobium tetragonum*, *Rubus caesius*, *Myosoton aquaticum* etc. Nous pouvons rattacher ces relevés aux alliances du *Convolvulion sepium* et *Aegopodion podagrariae* (les limites entre ces alliances étant difficiles à définir).

– Le groupe 3 rassemble les zones où l'enfrichement est le plus avancé et le milieu en cours de fermeture. C'est un ensemble complexe dans lequel se mêlent des espèces dominantes qui le rattachent à l'*Aegopodion podagrariae* et l'*Alliarion petiolatae* (*Heracleum sphondylium*, *Lamium maculatum*, *Geranium robertianum*, *Elytrigia repens*, *Sambucus ebulus*, *Rubus caesius*, etc.); mais aussi beaucoup de jeunes arbres et arbustes (*Prunus spinosa*, *Crataegus monogyna*, *Rosa canina*, *Clematis vitalba*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur* etc.). C'est le groupe où l'on trouve le moins d'espèces annuelles et le moins d'espèces compagnes de milieux ouverts (espèces de prairies...).

Comme nous l'avons décrit dans le chapitre 1 (I.3.2.), soit les actions humaines sur ces milieux sont périodiques et régulières et nous sommes en présence de groupements « artificiellement stabilisés » (par exemple, les milieux régulièrement piétinés), soit les actions humaines se sont plus ou moins récemment interrompues et nous observons alors des groupements en cours de dynamique progressive (Bournérias *et alii*, 2001). Nous passons donc d'ensembles à la végétation clairsemée et très ouverte (groupe 4) à d'autres (qui succèdent spontanément aux précédents), à la végétation dense et fermée (groupe 3).

Ces successions progressives ou régressives entraînent l'existence de nombreux stades intermédiaires entre des groupements bien définis. Cela se traduit dans la représentation graphique (ACoP, figure 39) par l'étendue importante de chaque groupe et par la superposition partielle de certains d'entre eux. Ces groupes présentent à la fois des relevés « typiques » (les plus au centre, par exemple le relevé 31 pour le groupe 1) et des relevés intermédiaires qui se situent à la croisée de deux ensembles et peuvent aussi bien se rattacher à l'un ou l'autre groupe (par exemple le relevé 24 pour le groupe 1).

III.1.2. Comparaison des deux niveaux taxonomiques de détermination : la question de la conservation des structures de données

Quand on exprime les données de végétation au niveau taxonomique pollinique, le jeu de données n'est plus composé que de 101 relevés et 158 types polliniques (D2) au lieu de 101 relevés et 465 espèces (D1). La correspondance entre les espèces et les types polliniques est donnée en annexe 10. Après cette transformation, à partir de la matrice de similarité de Jaccard calculée pour D2, nous réalisons une ACoP (figure 40).

Planche 3



2004, Cécile Brun

Friche (relevé n° 86)
près du lac de Chalain, Songeson (Jura)



2004, Cécile Brun

Vipérine commune (*Echium vulgare*)
Friche (relevé n° 45) vers Dole, Gevry (Jura)

Groupe 6 (*friches moyennement denses*)



2004, Cécile Brun

Friche (relevé n° 46)
Chaussin (Jura)
Groupe 4 (*friches humides, sur
sols riches en matières organiques*)



2004, Cécile Brun

Friche âgée (relevé n° 53) vers Le Pasquier (Jura)
Groupe 3 (*zones de friches avancées*)

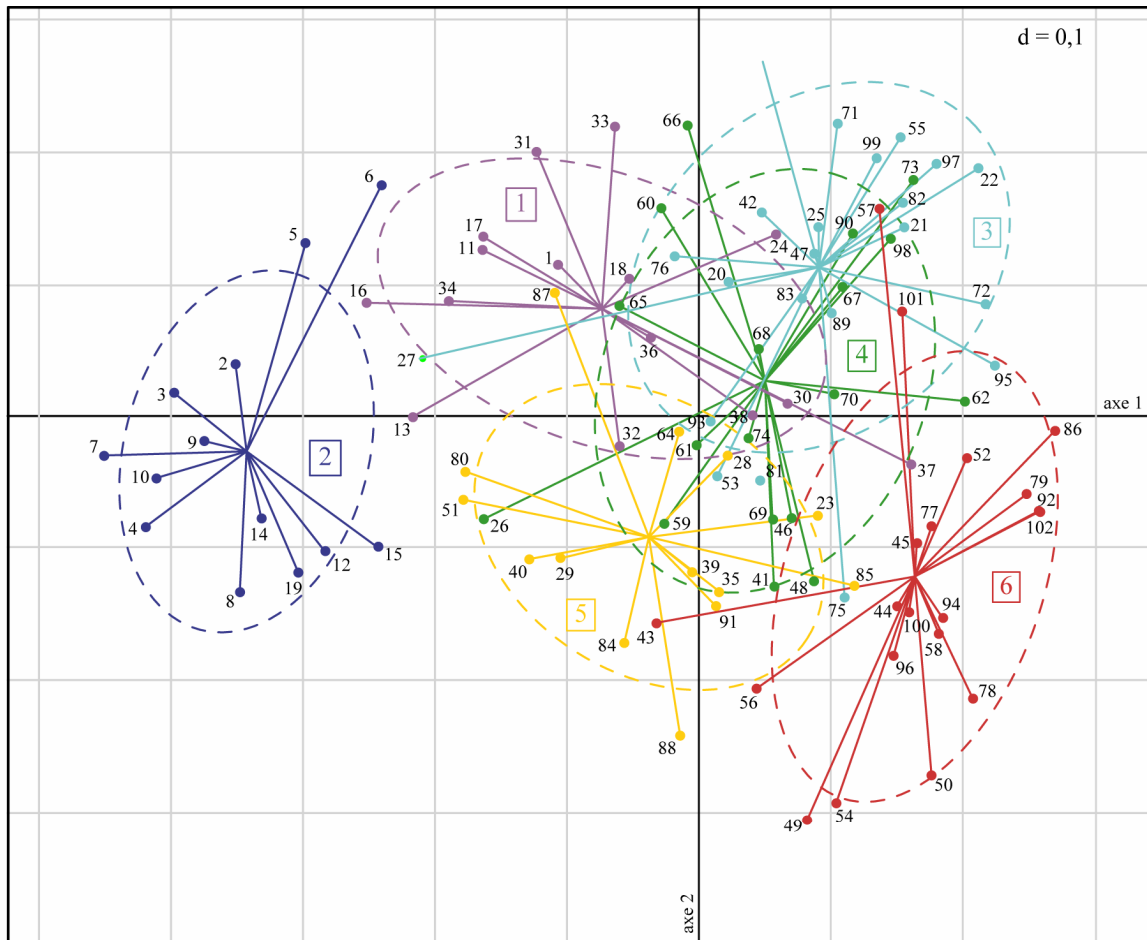


Figure 40 : Analyse en Coordonnées Principales (ACoP) des données de végétation avec 101 relevés et 158 types polliniques. d indique la taille des carrés de la grille.

Les groupes définis par la classification (figure 38) sont indiqués par la couleur du point (1, ●; 2, ●; 3, ●; 4, ●; 5, ●; 6, ●).

L'analyse de co-inertie procrustéenne (PCIA, figure 41) permet de comparer les résultats des deux ACoP faites sur les données de végétation (D1, figure 39 et D2, figure 40).

Les résultats de cette analyse apportent deux types d'informations sur les relations entre ces deux jeux de données, ils permettent :

- (1) de déterminer si la structure générale des groupes formés avec les données floristiques est conservée ;
- (2) de quantifier la perte d'informations pour chaque relevé (à partir de la représentation graphique).

Dans cette analyse l'écart entre les deux plans est très faible ($m^2 = 0,064$), la structure des deux matrices de données est donc fortement similaire. Nous pouvons en conclure que les groupes formés à partir de la matrice D1 se retrouvent dans la matrice D2 et que chacun d'entre eux peut être identifié par une composition pollinique « théorique » (c'est-à-dire la composition pollinique qui est attendue) qui lui est propre.

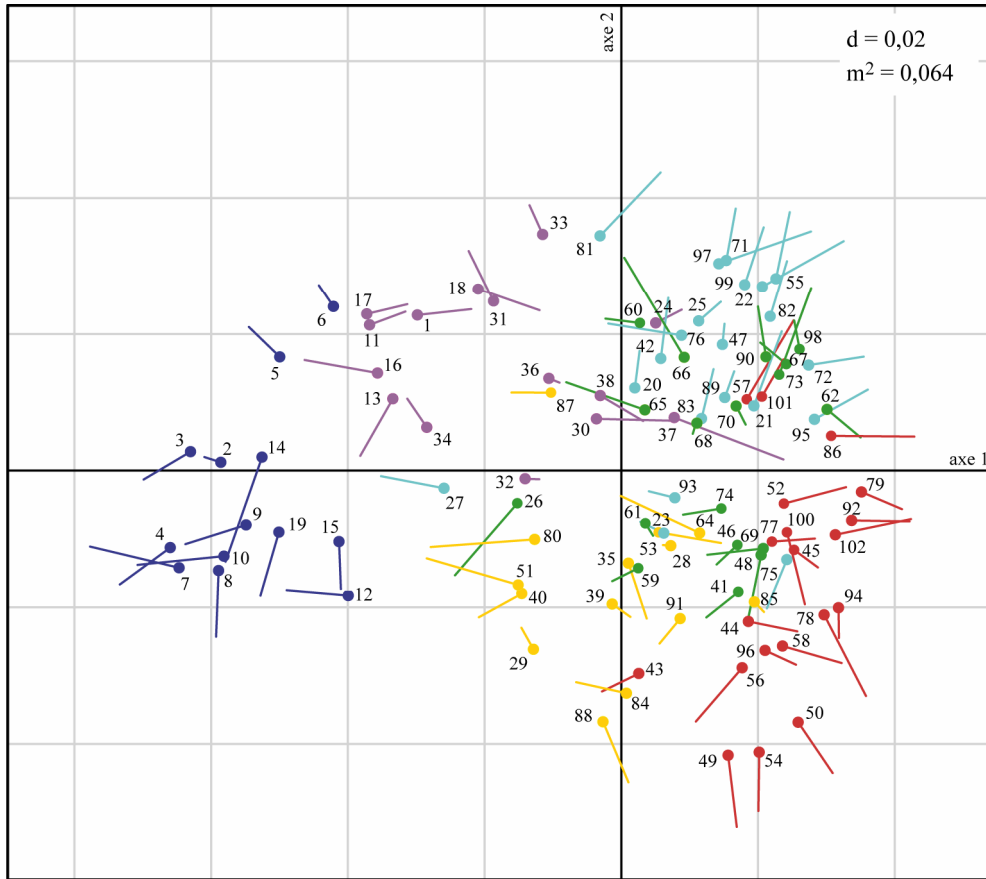


Figure 41 : analyse de co-inertie procrustéenne (PCIA) des données de végétation. Comparaison des résultats de l'ACoP "espèces" (101 relevés, 465 espèces) et de l'ACoP "pollen théorique" (101 relevés, 158 types polliniques). d indique la taille des carrés de la grille.

Les points représentent la position des sites dans la matrice espèces et la fin de la ligne la position des sites dans la matrice pollinique théorique. Les lignes représentent les résidus entre les scores obtenus à partir des deux matrices. Plus la ligne est longue, plus la perte d'informations est importante. La statistique m^2 est indiquée.

L'appartenance à un groupe défini par la classification est signalée par la couleur du point (1, ●; 2, ●; 3, ●; 4, ●; 5, ●; 6, ●).

Sur la figure 41, la longueur de la ligne (appelée « résidu ») permet d'évaluer l'étendue de la perte d'information pour un relevé donné. L'importance du résidu de certains relevés indique que le passage de l'espèce au type pollinique entraîne la perte de taxons déterminants. Par exemple, le relevé 66, caractérisé en D1 par la présence de huit espèces de la famille des *Poaceae*, ne se distingue plus des autres en D2. En effet, les huit espèces ne sont plus représentées que par un seul type pollinique (*Poaceae*).

Ces résultats nous permettent de proposer une composition pollinique théorique pour chaque groupe identifié. Remarquons tout d'abord que 23 types polliniques sont présents dans plus de la moitié des relevés (dont les plus courants sont : *Poaceae*, *Apiaceae*, *Cichorioideae*, *Urtica*, *Rubiaceae*, *Geranium*...).

Voici une présentation succincte des principaux taxons permettant de différencier les groupes :

Le groupe 2 (zones de végétation rases et discontinues proches des habitations, piétinées ou broutées). Comme pour les données exprimées en espèces, on trouve une faible proportion de types polliniques dans chaque relevé (tableau 37, une vingtaine en moyenne). Les taxons présents majoritairement dans ce groupe sont les suivants : *Alchemilla pentaphyllea*-Type, *Plantago major/media*-Type, *Cerastium*-Type, *Veronica*-Type.

Le groupe 1 (zones de friches relativement âgées, peu entretenues et dominées par des espèces vivaces) se distingue des autres par un ensemble de taxons présents majoritairement dans ce groupe : *Epilobium*, *Heracleum sphondylium*, *Carduus*-Type, *Scrophularia*-Type et quelques uns qui lui sont propres : *Valeriana officinalis*-Type, *Primula veris*-Type, etc.

Le groupe 5 (premiers stades de la succession de terrains en friche ou des décombres assez régulièrement perturbés : abords d'habitations, bords de champs...) se caractérise grâce à des taxons préférentiellement présents dans ses relevés : *Trifolium pratense*-Type, *Trifolium repens*-Type, *Polygonum aviculare*-Type, *Polygonum persicaria*-Type, *Saussurea*-Type, *Fallopia*, *Chelidonium majus*, Brassicaceae, *Rumex obtusifolius*-Type, etc.

Le groupe 6 (friches sur des substrats pauvres et plus ou moins grossiers dans des zones très irrégulièrement perturbées, des terrains inexploités : friches graveleuses, terrains vagues...) Comme attendu, ce groupe présente une grande diversité de types polliniques (tableau 37, 45 en moyenne), avec la prédominance de : *Medicago lupulina*-Type, *Cirsium*, *Artemisia*, *Euphorbia*, *Silene*-Type, *Hypericum perforatum*-Type, *Lotus*-Type, *Potentilla*-Type, *Astragalus*-Type, *Plantago lanceolata*-Type. On a aussi un grand nombre de taxons présents uniquement dans cet ensemble : *Anthyllis vulneraria*, *Oenothera biennis*, *Helianthemum nummularium*-Groupe, *Teucrium*, etc.

Dans le groupe 4 (*friches plus âgées que dans le groupe 6, mais moins que dans le 3 qui se développent sur des substrats plus riches en matière organique et en nutriments que celles du groupe 6 et plus humides que celles du groupe 3*), ce sont *Vicia*-Type, *Convolvulus arvensis*-Type, *Rumex acetosa*-Type, *Prunella*-Type, *Myosotis*, *Malva neglecta*-Type, *Ranunculus acris*-Type, *Rubus*, etc. qui dominent l'assemblage pollinique.

Le groupe 3 (zones où l'enfrichement est le plus avancé et le milieu en cours de fermeture) diffère des précédents par la présence de nombreux taxons arbustifs : *Rosa*, *Prunus*-Type, *Sambucus ebulus*, *Sambucus nigra*, *Fraxinus excelsior*-Type et aussi par la présence de : *Geum*-Type, *Lamium album*-Type, *Knautia*, etc.

Même si, comme nous venons de le voir, nous pouvons attribuer une composition pollinique théorique à chaque groupe, le changement de niveau taxonomique de détermination entraîne des difficultés pour les identifier précisément :

– tout d'abord, de nombreuses espèces qui permettent de faire la différence entre les groupes floristiques se retrouvent associées dans un même type pollinique, par exemple : *Poaceae*, *Geranium*, *Apiaceae*, *Asteraceae*, *Brassicaceae*, etc. En effet, il est toujours difficile d'arriver à une détermination pollinique fine dans les milieux ouverts et non-arborés (Hjelle, 1997 ; Fontana, 2005). Par conséquent, ce sont principalement les différences d'abondance de ces types polliniques ubiquistes (présents dans la majorité des sites) et non leur présence qui peuvent permettre de distinguer les groupes.

– deuxièmement, la différenciation de certains groupes repose sur la présence de types polliniques d'espèces plus rares, comme *Saussurea*-Type, *Alchemilla pentaphyllea*-Type, *Anthyllis vulneraria*, *Oenothera biennis*, *Valeriana officinalis*-Type, etc. Le problème est de savoir si ces espèces déjà peu représentées dans la végétation apparaîtront dans la pluie pollinique réelle de ces milieux.

III.2. Relation entre les données polliniques réelles et la végétation

III.2.1. La pluie pollinique réelle

Nous avons choisi 38 sites parmi les 101 de départ pour échantillonner la pluie pollinique actuelle (tableau 37). La collecte tardive des mousses (octobre/novembre), nécessaire pour avoir une année complète de pluie pollinique, a entraîné quelques problèmes pour le groupe 2. En effet, la neige arrivée très précocément en 2003, nous a empêché d'accéder à la plupart des sites de ce groupe, et par conséquent seuls deux échantillons y ont été récoltés.

Dans les 38 sites échantillonnés, la somme pollinique totale varie entre 531 et 1082 grains de pollen, la somme des grains de pollen herbacés entre 262 et 890. Nous avons essayé d'identifier les types herbacés à un niveau taxonomique le plus précis possible. En tout, 138 types polliniques ont été identifiés. Comme notre étude s'intéresse à la relation entre les pollens et la végétation à une échelle locale, les pollens d'arbres et d'arbustes, non présents dans la végétation échantillonnée et qui proviennent donc des milieux environnants, ont été éliminés (ainsi que les spores). Nous avons conservé 110 types polliniques pour les analyses (on a donc D3 = 38 relevés, 110 types polliniques).

III.2.2. Concordance entre les données polliniques théoriques et réelles

Comme précédemment, la configuration graphique produite par l'ACoP faite sur les données provenant de la pluie pollinique (D3) est comparée à celle produite pour les données de végétation exprimée en types polliniques (D2) à l'aide d'une PCIA (figure 42). Là aussi l'écart entre les deux plans est faible ($m^2 = 0,0861$).

Si nous comparons les résultats des deux PCIA (figures 41 et 42), nous constatons que la perte d'information est quasiment équivalente pour les deux analyses (le m^2 est stable : 0,0861 ou 0,064). Cependant, pour chaque échantillon, le résidu a tendance à augmenter entre les deux analyses (il suffit de comparer la longueur des lignes entre les figures).

L'importance de la perte d'information pour certains sites peut s'expliquer ici de deux façons :

- soit on trouve peu de types polliniques dans la pluie pollinique réelle par rapport aux nombres de types théoriques attendus. C'est par exemple le cas du relevé 37 : de 53 types polliniques théoriques nous passons à 23 types polliniques réels ;
- soit le nombre de types polliniques présents dans les deux jeux de données est équivalent mais beaucoup de taxons présents dans la pluie pollinique sont absents de la végétation et *vice versa*. C'est le cas, par exemple, du relevé 91 (environ 35 types polliniques théoriques et réels) mais il y a très peu de taxons communs. On a donc une forte sous- ou sur-représentation de certains types polliniques.

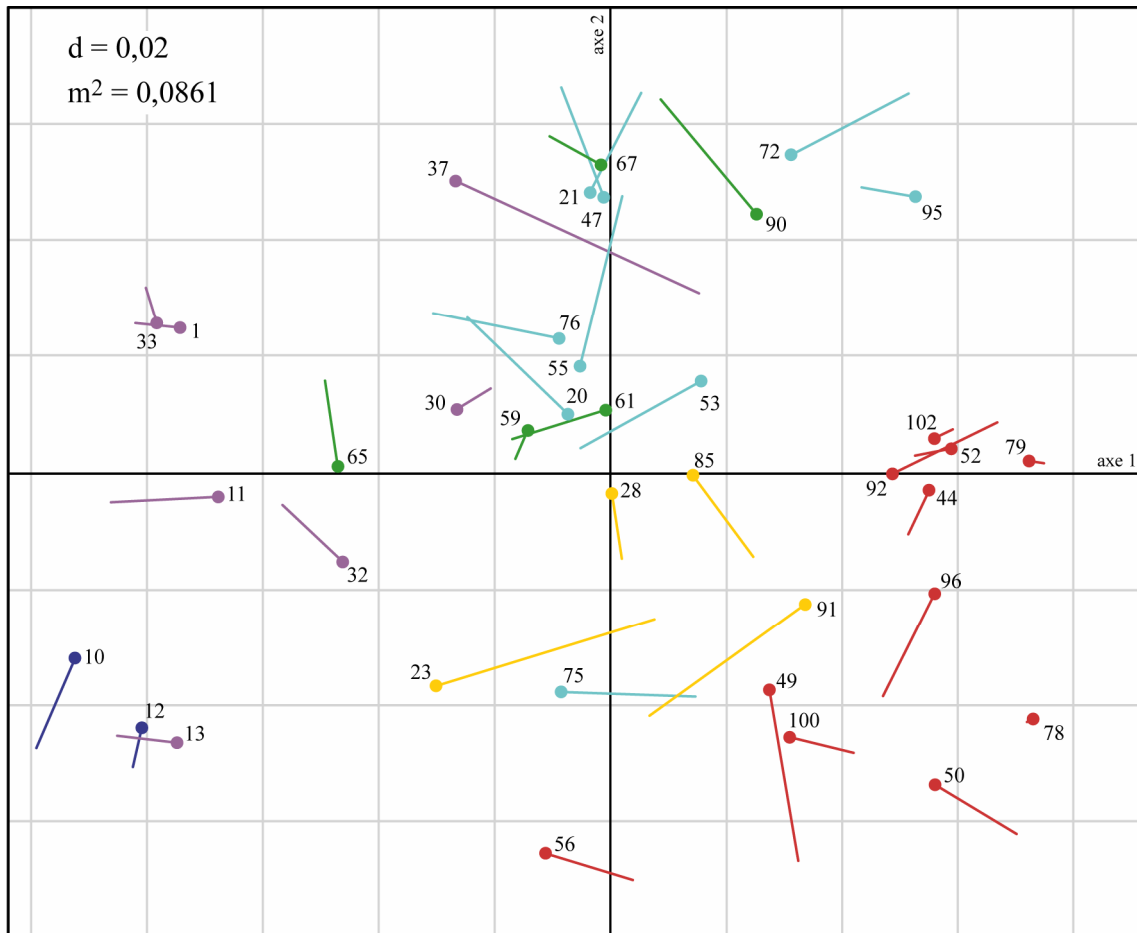


Figure 42 : analyse de co-inertie procrustéenne (PCIA) des données floristiques et polliniques. Comparaison des résultats de l'ACoP " pollen théorique " (101 relevés, 158 types polliniques) et de l'ACoP "pollen réel " (38 relevés, 110 types polliniques). d indique la taille des carrés de la grille.

Les points représentent la position des sites dans la matrice pollinique théorique et la fin de la ligne la position des sites dans la matrice pollinique réelle. Les lignes représentent les résidus entre les scores obtenus à partir des deux matrices. Plus la ligne est longue, plus la perte d'informations est importante. La statistique m^2 est indiquée.

L'appartenance à un groupe défini par la classification est signalée par la couleur du point (1, ●; 2, ●; 3, ●; 4, ●; 5, ●; 6, ●).

27 types polliniques sur les 110 identifiés sont présents dans plus de la moitié des échantillons (*Urtica*, *Rubiaceae*, *Matricaria*-Type, *Senecio*-Type, *Cirsium*, *Rumex acetosa*-Type, *Heracleum sphondylium*, etc.), trois d'entre eux sont même présents dans tous les sites : *Poaceae*, *Apiaceae* et *Cichorioideae*.

D'après les résultats de l'analyse de co-inertie procrustéenne, il semble possible de caractériser chaque groupe de végétation sur la base de son spectre pollinique moderne. On peut présenter succinctement les principaux taxons permettant de différencier les groupes :

Le groupe 2 (zones de végétation rases et discontinues proches des habitations, piétinées ou broutées). Les taxons présents majoritairement dans ce groupe sont les suivants : *Alchemilla pentaphyllea*-Type, *Veronica*-Type, *Cerastium*-Type, *Heracleum sphondylium* etc.

Le groupe 1 (zones de friches relativement âgées, peu entretenues et dominées par des espèces vivaces). On y trouve principalement des taxons ubiquistes, tel que : *Ranunculus acris*-Type, *Cichorioideae*, *Matricaria*-Type, *Urtica* etc.). Seul deux types polliniques ne sont présents que dans ce groupe : *Ornithogalum umbellatum*-Type et *Centaurea montana*-Type.

Le groupe 5 (premiers stades de la succession de terrains en friche ou des décombres assez régulièrement perturbés : abords d'habitations, bords de champs...) se caractérise grâce à des taxons préférentiellement présents dans ses relevés : *Polygonum aviculare*-Type, *Chelidonium majus*, *Rumex obtusifolius*-Type etc.

Le groupe 6 (friches sur des substrats pauvres et plus ou moins grossiers dans des zones très irrégulièrement perturbées, des terrains inexploités : friches graveleuses, terrains vagues...). Encore une fois, c'est dans ce groupe que la diversité pollinique est la plus grande. Les taxons suivants y sont préférentiellement présents : *Medicago lupulina*-Type, *Cirsium*, *Euphorbia*, *Silene*-Type, *Lotus*-Type, *Potentilla*-Type, *Astragalus*-Type, *Verbascum*, *Echium* etc. On a aussi un grand nombre de taxons présents uniquement dans cet ensemble : *Coronilla*-Type, *Rhinanthus*-Type etc.

le groupe 4 (friches plus âgées que dans le groupe 6, mais moins que dans le 3 qui se développent sur des substrats plus riches en matière organique et en nutriments que celles du groupe 6 et plus humides que celles du groupe 3). Il est dominé par les taxons suivants : *Vicia*-Type, *Convolvulus arvensis*-Type, *Hedera helix*, *Verbena officinalis*, *Prunella*-Type etc. *Malva neglecta*-Type est présent seulement dans ce groupe.

Le groupe 3 (zones où l'enfrichement est le plus avancé et le milieu en cours de fermeture) diffère des précédents par la présence de quelques taxons arbustifs : *Prunus*-Type, *Sambucus nigra* et aussi de : *Geum*-Type, *Lamium album*-Type etc.

La présentation succincte des résultats montre une relativement bonne correspondance entre les types polliniques théoriques attendus et ceux réellement trouvés.

Cependant, les résidus de l'analyse sont importants et il apparaît fondamental d'en étudier les raisons pour affiner la définition des groupements.

Ces différences sont d'abord dues – et c'était attendu – au manque de précision taxonomique. Le regroupement d'un grand nombre d'espèces dans un seul type pollinique est à l'origine de la majeure partie de la perte d'information. Ces taxons (*Poaceae*, *Apiaceae*, *Cichorioideae*, *Urtica*, *Rubiaceae*, *Matricaria*-Type, *Senecio*-Type etc.) sont présents dans la majorité des relevés et, comme précisé ci-dessus, l'information utile sera donnée par leur abondance.

Ensuite, le problème de sous- et sur-représentation des taxons polliniques entraîne aussi une perte d'information entre les deux jeux de données. Diverses causes peuvent être à l'origine des problèmes de représentativité pollinique :

– tout d'abord ce sont les différences de production, de dispersion et de préservation des grains de pollen qui influencent la représentativité des échantillons polliniques (Prentice, 1988 ; Domínguez-Vázquez *et alii*, 2004). Une partie de cette divergence peut-être estimée en étudiant les modes de pollinisation (en différenciant les espèces anémogames des entomogames par exemple) et/ou la taille des grains de pollen (Hjelle, 1997 ; Brun *et alii*, 2007) ;

– ensuite, dans les environnements ouverts ou semi-ouverts dominés par les herbacées, l'aire source des grains de pollen est plus importante que l'aire du relevé de végétation. F. Mazier (2006) a estimé par exemple, pour les pâturages boisés du massif jurassien, l'aire au-delà de laquelle la corrélation entre la pluie pollinique et la végétation n'augmente plus (« *relevant source area of pollen* », Sugita, 1994). Elle l'évalue à un cercle d'environ 300 m de rayon autour du point de prélèvement des échantillons de mousses. Pour les zones de végétation plus ouverte de plaine, l'étude de Brostöm *et alii* (2005), faite dans les milieux cultivés et ouverts du sud de la Suède, estime cette aire source à un cercle de 400 m de rayon environ. Par conséquent, les échantillons polliniques collectés dans les milieux rudéraux contiennent forcément une part non négligeable de pollen extra-local qui provient de la végétation environnante.

Il est donc nécessaire de tenir compte de toutes ces causes de divergence dans l'interprétation de la relation entre la végétation et la pluie pollinique et également pour définir l'assemblage pollinique typique de chaque groupe.

III.3. Indices d'association et de représentation

93 taxons sont enregistrés à la fois dans la végétation et dans la pluie pollinique. Ces types polliniques communs aux jeux de données D2 et D3 sont présentés dans le tableau 39. Ils sont classés selon leur score dans six catégories adaptées de celles définies par Bunting (2003) :

– *SAT* (= *Strongly associated taxa*), ce sont les types polliniques fortement associés. C'est-à-dire que ces types sont quasiment toujours présents dans la pluie pollinique quand les plantes afférentes le sont dans la végétation. Ce qui se traduit par des valeurs de *A* qui dépassent les 65% ;

– *AT* (= *Associated taxa*), ce sont les types polliniques associés (un peu moins que les précédents), sont inclus dans cette catégorie les types dont les valeurs de *A* sont comprises entre 50% et 65% ;

– *ORT* (= *Over-represented taxa*), ce sont les types sur-représentés dans la pluie pollinique. C'est-à-dire que l'on trouve ces types dans de nombreux relevés alors que les espèces végétales correspondantes y sont absentes. Ils ont des valeurs de *A* faibles, les valeurs de *O* dépassent les 65% et/ou les valeurs de *U* sont égales à zéro ;

– *URT* (= *Under-represented taxa*), ce sont les types sous-représentés. Ici les types sont absents de la pluie pollinique alors que l'on trouve les espèces qui les composent dans de nombreux relevés. Ils ont des valeurs de *A* faibles, de *U* supérieures à 65% et/ou de *O* égales à zéro ;

– *WAT* (= *Weakly associated taxa*), ce sont les types polliniques faiblement associés. Ils ont des valeurs de *A* faibles et des valeurs de *U* et *O* relativement fortes (mais toujours inférieures à 65%) ;

– *UT* (= *Unassociated taxa*), ce sont les types polliniques non-associés. C'est-à-dire qu'ils sont présents dans des sites où les plantes afférentes sont absentes et absents de sites où les plantes afférentes sont présentes. Ce qui se traduit par $A=0$, *O* et *U* avec des valeurs fortes.

Les indices obtenus à partir de ces jeux de données nous apportent des informations sur les relations qui existent entre la végétation et sa pluie pollinique.

Tableau 39 : indices d'association (*A*) de sous- et sur-représentation (*U* et *O*) calculés pour les types polliniques présents à la fois dans la végétation (pluie pollinique théorique) et la pluie pollinique réelle des 38 sites échantillonnés. Sont aussi indiqués les modes de pollinisation, la taille des grains de pollen et le nombre de relevés dans lesquels les plantes ou les pollens sont présents (No. plant/ No. pollen). Taille des grains de pollen : (1) < 18 µm, (2) 18 – 25 µm, (3) 25 – 40 µm, (4) 35 – 50 µm, (5) 50 – 75 µm, (6) > 75 µm.

Type pollinique	<i>A</i>	<i>U</i>	<i>O</i>	Mode de pollinisation	Taille des grains de pollen	No. plante/ No. pollen
Types polliniques fortement associés (<i>SAT</i> = <i>Strongly associated taxa</i>)						
<i>Poaceae</i>	1	0	0	anémogame	3-4	38/38
<i>Kickxia</i>	1	0	0	entomogame, autogame	2	3/3
<i>Buddleja</i>	1	0	0	entomogame		1/1
<i>Galega officinalis</i>	1	0	0	entomogame	1	1/1
<i>Ribes</i>	1	0	0	entomogame	3	1/1
<i>Urtica</i>	0,97	0	0,03	anémogame	2	36/37
<i>Cichorioideae</i>	0,95	0	0,05	entomogame, autogame	3-4	36/38
<i>Apiaceae</i>	0,92	0	0,08	entomogame	3	35/38
<i>Senecio</i> -Type	0,83	0,09	0,09	entomogame, autogame	2-3	33/33
<i>Fallopia</i>	0,80	0,20	0	autogame	3	5/4
<i>Ranunculus acris</i> -Type	0,79	0,04	0,18	entomogame	3	28/33
<i>Medicago lupulina</i> -Type	0,79	0,21	0	entomogame	3	24/19
<i>Rubiaceae</i>	0,75	0,18	0,10	entomogame, autogame	2	33/30
<i>Euphorbia</i>	0,75	0,10	0,18	entomogame	3	20/22
<i>Heracleum sphondylium</i>	0,73	0,27	0	entomogame	4	26/19
<i>Plantago lanceolata</i> -Type	0,71	0,04	0,27	entomogame, anémogame	2	26/37
<i>Papaver rhoeas</i> -Groupe	0,70	0,30	0	entomogame	3	10/7
<i>Lotus</i> -Type	0,69	0,25	0,10	entomogame	2	24/20
<i>Veronica</i> -Type	0,68	0,21	0,17	entomogame	3	19/18
<i>Cirsium</i>	0,68	0,25	0,13	entomogame, autogame	4	28/24
<i>Rubus</i>	0,67	0,27	0,11	entomogame	2	22/18
<i>Lamium album</i> -Type	0,67	0,20	0,20	entomogame	3	15/15
<i>Solanum dulcamara</i>	0,67	0,00	0,33	entomogame	1	2/3
<i>Linaria</i> -Type	0,65	0,31	0,08	entomogame	2	16/12
Types polliniques associés (<i>AT</i> = <i>Associated taxa</i>)						
<i>Astragalus</i> -Type	0,63	0,33	0,09	entomogame	3	15/11
<i>Potentilla</i> -Type	0,63	0,32	0,12	entomogame	2-3	22/17
<i>Verbena officinalis</i>	0,59	0,33	0,17	entomogame, autogame	2	15/12
<i>Verbascum</i>	0,57	0,43	0	entomogame, autogame	2-3	14/8
<i>Echium</i>	0,57	0,33	0,20	entomogame	1	6/5
<i>Filipendula</i>	0,57	0	0,43	entomogame, autogame	2	4/7
<i>Rumex acetosa</i> -Type	0,56	0,20	0,35	anémogame	2	25/31
<i>Brassicaceae</i>	0,56	0,09	0,41	entomogame, autogame	2-3	22/34
<i>Silene</i> -Type	0,55	0,38	0,16	entomogame	4	26/19
<i>Centaurea jacea</i> -Type	0,55	0,27	0,31	entomogame, autogame	4	15/16
<i>Dipsacus/Cephalaria</i>	0,54	0,42	0,13	entomogame, autogame	6	12/8
<i>Cerastium</i> -Type	0,54	0,30	0,30	entomogame, autogame	4	20/20
<i>Mentha</i> -Type	0,52	0,14	0,43	entomogame	3	14/21
<i>Polygonum aviculare</i> -Type	0,52	0,13	0,43	autogame	3	15/23
<i>Plantago major-media</i> -Type	0,52	0,22	0,39	anémogame	2	18/25
<i>Matricaria</i> -Type	0,51	0,40	0,22	entomogame	3	30/23
<i>Chenopodiaceae/Amaranthus</i>	0,51	0	0,49	anémogame	3	19/37
<i>Chelidonium majus</i>	0,50	0,50	0	entomogame, autogame	3	6/3

Type pollinique	A	U	O	Mode de pollinisation	Taille des grains de pollen	No. plante/No. pollen
<i>Cornus mas</i> -Type	0,50	0,50	0	entomogame	2	2/1
<i>Parthenocissus</i>	0,50	0,50	0	anémogame	4	2/1
<i>Sedum</i> -Type	0,50	0,50	0	entomogame, autogame	2	6/3
<i>Trifolium repens</i> -Type	0,50	0,38	0,28	entomogame	3	21/18
<i>Vitis</i>	0,50	0	0,50	anémogame	2	3/6
Types polliniques sur-représentés (ORT = Over-represented taxa)						
<i>Ligustrum</i> -Type	0,33	0	0,67	entomogame	3	1/3
<i>Sambucus nigra</i> -Type	0,33	0	0,67	entomogame	2	2/6
<i>Helianthemum nummularium</i> -Gp	0,29	0	0,71	entomogame, autogame	4-5	2/7
<i>Sorbus, Cotoneaster</i>	0,25	0	0,75	entomogame	3	1/4
<i>Cyperaceae</i>	0,24	0,22	0,74	anémogame	4	9/27
<i>Buxus</i>	0,17	0	0,83	entomogame	3	1/6
<i>Viburnum</i>	0,14	0,50	0,83	entomogame	3	2/6
<i>Cerealia</i>	0,13	0,50	0,85	anémogame	5	4/13
<i>Hedera helix</i>	0,13	0	0,87	entomogame	3	3/23
Types polliniques sous-représentés (URT = Under-represented taxa)						
<i>Trifolium pratense</i> -Type	0,45	0,55	0	entomogame	4	29/13
<i>Coronilla</i> -Type	0,43	0,57	0	entomogame	3	7/3
<i>Rhinanthus</i> -Type	0,40	0,60	0	entomogame	3	5/2
<i>Hypericum perforatum</i> -Type	0,39	0,61	0	entomogame, autogame	2	23/9
<i>Knautia</i>	0,38	0,63	0	entomogame	6	8/3
<i>Fumaria</i>	0,33	0,67	0	entomogame, autogame	3	3/1
<i>Malva neglecta</i> -Type	0,33	0,67	0	entomogame, autogame	6	6/2
<i>Malva sylvestris</i> -Type	0,33	0,67	0	entomogame, autogame	6	6/2
<i>Anagallis</i> -Type	0,29	0,71	0	entomogame, autogame	2	7/2
<i>Scrophularia</i> -Type	0,25	0,71	0,33	entomogame	3	7/3
<i>Calystegia</i>	0,22	0,73	0,43	entomogame	6	15/7
<i>Campanula trachelium</i> -Type	0,25	0,75	0	entomogame, autogame	4	4/1
<i>Valeriana officinalis</i> -Type	0,25	0,75	0	entomogame	4	4/1
<i>Bryonia</i>	0,20	0,75	0,50	entomogame	4-5	4/2
<i>Solanum nigrum</i> -Type	0,20	0,75	0,50	entomogame	3	4/2
<i>Carduus</i> -Type	0,22	0,78	0	entomogame, autogame	4	9/2
<i>Prunella</i> -Type	0,20	0,80	0	entomogame	4	20/4
<i>Saussurea</i> -Type	0,18	0,80	0,33	entomogame, autogame	5	10/3
<i>Geum</i> -Type	0,18	0,82	0	entomogame, autogame	2	11/2
<i>Lathyrus</i> -Type	0,17	0,83	0	entomogame (autogame)	4	18/3
<i>Polygonum persicaria</i> -Type	0,17	0,83	0	autogame	4	6/1
<i>Rosa</i>	0,14	0,86	0	entomogame, autogame	3	7/1
Types polliniques faiblement associés (WAT = Weakly associated taxa)						
<i>Geranium</i>	0,49	0,50	0,06	entomogame, autogame	4	34/18
<i>Sanguisorba minor</i> -Type	0,47	0,11	0,50	entomogame	3	9/16
<i>Artemisia</i>	0,47	0,17	0,48	anémogame	2	18/29
<i>Convolvulus arvensis</i> -Type	0,43	0,52	0,20	entomogame, autogame	5	25/15
<i>Vicia</i> -Type	0,41	0,58	0,08	entomogame	4	26/12
<i>Rumex obtusifolius</i> -Type	0,41	0,41	0,43	anémogame	3	22/23
<i>Sambucus ebulus</i>	0,40	0,50	0,33	entomogame, autogame	2	4/3
<i>Valerianella</i>	0,33	0,33	0,60	autogame	3	3/5
<i>Galeopsis/Ballota</i> -Groupe	0,32	0,62	0,33	entomogame (autogame)	3	21/12
<i>Prunus</i> -Type	0,29	0,50	0,58	entomogame	3	10/12

Type pollinique	<i>A</i>	<i>U</i>	<i>O</i>	Mode de pollinisation	Taille des grains de pollen	No. plante/ No. pollen
<i>Cornus sanguinea</i>	0,27	0,50	0,63	entomogame	5	6/8
Types polliniques non-associés (<i>UT=Unassociated taxa</i>)						
<i>Centaurea montana</i> -Type	0	1	1	entomogame	5	1/1
<i>Euonymus</i>	0	1	1	entomogame	3	1/4
<i>Lythrum</i>	0	1	1	entomogame	4	5/1
<i>Oxalis stricta</i> -Type	0	1	1	entomogame	3	3/1

SAT : $A > 65\%$; AT : $50\% < A < 65\%$; ORT : valeurs de *A* faible, $O > 65\%$ et/ou $U = 0$; URT : valeurs de *A* faible, $U > 65\%$ et/ou $O = 0$; WAT : valeurs de *A* faible et valeurs de *U* et *O* relativement fortes et UT : $A = 0$, *O* et *U* ont de fortes valeurs.

III.3.1. Analyse en Composante Principale

L'ACP (figure 43) permet d'explorer le lien entre les taxons et les indices calculés. Les deux premiers axes expliquent 96,9% de la variance (respectivement 60,66% et 36,24%). Le premier axe sépare les types polliniques fortement associés (SAT, par exemple *Urtica*, *Poaceae*) des types polliniques non-associés (UT, par exemple *Lythrum*). Le deuxième axe partage les types polliniques entre ceux qui sont sur-représentés (ORT, par exemple *Hedera helix*, *Cyperaceae*) et ceux qui sont sous-représentés (URT, par exemple *Lathyrus*-Type, *Prunella*-Type).

III.3.2. Relations entre les indices calculés, le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen

Les différents modes de pollinisation et tailles des grains de pollen sont ajoutés sur la représentation graphique de l'ACP (figure 43).

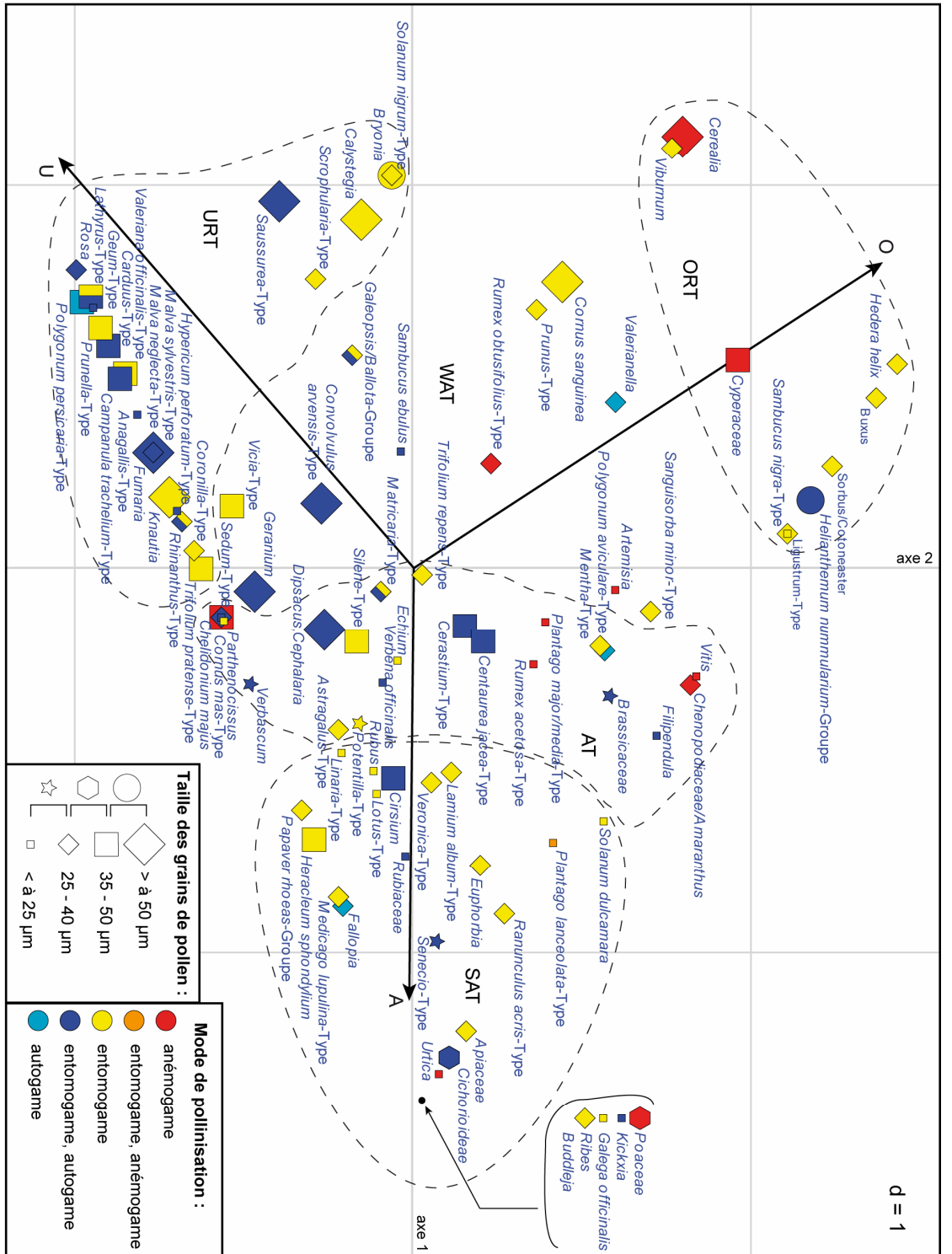


Figure 43 : analyse en composante principale (ACP) montrant la relation entre les indices calculés (flèches) et les différents types polliniques (points). A = flèche de l'indice d'association, U = flèche de l'indice de sur-représentation, O = flèche de l'indice de sous-représentation. Les différentes catégories de types polliniques (SAT, AT, ORT, WAT, URT) sont délimitées par des pointillés à l'exception de WAT. SAT : $A > 65\%$; AT : $50\% < A < 65\%$; ORT : valeurs de A faible, $O > 65\%$ et/ou $U = 0$; URT : valeurs de A faible, $U > 65\%$ et/ou $O = 0$; WAT : valeurs de A faible et valeurs de U et O relativement fortes. Les types polliniques non-associés (UT, A=0, O et U ont de fortes valeurs) ne sont pas présents, ils se situent dans la partie négative de l'axe 1 à l'opposé de Poaceae (...) en dehors des limites de la figure. d indique la taille des carrés de la grille.

Comme dans l'ACP des types polliniques des lieux cultivés (figure 36), des gradients peuvent être détectés dans la répartition des deux caractéristiques précitées ; citons les deux principaux :

– les taxons anémogames ont tous des valeurs positives sur l'axe 2 de l'analyse (figure 43, à l'exception de *Parthenocissus*). Donc ce mode de pollinisation est fortement associé aux types polliniques sur-représentés (ORT) et à ceux qui appartiennent aux groupes bien associés (AT et SAT). Les taxons « entomogames, autogames » sont eux majoritairement présents dans la partie négative de l'axe 2. Ils sont plutôt associés au groupe des types polliniques sous-représentés (URT) ;

– les taxons représentant des pollens de petite taille (< à 25 µm) ont des valeurs positives sur l'axe 1 (figure 43, à l'exception de cinq taxons) ; les plus gros (> à 50 µm) ont au contraire, des valeurs négatives sur ce premier axe (à l'exception de *Geranium* et *Dipsacus*, *Cephalaria*) ainsi que sur l'axe 2 (à l'exception de *Cerealia* et de *Cornus sanguinea*). Les gros taxons sont donc préférentiellement associés au groupe des types polliniques sous-représentés (URT) ; les petits aux groupes bien associés (AT et SAT).

Dans le groupe SAT, ce sont les taxons de petite taille qui dominent (figure 44, 84,2% des taxons de ce groupe ont un diamètre inférieur à 40 µm). Les taxons autogames et entomogames-autogames sont minoritaires (figure 45, seulement 29,4%), les entomogames majoritaires (53%), et 17,6% sont anémogames. La majorité (64,7%) des types polliniques de cette catégorie sont des taxons prépondérants dans la végétation (tableau 39) et un ou plusieurs d'entre eux représentent des espèces dominantes dans chaque groupe de végétation échantillonnée (cf. *supra* III.1. par exemple *Poaceae*, *Urtica*, *Apiaceae*, *Cichorioideae*...). Les autres sont des taxons qui apparaissent sporadiquement (une ou deux fois) dans la végétation et la pluie pollinique (*Galega officinalis*, *Buddleja*...).

Les taxons qui ont un bon niveau d'association (AT) ont des grains de pollens de petite taille (figure 44, 81,8% des taxons de ce groupe ont un diamètre inférieur à 40 µm) mais ce sont surtout les grains de pollen dont le diamètre est inférieur à 25 µm qui prédominent (soit 45,4%). Comme dans le groupe SAT, les entomogames stricts dominent (figure 45, 46,6%) et il y a 16,6% d'anémogames. Les taxons de cette catégorie sont généralement présents dans de nombreux relevés mais sans être prépondérants dans l'ensemble de la végétation. Parmi eux, les types polliniques anémogames et/ou avec des pollens de petite taille se trouvent plus souvent dans la pluie pollinique que dans la végétation (ils proviennent donc en partie de la végétation environnant la zone du relevé, ce sont par

exemple : *Vitis*, *Chenopodiaceae/Amaranthus*, *Plantago major/media*-Type et *Filipendula*, *Brassicaceae*...). A l'inverse, les types polliniques entomogames-autogames et/ou avec de plus gros pollens (> à 40 µm) ne représentent que la végétation locale (c'est-à-dire uniquement des espèces présentes au sein du relevé, ce sont par exemple : *Dipsacus*, *Cephalaria*, *Chelidonium majus*, *Astragalus*-Type...).

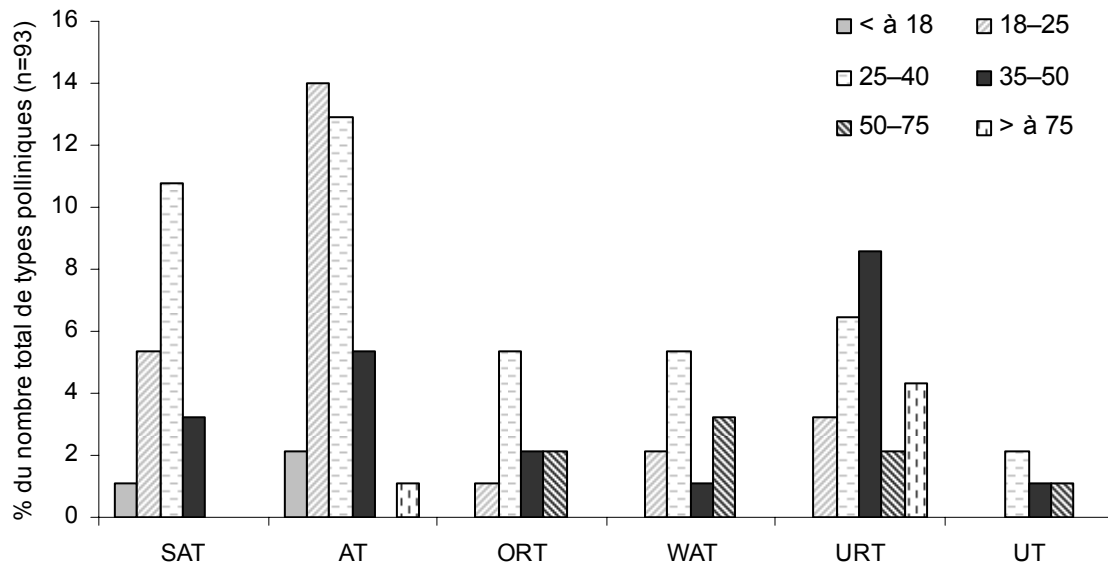


Figure 44 : répartition des tailles des grains de pollen des types polliniques dans les six catégories polliniques définies à partir des indices de Davis (SAT...). Les tailles sont exprimées en µm. Pour la définition des six catégories voir le texte (au début du III.3.).

La répartition des différentes tailles dans les six catégories est significativement différente (un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 39,83$; $df = 25$; $P < 0,05$).

C'est chez les taxons sur-représentés (groupe ORT) que l'on trouve le moins d'autogames et d'entomogames-autogames (figure 45, seulement 11,1% des taxons de ce groupe). Ces types polliniques proviennent principalement de la végétation herbacée environnant la zone du relevé de végétation (prairies de fauche ou pâtures, champs, lisières forestières...) et ce sont soit des pollens anémogames (*Cerealia*, *Cyperaceae*) soit des pollens de très petite taille (*Sambucus nigra*-Type, *Viburnum*).

Chez les taxons sous-représentés (groupe URT), ce sont les grains de pollen dont le diamètre excède les 35 µm qui dominent (figure 44, 60,8% des taxons de ce groupe) et c'est dans cette catégorie que l'on trouve 80% des plus gros pollens (> à 75 µm). On y trouve aussi le plus grand nombre de types polliniques soit autogames soit entomogames-autogames (figure 45, 50% des taxons de ce groupe) ; l'autre moitié est composée d'entomogames stricts. Ces modes de pollinisation très spécialisés associés à une taille importante des grains de pollen impliquent que la production pollinique est généralement faible et que la dispersion se

fait seulement autour de la plante productrice. En général, ces types polliniques sont présents dans peu de relevés de végétation (tableau 38, 68% des taxons sont présents dans moins d'un quart des relevés) par conséquent les chances de rencontrer ces taxons dans la pluie pollinique sont relativement faibles. Cependant, quand on les trouve, il y a de fortes chances qu'ils représentent uniquement la végétation locale.

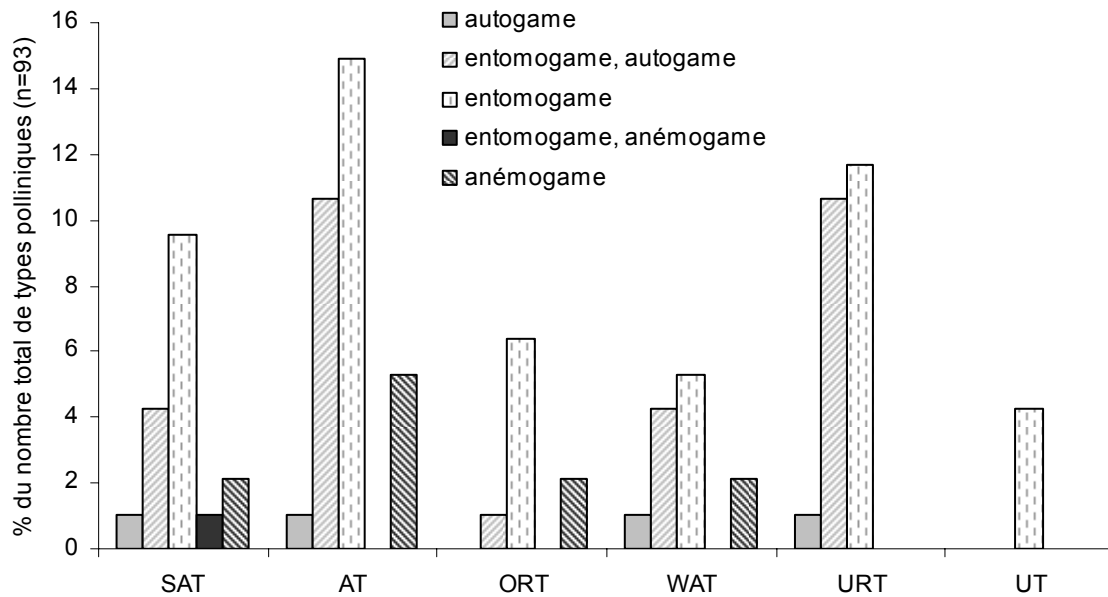


Figure 45 : répartition des modes de pollinisation des types polliniques dans les six catégories polliniques définies à partir des indices de Davis (SAT...). Pour la définition des six catégories voir le texte (au début du III.3.).

La répartition des différents modes de pollinisation dans les six catégories n'est pas significativement différente (un G-test est réalisé à partir du tableau de contingence, $G = 20,48$; $df = 20$; $P > 0,05$).

Les taxons des catégories WAT et UT ont des tailles de grains de pollen et des modes de pollinisation variables (figures 44 et 45). Les types polliniques du groupe UT sont des taxons très peu présents dans la végétation et la pluie pollinique et toujours en faible quantité (*Oxalis stricta*-Type...).

La répartition des modes de pollinisation et de la taille des grains de pollen chez les types polliniques des milieux rudéraux donne des résultats concordants avec ceux de précédentes études (Hjelle, 1997 ; Brun *et alii*, 2007).

Remarquons que cette répartition est également concordante avec les caractéristiques générales des différents modes de reproduction (allogamie/autogamie). L'allogamie présente un inconvénient majeur : elle nécessite le transport du pollen. Ce transport s'accompagne d'importantes pertes et pour y faire face deux stratégies adaptatives sont possibles :

– soit le vecteur est le vent (anémogamie) et pour compenser le transport aléatoire du pollen, la production pollinique est importante et les grains de pollen sont petits ;

– soit le vecteur est animal (zoogamie qui se résume principalement à l'entomogamie en milieu tempéré) et là l'efficacité supérieure du vecteur de transport ne nécessite pas une production pollinique aussi importante et les grains de pollen peuvent être plus gros.

Les types polliniques des groupes SAT, AT et ORT sont majoritairement des espèces anémogames ou entomogames, avec des grains de pollen de diamètre inférieur à 40 µm (*Plantago lanceolata*-Type, *Plantago major/media*-Type, *Apiaceae*, *Veronica*-Type, *Chenopodiaceae/Amaranthus*, *Vitis*...). La bonne représentation (voire la sur-représentation) de ces types polliniques montre qu'ils ont tous en commun de bonnes capacités de production et de dispersion pollinique. Les types polliniques de ce groupe qui ont d'autres modes de pollinisation compensent leur faible production pollinique par une grande efficacité de dispersion (souvent associée à une taille de grains de pollen inférieure à 30 µm comme *Rubiaceae*, *Filipendula*, *Brassicaceae*, *Senecio*-Type...).

La majorité des types polliniques du groupe URT ont de gros pollens (> à 40 µm) et un mode de pollinisation très spécialisé (*Malva neglecta*-Type, *Saussurea*-Type, *Carduus*-Type...). Ils sont parfois présents dans la pluie pollinique quand la plante existe dans le relevé mais toujours absents quand la plante n'y est pas. De ces constatations, nous pouvons déduire que ces types polliniques ont des productions et des dispersions polliniques qui sont faibles (Hjelle, 1997 ; Fontana, 2005).

III.3.3. Les types polliniques présents soit uniquement dans la végétation soit uniquement dans la pluie pollinique

14 types polliniques ne sont présents que dans la pluie pollinique (tableau 40). Si la majorité d'entre eux ne le sont qu'en faible quantité et uniquement dans un seul relevé (71%, tableau 40), *Xanthium spinosum*-Type et *Zea mays* font exception. Comme dans l'analyse de la pluie pollinique des lieux cultivés (cf. *supra*, II.5.2.4), les pollens de l'espèce introduite, invasive et anémogame *Ambrosia artemisiifolia* pullulent (*Xanthium spinosum*-Type). Les très gros pollens de *Zea mays*, espèce anémogame, sont largement dispersés par le vent ; ils ont été principalement enregistrés dans des sites de plaines (de la Bresse, proches des zones de culture du maïs, relevés 91, 72, 44, 47...) et sur le premier plateau (relevés 23, 52, 75...).

Taxons présents seulement dans la pluie pollinique		Taxons présents uniquement dans la végétation	
<i>Xanthium spinosum</i> -Type	26	<i>Epilobium</i>	28
<i>Zea mays</i>	14	<i>Myosotis</i>	11
<i>Alchemilla pentaphyllea</i> -Type	4	<i>Alchemilla pentaphyllea</i> -Type	8
<i>Petrorhagia prolifera</i>	2	<i>Viola tricolor</i> -Type	7
<i>Centaurea cyanus</i>	1	<i>Reseda</i>	6
<i>Helleborus viridis</i> -Type	1	<i>Allium ursinum</i> -Type	5
Liliaceae	1	<i>Chaenorrhinum minus</i>	5
<i>Ornithogalum umbellatum</i> -Type	1	<i>Anthyllis vulneraria</i>	4
Plumbaginaceae (<i>Armeria</i>)	1	Juncaceae	4
<i>Sanguisorba officinalis</i>	1	<i>Allium vineale</i> -Type	3
<i>Saponaria</i>	1	<i>Medicago sativa</i> -Type	3
<i>Saxifraga hirculus</i> -Type	1	<i>Sinapis</i>	3
<i>Secale</i>	1	<i>Agrimonia</i> -Type	2
<i>Thymelaea passerina</i>	1	<i>Centaurea scabiosa</i> -Type	2
		<i>Iris</i>	2
		<i>Primula</i>	2
		<i>Symphytum</i>	2
		<i>Teucrium</i>	2
		<i>Viola odorata</i> -Type	2
		<i>Antirrhinum</i> -Type	1
		<i>Asparagus officinalis</i> -Type	1
		<i>Campanula medium</i>	1
		<i>Centranthus</i>	1
		<i>Helleborus foetidus</i>	1
		<i>Nigella</i>	1
		<i>Primula veris</i> -Type	1
		<i>Robinia pseudo-acacia</i>	1
		<i>Salvia pratensis</i> -Groupe	1
		<i>Symphoricarpos</i>	1
		<i>Vincetoxicum</i>	1

Tableau 40 : types polliniques qui représentent soit des plantes jamais trouvées dans la végétation échantillonnée soit des plantes jamais retrouvées dans la pluie pollinique. Les chiffres correspondent aux nombres de relevés dans lesquels les types polliniques sont présents.

31 types polliniques présents dans la végétation sont absents des assemblages polliniques. La majorité sont des espèces rares dans la végétation et présents dans seulement un ou quelques relevés (tableau 40). *Epilobium* et *Myosotis* sont les deux seuls taxons présents dans de nombreux relevés et même fréquents dans un certain nombre d'entre eux. Les pollens d'épilobes sont très gros (> à 75 µm) et la majorité de ces espèces sont entomogames-autogames. Ils sont par conséquent rarement enregistrés dans la pluie pollinique : une fois chez Hjelle (1997), une fois dans les milieux cultivés (cf. *supra*) et

totalemment absents dans cette étude. Les myosotis, dont les pollens sont très petits (< à 10 µm), sont perdus pendant la phase de filtration du protocole de préparation des échantillons polliniques.

III.4. Détermination de marqueurs polliniques d'anthropisation spécifiques des lieux rudéraux de Franche-Comté

A partir des résultats de l'analyse de Davis et de l'étude de la composition pollinique théorique et réelle des milieux rudéraux, nous pouvons déterminer des marqueurs polliniques propres à ces milieux. De nombreuses études ont montré que l'utilisation des assemblages polliniques issus d'échantillons de surface (collectés à partir de mousses) donne de bons résultats pour interpréter des échantillons fossiles provenant de petites tourbières, de paléochenaux, de profils de sols et même de petits lacs (Gaillard *et alii*, 1994 ; Hicks & Birks, 1996...).

III.4.1. Marqueurs polliniques généraux ou spécifiques, régionaux ou locaux de l'anthropisation

Les indices d'association et de représentation obtenus (figure 43, tableau 39) peuvent être comparés à ceux d'études menées sur différents types de milieux anthropisés dans d'autres zones géographiques : Hjelle (1997) dans des prés fauchés et pâturés de Norvège, Mazier *et alii* (2006) dans des pâturages de moyenne montagne des Pyrénées (Pays Basque) et, ici, ceux des champs cultivés (cf. chapitre 2, II.4.2.2.1 et Brun *et alii*, 2007). Cette comparaison permet d'observer les trois plus grandes catégories de milieux anthropisés (milieux cultivés, milieux rudéraux, prés fauchés et pâturages) et de mettre au jour à la fois les types polliniques communs à différents milieux et différentes régions et les spécificités propres des milieux rudéraux et de la région Franche-Comté. Les types polliniques qui sont communs à deux de ces quatre études au moins sont présentés dans le tableau 41.

Tableau 41 : indices d'association et de représentation issus de différentes études : ceux des milieux rudéraux, des milieux cultivés (Brun *et alii*, 2007), des milieux fauchés et pâturés de Norvège (Hjelle, 1997) et des milieux pastoraux du pays Basque (Mazier *et alii*, 2006). Ils sont classés dans les six catégories définies dans *supra* (cf. III.3).

Types polliniques	Milieux rudéraux	Milieux cultivés (Brun <i>et alii</i> , 2007)	Milieux fauchés et pâturés (Hjelle, 1997)	Milieux pâturés (Mazier <i>et alii</i> , 2006)
Présents dans tous les lieux anthropisés				
<i>Poaceae</i>	SAT	SAT	SAT	SAT
<i>Cichorioideae</i>	SAT	SAT	SAT	AT
<i>Apiaceae</i>	SAT	AT	SAT	WAT
<i>Senecio</i> -Type	SAT	ORT	WAT (<i>Solidago</i> - Type)	WAT (<i>Asteroideae</i>)
<i>Ranunculus acris</i> - Type	SAT	ORT	SAT	WAT (<i>Ranunculaceae</i>) SAT (<i>Galium</i>) et des pollens mais pas de plante
<i>Rubiaceae</i>	SAT	AT	AT (<i>Galium</i>)	
<i>Plantago lanceolata</i> - Type	SAT	ORT	SAT	ORT
<i>Rumex acetosa</i> -Type	AT	ORT	SAT	WAT
<i>Brassicaceae</i>	AT	SAT	WAT	ORT
<i>Centaurea jacea</i> - Type	AT	ORT	AT (<i>Centaurea</i> <i>nigra</i> -Type)	UT
<i>Plantago major</i> - <i>media</i> -Type	AT	AT	ORT	UT
<i>Matricaria</i> -Type	AT	SAT	SAT (<i>Achillea</i> - Type)	WAT (<i>Asteroideae</i>)
<i>Veronica</i> -Type	SAT	URT	URT	WAT (<i>Scrophulariaceae</i>)
<i>Cirsium</i>	SAT	WAT	WAT	WAT
<i>Silene</i> -Type	AT	WAT	WAT (<i>Lychnis</i> - Type)	
<i>Cerastium</i> -Type	AT	WAT	WAT	
<i>Trifolium pratense</i> - Type	URT	URT	WAT	
<i>Lathyrus</i> -Type	URT	AT (<i>Lathyrus/vicia</i> - Type)	URT (<i>Vicia</i> -Type)	
<i>Vicia</i> -Type	WAT	AT (<i>Lathyrus/vicia</i> - Type)	URT (<i>Vicia</i> -Type)	
<i>Rumex obtusifolius</i> - Type	WAT	URT		WAT
Présents dans les milieux rudéraux, fauchés et pâturés				
<i>Lotus</i> -Type	SAT	WAT	WAT	UT
<i>Potentilla</i> -Type	AT		SAT	SAT
<i>Filipendula</i>	AT		ORT	
<i>Trifolium repens</i> - Type	AT		SAT	WAT (<i>Trifolium</i>)
<i>Rhinanthus</i> -Type	URT		AT	
<i>Hypericum</i> <i>perforatum</i> -Type	URT		WAT (<i>Hypericum</i>)	
<i>Knautia</i>	URT		URT	
<i>Prunella</i> -Type	URT		URT	
<i>Centaurea montana</i> - Type	UT		AT (<i>Centaurea</i> <i>nigra</i> -Type)	

Types polliniques	Milieux rudéraux	Milieux cultivés (Brun <i>et alii</i> , 2007)	Milieux fauchés et pâturés (Hjelle, 1997)	Milieux pâturés (Mazier <i>et alii</i> , 2006)
Présents seulement dans les milieux rudéraux et cultivés				
<i>Chenopodiaceae/ Amaranthus</i>	AT	AT	Pollens mais pas de plante	Pollens mais pas de plante
<i>Polygonum aviculare</i> - Type	AT	SAT	Pollen mais pas de plante	Pollen mais pas de plante (<i>Polygonum</i>)
<i>Fallopia</i>	SAT	SAT		
<i>Papaver rhoeas</i> - Groupe	SAT	SAT		
<i>Malva neglecta</i> -Type	URT	AT		
<i>Polygonum persicaria</i> -Type	URT	URT	Pollen mais pas de plante	Pollen mais pas de plante (<i>Polygonum</i>)
<i>Convolvulus arvensis</i> - Type	WAT	AT		
<i>Fumaria</i>	URT	Plantes mais pas de pollen		
<i>Solanum nigrum</i> - Type	URT	Pollens mais pas de plante		
<i>Euphorbia</i>	SAT	WAT		
<i>Medicago lupulina</i> - Type	SAT	Plantes mais pas de pollen		
<i>Astragalus</i> -Type	AT	AT		
<i>Geranium</i>	WAT	AT	UT	Pollen mais pas de plante
<i>Sanguisorba minor</i> - Type	WAT	AT		Pollen mais pas de plante
<i>Galeopsis/Ballota</i> - Groupe	WAT	URT		
<i>Kickxia</i>	SAT	AT		
<i>Valerianella</i>	WAT	AT		
<i>Anagallis</i> -Type	URT	URT		
<i>Cerealia</i>	ORT	SAT	Pollen mais pas de plante	Pollen mais pas de plante
Présents uniquement dans les lieux rudéraux				
<i>Urtica</i>	SAT	Pollen mais pas de plante	Pollen mais pas de plante	ORT
<i>Artemisia</i>	WAT	Pollen mais pas de plante	Pollen mais pas de plante	Pollen mais pas de plante
<i>Rubus</i>	SAT			WAT (<i>Rosaceae</i>)
<i>Lamium album</i> -Type	SAT	Pollen mais pas de plante		
<i>Linaria</i> -Type	SAT	UT		
<i>Verbena officinalis</i>	AT	Pollen mais pas de plante		
<i>Verbascum</i>	AT		Pollen mais pas de plante	
<i>Echium</i>	AT			Pollen mais pas de plante
<i>Dipsacus/Cephalaria</i>	AT			Pollen mais pas de plante
<i>Sedum</i> -Type	AT		Pollen mais pas de plante	Plantes mais pas de pollen
<i>Mentha</i> -Type	AT		UT	
<i>Malva sylvestris</i> -Type	URT	Plantes mais pas de pollen		
<i>Scrophularia</i> -Type	URT		Pollen mais pas de plante	

Types polliniques	Milieux rudéraux	Milieux cultivés (Brun <i>et alii</i> , 2007)	Milieux fauchés et pâturés (Hjelle, 1997)	Milieux pâturés (Mazier <i>et alii</i> , 2006)
<i>Calystegia</i>	URT	Pollen mais pas de plante		
<i>Bryonia</i>	URT	Pollen mais pas de plante		
<i>Carduus</i> -Type	URT	Plantes mais pas de pollen		
<i>Geum</i> -Type	URT		UT	

SAT : $A > 65\%$; AT : $50\% < A < 65\%$; ORT : valeurs de A faible, $O > 65\%$ et/ou $U = 0$; URT : valeurs de A faible, $U > 65\%$ et/ou $O = 0$; WAT : valeurs de A faible et valeurs de U et O relativement fortes et UT : $A = 0$, O et U ont de fortes valeurs.

III.4.1.1. Les types polliniques présents dans tous les types de végétation anthropisée

Les types polliniques suivants : *Cichorioideae*, *Apiaceae*, *Senecio*-Type, *Ranunculus acris*-Type, *Plantago lanceolata*-Type, *Rubiaceae*, *Rumex acetosa*-Type, *Brassicaceae*, *Centaurea jacea*-Type, *Plantago major/media*-Type et *Matricaria*-Type se trouvent fréquemment dans la végétation et dans la pluie pollinique des différents milieux anthropisés (ils appartiennent tous aux groupes SAT, AT ou ORT, tableau 41).

Ils livrent deux informations : les espèces considérées sont prédominantes dans la végétation échantillonnée ; elles sont présentes localement³⁵ et dans la végétation environnante. Par exemple *Plantago lanceolata*-Type est sur-représenté dans la pluie pollinique des lieux cultivés de Franche-Comté et dans les pâturages du pays Basque ; de la même manière *Senecio*-Type tend à être sur-représenté dans les lieux cultivés de Franche-Comté ainsi que dans les pâturages de Norvège et du pays Basque. Ces types polliniques peuvent être considérés comme des marqueurs généraux de la présence humaine. Ils sont, en effet, communs à différents milieux et à différentes régions et leur présence seule ne permet pas d'identifier un type précis d'activité anthropique (pâturages, champs...). De plus, l'existence de ces types polliniques dans un échantillon ne reflète pas uniquement l'existence locale de ces espèces, ils sont tous en effet caractérisés par d'importantes capacités de dispersion (cf. *supra*). Ils doivent donc être regardés comme des marqueurs régionaux et locaux de l'anthropisation, ou seulement régionaux quand ils sont présents dans les assemblages polliniques en petite quantité (Hjelle, 1997 ; Mazier *et alii*, 2006).

³⁵ Le territoire compris sous l'expression « présence locale » varie et est toujours fonction de la taille du point de prélèvement (en effet, un échantillon de mousse et un lac ne piègent pas la même pluie pollinique). Par les termes local(e)/localement, nous entendons donc une végétation présente dans un rayon de 0 à 300-400 mètres autour du point de prélèvement ; tout ce qui provient d'une distance plus lointaine sera appelé « apport régional ».

Veronica-Type, *Cirsium*, *Silene*-Type, *Cerastium*-Type, *Trifolium pratense*-Type, *Lathyrus*-Type, *Vicia*-Type, *Rumex obtusifolius*-Type se trouvent de façon régulière dans les trois types de végétation mais moins dans la pluie pollinique. Aucun de ces taxons, à l'exception de *Rumex obtusifolius*-Type, n'est jamais sur-représenté dans les assemblages polliniques. Comme les types polliniques précédents, ce sont des marqueurs polliniques généraux des lieux anthropisés mais ils signent, eux, une présence locale des espèces afférentes.

III.4.1.2. Les types polliniques présents à la fois dans les milieux rudéraux, dans les prés fauchés et dans les pâturages

Parmi eux, *Potentilla*-Type³⁶, *Trifolium repens*-Type et *Lotus*-Type sont tous les trois régulièrement présents à la fois dans la végétation et la pluie pollinique. *Hypericum perforatum*-Type et *Filipendula* sont un peu moins présents dans la végétation mais bien représentés (voire sur-représentés) dans la pluie pollinique. Ces types polliniques sont donc de bons marqueurs de la présence régionale de ces milieux.

Prunella-Type est très présent dans la végétation de ces milieux mais largement sous-représenté dans la pluie pollinique. Son enregistrement dans un échantillon marque une présence locale de ce type pollinique associé à ces trois types de milieux.

Rhinanthus-Type et *Knautia* sont, quant à eux, plus souvent présents dans la végétation et les assemblages polliniques des prés fauchés que ceux des milieux rudéraux. La bonne association entre les prairies fauchées et la présence de *Rhinanthus*-Type est d'ailleurs confirmée par d'autres études (Gaillard *et alii*, 1994 ; Hjelle, 1999 ; Court-Picon *et alii*, 2006).

³⁶ *Potentilla*-Type est également indiqué dans l'étude de Hicks & Birks (1996) comme appartenant à la catégorie « *Tracks + farms* » en Finlande, c'est-à-dire aux installations humaines et lieux piétinés. Court-Picon *et alii* (2006) l'indiquent, eux, associés aux pâturages dans la vallée du Champsaur dans les Alpes.

III.4.1.3. Les types polliniques présents seulement dans les milieux rudéraux et cultivés de Franche-Comté

Chenopodiaceae/Amaranthus est à la fois bien représenté dans la végétation et la pluie pollinique. Ce sont surtout les chénopodes (*Chenopodium album*, *Chenopodium bonus-henricus*...), espèces anémogames, qui sont présents dans les assemblages polliniques ; les amarantes et arroches (*Amaranthus spp.* et *Atriplex patula*), autogames ou pour partie seulement anémogames, participent peu à cet assemblage. Ce type pollinique est d'ailleurs enregistré sans être présent dans la végétation échantillonnée dans les assemblages polliniques de prairies de fauche et pâturages (tableau 41, par exemple dans 40 sites sur 171 chez Hjelle, 1997). Il indique donc une présence régionale des lieux cultivés et rudéraux (cf. Hicks & Birks, 1996, p. 270 : les auteurs arrivent à une conclusion identique et trouvent ce type plus étroitement associé au type de végétation anthropique « *Farms + Fields* »).

Dans une moindre mesure, *Polygonum aviculare*-Type a un comportement identique. Il y a une forte correspondance entre sa présence dans la végétation et son enregistrement dans la pluie pollinique (tableau 41). Il a aussi tendance à être présent dans la pluie pollinique sans l'être dans la végétation, mais toujours en très faible quantité (dans 2 sites sur 171 chez Hjelle, 1997 et dans 3 sur 71 chez Mazier *et alii*, 2006). C'est donc un bon marqueur régional des milieux cultivés et rudéraux et seule sa présence en quantité importante signalera une présence locale. Hicks & Birks (1996) le classent également dans la catégorie « *Farms + Fields* » ; Court-Picon *et alii* (2006) l'associent aux champs cultivés uniquement, mais notons que cette étude n'a pas prospecté de milieux rudéraux.

Fallopia et *Papaver rhoeas*-Groupe³⁷ sont à la fois bien représentés dans la végétation et la pluie pollinique de ces deux milieux mais sans jamais y être sur-représentés. La forte association entre l'enregistrement de ces types polliniques et leur présence dans la végétation en font d'excellents marqueurs locaux de ces milieux. Il en est de même pour *Malva neglecta*-Type, *Polygonum persicaria*-Type³⁸, *Convolvulus arvensis*-Type, *Fumaria*³⁹ et *Solanum nigrum*-Type, qui sont généralement sous-représentés dans la pluie pollinique. Leur présence signe donc aussi une présence très locale de lieux cultivés et rudéraux.

³⁷ Court-Picon *et alii* (2006) associent préférentiellement ce type pollinique à la présence de champs cultivés. Mais, comme précédemment, notons que cette étude n'a pas prospecté de milieux rudéraux.

³⁸ Makohoniienko *et alii* (1998) trouvent ce type particulièrement associé aux milieux cultivés et aux jachères.

³⁹ *Fumaria* est même absent de la pluie pollinique des lieux cultivés.

*Euphorbia*⁴⁰, *Medicago lupulina*-Type, *Astragalus*-Type⁴¹, *Geranium*⁴², *Galeopsis/Ballota*-Groupe et *Sanguisorba minor*-Type sont plus souvent présents dans la végétation et la pluie pollinique des lieux rudéraux que dans celles des lieux cultivés. Il y a une bonne association entre la présence des espèces et de leurs pollens pour les deux premiers types ; *Geranium* et *Galeopsis/Ballota*-Groupe sont eux plutôt sous-représentés dans la pluie pollinique ; *Sanguisorba minor*-Type est au contraire sur-représenté. Comme précédemment, ces types polliniques signent une présence locale des milieux cultivés ou rudéraux, mais associés à d'autres type polliniques spécifiques des lieux rudéraux, ils indiqueront préférentiellement ces derniers.

Kickxia, *Valerianella* et *Anagallis*-Type sont, eux, à associer préférentiellement aux lieux cultivés. Ils sont à la fois présents dans la végétation et les assemblages polliniques, avec un bon niveau d'association (tableau 41, *Anagallis*-Type est lui sous-représenté). Comme précédemment, ces types polliniques signent une présence locale de ces milieux et plus particulièrement des lieux cultivés.

Cerealialia est un cas particulier. Ce type pollinique produit par les cultures de céréales se retrouve régulièrement dans la pluie pollinique d'autres milieux (voir le tableau 41). Il a pourtant été démontré que les pollens de céréales ont une faible capacité de dispersion (Vuorela, 1973 ; Hall, 1989). En fait, la dissémination de ces pollens est essentiellement anthropique ; elle dépend des techniques culturales employées au moment de la moisson. Ces pollens indiquent simplement la présence de champs cultivés dans les environs du point de prélèvement.

III.4.1.4. Les types polliniques présents uniquement dans les milieux rudéraux de Franche-Comté

Urtica et *Artemisia* sont présents dans de nombreux sites rudéraux dans la végétation et dans la pluie pollinique. La présence de ces taxons anémogames dans les assemblages provenant de tout type de milieux anthropisés est bien connue (cf. tableau 41 ; Gaillard *et alii*,

⁴⁰ Dans l'étude de Gaillard *et alii* (1994) *Euphorbia* est plus particulièrement associé aux lieux enrichis en NO₃ plutôt qu'à un type particulier d'habitat.

⁴¹ *Astragalus*-Type représente toutes les mélilots (*Melilotus spp.*) ainsi qu'*Ononis spinosa* et *O. repens*.

⁴² Pour Court-Picon *et alii* (2006) *Geranium* fait partie des taxons caractéristiques de la strate herbacée forestière et des haies. Une seule espèce y est rencontrée : *Geranium robertianum*, remarquons encore l'absence dans cette étude de celles qui sont caractéristiques des milieux rudéraux : *Geranium dissectum*, *G. molle* etc.

1994 ; Makohonienko *et alii*, 1998 ; Court-Picon *et alii*, 2006 etc.). Ces deux types polliniques indiquent une présence régionale des espèces qu'ils représentent : *Urtica dioica* (et dans une moindre mesure *Urtica urens*) et *Artemisia vulgaris*, *Artemisia verlotiorum* et *Artemisia absinthium*. L'amplitude écologique de l'ortie dioïque est grande (des berges de rivières aux tas de fumier) et l'ortie brûlante, quoiqu'inféodée particulièrement aux premiers stades de friches (*Sysimbrion officinalis*), est devenue rare et ne peut être différenciée de la première au niveau pollinique. Par conséquent, si le type *Urtica* n'indique pas un milieu précis, il signe plutôt bien la présence de lieux où l'enrichissement en azote (NO₃) est important (Gaillard *et alii*, 1994). Pour les armoises, les exigences écologiques des trois espèces présentes dans la région sont assez proches ; elles sont plutôt spécifiques des stades de friches avancées (du type *Dauco carotae*-*Melilotion albi* pour *Artemisia vulgaris*). De plus *Artemisia vulgaris* est de loin la plus courante des trois (elle est présente dans 34 des 101 sites échantillonnés contre seulement quelques occurrences pour les deux autres).

Rubus, *Lamium album*-Type, *Linaria*-Type, *Verbena officinalis*, *Verbascum*, *Echium*, *Dipsacus/Cephalaria*, *Mentha*-Type, *Sedum*-Type, *Malva sylvestris*-Type, *Scrophularia*-Type, *Calystegia*, *Bryonia*, *Carduus*-Type, *Geum*-Type sont tous spécifiques des milieux rudéraux dans la région. Leur présence dans la pluie pollinique est variable (tableau 41) et ils sont parfois enregistrés dans les assemblages polliniques des lieux cultivés sans être présents dans la végétation. *Dipsacus/Cephalaria* est indiqué comme un bon marqueur des prairies fauchées humides chez Court-Picon *et alii* (2006) ainsi que chez Mazier (2006). Les deux espèces caractéristiques de ces milieux humides appartiennent au *Convolvulion sepium* (*Dipsacus fullonum* et *D. pilosus*) cependant il ne faut pas oublier l'existence de *Dipsacus laciniatus* que l'on trouve dans des milieux plus secs (*Onopordion acanthii*) même si cette espèce est plus rare dans la région. *Sedum*-Type est aussi présent dans l'étude de Court-Picon *et alii* (2006) chez qui ce type pollinique caractérise les espèces typiques de pelouses alpines (au-dessus de la limite de la forêt), espèces évidemment absentes de la région d'étude.

Tous les autres types polliniques du tableau 39 (absents du tableau 41) sont aussi potentiellement de bons marqueurs de ces milieux rudéraux (*Saussurea*-Type, *Chelidonium majus*). Parmi eux, nombreux sont les taxons arbustifs (*Sambucus nigra* et *Sambucus ebulus*, *Cornus*-Type, *Viburnum*...) qui, associés à des types polliniques typiques des lieux rudéraux, pourront aider à leur détermination.

Il importe maintenant de vérifier si certains des marqueurs spécifiques des milieux rudéraux permettent d'identifier plus particulièrement un type précis parmi les six groupes définis précédemment.

III.4.2. Des marqueurs polliniques spécifiques d'un type de milieu rudéral ?

III.4.2.1. Les types polliniques propres au groupe 6 (*Dauco carotae*–*Melilotion albi*)

Ce groupe est le plus facile à identifier à partir de sa composition pollinique. *Echium*, *Verbascum*, *Linaria*-Type, *Verbena officinalis*, *Coronilla* (*Securigera varia*), *Sedum*-Type, taxons propres aux lieux rudéraux, se trouvent uniquement ou préférentiellement dans ce groupe. On y trouve aussi *Medicago lupulina*-Type, *Astragalus*-Type, *Polygonum persicaria*-Type, types polliniques qui peuvent aussi être présents dans les lieux cultivés ; leur présence concomitante avec les précédents permet une identification plus précise de ce groupe.

III.4.2.2. Les types polliniques propres aux groupes 1 et 3 (friches avancées que l'on peut rattacher à l'*Aegopodion podagrariae* et l'*Alliarion petiolae*)

Bryonia, *Geum*-Type, *Dipsacus/Cephalaria*, *Saussurea*-Type (*Arctium spp.*), *Solanum dulcamara* se trouvent particulièrement dans ces deux groupes de friches avancées. A ces types polliniques spécifiques des lieux rudéraux s'ajoutent des types polliniques d'arbustes qui, associés aux précédents, permettent d'évaluer l'état d'avancement de l'enfrichement : *Cornus sanguinea*, *Euonymus* et *Sambucus nigra*.

III.4.2.3. Les types polliniques propres aux groupes 2, 4 et 5

Aucun type pollinique défini dans la partie précédente ne se retrouve préférentiellement dans ces groupes. Seules les différences de proportions de types ubiquistes (cf. *supra*) permettent de les différencier. *Fallopia* et *Papaver rhoeas*-Groupe, ainsi que *Kickxia* et *Valerianella* devraient se trouver préférentiellement dans le groupe 5. On y trouve bien les deux premiers, mais les quatre types polliniques sont surtout présents dans le groupe 6.

III.4.2.4. Les types polliniques qui indiquent seulement la présence de lieux rudéraux

– ce sont tous les types qui regroupent un grand nombre d'espèces. Même si chaque espèce est typique d'un milieu précis, le type pollinique représente la somme de toutes ces espèces et il ne sera donc pas spécifique d'un groupe en particulier. Ce sont, parmi les types polliniques propres aux lieux rudéraux, *Mentha*-Type (*Clinopodium vulgare*, *Mentha spicata*, *M. longifolia* et *M. arvensis*) et *Lamium album*-Type (trois espèces : *Lamium album*, *L. hybridum* et *L. maculatum*) et parmi les types présents préférentiellement dans les milieux rudéraux (mais aussi dans les lieux cultivés) : *Euphorbia* (huit espèces dont *Euphorbia peplus*, *E. lathyris*...), *Geranium* (dix espèces dont *Geranium molle*, *Geranium lucidum*, *G. pusillum*...) et *Galeopsis/Ballota*-Groupe (dix espèces dont *Stachys recta*, *Lamium purpureum*, *Galeopsis tetrahit*...).

– ce sont aussi des types présents dans tous les groupes : *Rubus*, *Sanguisorba minor* et *Prunus*-Type ou seulement dans les groupes de plaines et de plateaux (3 à 6) : *Calystegia*.

– les autres ont souvent trop peu d'occurrences (1 ou 2) pour en déduire une appartenance précise à un groupe (par exemple *Malva sylvestris*-Type, *Carduus*-Type...).

III.4.3. Utilisation de ces marqueurs pour l'interprétation de données fossiles

A l'exception d'*Epilobium* et de *Myosotis*, toutes les espèces importantes de la végétation se retrouvent dans la pluie pollinique. Comme nous venons de le voir, les types polliniques communs à la végétation et aux assemblages polliniques permettent de déterminer plus ou moins précisément la nature des milieux anthropisés.

Dans un diagramme pollinique fossile, la précision de l'interprétation proposée dépend de différents facteurs :

– elle augmente avec la précision taxonomique de la lecture et le nombre de types polliniques identifiés ;

– elle augmente avec le comptage de sommes polliniques élevées car, plus elles sont importantes (aux alentours de 1000 grains de pollen par exemple), plus on a de chances de détecter les types polliniques sous-représentés (comme *Malva sylvestris*-Type, *Solanum nigrum*-Type, *Calystegia*...).

Un niveau de précision raisonnable pourra permettre de distinguer les grands types de milieux anthropisés (présence de zones cultivées, de zones rudérales...). Une détermination

plus poussée et le comptage de somme pollinique élevée pourrait permettre d'atteindre un niveau de précision supérieur dans la détermination de différents type de lieux rudéraux.

Conclusion partielle : la discrimination de marqueurs généraux et spécifiques, régionaux et locaux de l'anthropisation

Voici les principaux résultats auxquels l'étude de la végétation anthropique et de sa pluie pollinique en Franche-Comté a permis d'aboutir :

– la différence de niveau taxonomique de détermination entre la flore et sa pluie pollinique attendue (espèces vs types polliniques) est un facteur négligeable dans la perception des communautés végétales des lieux cultivés et des lieux rudéraux (cf. II.4.1.2 et III.1.2.) ;

– la pluie pollinique réelle de ces milieux reflète de façon satisfaisante la végétation.

Cela est particulièrement vrai pour les milieux rudéraux (cf. III.2.2.) malgré le manque de précision taxonomique. Les résultats obtenus dans les lieux cultivés sont plus mitigés puisque nous n'avons pas pu différencier chaque groupe (défini à partir des données de végétation) par un assemblage pollinique (cf. II.4.2.1. et II.5.2.1.).

On a ainsi pu mettre en évidence les principaux facteurs qui influencent la représentativité pollinique (cf. II.5.2.1. et III.2.2.), ce sont : [1] les différences de production, de dispersion et de préservation pollinique de chaque taxon, [2] l'aire pollinique source qui est plus importante que l'aire du relevé de végétation dans les milieux ouverts et [3] les pratiques humaines (et plus particulièrement les pratiques agricoles).

– une fois cette démonstration faite, le calcul des indices d'association et de représentation permet la détermination de marqueurs polliniques généraux ou particuliers, régionaux ou locaux de l'anthropisation dans les milieux cultivés et rudéraux.

Chapitre 3

Les nouveaux marqueurs de l'anthropisation : synthèse et portée des résultats

La détermination du statut des espèces des lieux anthropisés (indigène, archéophyte ou néophyte), l'étude de leurs caractéristiques et de leur histoire a permis, dans le premier chapitre, de mettre en évidence l'importance des espèces étrangères et plus particulièrement des archéophytes comme marqueurs forts de l'anthropisation.

Dans le deuxième chapitre, l'étude de la relation entre la végétation des lieux anthropisés et leur pluie pollinique actuelle a permis : (1) de vérifier que la différence de niveau taxonomique de détermination entre la végétation et la pluie pollinique est un facteur négligeable, (2) de mettre au jour des marqueurs polliniques spécifiques de l'anthropisation, des différents milieux (cultivés ou rudéraux), voire même de certains groupements rudéraux.

Cette synthèse vise d'abord à mettre en relation les résultats du premier chapitre avec les données récoltées sur le terrain, exposées dans le second, afin d'établir les acquis de la recherche et ses limites. Ensuite, elle entend montrer comment ils peuvent être appliqués pour remplacer ou compléter les IPA généralement utilisés pour l'interprétation des données fossiles de la région.

I. LES LIEUX ANTHROPISES : COMPARAISON ENTRE FLORE ATTENDUE ET FLORE OBSERVEE

I.1. La flore des lieux cultivés : de la distinction classique des communautés d'adventices des cultures aux observations de terrain

Les 40 relevés de végétation effectués dans les milieux cultivés de la région d'étude nous ont permis d'observer une partie des 225 espèces potentiellement présentes, inventoriées dans le premier chapitre. Quelle part de ces espèces a été observée ? Quelles incidences cela a-t-il eu sur la perception des groupements de végétation et de la pluie pollinique ?

Seules 41,78% des 225 espèces inventoriées dans le premier chapitre ont été réellement présentes sur le terrain. On a donc noté leur répartition en « vues » et « non vues », en fonction de leur statut, dans la figure 46.

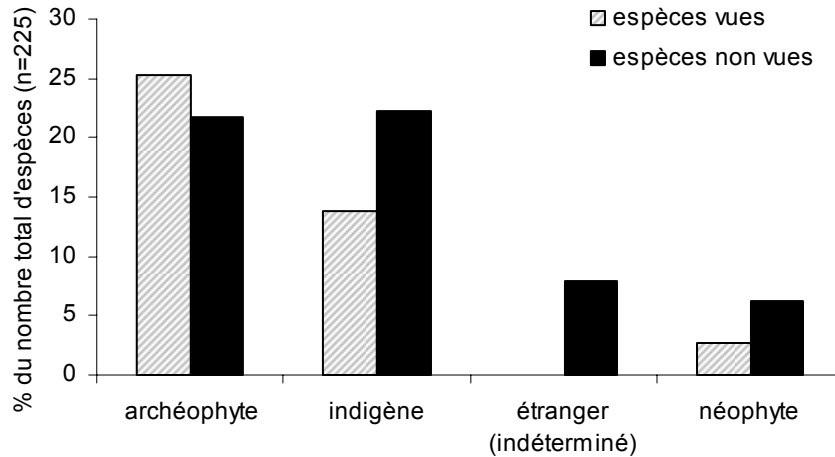


Figure 46 : répartition des espèces vues et non vues dans les 40 relevés effectués dans la région au sein des 225 espèces potentiellement présentes en fonction de leur statut (archéophyte...).

Ce sont les néophytes et les espèces étrangères indéterminées que nous avons le moins rencontrées sur le terrain (aucune des étrangères indéterminées et seulement 30% des néophytes). A la lumière de l'étude menée dans le premier chapitre, ce résultat n'est pas étonnant. En effet, la moitié d'entre elles sont des espèces accidentelles (figure 24) et 9 sont déjà considérées comme disparues (tableau 16). Ces espèces qui sont soit arrivées récemment, soit présentes depuis longtemps mais toujours en limite d'aire de répartition, sont pour la plupart très peu implantées dans la région. Les chances de toutes les rencontrer étaient donc faibles (c'est le cas par exemple de *Bombycilaena erecta*, *Iberis pinnata*, *Ammi majus*, *Hirschfeldia incana*...).

Plus étonnante est par contre la faible représentation des espèces indigènes (figure 46) : seules 38,3% d'entre elles ont été observées contre 53,7% des archéophytes. Tout d'abord la majorité des archéophytes est très bien implantée dans la région (cf. figure 24, moins de 5% sont accidentelles) et ce depuis longtemps. Ensuite, la proportion d'archéophytes ou d'indigènes observées dépend du groupement auquel appartiennent les espèces.

En effet, parmi les 50 espèces indigènes non vues, 62% ont leur optimum dans l'alliance du *Scleranthion annui* et trois des espèces indigènes disparues appartiennent à cette alliance (tableau 16, annexe 3a). De plus, comme nous le notions dans le chapitre 1 (IV. 1.2.1.), un quart des espèces indigènes qui appartiennent à cette alliance sont en forte régression et les milieux propices à ces espèces sont rares dans une région où les sols calcaires dominant. D'ailleurs, les relevés floristiques représentatifs de cette alliance sont peu nombreux (seulement 7 sur 40) et la richesse spécifique y est faible (une vingtaine d'espèces

en moyenne). La forte régression de ces milieux (Brun, 2005) est à l'origine du déficit d'espèces indigènes observées sur le terrain.

De la même façon, la répartition des espèces vues et non vues dans la région au sein des alliances déterminées dans le chapitre 1 est présentée en figure 47.

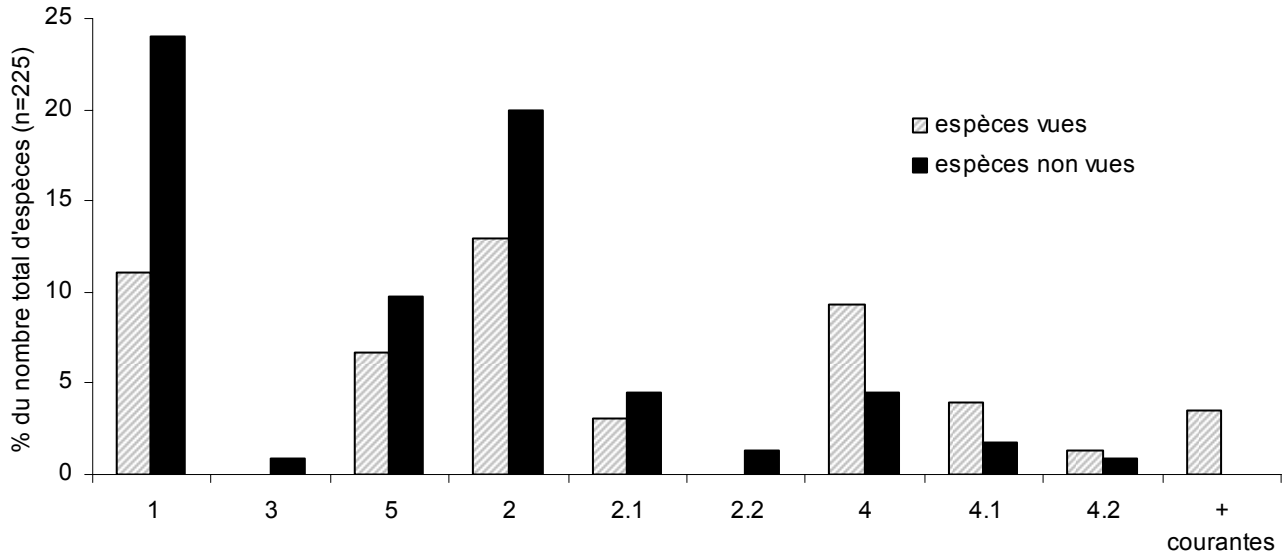


Figure 47 : répartition des espèces vues et non vues dans les 40 relevés effectués dans la région au sein des 225 espèces potentiellement présentes selon les différents groupements de la flore des milieux cultivés définis dans le chapitre 1 (voir leur description *supra* : chapitre 1 en I.3.1.).

1 = *Caucalidion lappulae* ; 2 = *Scleranthion annui* ; 2.1 = *Arnosseridenion minima* ; 2.2 = *Scleranthion annui* ; 3 = *Lolio remotae–Linion usitatissimi* ; 4 = *Panico crus-galli–Setarion viridis* ; 4.1 = *Panico crus-galli–Setarion viridis* ; 4.2 = *Eu-Polygono persicariae–Chenopodenion polyspermi* ; 5 = *Veronico agrestis–Euphorbion peplus* (cf. données en annexe 3a).

Certaines espèces peuvent appartenir à plusieurs groupements. 2 = 2 + 2.1 + 2.2 ; 4 = 4 + 4.1 + 4.2 + (4+5) ; 5 = 5 + (4+5).

Logiquement aucune des espèces typiques du *Lolio remotae–Linion usitatissimi* (3) n'a été observée et les 8 espèces les plus courantes dans les milieux cultivés sont, elles, bien présentes (figure 47). C'est dans le *Caucalidion lappulae* (1) que nous avons relevé le moins d'espèces typiques (seulement 31,6% des espèces de cette alliance). Cette observation concorde avec nos conclusions du chapitre 1 (IV.1.2.1.), les archéophytes étant les plus nombreuses parmi ces espèces non vues (53,7%). Ensuite c'est dans le *Scleranthion annui* (2), et plus particulièrement dans le *Scleranthion annui* (2.2)⁴³ que le nombre d'espèces vues est le plus faible (39,2% des espèces de cette alliance) ; les causes probables de leur absence ont déjà été discutées *supra*.

⁴³ Il n'est pas étonnant de n'avoir observé aucune des 3 espèces typiques de cette sous-alliance car *Papaver argemone*, *Filago arvensis* et *Myosotis discolor* subsp. *discolor* sont quasiment éteintes dans la région.

Si nous avons observé un peu plus d'espèces du *Veronico agrestis*–*Euphorbion peplus* (5, 40,5% des espèces de cette alliance), ce sont principalement les espèces typiques du *Panico crus-galli*–*Setarion viridis* (4) qui ont été le plus vues (67,7%).

Finalement, de la typologie faite à partir des relevés de végétation (chapitre 2, II.4.1) et de l'étude de la figure 47, il ressort que la seule différenciation possible se fait entre les cortèges des sols acides et ceux des sols neutres à calcaires ; la régression des espèces typiques de chaque groupe est trop importante pour que l'on puisse distinguer les alliances, les unes des autres. La Franche-Comté n'échappe donc pas à la quasi-uniformisation des groupements d'adventices des cultures constatée dans de nombreux pays et dont sont responsables les systèmes d'assolements et les techniques modernes de culture (Andreasen *et alii*, 1996 ; Meerts, 1997 ; Sutcliffe & Kay, 2000 ; Bournérias *et alii*, 2001 ; Collin *et alii*, 2002). Certaines espèces persistent tout de même dans les petites cultures, notamment dans la partie sous-vosgienne de la Haute-Saône (zone où l'agriculture est en déclin), ainsi que dans les cultures destinées au bétail (par exemple dans les mélanges d'orge et d'avoine).

I.2. La flore rudérale : de la distinction classique des communautés rudérales aux observations de terrain

Comme dans les champs cultivés, les 101 relevés de végétation effectués dans les milieux rudéraux de la région nous ont permis d'observer une partie des 310 espèces potentiellement présentes. Les mêmes interrogations que précédemment guideront cette synthèse.

Ici, une large majorité des espèces inventoriées dans le chapitre 1 (annexe 3b) a été observée dans les communautés rudérales de la région (soit 77,1% des espèces). Comme dans les milieux cultivés, ce sont surtout des espèces des catégories étrangères indéterminées et néophytes qui n'ont pas été relevées (figure 48, seules 38,1% des premières et 61,4% des deuxièmes ont été vues). C'est parmi ces deux catégories que nous avons le plus d'espèces accidentelles (figure 24) et nous n'avons pas rencontré 75% d'entre elles (*Diploaxis muralis*, *Falcaria vulgaris*, *Xanthium spinosum*...). Il en est de même pour certaines néophytes en progression (annexe 6b) qui restent encore rares aujourd'hui dans la région (*Amaranthus retroflexus*, *Galinsoga quadriradiata* etc.).

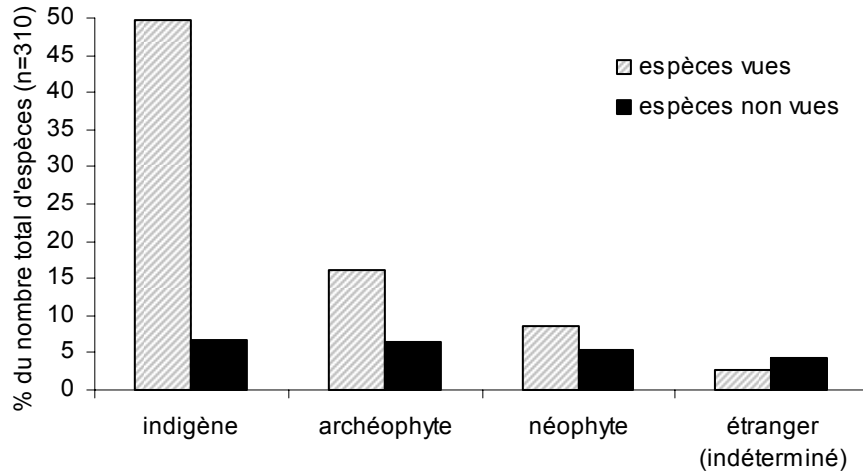


Figure 48 : répartition des espèces vues et non vues dans les 101 relevés effectués dans la région au sein des 310 espèces potentiellement présentes selon leur statut (archéophyte...).

De la même façon, la répartition des espèces vues et non vues dans la région au sein des alliances déterminées dans le chapitre 1 (annexe 3b) est présentée en figure 49.

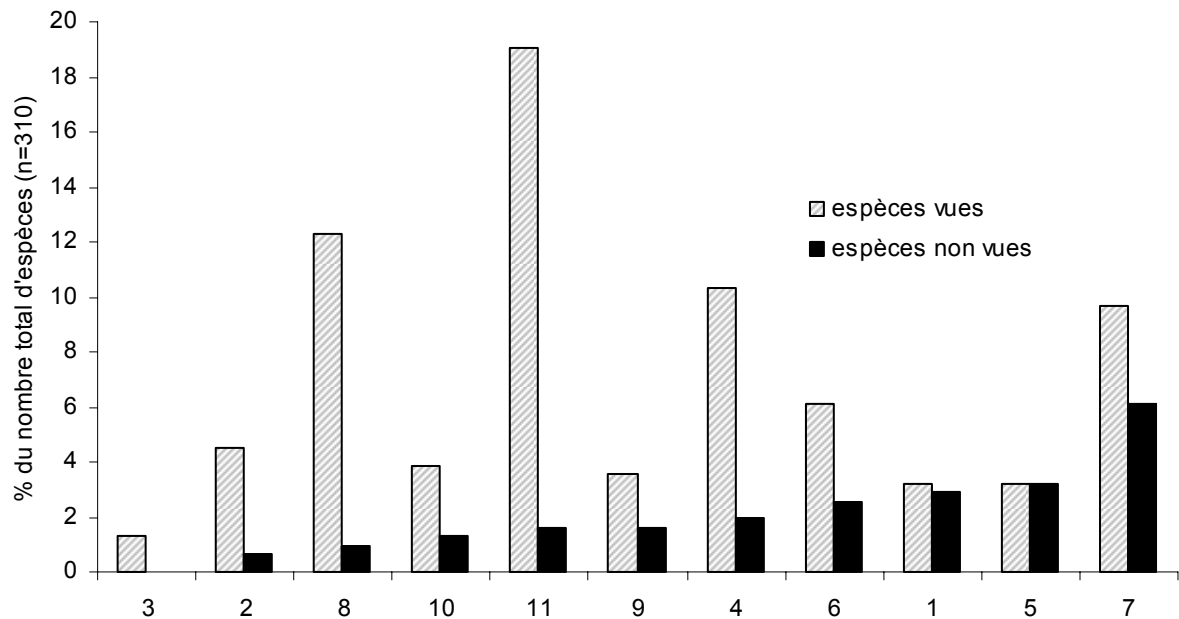


Figure 49 : répartition des espèces vues et non vues dans les 101 relevés effectués dans la région au sein des 310 espèces potentiellement présentes selon les différents groupements de la flore des milieux cultivés définis dans le chapitre 1 (voir leur description *supra* : chapitre 1 en I.3.2.). Les groupes sont classés par ordre d'« espèces non vues » croissant.

1 = *Polygono arenastri–Coronopodion squamati* ; 2 = *Potentillion anserinae* ; 3 = *Poion supinae* ; 4 = *Sisymbrium officinalis* ; 5 = *Chenopodion muralis* ; 6 = *Arction lappae* ; 7 = *Onopordion acanthii* ; 8 = *Dauco carotae–Melilotion albi* ; 9 = *Convolvulo arvensis–Agropyron repentis* ; 10 = *Convolvulion sepium* ; 11 = *Aegopodion podagrariae + Alliarion petiolatae* (cf. données en annexe 3b).

Ce sont les espèces des groupements les plus thermophiles de la région que nous avons le moins vues : l'*Onopordion acanthii* (figure 49, 7, seules 61,2% des espèces ont été vues), le *Chenopodion muralis* (5, 50%) et le *Polygono arenastri–Coronopodion squamati* (1, 52,6%).

C'est la raréfaction des terrains favorables à leur installation, les nettoyages fréquents des terrains en friches aux abords des fermes et surtout l'utilisation d'herbicides pour cet entretien qui sont à l'origine du recul de ces groupes et de leur appauvrissement floristique. Par exemple, le revêtement des chemins agricoles fait disparaître l'habitat spécifique des espèces les plus typiques du *Polygono arenastri–Coronopodion squamati* : *Lepidium squamatum*, *Lepidium ruderales*, *Portulaca oleraceae*, *Rumex pulcher* et *Spergularia rubra* sont en nette régression et n'ont pas été vues dans la région. Les espèces de l'*Onopordion acanthii* et du *Chenopodion muralis* sont, en grande partie, originaires de la région méditerranéenne et ces espèces qui ont toujours été rares, sont les premières à disparaître. Citons pour l'*Onopordion* : *Centaurea calcitrapa*, *Marrubium vulgare*, *Silybum marianum*, *Echinops sphaerocephalus* etc. et pour le *Chenopodion* : *Chenopodium vulvaria*, *Chenopodium murale*, *Amaranthus graecizans* subsp. *silvestris*...

Viennent ensuite, dans une moindre mesure, l'*Arction lappae* (6, 70% des espèces ont été vues) et le *Sisymbrium officinalis* (4, 84%) ; dans ces groupements ce sont souvent les espèces nitrophiles favorisées par l'homme qui ont été le moins vues, conformément à la description du chapitre 1 (IV.1.2.2.).

Au vu de l'analyse de la figure 49 et des résultats de la typologie de la végétation rudérale (chapitre 2, III.1.1.), ce sont logiquement les groupements dans lesquels le plus d'espèces caractéristiques ont été vues qui ont été les plus faciles à identifier (le *Dauco carotae–Melilotion albi*, l'*Aegopodion podagrariae* + *Alliarion petiolatae*, le *Convolvulion sepium* et le *Sisymbrium officinalis*). Dans le *Polygono arenastri–Coronopodion squamati*, ce sont seulement les formes les plus communes de cette unité qui ont été reconnues⁴⁴ (cf. chapitre 2, III.1.1., avec entre autres *Matricaria discoidea* et *Polygonum aviculare*). Comme dans les milieux cultivés, l'utilisation généralisée d'herbicides élimine les espèces les plus fragiles de ces groupements et participe à une banalisation de la flore rudérale. Par conséquent, il devient difficile de cerner les limites entre les différentes unités, ce qui se traduit bien dans l'ACoP de la végétation (figure 39, chapitre 2). Les groupes, dont seules quelques espèces peu spécifiques subsistent, n'ont pas été identifiés précisément au cours de l'étude de la végétation (*Onopordion*...).

⁴⁴ Delarze *et alii* (1998) font la même constatation pour cette unité en Suisse.

I.3. Quelques leçons de la confrontation végétation attendue / végétation observée

I.3.1. Pour la qualification des espèces

De nombreuses espèces typiques des milieux cultivés se retrouvent assez fréquemment dans la flore de certains relevés rudéraux : *Papaver rhoeas*, *Papaver dubium*, *Kickxia spuria*, *Kickxia elatine*, *Fumaria officinalis*, *Anagallis arvensis*, *Valerianella locusta* et *Misopates orontium*. Si la présence du muflier des champs⁴⁵, de la kickxia élatine et de la mâche⁴⁶ reste anecdotique (1 ou 2 occurrences) ; les coquelicots, le mouron des champs, le fumeterre et la kickxia bâtarde y sont eux assez fréquents (entre 5 et 22 occurrences). Comme Bournérias *et alii* (2001), nous avons souvent constaté que les terres régulièrement remuées (talus de routes, chantiers de construction...) peuvent servir de refuge à des espèces adventices, par ailleurs absentes des champs voisins. La fréquence de ces milieux fugaces en périphérie des zones cultivées en font des lieux privilégiés pour l'expression de cette flore. L'exemple du coquelicot (*Papaver rhoeas*) est assez représentatif de ce phénomène : les débuts de l'utilisation des herbicides ont entraîné une forte période de régression de cette espèce avec un pic dans les années 1970-1980 ; mais après une période de stagnation pendant laquelle elle s'était réfugiée dans les lieux rudéraux⁴⁷, la population de coquelicots augmente à nouveau dans les lieux cultivés (Prost, 2000). La présence assez systématique d'espèces typiques des lieux cultivés dans les lieux rudéraux est donc probablement un phénomène assez récent. Par le passé, l'existence de populations plus ou moins nombreuses et stables de ces espèces dans les lieux cultivés suffisait à leur maintien ; depuis peu ces espèces ont dû se « rudéraliser » pour répondre à l'évolution des systèmes de cultures.

Ce phénomène interroge donc à la fois la qualification de l'espèce (adventice, rudérale et adventice « rudéralisée » ou « en voie de rudéralisation »...) et celui du milieu (champ, friche, jachère, premier stade de friche...), toutes catégories qui, on le constate, appellent une grande vigilance.

⁴⁵ C'est-à-dire *Misopates orontium*.

⁴⁶ C'est-à-dire *Valerianella locusta*.

⁴⁷ Les coquelicots se sont d'ailleurs remarquablement bien installés dans le *Sisymbrium officinalis*, au point que nous les avons inclus dans cette alliance (cf. chapitre 1).

1.3.2. Pour l'interprétation des données fossiles

Nous avons observé dans la flore des champs cultivés la présence de certaines espèces *a priori* peu typiques de ces milieux.

Un exemple intéressant est celui de *Lapsana communis*, présente dans 21 relevés de champs sur 40.

Cette espèce est censée affectionner plutôt les lisières (forestières, de chemins...) et lieux rudéraux. Relevant *Lapsana communis* comme assez fréquente dans des stocks de semences de l'Âge du Fer en France septentrionale, V. Matteredne (Matteredne, 2001) avance donc comme hypothèse qu'à cette époque les exigences écologiques de ce taxon étaient différentes. Ce serait l'évolution de ces exigences au cours du temps qui aurait fait d'elle une espèce plus rudérale que typique des lieux cultivés.

Cette hypothèse est infléchiée par nos résultats et confirmés par une étude récente.

Fried & Reboud, 2007, menant une étude sur les 50 dernières années, constatent que la lapsane a récemment fait son entrée parmi les espèces adventices majeures des cultures de colza. Et ces auteurs trouvent une bonne corrélation entre les changements dans les pratiques de labours intervenues depuis les années 1990 (diminution de la profondeur du travail du sol) et la progression d'un certain nombre d'espèces dans ces cultures. Ces changements récents dans les techniques culturales rappellent les systèmes de l'Âge du Fer où l'araire ne permettait de réaliser que des labours peu profonds.

Ce cas d'étude comme nos recherches confirment donc la présence de *Lapsana communis* dans les lieux cultivés, avec certaines techniques de labours. C'est sans doute la raison de son observation par V. Matteredne.

Notons que la généralisation des labours peu profonds dans toutes les cultures depuis les années 1990 permet d'ailleurs le retour d'une flore en partie comparable à celle de l'Âge du Fer. Naturellement, le labour n'est qu'un élément du système de culture (avec les amendements, les herbicides, la rotation des cultures etc.) qui détermine la composition floristique de ces milieux.

I.4. Conclusion

En conclusion de cette comparaison floristique, on peut avancer quelques éléments.

L'observation de la flore rudérale permet d'arriver à un niveau satisfaisant d'identification des principaux groupements attendus.

A part dans quelques sites qui relèvent aujourd'hui de situations exceptionnelles, il est impossible d'étudier dans la région des systèmes de culture suffisamment traditionnels pour trouver un large échantillon de la flore adventice des cultures. L'observation d'une flore banale, dominée par quelques espèces, ne permet pas une identification précise des groupements typiques attendus.

Mais les résultats du chapitre 2 obtenus dans l'étude de l'influence du changement de niveau taxonomique de détermination puis dans l'identification de marqueurs polliniques propres à ces deux milieux sont bons.

Ils laissent ainsi penser que l'application des méthodes développées ici dans des zones plus préservées, où les systèmes de cultures et la flore afférente seraient plus proches de situations passées, pourrait permettre d'améliorer ces résultats et de constituer un référentiel complet.

II. MARQUEURS POLLINIQUES DE L'ANTHROPISATION, CROISEMENT DES DONNEES ATTENDUES ET REELLES

Pour les commodités de l'analyse menée ici et pour leur utilisation future, on a regroupé sous la forme d'un tableau de synthèse (tableau 42) tous les types polliniques qui peuvent servir à caractériser les lieux cultivés ou rudéraux ou les deux ou enfin tout type de lieux anthropisés. Les marqueurs forts composés uniquement d'archéophytes sont issus des tableaux 20, 21 et 27, les mixtes sont issus des tableaux 22, 23, 28 et 29 et les indigènes des tableaux 22, 23, 28, 29 et 30 du premier chapitre.

	Marqueurs polliniques forts	Marqueurs polliniques mixtes	Marqueurs polliniques indigènes
Lieux cultivés	<i>Adonis aestivalis</i> -Type, <i>Agrostemma githago</i> , <i>Antirrhinum</i> -Type, <i>Centaurea cyanus</i> , <i>Chaenorrhinum minus</i> , <i>Erodium</i> , <i>Fumaria</i> , <i>Heliotropium europaeum</i> , <i>Kickxia</i> , <i>Legousia</i> -Type, <i>Lithospermum arvense</i> , <i>Lycopsis arvensis</i> -Type, <i>Melampyrum</i> , <i>Nigella</i> , <i>Polycnemum</i> , <i>Ranunculus arvensis</i> -Groupe, <i>Sagina apetala</i> -Type, <i>Scleranthus</i> , <i>Spergula arvensis</i> , <i>Vaccaria hispanica</i>	<i>Anagallis</i> -Type, <i>Gagea</i> -Type, <i>Sinapis</i> , <i>Valerianella</i> , <i>Viola tricolor</i> -Type	<i>Arnoseris minima</i> , <i>Aphanes arvensis</i> -Type, <i>Odontites</i> -Type, <i>Myosotis discolor</i> , <i>Ornithogalum umbellatum</i> -Type, <i>Ornithopus</i> , <i>Thymelaea passerina</i>
Lieux rudéraux	<i>Echium</i> , <i>Chelidonium majus</i> , <i>Hyoscyamus niger</i> , <i>Malva neglecta</i> -Type, <i>Malva sylvestris</i> -Type, <i>Marrubium</i> , <i>Medicago sativa</i> -Type, <i>Reseda</i> , <i>Verbena officinalis</i> , <i>Xanthium strumarium</i> -Type	<i>Astragalus</i> -Type, <i>Artemisia</i> , <i>Lactuca</i> -Type, <i>Lamium album</i> -Type, <i>Lappula</i> , <i>Linaria</i> -Type, <i>Saussurea</i> -Type, <i>Urtica</i>	<i>Agrimonia</i> , <i>Bryonia</i> , <i>Calystegia</i> , <i>Cuscuta europaea</i> -Type, <i>Cynoglossum</i> , <i>Dipsacus</i> / <i>Cephalaria</i> , <i>Geum</i> -Type, <i>Lavatera</i> -Type, <i>Medicago lupulina</i> -Type, <i>Mentha</i> -Type, <i>Rubus</i> , <i>Sanguisorba minor</i> , <i>Solanum dulcamara</i> , <i>Symphytum</i> , <i>Verbascum</i>
Lieux cultivés et rudéraux	<i>Aconitum</i> -Groupe, <i>Fallopia</i> , <i>Mercurialis annua</i> , <i>Papaver rhoeas</i> -Groupe, <i>Polygonum aviculare</i> -Type	Chenopodiaceae/ <i>Amaranthus</i> , <i>Euphorbia</i> , <i>Galeopsis</i> / <i>Ballota</i> -Groupe, <i>Geranium</i> , <i>Herniaria glabra</i> -Type, <i>Solanum nigrum</i> -Type, <i>Sonchus</i> -Type	<i>Convolvulus arvensis</i> -Type, <i>Persicaria maculosa</i> -Type ⁴⁸ , <i>Spergularia</i> -Type
Tout type de lieux anthropisés		<i>Veronica</i> -Type	<i>Cirsium</i> , <i>Plantago major/media</i> -Type, <i>Plantago lanceolata</i> -Type, <i>Rumex acetosa</i> -Type, <i>Rumex obtusifolius</i> -Type, <i>Trifolium repens</i> -Type

Tableau 42 : tableau de synthèse des marqueurs polliniques d'anthropisation pour la région Franche-Comté. Ce tableau croise les différents types de marqueurs polliniques (forts/mixtes/indigènes) et les différents types de milieux dont ils sont spécifiques. Le statut mixte regroupe des archéophytes et des espèces au statut différent (indigène, néophyte ou étranger indéterminé). Les types polliniques d'espèces typiques de lisières forestières (cf. tableau 30) sont indiqués sur un fond grisé.

⁴⁸ *Persicaria maculosa*-Type = *Polygonum persicaria*-Type.

II.1. Les marqueurs forts de l'anthropisation

La détermination des archéophytes a permis de proposer un certain nombre de marqueurs forts de l'anthropisation dans le premier chapitre. La confrontation de ces derniers avec ceux rencontrés dans la végétation et la pluie pollinique réelle de ces milieux doit nous amener à confirmer l'importance notable de certains d'entre eux.

Ces marqueurs forts composés uniquement d'archéophytes sont regroupés dans le tableau 42. Parmi ces 36 types polliniques, environ un tiers a été vu à la fois dans la végétation et la pluie pollinique et un tiers uniquement dans la végétation. Le dernier tiers n'a jamais été vu.

II.1.1. Etat des lieux dans la végétation et la pluie pollinique actuelle

C'est dans les lieux cultivés que nous avons vu le moins de ces marqueurs à la fois dans la végétation et la pluie pollinique (figure 50, seulement 19%), alors que nous avons observé 50% des marqueurs forts des lieux rudéraux et 60% des marqueurs présents dans les deux (tableau 43).

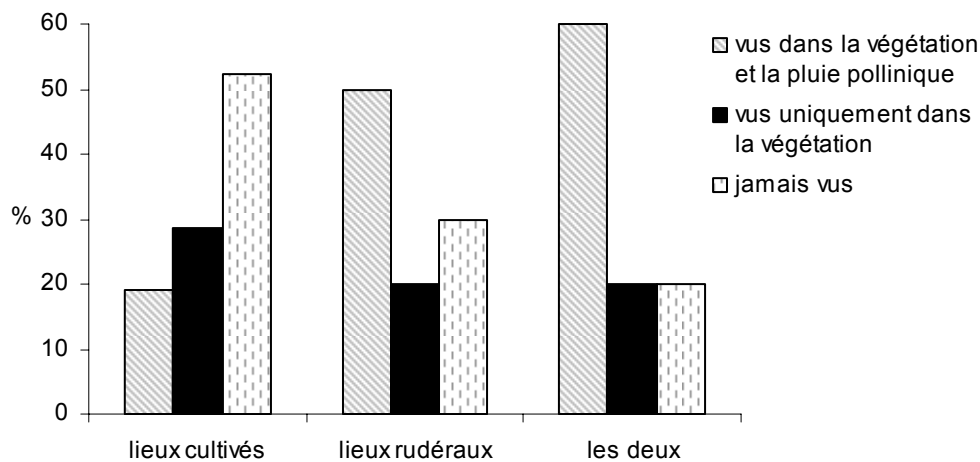


Figure 50 : répartition des marqueurs forts de l'anthropisation au sein des lieux cultivés, rudéraux ou des deux, selon leur présence dans la végétation et la pluie pollinique réelle. 21 types polliniques sont propres aux lieux cultivés, 10 aux lieux rudéraux et 5 sont communs aux deux (tableau 42).

Pour les marqueurs qui n'ont été vus que dans la végétation (tableau 43), deux explications sont possibles :

– soit les espèces qu'ils représentent sont aujourd'hui trop rares (car en régression) et n'ont été vues qu'en trop faible quantité dans la végétation pour que l'on puisse tirer des conclusions de leur absence de la pluie pollinique : *Legousia*-Type, *Lithospermum arvense*, *Spergula arvensis* et *Aconitum*-Groupe.

– soit ils représentent des espèces dont les capacités de dispersion pollinique sont très faibles et on peut en conclure qu'il est très improbable de les rencontrer dans la pluie pollinique (si ce n'est de façon aléatoire à proximité de l'espèce source) : *Chaenorrhinum minus*, *Erodium*, *Medicago sativa*-Type et *Reseda*.

Marqueurs pollinique forts	vus dans la végétation et la pluie pollinique	vus uniquement dans la végétation	jamais vus (ni dans la végétation ni dans la pluie pollinique)
Lieux cultivés	<i>Scleranthus</i> , <i>Centaurea cyanus</i> , <i>Kickxia</i> , <i>Antirrhinum</i>-Type	<i>Chaenorrhinum minus</i> , <i>Erodium</i> , <i>Fumaria</i> , <i>Legousia</i> -Type, <i>Lithospermum arvense</i> , <i>Spergula arvensis</i>	<i>Adonis aestivalis</i> -Type, <i>Agrostemma githago</i> , <i>Heliotropium europaeum</i> , <i>Lycopsis arvensis</i> -Type, <i>Melampyrum</i> , <i>Nigella</i> , <i>Polycnemum</i> , <i>Ranunculus arvensis</i> -Groupe, <i>Sagina apetala</i> -Type, <i>Vaccaria hispanica</i>
Lieux rudéraux	<i>Echium</i> , <i>Chelidonium majus</i> , <i>Malva neglecta</i> -Type, <i>Malva sylvestris</i> -Type, <i>Verbena officinalis</i>	<i>Medicago sativa</i> -Type, <i>Reseda</i>	<i>Hyoscyamus niger</i> , <i>Marrubium</i> , <i>Xanthium strumarium</i> -Type
Lieux cultivés et rudéraux	<i>Fallopia</i> , <i>Papaver rhoeas</i>-Groupe , <i>Polygonum aviculare</i> -Type	<i>Aconitum</i> -Groupe,	<i>Mercurialis annua</i> ⁴⁹

Tableau 43 : marqueurs polliniques forts de l'anthropisation vus ou non vus dans la végétation et la pluie pollinique. Ces types polliniques qui ne représentent que des archéophytes sont soit spécifiques des lieux cultivés soit des lieux rudéraux soit des deux.

Tous les types polliniques que nous n'avons jamais rencontrés, que ce soit dans la végétation ou la pluie pollinique, représentent des espèces soit éteintes (dans les lieux cultivés, cf. tableau 24, par exemple les 3 espèces d'adonis, la nielle des blés, la vaccaire d'Espagne) soit en forte régression (tableau 24 et 31, *Melampyrum arvense*, *Papaver argemone*, *Xanthium strumarium* et *Hyoscyamus niger*...) soit qui ont toujours été rares (*Anchusa arvensis*⁵⁰, *Marrubium vulgare*).

⁴⁹ *Mercurialis annua* a été vue dans quelques relevés de végétation mais dans aucun de ceux qui ont été choisis pour l'échantillonnage de la pluie pollinique.

⁵⁰ *Anchusa arvensis* appartient au type *Lycopsis arvensis*.

Fumaria, *Kickxia* et *Antirrhinum*-Type⁵¹ ont été définis comme des types polliniques spécifiques des milieux cultivés dans le premier chapitre. Dans l'étude de la végétation actuelle, nous les avons également rencontrés dans la flore (*Fumaria officinalis*, *Kickxia spuria*, *K. elatine* et *Misopates orontium*) et même dans la pluie pollinique (*Fumaria* et *Kickxia*) des lieux rudéraux (chapitre 2, III.4.). La présence d'espèces typiques des lieux cultivés dans les lieux rudéraux a déjà été discutée *supra* (chapitre 3, I.3.) et analysée comme la conséquence des évolutions récentes des systèmes cultureux. Pour l'interprétation de résultats palynologiques passés, ces types polliniques doivent donc être utilisés comme des marqueurs forts uniquement des lieux cultivés et non des lieux cultivés et rudéraux (et nous pouvons aussi y ajouter *Papaver rhoeas*-Groupe).

Comme nous l'avons déjà signalé, le type *Cerealia* est un cas à part puisqu'il représente uniquement des espèces cultivées. Ces espèces cultivées sont d'ailleurs uniquement des archéophytes (*Triticum spp.*, *Hordeum spp.* et *Avena spp.*⁵²). Nous pouvons donc inclure ce type pollinique dans les marqueurs forts des lieux cultivés.

II.1.2. Utilisation de ces marqueurs polliniques forts pour l'interprétation des données fossiles

La présence concomitante de marqueurs polliniques forts de l'anthropisation dans la végétation et la pluie pollinique actuelle confirme qu'il est possible de qualifier, dans des assemblages polliniques fossiles, des milieux cultivés ou rudéraux à partir d'un seul de ces marqueurs (*Scleranthus*, *Echium*, *Papaver rhoeas*-Groupe...).

Parmi eux, il est incertain de rencontrer dans les assemblages polliniques fossiles ceux qui sont sous-représentés dans la pluie pollinique actuelle (*Centaurea cyanus*⁵³, *Malva sylvestris*-Type et *Malva neglecta*-Type) et ceux dont l'absence de la pluie pollinique signe de faibles capacités de dispersion (cf. *supra*).

Par ailleurs, tous marquent une présence locale de ces milieux car aucun n'est jamais sur-représenté dans la pluie pollinique. Seul *Polygonum aviculare*-Type a tendance à être présent dans la pluie pollinique de milieux où l'espèce n'existe pas (cf. chapitre 2, III.3. et 4.) et pourra signaler une présence régionale de lieux cultivés et rudéraux.

⁵¹ *Antirrhinum*-Type représente une seule espèce : le muflier des champs (*Misopates orontium*).

⁵² Remarquons que les millets (*Panicum spp.* ou *Setaria italica*) ont des pollens de plus petite taille, par conséquent ils ne sont pas inclus dans le type *Cerealia* et ne peuvent être différenciés des autres pollen de *Poaceae*.

⁵³ Le cas particulier de *Centaurea cyanus* a été discuté dans le chapitre 2, II.5.2.3.

L'absence de cortège floristique complet (particulièrement dans les champs cultivés) ne permet pas d'évaluer le niveau de représentativité de tous les marqueurs forts de l'anthropisation et leur absence plaide encore une fois pour la nécessité de développer ce genre d'étude dans des zones mieux préservées.

II.2. Les autres marqueurs de l'anthropisation

II.2.1. Marqueurs mixtes

Ils sont composés à la fois d'archéophytes et d'espèces au statut différent (indigène, néophyte ou étranger indéterminé). Ils sont regroupés dans le tableau 42.

II.2.1.1. Etat des lieux dans la végétation et la pluie pollinique actuelle

La majorité d'entre eux est à la fois présente dans la végétation et la pluie pollinique de tous les milieux (figure 51 et tableau 44).

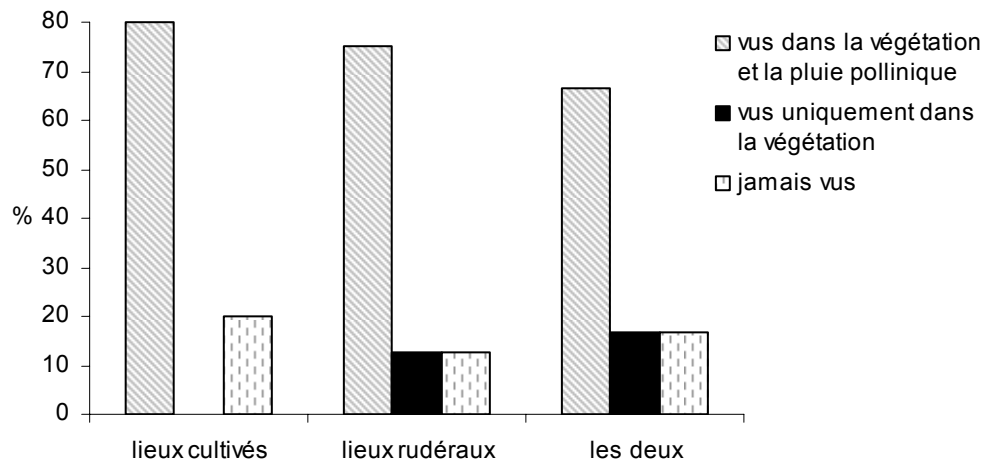


Figure 51 : répartition des marqueurs mixtes de l'anthropisation au sein des lieux cultivés, rudéraux ou des deux, selon leur présence dans la végétation et la pluie pollinique réelle. 5 types polliniques sont propres aux lieux cultivés, 8 aux lieux rudéraux et 6 sont communs aux deux (tableau 42).

Lactuca-Type et *Sonchus*-Type sont les seuls à n'avoir été vus que dans la végétation (tableau 44). Nous avons fréquemment observé les espèces correspondantes : *Lactuca serriola*, *Sonchus asper*, *S. arvensis* et *S. oleraceus* mais les types (*Lactuca* et *Sonchus*) n'ont pas été différenciés des *Cichorioideae* au moment de la détermination pollinique.

Les types absents de la végétation et de la pluie pollinique sont là encore soit composés d'espèces en régression (*Gagea villosa*, *Tulipa sylvestris*) soit déjà disparues (*Gagea pratensis*), soit assez rares dans la région (*Herniaria glabra*, *H. hirsuta* et *Lappula squarrosa*).

Marqueurs polliniques mixtes	vus dans la végétation et la pluie pollinique	vus uniquement dans la végétation	jamais vus (ni dans la végétation ni dans la pluie pollinique)
Lieux cultivés	<i>Anagallis-Type</i> , <i>Sinapis</i> , <i>Valerianella</i> , <i>Viola tricolor-Type</i>		<i>Gagea-Type</i>
Lieux rudéraux	<i>Astragalus-Type</i> , <i>Artemisia</i> , <i>Lamium album-Type</i> , <i>Linaria-Type</i> , <i>Saussurea-Type</i> , <i>Urtica</i>	<i>Lactuca-Type</i>	<i>Lappula</i>
Lieux cultivés et rudéraux	Chenopodiaceae/ <i>Amaranthus</i> , <i>Euphorbia</i> , <i>Geranium</i> , <i>Solanum nigrum-Type</i> , <i>Galeopsis/Ballota-Groupe</i>	<i>Sonchus-Type</i>	<i>Herniaria glabra-Type</i>
Tout type de lieux anthropisés	<i>Veronica-Type</i>		

Tableau 44 : marqueurs polliniques mixtes de l'anthropisation vus ou non vus dans la végétation et la pluie pollinique. Ces types polliniques qui représentent à la fois des archéophytes et des espèces aux statuts différents (néophytes, indigènes...).

Pour la majorité de ces types polliniques, il est impossible de déterminer quelle(s) espèce(s) et quel(s) statut(s) prédominant. Prenons l'exemple d'*Anagallis-Type* qui est composé de 3 espèces : *Anagallis arvensis*, *Anagallis foemina* et *Centunculus minimus*. Les deux premières sont des archéophytes, une est présente au moins depuis l'Âge du Bronze (*A. arvensis*) alors que la période d'introduction d'*A. foemina* est inconnue ; la troisième est, elle, une espèce indigène. De plus, ces espèces étaient, toutes trois, communes dans les milieux cultivés au XIX^e siècle (annexe 6a). Il en est de même pour *Valerianella*, *Viola tricolor-Type*, *Lamium album-Type*, *Saussurea-Type*, *Euphorbia*, *Solanum nigrum-Type*, *Galeopsis/Ballota-Groupe*, *Veronica-Type*. Les cas particuliers d'*Artemisia*, d'*Urtica* et de *Chenopodiaceae/Amaranthus* ont déjà été discutés (cf. chapitre 2, III.4.).

Pour les périodes passées, seuls *Linaria-Type* est un marqueur principalement indigène (avec *Linaria vulgaris*), *Linaria repens*, néophyte, n'étant arrivée qu'au XIX^e siècle. Quant à *Sinapis*, il pourrait être ajouté aux marqueurs forts des lieux cultivés si l'on pouvait déterminer la période d'introduction de *Sinapis alba* (étrangère indéterminée) car *Sinapis arvensis*, espèce prédominante, est une archéophyte.

Anagallis-Type est ici associé aux lieux cultivés (tableau 44) alors que nous l'avons aussi rencontré dans les lieux rudéraux. Comme pour certains marqueurs forts de l'anthropisation, la présence des mourons dans les lieux rudéraux est un phénomène récent et pour l'analyse de situations passées, ce type pollinique doit être préférentiellement associé aux cultures.

II.2.1.2. Utilisation de ces marqueurs polliniques mixtes pour l'interprétation des données fossiles

Ces marqueurs mixtes sont moins typiques que les marqueurs forts de l'anthropisation, puisque certaines espèces indigènes peuvent potentiellement exister dans des milieux naturels (par exemple *Urtica dioica*).

Par contre, les chances de rencontrer certains d'entre eux dans la pluie pollinique sont supérieures à celles de rencontrer des marqueurs forts. En effet, *Artemisia*, *Urtica* et *Chenopodiaceae/Amaranthus* sont régulièrement trouvés dans la pluie pollinique en dehors des lieux où les espèces afférentes vivent (cf. chapitre 2), ils signent donc une présence régionale de ces milieux. Tous les autres qui ne sont jamais sur-représentés dans la pluie pollinique marquent une présence locale de ces lieux.

Les cas de *Lactuca*-Type et *Sonchus*-Type nous prouvent l'intérêt de pousser au maximum les limites de la détermination pollinique au microscope. En effet, la détermination de ces deux marqueurs peut nous aider à préciser la présence de milieux rudéraux seuls (*Lactuca*-Type) ou de milieux rudéraux et cultivés (*Sonchus*-Type).

D'autres types polliniques mixtes qui n'ont pas été ajoutés dans le tableau mais que l'on a énumérés dans le chapitre 2 (III.4.), sont à la fois présents dans tous ces lieux anthropisés mais aussi potentiellement dans des milieux naturels. Certains marquent une présence régionale de ces milieux : *Cichorioideae*, *Apiaceae*, *Senecio*-Type, *Ranunculus acris*-Type, *Rubiaceae*, *Brassicaceae* et *Matricaria*-Type, d'autres une présence locale : *Cirsium*, *Silene*-Type, *Cerastium*-Type, *Trifolium pratense*-Type, *Lathyrus*-Type et *Vicia*-Type. La présence d'un de ces types polliniques ne peut, à elle seule, permettre de déterminer l'existence d'activités humaines. Par contre, associés à des marqueurs polliniques spécifiques de lieux cultivés, rudéraux ou autres, ils permettront d'améliorer l'identification de ces milieux.

II.2.2. Marqueurs indigènes

Ces marqueurs ne rassemblent que des espèces indigènes. Ils sont regroupés dans le tableau 42.

II.2.2.1. Etat des lieux dans la végétation et la pluie pollinique actuelle

Ils sont présentés dans le tableau 45. Il est remarquable qu'aucun d'entre eux n'ait été vu à la fois dans la végétation et la pluie pollinique des lieux cultivés (figure 52). L'absence de ces marqueurs est à relier à la disparition d'une grande part des espèces indigènes du *Scleranthion annui* (cf. *supra*, chapitre I. 1.).

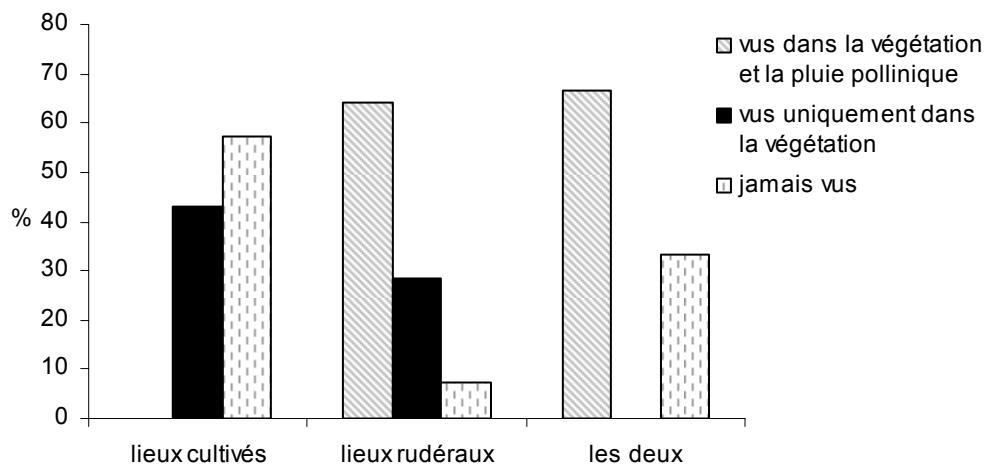


Figure 52 : répartition des marqueurs indigènes de l'anthropisation au sein des lieux cultivés, rudéraux ou des deux, selon leur présence dans la végétation et la pluie pollinique réelle. 7 types polliniques sont propres aux lieux cultivés, 14 aux lieux rudéraux et 3 sont communs aux deux (tableau 42).

Parmi les espèces vues uniquement dans la végétation, il faut distinguer celles qui ont été vues sporadiquement (car elles sont rares et/ou en voie de régression : *Arnoseris minima*, *Aphanes arvensis*, *Odontites vernus* subsp. *vernus*, *Cuscuta europaea*-Type et *Cynoglossum*, et leur absence de la pluie pollinique ne peut être interprétée) de celles qui présentent de faibles capacités de dispersion que nous ne rencontrerons donc qu'exceptionnellement dans la pluie pollinique (*Agrimonia*, *Lavatera*-Type).

Les types polliniques qui n'ont été vus ni dans la végétation ni dans la pluie pollinique regroupent des espèces rares et/ou en voie de régression (*Myosotis discolor*, *Ornithogalum*

umbellatum, *Ornithopus perpusillus*, *Thymelaea passerina*, *Symphytum officinale*, *Spergularia segetalis* et *Spergularia rubra*).

Marqueurs polliniques indigènes	vus dans la végétation et la pluie pollinique	vus uniquement dans la végétation	jamais vus (ni dans la végétation ni dans la pluie pollinique)
Lieux cultivés		<i>Arnoseris minima</i> , <i>Aphanes arvensis</i> -Type, <i>Odontites</i> -Type	<i>Myosotis discolor</i> , <i>Ornithogalum umbellatum</i> -Type, <i>Ornithopus</i> , <i>Thymelaea passerina</i>
Lieux rudéraux	<i>Bryonia</i> , <i>Calystegia</i> , <i>Dipsacus/Cephalaria</i> , <i>Geum</i> -Type, <i>Medicago lupulina</i> -Type, <i>Mentha</i> -Type, <i>Rubus</i> , <i>Sanguisorba minor</i> , <i>Solanum dulcamara</i> , <i>Verbascum</i>	<i>Agrimonia</i> , <i>Cuscuta europaea</i> -Type, <i>Cynoglossum</i> , <i>Lavatera</i> -Type	<i>Symphytum</i>
Lieux cultivés et rudéraux	<i>Convolvulus arvensis</i> -Type, <i>Persicaria maculosa</i> -Type ⁵⁴		<i>Spergularia</i> -Type
Tout type de lieux anthropisés	<i>Cirsium</i> , <i>Plantago major/media</i> -Type, <i>Plantago lanceolata</i> -Type, <i>Rumex acetosa</i> -Type, <i>Rumex obtusifolius</i> -Type, <i>Trifolium repens</i> -type		

Tableau 45 : marqueurs polliniques de l'anthropisation composés uniquement d'espèces indigènes vus ou non vus dans la végétation et la pluie pollinique. Ils sont soit spécifiques des lieux cultivés soit des lieux rudéraux soit des deux soit de tous les types de lieux anthropisés. Les types polliniques d'espèces typiques de lisières forestières (cf. tableau 30) sont indiqués sur un fond grisé.

II.2.2.2. Utilisation de ces marqueurs polliniques indigènes pour l'interprétation des données fossiles

Ces marqueurs polliniques sont composés d'espèces qui peuvent toutes se réfugier ou même vivre dans des milieux non anthropisés. Par conséquent, la spécificité de ces types polliniques pour les milieux anthropisés est plus faible que celle des deux catégories précédentes.

Par exemple, parmi ces types polliniques, ceux qui étaient regroupés dans le tableau 30 (fond grisé dans le tableau 45) ne peuvent servir, seuls, à qualifier la présence humaine car les espèces indigènes qu'ils représentent se développent aussi dans des milieux où l'homme n'intervient pas (dans les lisières forestières naturelles par exemple). *Medicago*

⁵⁴ *Persicaria maculosa*-Type = *Polygonum persicaria*-Type.

lupulina-Type et *Sanguisorba minor* sont, eux, composés d'espèces aussi présentes dans les pelouses etc.

Comme les marqueurs indigènes des lieux cultivés n'ont pas été vus dans la pluie pollinique, il est impossible d'évaluer les chances de les rencontrer dans les assemblages polliniques fossiles.

Les autres marqueurs indigènes des lieux rudéraux seuls ou associés aux lieux cultivés sont, eux, en revanche bien représentés dans la pluie pollinique actuelle (SAT ou AT), voire sous-représentés pour certains (*Calystegia*, *Bryonia*, *Dipsacus/Cephalaria*, *Persicaria maculosa*-Type). Associés à des marqueurs forts de l'anthropisation, ils seront de bons éléments pour identifier la présence locale de lieux rudéraux et même des types précis de milieux pour certains (cf. chapitre 2, III.4.2.), par exemple *Geum*-Type et *Bryonia* sont typiques de l'*Aegopodion podagrariae* + l'*Alliarion petiolatae*.

Les types polliniques que l'on trouve dans tous les milieux anthropisés (tableau 45) ne peuvent servir qu'à identifier la présence de l'homme à un niveau local ou régional (cf. chapitre 2) en supplément de types qui ont une valeur plus précise.

II.2.3. Marqueurs néophytes

Les marqueurs polliniques uniquement composés de néophytes sont peu nombreux et deux seulement ont été vus dans la végétation et la pluie pollinique des milieux rudéraux (*Galega officinalis* et *Parthenocissus*). Les autres, qui sont souvent rares ou absents de la végétation, n'ont pas été vus dans la pluie pollinique : *Muscari* (pour les lieux cultivés), *Borago*, *Datura stramonium*, *Echinops*, *Oenothera biennis*, *Salvia verticillata*, *Xanthium spinosum*-Type (pour les lieux rudéraux). Cela réhausse l'importance des marqueurs archéophytes.

II.3. Conclusion

La comparaison des marqueurs attendus et de ceux réellement vus permet tout d'abord de les hiérarchiser et de souligner l'importance des marqueurs forts qui permettent une identification immédiate des différents types de lieux anthropisés.

L'absence dans la pluie pollinique actuelle d'une grand part des marqueurs polliniques attendus (surtout dans les lieux cultivés et parmi les marqueurs forts) est principalement due à

la pauvreté des milieux prospectés et non pas à l'impossibilité de les rencontrer dans les assemblages polliniques (en raison de leur mode de pollinisation ou autre).

Les marqueurs qui se rencontreront le plus facilement dans les assemblages fossiles sont ceux qui ont d'importantes capacités de dispersion et qui signent donc une présence régionale des lieux anthropisés. L'étude montre que tous ces marqueurs sont des marqueurs mixtes ou indigènes, des lieux rudéraux ou des lieux rudéraux et cultivés ou de tout type de lieux anthropisés (l'inverse n'étant pas vrai). **(conclusion 1)**

Les marqueurs forts de l'anthropisation sont, eux, des marqueurs locaux des lieux cultivés, des lieux rudéraux, des lieux cultivés et rudéraux (c'est-à-dire qu'ils signent leur présence à proximité du point de prélèvement). **(conclusion 2)**

Si on cherche à caractériser au mieux les occupations anthropiques, il sera donc particulièrement intéressant de les rechercher dans des sites fossiles qui permettent de reconstituer une végétation locale (paléochenaux, prélèvements de sédiments en sites archéologiques...).

Pour permettre de visualiser ces résultats, on a réalisé deux séries de figures de synthèse à partir des deux analyses en composante principale (ACP) présentant la relation entre les indices d'association et de représentation dans les lieux cultivés ou rudéraux (figs. 36 et 43).

La première (figure 53a et 53b) montre uniquement les marqueurs polliniques spécifiques de chacun des deux milieux (rudéraux/cultivés), la deuxième (figure 54a et 54b) présente les marqueurs polliniques spécifiques à la fois des milieux cultivés et rudéraux et aussi de tout type de lieux anthropisés.

On a ensuite ajouté la mention du statut (archéophyte, mixte, indigène). La position de chaque type pollinique dans l'analyse permet d'estimer rapidement si ce sont des marqueurs régionaux (entre les flèches *A* et *O*) ou locaux (entre les flèches *A* et *U*).

Ces deux séries de représentations graphiques permettent de vérifier les **conclusions 1 et 2** à l'exception de *Cerealia* (sur la figure 53b), *Polygonum aviculare*-Type (figure 54a), *Papaver rhoeas*-Groupe (figure 54b) dont on a expliqué la situation au chapitre 2.

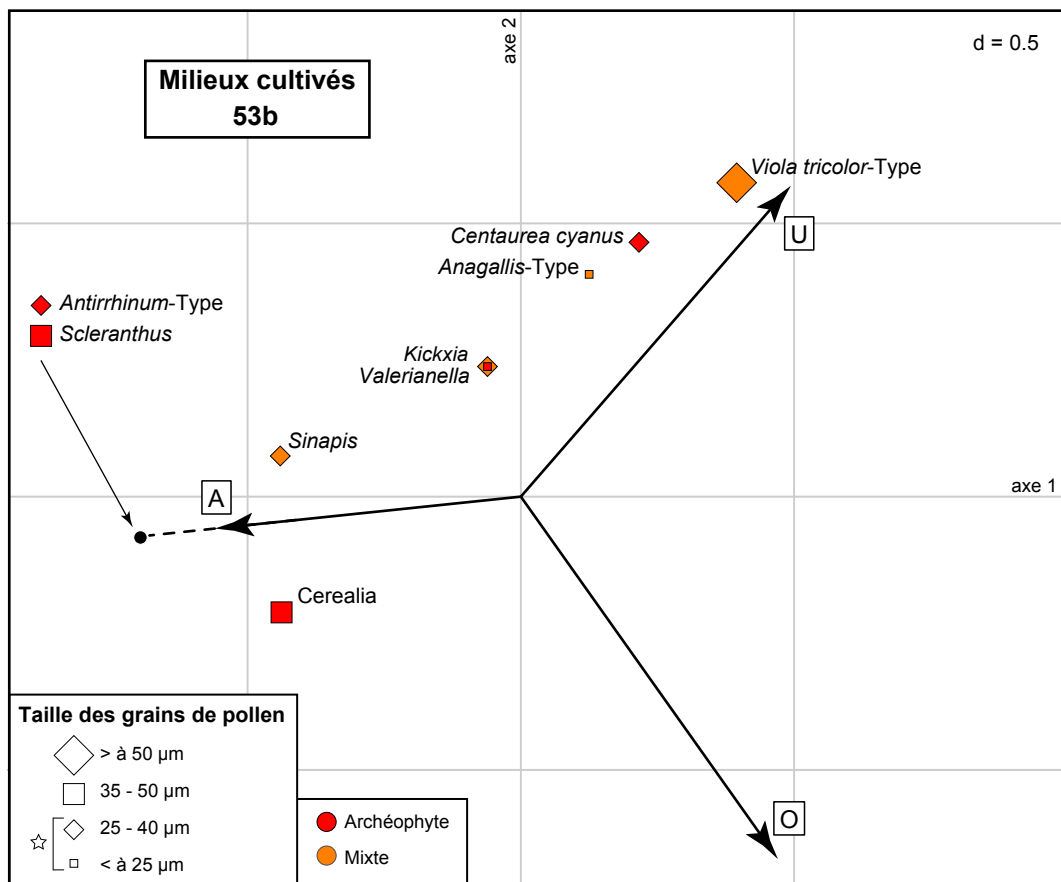
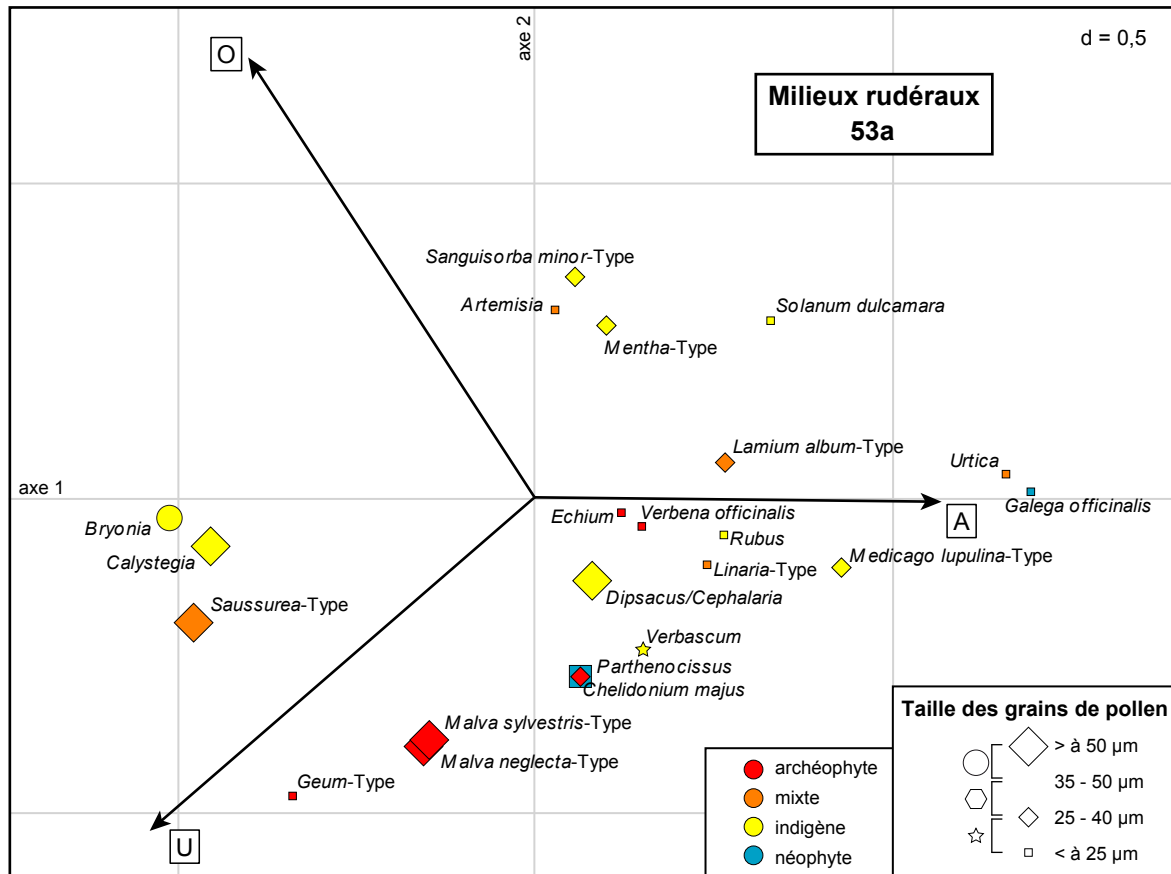


Figure 53a et 53b : analyses en composante principale (ACP) montrant la relation entre les indices (flèches) et les différents types polliniques (points). A = flèche de l'indice d'association, U = flèche de l'indice de sous-représentation, O = flèche de l'indice de sur-représentation. Les deux ACP "milieux rudéraux" et "milieux cultivés" sont identiques à celles des figures 43 et 36. Par contre, seuls les types polliniques **spécifiques des lieux rudéraux** sont indiqués dans la première et ceux **spécifiques des lieux cultivés** dans la deuxième.

d indique la taille des carrés de la grille.

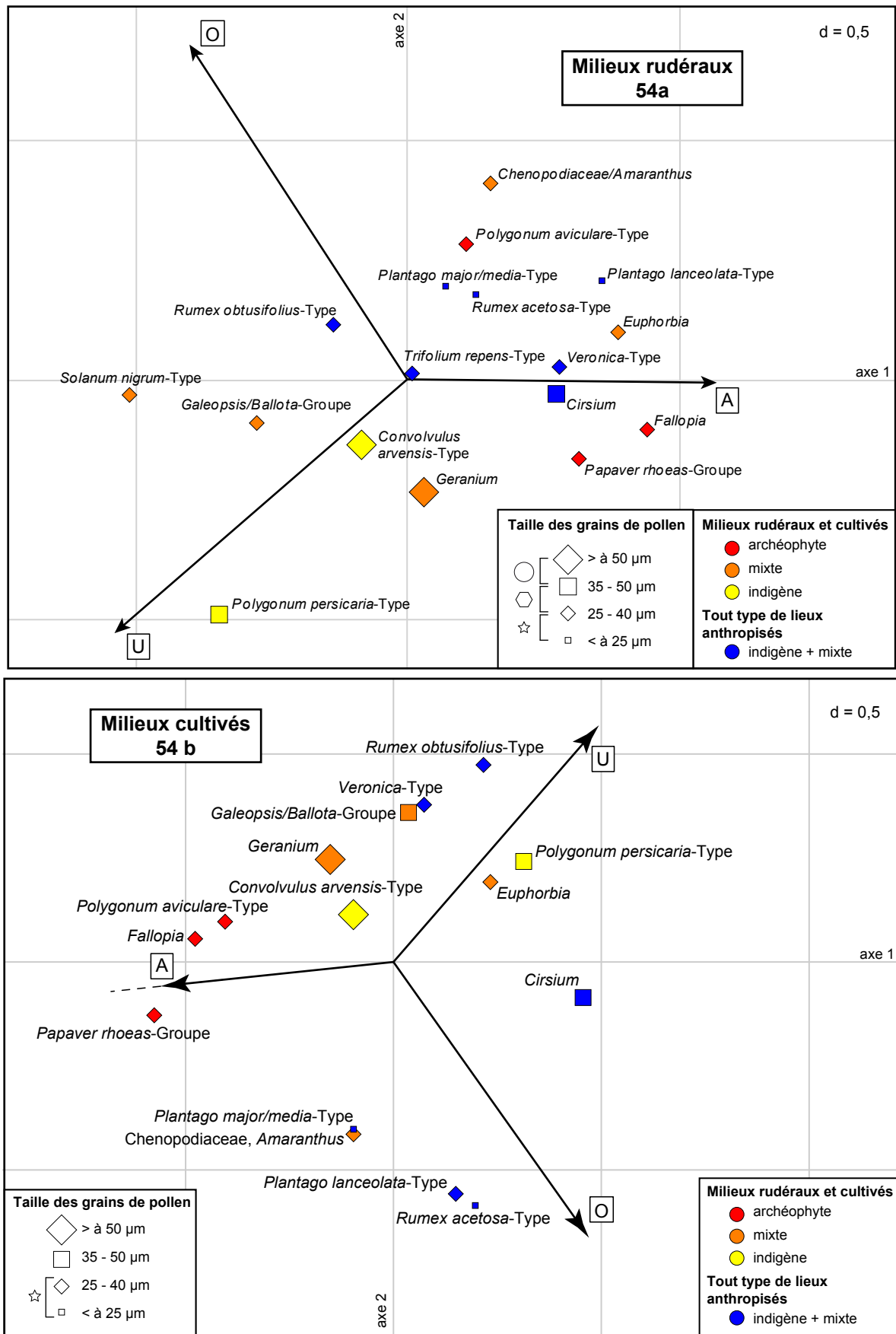


Figure 54a et 54b : analyses en composante principale (ACP) montrant la relation entre les indices (flèches) et les différents types polliniques (points). A = flèche de l'indice d'association, U = flèche de l'indice de sous-représentation, O = flèche de l'indice de sur-représentation. Les deux ACP "milieux rudéraux" et "milieux cultivés" sont identiques à celles des figures 43 et 36. Par contre seuls les types polliniques **spécifiques des lieux rudéraux et cultivés**, ainsi que ceux **spécifiques de tout type de lieux anthropisés** sont indiqués dans chaque analyse. d indique la taille des carrés de la grille.

III. DES IPA DEFINIS CLASSIQUEMENT AUX MARQUEURS POLLINIQUES D'ANTHROPISATION PROPRES A LA REGION

III.1. Etude critique des « classiques » indices polliniques d'anthropisation

III.1.1. Comparaison des IPA de K.-E. Behre (1981, 1988) et des marqueurs identifiés dans la région

La reconnaissance de types polliniques particulièrement inféodés aux milieux anthropisés permet depuis les années 1970-1980 de percevoir l'emprise de l'homme sur son environnement végétal. Comme nous l'avons déjà précisé, les palynologues cherchent aujourd'hui à dépasser la détermination de phases d'emprises et d'abandons pour arriver à discriminer, à une échelle fine, chaque type d'activité humaine, son extension spatiale, sa durée.

Les classifications des Indices Polliniques d'Anthropisation (IPA) proposées par K.-E. Behre sont disponibles dans de nombreuses publications, les principales étant celles de 1981 et 1988. Nous avons choisi de comparer nos résultats à ceux de l'article fondateur de 1981 : « *The interpretation of anthropogenic indicators in pollen diagrams* ». Pour cela nous avons reproduit la figure synthétique proposée par l'auteur (figure 55)⁵⁵. Cette figure a été construite en utilisant la répartition des espèces dans les communautés végétales modernes (d'après Oberdorfer, 1970 ; Ellenberg, 1979 et d'autres), tout en tenant compte de la répartition de ces espèces avant l'introduction des herbicides. De plus, afin de prendre en considération les changements intervenus dans ces communautés depuis les temps préhistoriques, il utilise le « savoir empirique » acquis grâce à l'étude des résultats de nombreuses analyses polliniques. Pour finir, notons que la présentation choisie par l'auteur permet de visualiser rapidement l'amplitude écologique de chaque type pollinique et que cette classification est donnée comme valable pour « l'Europe au nord des Alpes ».

⁵⁵ Cette figure est d'ailleurs reproduite à l'identique dans l'article du même auteur de 1988.

ANTHROPOGENIC INDICATORS IN POLLEN DIAGRAMS.

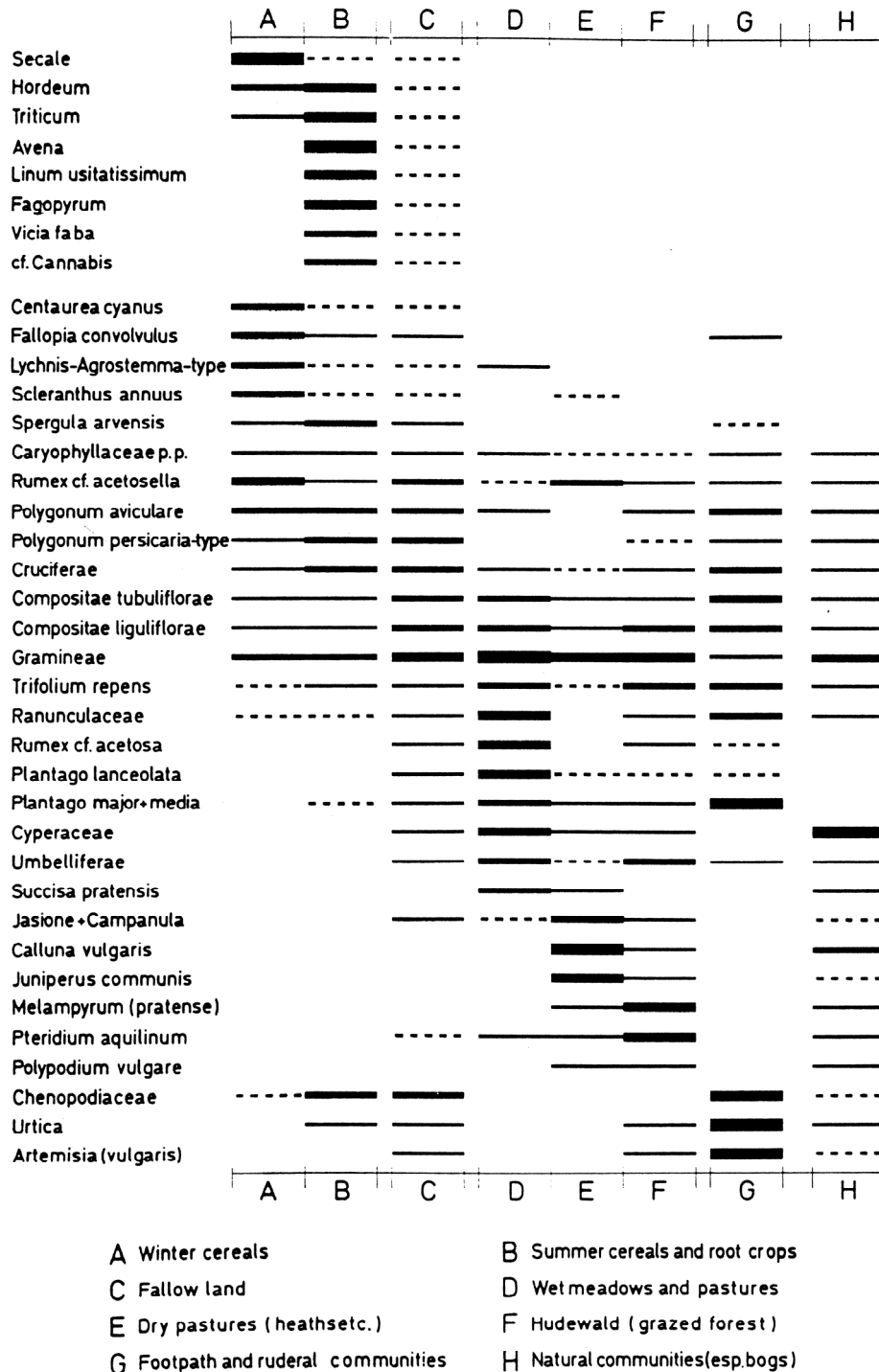


Figure 55 : les principaux indicateurs polliniques d'anthropisation et leur occurrence dans des contextes agro-pastoraux variés pour l'Europe au nord des Alpes. La fréquence d'occurrence est estimée sans prendre en compte les variations de production et dispersion pollinique. La figure montre de façon schématique l'occurrence des marqueurs anthropiques dans l'aire considérée. Dans des régions plus petites avec un climat et un sol uniforme, l'évaluation de certains de ces indicateurs peut être différente. (Figure tirée de l'article de Behre, 1981 : fig. 2, pp. 232-233, la traduction de la légende est de Cécile Brun).

Comparons ces résultats avec ceux de notre étude.

Il faut noter tout d'abord qu'une partie des types polliniques présentés dans la figure 55 ne se trouve pas dans les milieux que nous avons prospectés : *Succisa pratensis*, *Jasione*+*Campanula*, *Calluna vulgaris*, *Juniperus communis*, *Melampyrum (pratense)*, *Pteridium aquilinum* et *Polypodium vulgare*. D'autre part, l'auteur inclut ici des espèces cultivées qui ne figurent pas toutes dans notre étude (par exemple, le lin, *Linum usitatissimum*, disparu dans la région).

Les types polliniques pour lesquels nous arrivons à des conclusions similaires à celles de K.-E. Behre sont les suivants :

- *Centaurea cyanus*, *Lychnis-Agrostemma*-type, *Scleranthus annus* et *Spergula arvensis* sont des types polliniques spécifiques des lieux cultivés.
- *Urtica* et *Artemisia* sont plus spécifiquement cantonnés aux lieux rudéraux.
- *Fallopia convolvulus*, *Polygonum persicaria*-Type et *Chenopodiaceae* se trouvent aussi bien dans les lieux cultivés que rudéraux.
- *Trifolium repens*-Type est présent dans tous les types de lieux anthropisés.

Les types polliniques pour lesquels nos résultats diffèrent sont peu nombreux :

– *Plantago lanceolata* est indiqué par K.-E. Behre comme marqueur préférentiel des prés humides et pâtures mais l'auteur ajoute (cf. Behre, 1981, p. 235) que ce taxon doit être utilisé avec précaution car il est aussi susceptible d'indiquer les milieux cultivés pour des périodes anciennes. Ces conclusions rejoignent finalement les nôtres puisque dans notre analyse nous l'avons déterminé comme un marqueur de tout type de lieux anthropisés.

– *Plantago major/media*-Type est préférentiellement associé par l'auteur aux lieux piétinés et rudéraux. La spécificité de ce marqueur a souvent été discutée. Citons, par exemple, les corrélations fortes trouvées entre ce type pollinique et l'augmentation de l'élevage dans des contextes fossiles particuliers (cf. l'étude fine de séquences polliniques du lac de Chalain, Richard & Géry, 1993). Dans notre étude actuelle, nous l'avons trouvé partout et il fait partie des indicateurs de tout type de lieux anthropisés.

– Les espèces du genre *Rumex* sont difficiles à identifier en palynologie ; l'auteur propose tout de même deux types différents : *Rumex cf. acetosella* et *Rumex cf. acetosa*. Nous n'avons pas déterminé le premier⁵⁶ et pour nous *Rumex acetosa*-Type regroupe, entre autres, les deux espèces (*Rumex acetosella* et *R. acetosa*). Par conséquent, nos interprétations ne sont

⁵⁶ D'ailleurs, dans la clef de détermination pollinique de Beug (2004), il n'y a pas de différenciation proposée de ces deux types.

pas comparables et dans le cadre de notre étude *Rumex acetosa*-Type signe tout type de milieux anthropisés et non préférentiellement les prés humides et pâtures.

– *Polygonum aviculare*-Type est celui pour lequel nos conclusions diffèrent le plus. En effet, K.-E. Behre l'indique présent dans quasiment tous les types de lieux anthropisés et le considère comme une apophyte⁵⁷. Nous avons au contraire montré que, dans la région, cette espèce (*idem* pour ses sous-espèces⁵⁸) est étrangère (c'est même une archéophyte présente depuis le Néolithique) et particulièrement inféodée aux lieux cultivés et rudéraux.

III.1.2. Limites de l'application des IPA de K.-E. Behre

L'identification des indices polliniques d'anthropisation par K.-E. Behre se base principalement sur une compilation de données de références (phytosociologiques) et non pas sur une ou des études qui confrontent la végétation et sa pluie pollinique. Par conséquent, l'auteur ne peut pas prendre en compte l'influence de la production et de la dispersion pollinique sur la fréquence d'occurrence des marqueurs qu'il propose. D'ailleurs, il est bien précisé que l'épaisseur des « traits » dans la figure 55 ne dépend que de la fréquence des espèces dans les communautés végétales concernées et non pas de leur possible fréquence d'occurrence dans la pluie pollinique.

De plus, cette étude vise l'ensemble de l'Europe située au nord des Alpes. L'étendue de l'aire géographique considérée rend difficile la différenciation des espèces indigènes et étrangères⁵⁹. Cette différenciation n'est d'ailleurs pas intégrée à la classification. En fait, l'auteur l'introduit dans le corps du texte, mais il ne précise pas (ou peu) quels taxons il classe dans chaque catégorie⁶⁰.

Dans son volet phytosociologique, notre étude procède de la même démarche que celle de K.-E. Behre (même si elle se concentre sur deux types de milieux anthropisés) mais elle comporte également une analyse phytogéographique et une étude de terrain (confrontation de la végétation et de sa pluie pollinique). Nous allons montrer qu'ainsi conçue, elle permet

⁵⁷ Cette précision est donnée dans le texte de l'article.

⁵⁸ Elles sont au nombre de trois : *Polygonum aviculare* subsp. *aviculare*, *Polygonum aviculare* subsp. *depressum*, *Polygonum aviculare* subsp. *rurivagum*.

⁵⁹ Ou plus exactement des apophytes et anthropochores qui sont les notions généralement utilisées en palynologie cf. les définitions de ces termes dans le premier chapitre.

⁶⁰ A l'exception de certaines espèces des genres : *Polygonum*, *Chenopodium* et *Tripleurospermum* qu'il considère comme des apophytes (Behre, 1981, p. 237).

d'apporter un degré de précision supplémentaire, de mettre en lumière les limites de l'utilisation de sa classification pour le cas qui nous occupe et d'y remédier.

* Tout d'abord la détermination précise des espèces présentes (ou qui ont été présentes) dans la flore anthropique des lieux cultivés et rudéraux ainsi que de leur caractéristiques (chorologique...) fait ressortir les spécificités floristiques de la région étudiée (présence d'espèces méridionales absentes plus au nord de l'Europe notamment) et permet d'obtenir des marqueurs en plus grand nombre.

* Ensuite, à partir de la détermination du statut des espèces (indigène/étranger, archéophyte/néophyte), de l'étude de leurs caractéristiques ainsi que de la période probable d'arrivée des étrangères, nous pouvons appréhender l'histoire de ces végétations et donner un poids différent aux espèces étrangères et indigènes. C'est l'identification de marqueurs forts de l'anthropisation, différenciation quasiment absente de l'étude de K.-E. Behre. Et lorsqu'elle est faite, elle comporte d'ailleurs des erreurs sur l'indigénat de certaines espèces (cf. *supra* l'exemple de *Polygonum aviculare*).

* Quant à l'expérience de terrain, elle permet de valider l'existence d'un lien entre un type de végétation et sa représentation pollinique et de retrouver les marqueurs polliniques propres aux milieux étudiés. Nous pouvons y distinguer les marqueurs forts précédemment définis et aussi prendre en compte certains facteurs qui influencent la représentation pollinique (mode de pollinisation, taille des grains de pollen). Le but est d'attribuer une valeur locale ou régionale aux marqueurs que nous avons vus dans la pluie pollinique réelle de ces milieux ; une telle notion, pourtant fondamentale, est absente de l'étude de Behre.

Finalement, nous retrouvons l'ensemble des indices polliniques propres aux lieux cultivés et rudéraux définis par l'auteur mais nous devons ajouter de nombreux types polliniques (*Papaver rhoeas*-Groupe, *Echium*, *Verbena officinalis*, *Euphorbia*...). Et la distinction de marqueurs forts et celle de marqueurs locaux et régionaux donnent un poids supplémentaire et indispensable aux résultats comme nous allons le voir.

III.2. Un exemple d'application possible dans la région

Tout en s'interrogeant sur leur validité, les palynologues travaillant dans la région ont utilisé, pour interpréter leur assemblages polliniques fossiles, les IPA définis par Behre (Richard, 1983 ; Bourgeois, 1990 ; Schoellammer, 1997, Gauthier, 2001...). Ainsi dans la conclusion de sa thèse⁶¹, E. Gauthier note : « Enfin l'interprétation précise du signal anthropique demande l'établissement de référentiels actuels très fins et documentés. (...) De telles méthodes n'ont pas encore été développées sur le massif jurassien (...) »

A partir de l'analyse pollinique de 11 sites fossiles dans le massif jurassien (sur un transect est-ouest allant de la plaine à la Haute-Chaîne, cf. annexe 1), l'auteur tente de reconstituer l'histoire des impacts anthropiques à l'échelle du massif. Ce travail est le plus récent et le plus important mené sur ces problématiques dans la région. En se fondant sur les IPA proposés par Behre (1988), l'auteur en a choisi un certain nombre pour synthétiser l'évolution de l'anthropisation. Mais, consciente des limites de l'utilisation de ces marqueurs dans la région, elle ne retient que ceux présentés dans le tableau 46. Par conséquent, dans ses assemblages fossiles, les autres taxons polliniques herbacés ne sont pas utilisés pour interpréter l'évolution de l'anthropisation.

Anthropochore	Messicole	Apophyte
<i>Cerealia, Secale, Fagopyrum</i> et <i>Vicia faba</i>	<i>Centaurea cyanus, Papaver,</i> <i>Spergula arvensis,</i> <i>Polygonum persicaria</i>	<i>Plantago lanceolata, Plantago</i> <i>major/media, Rumex,</i> <i>Chenopodiaceae, Artemisia,</i> <i>Urticaceae, Convolvulaceae,</i> <i>Polygonum aviculare-Type</i>

Tableau 46 : marqueurs polliniques de l'anthropisation utilisés par E. Gauthier (2001) pour interpréter l'évolution de l'anthropisation dans ses analyses polliniques fossiles. La nomenclature pollinique est celle de l'auteur.

Plusieurs points peuvent être discutés :

– En premier lieu, les définitions des catégories anthropochore et apophyte introduisent des imprécisions (ce problème a été soulevé et discuté dans le premier chapitre cf. II.1). En effet, la reconnaissance des catégories indigène et étrangère est faussée cf. *supra* l'exemple de *Polygonum aviculare*-type. L'absence d'étude dans la région (et même en

⁶¹ Le titre est le suivant : « Evolution de l'impact de l'homme sur la végétation du massif jurassien au cours des quatre derniers millénaires. Nouvelles données palynologiques ».

France) sur le statut des espèces (indigène/archéophyte/néophyte) oblige l'auteur à réduire les anthropochores aux seules plantes cultivées. Ainsi aucune autre plante qui croît dans les lieux anthropisés n'est ici considérée comme étrangère. Cette classification ne permet donc pas de distinguer les marqueurs forts de l'anthropisation.

– Ensuite, comme le signale l'auteur, l'absence d'étude actuelle sur le lien entre la végétation et sa pluie pollinique rend impossible une interprétation fine du signal anthropique. Cela l'oblige à réduire les IPA à deux autres catégories en plus des anthropochores. La catégorisation se fait sur d'autres critères qui séparent les plantes spécifiques des lieux cultivés (messicole, sans préciser s'il s'agit d'indigènes ou d'étrangères) et les autres (apophyte) qui, *a priori*, ne doivent être que des espèces indigènes.

L'utilisation de la classification des marqueurs que nous avons proposée pour la région peut permettre de discriminer à la fois les marqueurs polliniques forts des autres (mixtes et indigènes), les différents types de milieux (cultivés, rudéraux, les deux ou bien tous les milieux anthropisés) et une présence locale ou régionale de ces milieux.

Pour illustrer ce propos, nous avons regroupé dans le tableau 47 les types polliniques utilisés comme IPA par E. Gauthier dans son étude (tableau 46) et nous y avons ajouté ceux rencontrés dans les assemblages polliniques fossiles de ses 11 sites, types polliniques qui peuvent aussi être utilisés comme marqueurs polliniques d'anthropisation dans la région.

Le tableau 47 permet d'illustrer la potentialité des marqueurs polliniques définis dans notre étude. La présence de marqueurs forts des milieux cultivés ou rudéraux ou des deux à la fois permet de signaler la présence locale et certaine de ces milieux à proximité d'un site fossile ; les marqueurs polliniques mixtes et indigènes confirment ensuite la présence de ces milieux ou de milieux anthropisés à une échelle locale ou régionale selon le type pollinique considéré (cf. chapitre 2).

	Lieux cultivés	Lieux rudéraux	Lieux cultivés et rudéraux	Tout type de lieux anthropisés
Marqueurs polliniques forts	<i>Centaurea cyanus</i> , <i>Melampyrum</i> , <i>Spergula arvensis</i> ,	<i>Echium</i> , <i>Malvaceae</i> (<i>Malva neglecta</i> -Type, <i>Malva sylvestris</i> -Type), <i>Verbenaceae</i> (<i>Verbena officinalis</i>)	<i>Mercurialis</i> (<i>Mercurialis annua</i>), <i>Papaver</i> , <i>Polygonum aviculare</i> -Type	
Marqueurs polliniques mixtes	<i>Valerianella</i>	<i>Arctium</i> (<i>Saussurea</i> -Type), <i>Artemisia</i> , <i>Ononis</i> -Type (<i>Astragalus</i> -Type), <i>Urticaceae</i>	<i>Chenopodiaceae</i> , <i>Euphorbiaceae</i> (<i>Euphorbia</i>), <i>Geraniaceae</i> (<i>Geranium</i>), <i>Solanaceae</i> (<i>Solanum nigrum</i> -Type)	<i>Scrophulariaceae</i> (<i>Veronica</i> -Type)
Marqueurs polliniques indigènes		<i>Agrimonia</i> , <i>Dipsacaceae</i> (<i>Dipsacus/Cephalaria</i>), <i>Mentha</i> -Type, <i>Rubus</i> , <i>Sanguisorba minor</i> , <i>Scrophulariaceae</i> (<i>Verbascum</i>), <i>Solanaceae</i> (<i>Solanum dulcamara</i>)	<i>Convolvulaceae</i> , <i>Polygonum persicaria</i>	<i>Plantago lanceolata</i> , <i>Plantago major/media</i> , <i>Rumex</i> , <i>Trifolium</i> (<i>Trifolium repens</i> -Type)

Tableau 47 : marqueurs polliniques de l'anthropisation utilisés par E. Gauthier (2001) reclassés dans les catégories que nous avons définies. La nomenclature pollinique est celle de l'auteur. Quand cela est nécessaire, la correspondance avec la classification de Beug (2004) est indiquée entre parenthèses. **Les types polliniques utilisés par l'auteur comme IPA sont indiqués en gras.** Les autres sont présents dans un ou plusieurs assemblages polliniques fossiles des 11 sites de son étude.

Conclusion générale

Au terme de cette étude, nous voudrions rappeler ses principales conclusions, dégager ses limites et en déduire quelques possibilités de recherches futures.

Tout d'abord il faut souligner que l'application des marqueurs déterminés par nos soins à la lecture de données fossiles obtenues par les spécialistes de la région légitime l'entreprise telle qu'elle a été pensée au sein du laboratoire de Chrono-Ecologie. Elle peut à présent permettre un nouveau travail de réinterprétation, dans une perspective d'anthropisation, des données collectées par le laboratoire.

Ces résultats répondent du même coup à une des interrogations posées en introduction en prouvant la nécessité absolue de mener des études floristiques et polliniques régionales seules à mêmes de fournir de bons marqueurs pour discriminer les milieux liés aux différentes activités signant l'anthropisation d'une région donnée. Les IPA de Behre ne peuvent y suffire, comme le montre la critique de l'utilisation que les palynologues peuvent en faire.

La comparaison des résultats obtenus dans les deux milieux auxquels s'intéressait l'étude est significative comme le montre le tableau récapitulatif ci-dessous. Ce tableau 48 est construit autour des deux fils rouges de nos recherches : la distinction lieux cultivés/rudéraux et celle marqueurs forts/marqueurs totaux.

	Marqueurs forts		Marqueurs totaux	
	vus	attendus	vus	attendus
Milieux cultivés	4	20	8	32
Milieux rudéraux	5	10	21	33

Tableau 48 : tableau croisant quantitativement les données marqueurs forts/marqueurs totaux, marqueurs vus/marqueurs attendus dans les deux types de milieu d'étude.

Les milieux rudéraux ont donné des résultats quantitativement plus riches puisque sur 33 marqueurs attendus, on en a observé 21 contre 8 sur 32 pour les milieux cultivés. **(conclusion 1)**

En revanche, la différenciation qualitative des marqueurs penche en faveur des milieux cultivés dans la mesure où ils recèlent davantage de marqueurs forts qu'ils soient observés (4 sur 8 contre 5 sur 21 pour les lieux rudéraux) ou attendus (20 sur 32 contre 10 sur 33). **(conclusion 2)**

Sans doute le premier phénomène (**conclusion 1**) est-il à relier à deux faits : les caractéristiques géo-économiques de la région franc-comtoise, expliquent qu'elle donne de bons résultats pour les milieux rudéraux et, en l'occurrence, de meilleurs que pour les milieux cultivés. D'autre part, l'appauvrissement floristique frappe plus fort les lieux cultivés. C'est le signe qu'il est nécessaire de procéder rapidement à une étude de ce milieu dans des espaces encore assez riches.

Et cela se justifie d'autant plus que si l'on s'interroge à présent en terme d'utilisation par les archéologues de nos marqueurs pour une reconnaissance des systèmes agro-pastoraux passés, ce qui est la finalité de cette étude, on peut légitimement se demander si le marqueur des lieux cultivés n'a pas plus de valeur que celui des milieux rudéraux. En effet, le second signe la simple présence humaine (bétail, friches, décombres), le premier celle d'une activité spécifique (agriculture).

Cette dernière remarque, s'ajoutant à la **conclusion 2**, amène à penser que loin de devoir abandonner l'étude en milieu cultivé, il faudrait au contraire l'approfondir dans des espaces plus préservés, en multipliant les cas d'études, et avec conscience que le temps presse.

Ainsi les conclusions que l'on peut tirer de notre thèse nous incitent toutes à vouloir poursuivre l'analyse dans des milieux cultivés plus riches, plus préservés donc plus méridionaux, où la méthode transdisciplinaire mise au jour ici pourrait être appliquée en étant affinée ou adaptée.

On songe à deux types de prolongements possibles, le premier travail resterait dans le domaine de la palynologie, le second pourrait s'inscrire dans le champ d'une autre discipline du paléoenvironnement, la carpologie.

La première étape commune serait la constitution d'un riche référentiel floristique actuel des milieux cultivés dans le grand Sud français et ses marges. L'objectif serait de multiplier les études de cas pour offrir le plus de référentiels possibles à l'analyse.

Pour résoudre une partie des difficultés soulevées dans la thèse, il faudrait procéder par des investigations :

- en zones spécifiques : parcs naturels (Lubéron, Cévennes...), zones conservatoires de pratiques traditionnelles (Cerdagne, Asturies...);
- en coopération (définition du projet, contrôle du système de culture...) avec des agriculteurs qui pratiquent une agriculture traditionnelle ou en tout cas peu « agressive » ;

– et par la mobilisation des acteurs locaux : conservateurs des parcs naturels, chercheurs spécialistes de ces milieux, conservatoires botaniques...

Dans le premier type de travail envisagé, il s'agirait ensuite d'appliquer la méthode développée ici en mettant en relation ces données floristiques avec les données polliniques récoltées et lues par nos soins. Pour ce faire, on utiliserait les analyses statistiques successives que l'on a éprouvées :

– classifications, analyses factorielles des correspondances (AFC), analyses en coordonnées principales (ACoP), analyses de co-inertie procrustéenne (PCIA) ;

– indices d'association, sous- et sur-représentation de Davis ;

Il devrait être ainsi possible de déterminer des marqueurs spécifiques des milieux cultivés en plus grand nombre et d'affiner l'utilisation critique des IPA au territoire français.

Dans le second travail, la constitution de la base de données floristiques, sur le modèle et en complémentarité avec la base britannique similaire FIBS (Bogaard *et alii*, 1999 ; Bogaard, 2002), serait faite en explorant le panel le plus large de situations exemplaires, en terme de richesse de la flore, type de cultures et surtout pratiques agricoles. Le principal critère à retenir serait la persistance de pratiques agraires proches des époques anciennes (par exemple médiévale). Il faudrait alors élargir l'acquisition de données du Sud français au Sud européen qui propose encore des aires très préservées (Roumanie, Albanie notamment).

La deuxième étape du travail consisterait, en effet, par des analyses statistiques (ACoP, PCIA) à mettre en relation les cortège floristiques (plantes cultivées et adventices) déterminés et les pratiques agricoles afférentes (types et nombre de labours, date du semis, amendements etc.) pour déterminer des « indicateurs botaniques de pratiques ».

Ces derniers pourraient être ensuite utilisés pour interpréter les données carpologiques. Rappelons que les carpologues cherchent à déterminer à partir des assemblages (graines des céréales et graines des adventices) qu'ils trouvent dans les sites archéologiques (greniers etc.) le système de culture en vigueur. Cette application concrète pourrait se faire à grande échelle si une réalisation comme la base ARBODAT allemande (Kreuz & Schäfer, 2002), qui vise à compiler toutes les données carpologiques fossiles, était mise en œuvre en France.

Retenons donc que cette thèse peut trouver un prolongement logique dans les dynamiques actuelles des disciplines du paléoenvironnement qui visent à multiplier les études de cas pour la constitution d'un référentiel actuel valable pour l'interprétation des données fossiles.

Bibliographie

- Aarssen, L.W., 2000. Why are most selfers annuals? A new hypothesis for the fitness benefit of selfing. *Oikos*, 89, pp. 606-612.
- Aboucaya, A., Jauzein, P., Vinciguerra, L., Virevaire, M., 2000. *Plan National d'Action pour la conservation des plantes messicoles*. Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, Direction de la Nature et des Paysages, 46 p.
- Achard-Corompt, N., Dumont, A., Tegel, W., Treffort, J.-M. & Wiethold, J., 2004. Archéologie préventive et sites de milieux humides : les exemples protohistoriques de Hattstatt et de Vrigne-aux-Bois. In : Burnouf, J., Leveau, P. (dir.), *Fleuves et Marais, une histoire au croisement de la nature et de la culture. Sociétés préindustrielles et milieux fluviaux, lacustres et palustres : pratiques sociales et hydrosystèmes*. Paris, CTHS, pp. 45-56. (Collection Archéologie et histoire de l'art, 19).
- Aeschimann, D. & Burdet, H. M., 1989. *Flore de la Suisse et des territoires limitrophes. Le nouveau Binz*. Neuchâtel, Edition du Griffon, 597 p.
- Andreasen, C., Stryhn, H., Streibig, J.C., 1996. Decline of the flora in Danish arable fields. *Journal of Applied Ecology*, 33, pp. 619-626.
- Angiosperm Phylogeny Group, 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants : APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141, pp. 399-436.
- Aymonin, G., 1965. Origines présumées et disparition progressive des adventices messicoles calcicoles en France. In : Guyot, L. (ed.), *II^e Colloque sur la biologie des mauvaises herbes, INA-PG*. Grignon, 11 p.
- Babey, C. M.-P., 1845. *Flore Jurassienne, ou description des plantes vasculaires croissant naturellement dans les montagnes du Jura et les plaines qui sont au pied*. Paris, Audot, 4 vol.
- Barbier, D., 1999. *Histoire de la végétation du nord-mayennais de la fin du Weichsélien à l'aube du XXI^{ème} siècle*. Mise en évidence d'un Tardiglaciaire armoricain. Thèse de Biologie. Nantes, Université de Nantes, 2 vol., 363 p.
- Bardat, J., Bioret, F., Botineau, M., Boulet, V., Delpech, R., Géhu, J.-M., Haury, J., Lacoste, A., Rameau, J.-C., Royer, J.-M., Roux, G. et Touffet, J., 2004. *Prodrome des végétations de France*. Paris, Muséum national d'histoire naturelle, 171 p. (Patrimoines naturels, 61).
- Baudais, D., Grudler, A. & Lundström-Baudais, K., 1997. Les paléosemences du niveau VIII et leur répartition spatiale. In : Pétrequin, P. (dir.), *Les sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-lacs et de Chalain (Jura), Chalain station 3 3200-2900 av. J.-C.* Paris, Editions de la maison des Sciences de l'Homme, vol. 2, pp. 723-732.
- Baudais-Lundström, K., 1984. Comparaison des flores anthropogènes de l'âge Néolithique et de l'Âge du Bronze. *Recherche Agronomique Suisse*, 23, pp. 171-173.
- Bauhin, J., 1650-1651. *Historia plantarum universalis : nova et absolutissima, cum consensu et dissensu circa eas*. Yverdon-les-Bains, Ebrodvnj, 3 vol.

- Bégeot, C., 2000. *Histoire de la Végétation et du Climat au cours du Tardiglaciaire et du début de l'Holocène sur le Massif Jurassien central à partir de l'analyse pollinique et des macrorestes végétaux*. Thèse nouveau régime, Sciences, Université de Franche-Comté, Besançon, 193 p.
- Behre, K.E., 1981. The interpretation of anthropogenic indicators in pollen diagrams. *Pollen et Spores*, 23, pp. 225-245.
- Behre, K.E., 1986. *Anthropogenic indicators in pollen diagrams*. Rotterdam, Balkema, 232 p.
- Behre, K.E., 1988. The role of man in European vegetation history. In : Huntley, B. & Webb, T. (Eds.), *Vegetation History*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, pp. 633-672.
- Benest, F., Aboucaya, A., Jauzein, P., Vinciguerra, L. et Virevaire, M., 1999. *Plan nationale d'action pour la conservation des plantes messicoles*. Direction de la nature et des paysages. Paris, Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, 46 p.
- Berdot, L.-E., 1758-1763. *Enumeratio methodica stirpium in agro Montbelgardensi lectarum*. Manuscrit non publié.
- Berdot, L.-E., 1758-1763. *Catalogus plantarum in principatu Montbelgardensi sponte nascentium*. Manuscrit non publié.
- Berglund, B. E., 1969. Vegetation and human influence in south Scandinavia during Prehistoric time. *Oikos, supplementum*, 12, pp. 9-28.
- Beug, H.-J., 2004. *Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiete*. Munich, F. Pfeil, 542 p.
- Birks, H. J. B., 1990. Indicator values of pollen-types from post-6000 B.P. pollen assemblages from southern England and southern Sweden. *Quaternary Studies in Poland*, 10, pp. 21-31.
- Birks, H. H., Birks, H. J. B., 2000. Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. *Journal of Biogeography*, 27, pp. 31-35.
- Birks, H. J. B. & Line, J. M., 1992. The use of rarefaction analysis for estimating palynological richness from Quaternary pollen-analytical data. *The Holocene*, 2, pp. 1-10.
- Bock, B., 2005. *Base de Données Nomenclaturales de la Flore de France — BDNFF version 4.02 — mars 2005*. Tela Botanica. <http://www.tela-botanica.org/eflore>. [D'après Kerguélen, M., *Index Synonymique de la Flore de France*, version 1999].
- Bogaard, A., 2002. Questioning the relevance of shifting cultivation to Neolithic farming in the loess belt of Europe: evidence from the Hambach Forest experiment. *Vegetation History and Archaeobotany*, 11, pp. 155-168.
- Bogaard, A., Palmer, C., Jones, G. & Charles, M., 1999. A FIBS approach to the use of weed ecology for the archaeobotanical recognition of crop rotation regimes. *Journal of Archaeological Science*, 26, pp. 1211-1224.

- Borrello, M.-A., Brochier, J.-L., Chaix, L., Hadorn, P., 1986. *Cortailod-Est, un village du Bronze final, 4 : Nature et environnement*. Saint-Blaise, éditions du Ruau (Archéologie Neuchâteloise, 4).
- Boserup, E., 1970. *Evolution agraire et pression démographique*. Paris, Flammarion, 221 p.
- Bouby, L., 1998. Two early finds of gold-of-pleasure (*Camelina* sp.) in middle Neolithic and Chalcolithic sites in western France. *Antiquity*, 72, pp. 391-398.
- Bouby, L., 2000. Restituer les pratiques agraires par la carpologie archéologique. *Etudes Rurales*, 153-154, pp. 177-194.
- Bourgeois, E., 1990. *Evolution du peuplement et de la végétation, à travers les données palynologiques, dans le val de Mouthe*. Mémoire de DEA, Université de Franche-Comté, Besançon, 59 p.
- Bournérias, M., Arnal, G. & Bock, C., 2001. *Guide des groupements végétaux de la région parisienne*. Paris, Belin, 640 p.
- Braun-Blanquet, J., 1965. *Plant Sociology: the Study of Plant Communities – Authorized English Translation of Pflanzensoziologie by J. Braun-Blanquet*. New York, Hafner Pub. Co, 865 p.
- Brombacher, C., 1995. L'économie néolithique à travers l'archéobotanique. In : Stöckli ; W., Niffeler, U. & Gross-Klee, E. (eds.), *La Suisse du Paléolithique à l'aube du Moyen-Age : de l'Homme de Néandertal à Charlemagne, SPM II, Néolithique*. Bâle, Société Suisse de Préhistoire et d'Archéologie, pp. 86-96.
- Brombacher, C., Jacomet, S., 1997. Ackerbau, Sammelwirtschaft und Umwelt: Ergebnisse archäobotanischer Untersuchungen. In : Schibler, J., Hüster-Plogmann, H., Jacomet, S., Brombacher, C., Gross-Klee, E. & Rast-Eicher, A., *Ökonomie und Ökologie neolithischer und bronzezeitlicher Ufersiedlungen am Zürichsee: Ergebnisse der Ausgrabungen Mozartstrasse, kanalisationssanierung Seefeld, AKAD-Pressenhaus und Mythenschloss in Zürich*. Zurich, Direktion der Öffentlichen Bauten des kantons Zürich, pp. 220-299. (Monographien der Kantonsarchäologie Zürich, 20).
- Brombacher, C., Kühn, M., 2005. Les restes végétaux. In : Windler, R., Marti, R., Niffeler, U., & Steiner, L. (eds.), *La Suisse du Paléolithique à l'aube du Moyen-Age : de l'Homme de Néandertal à Charlemagne, SPM V, Haut Moyen-Âge*. Bâle, Société Suisse de Préhistoire et d'Archéologie, pp. 229-231.
- Broström, A., Gaillard, M.-J., Ihse, M. & Odgaard B. 1998. Pollen-landscape relationships in modern analogues of ancient cultural landscapes in southern Sweden – a first step towards quantification of vegetation openness in the past. *Vegetation History and Archaeobotany*, 7, pp. 189-201.
- Broström, A., Sugita, S. & Gaillard, M.-J., 2004. Pollen productivity estimates for the reconstruction of past vegetation cover in the cultural landscape of southern Sweden. *The Holocene*, 14, pp. 368-381.

- Broström, A., Sugita, S., Gaillard, M.-J. & Pilesjö, P., 2005. Estimating the spatial scale of pollen dispersal in the cultural landscape of southern Sweden. *The Holocene*, 15, pp. 252-262.
- Brun, C., 2005. L'arnoséris naine, une messicole rare dans l'Est de la France, redécouverte dans la partie sous-vosgienne de la Haute-Saône. *Le monde des plantes*, 486, pp. 16-17.
- Brun, C., Dessaint, F., Richard, H. & Bretagnolle, F., 2007. Arable-weeds flora and its pollen representation: a case study from the eastern part of France. *Review of Paleobotany and palynology*, 146, pp. 29-50.
- Brun, C., Dessaint, F., Richard, H. & Bretagnolle, F., 2008. La flore des milieux rudéraux et sa représentation pollinique : une nouvelle approche pour la reconstruction des paléoenvironnements humains. In : Galop, D., (dir), *Paysages et environnement : de la reconstitution du passé aux modèles prospectifs*. Besançon, Presses Universitaires Franc-Comtoises, à paraître (Collection environnement)
- Bunting, M.J., 2003. Pollen-vegetation relationships in non-arborealmoorland taxa. *Review Palaeobotany and Palynology*, 125, pp. 285-298.
- Bunting, M. J., Armitage, R., Binney, H. A. & Waller, M., 2005. Estimates of 'relative pollen productivity' and 'relevant source area of pollen' for major tree taxa in two Norfolk (UK) woodlands. *The Holocene*, 15, pp. 459-465.
- Burga, C., 1988. Swiss vegetation history during the last 18 000 years, *New Phytologist*, 110, pp. 581-602.
- Butler, A., Gillet, F. & Gobat, J.-M., 2001. Végétation et flore. In : Blant, M., Blant, D. & Butler, A. (Eds.), *Le Jura, les paysages, la vie sauvage, les terroirs*. Lausanne, Delaschaux et Niestlé, pp. 76-151. (Collection : La bibliothèque du naturaliste).
- Chauvel, B., Dessaint, F., Cardinal-Legrand, C. & Bretagnolle, F., 2006. The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records. *Journal of Biogeography*, 33, pp. 665-673.
- Chauvet, M., 2001. L'histoire des légumes cultivés en France. In : Le Perchec, S., Guy, P. & Fraval A. (Eds.), *Agriculture et biodiversité des plantes*. Dossier de l'environnement de l'INRA, 21, pp. 9-16.
- Chessel, D., Dufour, A.B., Dray, S. avec les contributions de Lobry, J.R., Ollier, S., Pavoine S., Thioulouse, J., 2005. *ade4: Analysis of Environmental Data: Exploratory and euclidean methods in environmental sciences*. R package version 1.4-0. <http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4>.
- Chytrý, M., Pyšek, P., Tichý, L., Knollová, I. & Danihelka, J., 2005. Invasions by alien plants in the Czech Republic: a quantitative assessment across habitats. *Preslia*, 77, pp. 339-354.
- Chocholoušková, Z., & Pyšek, P., 2003. Changes in composition and structure of urban flora over 120 years: a case study of the city of Plzeň. *Flora*, 198, pp. 366-376.

- Collin, P., Ferrez, Y., Prost, J.-F., Chaillet, A. & Jeannot, C., 2002. Evolution de population de plantes messicoles dans le département du Jura depuis 1845. In : Richard, H. et Vignot, A. (Eds), *Équilibres et ruptures dans les écosystèmes depuis 20 000 ans Europe de l'Ouest*. Besançon : 18-22 septembre 2000. Besançon, Presses Universitaires Franc-Comtoises, pp. 345-359. (Collection Annales littéraires de l'Université de Franche-Comté, 730. Série « Environnement, sociétés et archéologie », 3).
- Contejean, C., 1890. Revue de la flore de Montbéliard. *Mémoires de la Société d'émulation de Montbéliard*, 21, pp. 47-284.
- Court-Picon, M., Buttler, A. & de Beaulieu, J.-L., 2005. Modern pollen-vegetation relationships in the Champsaur valley (French Alps) and their potential in the interpretation of fossil pollen records of past cultural landscapes. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 135, pp. 13-39.
- Court-Picon, M., Buttler, A. & de Beaulieu, J.-L., 2006. Modern pollen/vegetation/land-use relationships in mountain environments: an example from the Champsaur valley (French Alps). *Vegetation History and Archaeobotany*, 15, pp. 151-158.
- Cronk, Q. C. B. & Fuller, J. L., 1995. *Plant invaders*. Londres, Chapman & Hall, 241 p.
- Culley, T. M., Weller, S. G., Sakai, A. K., 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, pp. 361-369.
- Cundill, P. R., 1991. Comparisons of moss polster and pollen trap data: a pilot study. *Grana*, 30, pp. 301-308.
- Da Lage, A. & Métaillé, G., 2000. *Dictionnaire de biogéographie végétale*. Paris, CNRS Editions, 579 p.
- Davis, O.K., 1984. Pollen frequencies reflect vegetation patterns in a Great Basin (U.S.A.) mountain range. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 40, pp. 295-315.
- Delarze, R., Gonseth, Y. & Galland, P., 1998. *Guide des milieux naturels de Suisse : écologie, menaces, espèces caractéristiques*. Lausanne, Delachaux et Niestlé, 415 p. (La bibliothèque du naturaliste).
- Domínguez-Vázquez, G., Islebe, G.A., Villanueva-Gutiérrez, R., 2004. Modern pollen deposition in Lacandon forest, Chiapas, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 131, pp. 105-116.
- Dray, S., Chessel, D., Thioulouse, J., 2003. Procrustean co-inertia analysis for the linking of multivariate datasets. *Écoscience*, 10, pp. 110-119.
- Duby, G., 1962. *L'économie rurale et la vie des campagnes dans l'Occident médiéval*. Paris, Aubier, 2 vol.
- Duby, G. & Wallon, A. (dir.), 1970. *Histoire de la France rurale. Tome 1 : la formation des campagnes françaises des origines au XIV^e siècle*. Tours, Seuil, 1975.

- Ellenberg, H., 1979. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. *Scripta Geobotanica*, 9, 122 p.
- Ellenberg, H., 1988. *Vegetation ecology of Central Europe*. Cambridge, Cambridge University Press, 731 p.
- Faegri, K., Iversen, J., 1989. *Textbook of Pollen Analysis*, 4^{ème} édition. New York, J. Wiley & Sons, 328 p.
- Febvre, L., 1970. *Philippe II et la Franche-Comté. Etude d'histoire politique, religieuse et sociale*. Paris, Flammarion, 538 p. (Science de l'histoire)
- Ferrez, Y., Prost, J.-F., André, M., Carteron, M., Millet, P., Piguet, A. & Vadam, J.-C., 2001. *Atlas des plantes rares ou protégées de Franche-Comté*. Besançon, Naturalia Publications, 310 p.
- Fitter, A. & Cuisin, M., 1988. *Les fleurs sauvages*. Neuchâtel-Paris, Delaschaux et Niestlé, 320 p. (Les guides pratiques du naturaliste).
- Fontana, S. L., 2005. Coastal dune vegetation and pollen representation in south Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of Biogeography*, 32, pp. 719-735.
- Fried, G. & Reboud, X., 2007. Evolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de cultures. *OCL*, 14, pp. 1-9.
- Fried, G., Bombarde, M., Delos, M., Gasquez, J. & Reboud, X., 2005. Evolution de la flore du maïs. Mauvaises herbes, ce qui a changé en 30 ans. *Phytoma – La Défense des végétaux*, 586, pp. 47-51.
- Fries, M., 1969. Aspects of floristic changes in connection with the development of the cultural landscape. *Oikos, Supplementum*, 12, pp. 29-34.
- Fumanal, B., 2007. *Caractérisation des traits biologiques et des processus évolutifs d'une espèce envahissante en France : *Ambrosia artemisiifolia* L.* Thèse de Sciences, Université de Bourgogne – INRA, Dijon, 303 p.
- Gaillard, M.-J., 1984. Etude Palynologique de l'évolution Tardi- et Postglaciaire de la végétation du Moyen-Pays Romand (Suisse). *Dissertationes Botanicae*, 77, pp. 1-322.
- Gaillard, M.-J., Birks, H. J. B., Emanuelsson, U., Berglund, B. E., 1992. Modern pollen/land-use relationships as an aid in the reconstruction of past land-uses and cultural landscapes: an example from south Sweden. *Vegetation History Archaeobotany*, 1, pp. 3-17.
- Gaillard, M.-J., Birks, H. J. B., Emanuelsson, U., Karlson, S., Lagerås, P. & Olausson, D., 1994. Application of modern pollen/land-use relationships to the interpretation of pollen diagrams – reconstructions of land-use history in south Sweden, 3000–0 BP. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 82, pp. 47-73.
- Galop, D., 1998. *La forêt, l'homme et le troupeau dans les Pyrénées. 6000 ans d'histoire de l'environnement entre Garonne et Méditerranée. Contribution palynologique*. Toulouse, GEODE - Laboratoire d'écologie terrestre - Framespa, 285 p. (Mérienne).

- Galop, D., Mazier, F., Lopez-Saez, J.-A. & Vannière, B., 2003. Palynologie et histoire des activités humaines en milieu montagnard. Bilan provisoire des recherches et nouvelles orientations méthodologiques sur le versant nord des Pyrénées. *Archéologie du midi médiéval*, 21, pp. 159-170.
- Gauthier, E., 2001. *Evolution de l'impact de l'homme sur la végétation du massif jurassien au cours des quatre derniers millénaires. Nouvelles données palynologiques*. Thèse d'Archéologie – Préhistoire, Université de Franche-Comté, Besançon, 232 p.
- Gerbaud, E., 2002. *Dynamique des communautés végétales en écosystèmes perturbés : le cas des espèces adventices des cultures extensives du Parc naturel régional du Lubéron (Sud-Est de la France)*. Thèse de Biologie – Ecologie, Université de Provence, Aix-Marseille 1, 163 p.
- Gower, J.C., 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53, pp. 325-338.
- Grenier, C., 1843. Catalogue des plantes phanérogames du Département du Doubs. *Mémoires de la Société d'émulation du Doubs*, 3, pp. 37-104.
- Grenier, C., 1865-1875. *Flore de la chaîne jurassique. Edition complète, précédée de la Revue de la flore des monts Jura*. Paris, J.-B. Baillière, 1001 p.
- Grimm, E., 1991-1993. *Tilia and Tilia Graph*. Illinois, Illinois State Museum.
- Grime, J. P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 111, pp. 1169-1194.
- Grime, J. P., Hodgson, J. G. & Hunt, R., 1988. *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species*. Londres, Unwin & Hyman, 742 p.
- Guinochet, M., 1973. *Phytosociologie*. Paris, Masson, 227 p.
- Hadorn, P., 1994. *Sainte-Blaise/Bains des dames, 1. Palynologie d'un site néolithique et histoire de la végétation des derniers 16000 ans*. Neuchâtel, Musée cantonal d'archéologie, 121 p. (Archéologie Neuchâteloise, 18).
- Haas, J.-N., 1996. Pollen and plant macrofossil evidence of vegetation change at Wallisellen-Langacheermoos (Switzerland) during the Mesolithic-Neolithic transition 855 to 6500 years ago. *Dissertationes Botanicae*, 267, pp. 1-67.
- Hall, V.A., 1988. The role of harvesting techniques in the dispersal of pollen grains of Cerealia. *Pollen et Spores*, 30, pp. 265-270.
- Hall, V.A., 1989. A study of the modern pollen rain from a reconstructed 19th century farm. *Irish Naturalists' Journal*, 23, pp. 82-92.
- Heim, J., 1970. *Les relations entre les spectres polliniques récents et la végétation actuelle en Europe occidentale*. Thèse, Université de Louvain, Louvain, 179 p.

- Hejný, S. & Slavík, B., (Eds.), 1988-1992. *Květena České republiky*. Vol. 1 (1988), 2 (1990), 3 (1992). Prague, Academia. [557, 540, 542 p.]
- Hicks, S., 1988. The representation of different farming practices in pollen diagrams from northern Finland. In : Birks, H.H., Birks, H.J.B., Kaland, P.E., Moe, D. (Eds.), *The Cultural Landscape- Past, Present and Future*. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 188-207.
- Hicks, S., Birks, H.J.B., 1996. Numerical analysis of modern and fossil pollen spectra as a tool for elucidating the nature of fine-scale human activities in boreal areas. *Vegetation History Archaeobotany*, 5, pp. 257-272.
- Hill, M. O., Roy, D. B. & Thompson, K., 2002. Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. *Journal of Applied Ecology*, 39, pp. 708-720.
- Hjelle, K. L., 1997. Relationships between pollen and plants in human influenced vegetation types using presence-absence data in western Norway. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99, pp. 1-16.
- Hjelle, K. L., 1998. Herb pollen representation in surface moss samples from mown meadows and pastures in western Norway. *Vegetation History Archaeobotany*, 7, pp. 79-96.
- Hjelle, K. L., 1999. Modern pollen assemblages from mown and grazed vegetation types in western Norway. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 107, pp. 55-81.
- Holub, J. & Jirásek, V., 1967. Zur Vereinheitlichung der Terminologie in der Phytogeographie. *Folia Geobotanica Phytotaxonomica*, 2, pp. 69-113.
- Jacomet, S., 1998a. Agriculture : importance des plantes cultivées. In : Hochuli, S., Niffeler, U., Rychner, V. (eds.), *La Suisse du Paléolithique à l'aube du Moyen-Age : de l'Homme de Néandertal à Charlemagne, SPM III, Age du Bronze*. Bâle, Société Suisse de Préhistoire et d'Archéologie, pp. 153-158.
- Jacomet, S., 1998b. Quelques conclusions supplémentaires à propos des spectres des plantes de l'âge du Bronze. In : Hochuli, S., Niffeler, U., Rychner, V. (eds.), *La Suisse du Paléolithique à l'aube du Moyen-Age : de l'Homme de Néandertal à Charlemagne, SPM III, Age du Bronze*. Bâle, Société Suisse de Préhistoire et d'Archéologie, pp. 168-170.
- Jacomet, S., 1999. Autres aspects de l'agriculture à l'âge du Fer. In : Müller, F., Kaenel, G. & Lüscher, G. (eds.), *La Suisse du Paléolithique à l'aube du Moyen-Age : de l'Homme de Néandertal à Charlemagne, SPM IV, Age du Fer*. Bâle, Société Suisse de Préhistoire et d'Archéologie, pp. 109-112.
- Jacomet, S., Brombacher, C. & Dick, M., 1989. *Archäeobotanik am Zürichsee: Ackerbau, Sammelwirtschaft und Umwelt von neolithischen und bronzezeitlichen Seeufersiedlungen im Raum Zürich*. Zurich, Direktion der Öffentlichen Bauten des kantons Zürich, 348 p.
- Jacomet, S. & Rachoud-Schneider, A.-M., 1998. Etudes « on-site » : analyses des vestiges botaniques des gisements archéologiques. In : Hochuli, S., Niffeler, U., Rychner, V. (eds.), *La Suisse du Paléolithique à l'aube du Moyen-Age : de l'Homme de Néandertal à*

- Charlemagne, SPM III, Age du Bronze*. Bâle, Société Suisse de Préhistoire et d'Archéologie, pp. 143-147.
- Jacomet, S. & Jacquat, C., 1999. Agriculture : Importance des plantes cultivées et leur emploi potentiel. In : Müller, F., Kaenel, G. & Lüscher, G. (eds.), *La Suisse du Paléolithique à l'aube du Moyen-Age : de l'Homme de Néandertal à Charlemagne, SPM IV, Age du Fer*. Bâle, Société Suisse de Préhistoire et d'Archéologie, pp. 105-109.
- Jacomet, S. & Mermod, O., 2002. Der Gutshof als wirtschaftliche Produktionseinheit. In : Flutsch, L., Niffeler, Urs & Rossi, F. (eds), *Die Schweiz vom Palaëolithikum bis zum frühen Mittelalter, SPM V, Römische Zeit*. Bâle, Société Suisse de Préhistoire et d'Archéologie, pp. 155-164.
- Jacomet, S., avec la collaboration d'A. Schlumbaum, M. Klee & P. Vandorpe, 2003. Les investigations archéobotaniques. In : Reddé, M., (dir.), *Rapport triennal (2000-2002) sur les fouilles Franco-Germano-Suisses à Oedenbourg (Haut-Rhin)*. pp. 283-307.
- Jacquat, C., 1988. *Hauterive-Champréveyres 1 : Les plantes de l'âge du Bronze. Catalogue des fruits et graines*. Saint-Blaise, éditions du Ruau, 162 p. (Archéologie Neuchâteloise, 7).
- Jacquat, C., 1989. *Hauterive-Champréveyres 2 : Les plantes à l'âge du Bronze. Contribution à l'histoire de l'environnement et de l'alimentation*. Saint-Blaise, éditions du Ruau, 112 p. (Archéologie Neuchâteloise, 8).
- Jacquat, C., 1999. *Alle, Noir Bois (JU) : analyse carpologique du contenu de fosses et de trous de poteaux d'un habitat de la Tène ancienne*. Zürich, 23 p. (non publ.).
- Jacquot, K., 1994. *Paléoécologie et paléoéconomie d'un site à l'âge du Bronze : Chindrieux, Châtillon (Lac du Bourget, Savoie)*. Mémoire de DEA, Université de Franche-Comté, Besançon.
- Jalut, G., 1991. Le pollen, traducteur du paysage agraire. In : Guilaine J., (Ed.), *Pour une archéologie agraire*. Paris, Armand Collin, pp. 345-368.
- Jauzein, P., 1995. *Flore des champs cultivés*. Versailles, INRA-Editions, 898 p.
- Jauzein, P., 2001a. Biodiversité des champs cultivés : l'enrichissement floristique. In : Le Perchec, S., Guy, P. & Fraval A. (Eds.), *Agriculture et biodiversité des plantes*. Dossier de l'environnement de l'INRA, 21, pp. 43-64.
- Jauzein, P., 2001b. L'appauvrissement floristique des champs cultivés. In : Le Perchec, S., Guy, P. & Fraval A. (Eds.), *Agriculture et biodiversité des plantes*. Dossier de l'environnement de l'INRA, 21, pp. 65-78.
- Jones, G., 1992. Weed phytosociology and crop husbandry: identifying a contrast between ancient and modern practice. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 73, pp. 133-143.
- Julve, P., 1998a. *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France*. Version : « 9 avril 2007 ». <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>

- Julve, P., 1998b. *Baseveg. Répertoire synonymique des unités phytosociologiques de France*. Version : « 24 avril 2007 ». <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>
- Kornaś, J., 1983. Man's impact upon the flora and vegetation in Central Europe. In : Holzner, W., Werger, M. J. A. & Ikusima, I. (Eds.), *Man's impact on vegetation*. La Hague, Dr. W. Junk Publishers, pp. 277-286.
- Kornaś, J., 1990. Plant invasions in Central Europe: historical and ecological aspects. In : Di Castri, F., Hansen, A. J. & Debussche, M. (Eds.), *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, pp. 19-36.
- Kreuz, A., & Schäfer, E., 2002. A new archaeobotanical database programm. *Vegetation History and Archaeobotany*, 11, pp. 177-179.
- Kühn, I., & Klotz, S., 2003. The alien flora of Germany – basics from a new German database. In: Child, L.E., Brock, J.H., Brundu, G., Prach, K., Pyšek, P. & Williamson, M. (eds), *Plant invasions*. Backhuys Publ, pp. 89-100.
- Kühn, I., Bierman, S. M., Durka, W., Klotz, S., 2006. Relating geographical variation in pollination types to environmental and spatial factors using novel statistical methods. *New Phytologist*, 172, pp. 127-139.
- Labeaune, R., Wiethold, J., 2006. L'habitat du Premier âge du Fer dans le Dijonnais d'après les fouilles récentes : résultats archéologiques et carpologiques. In : Barral, P., Daubigney, A., Dunning, C., Kaenel, G. & Roulière-Lambert, M.-J. (eds), *L'âge du Fer dans l'arc jurassien et ses marges. D2pôts, lieux sacrés et territorialité à l'âge du Fer. Actes du XXIX^e colloque international de l'AFEAF ; Bienne, 5-8 mai 2005*. Besançon, Presses Universitaires de Franche-Comté, pp. 67-94. (Annales Littéraires ; Série « Environnement, sociétés et archéologie »)
- Lauber, K. & Wagner, G., 2000. *Flora Helvetica. Flore illustrée de Suisse*. Berne-Stuttgart-Vienne, Haupt, 1616 p.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. *Numerical Ecology*. Amsterdam, Elsevier, 853 p.
- Linkola, K., 1916. Studien über den Einfluß der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee I. Allgemeiner Teil. *Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica*, 45, 429 p.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Kühn, I., Hájek, O., Horáková, V., Pyšek, P., Tichý, L., 2006. Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8, pp. 69–81.
- Lundström, K., 1985. Les collections de paléosemences de Chalain et Clairvaux au Musée de Lons-le-Saunier. In : Roulière-Lambert, M.-J. & Marmin, N. (coord.), *Chalain-Clairvaux, fouilles anciennes*, Présentation des collections du Musée de Lons-le-Saunier n°1, Néolithique. Musée d'Archéologie de Lons-le-Saunier, pp. 135-142.
- Lundström-Baudais, K., 1986. Etude paléoethnobotanique de la station III de Clairvaux. In : Pétrequin, P. (dir.), *Les sites littoraux Néolithiques de Clairvaux-les-lacs (Jura), I*

- Problématique générale. L'exemple de la Station III.* Paris, Editions de la maison des Sciences de l'Homme, pp. 311-391.
- Lundström-Baudais, K., 1989a. Etude des paléosemences de la station II. In : Pétrequin, P. (dir.), *Les sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-lacs (Jura), II Le néolithique moyen.* Paris, Editions de la maison des Sciences de l'Homme, pp. 193-194.
- Lundström-Baudais, K., 1989b. Les macrorestes végétaux du niveau V de la Motte-aux-Magnins. In : Pétrequin, P. (dir.), *Les sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-lacs (Jura), II Le néolithique moyen.* Paris, Editions de la maison des Sciences de l'Homme, pp. 417-439.
- Lundström-Baudais, K. & Mignot, C., en coll. avec Brunier, C., Grudler, A., Baudais, D. & Bidault, M., 1993. Le milieu végétal au XI^e siècle : macrorestes et paléosemences. In : Colardelle, M. & Verdel, E. (dir.), *Les habitats du Lac de Paladru (Isère) dans leur environnement : la formation d'un terroir au XI^e siècle.* Paris, Éditions de la Maison des Sciences de l'Homme, pp. 77-97. (Documents d'Archéologie Française, 40).
- Lundström-Baudais, K. & Bailly, G., 1995. In the cellar of a wine-maker during the 14th century: the archaeobotanical study of Ilôt Vignier, Besançon (France). In : Kroll, H. & Pasternak, R. (eds.), *Res archaeobotanicae, Proceedings of the 9th Symposium of the International Work Group for Palaeoethnobotany, Kiel, 1992.* Kiel, Oetker & Voges Verlag, pp. 165-193.
- Lundström-Baudais, K. & Guild, R., 1997. Réflexion sur l'agriculture au X^e siècle : le site de l'église Saint-Étienne à Mulhouse (France). In : de Boe, G., Verhaeghe, F. (éds.), *Environment and subsistence in Medieval Europe - Papers of the 'Medieval Europe Brugge 1997' Conference* (t. 09). Zellik, I.A.P., pp. 123-133.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O., 1967. *The theory of island biogeography.* Princeton, Princeton University Press, 203 p.
- Magny, M., 1995. *Une histoire du climat, des derniers mammouths au siècle de l'automobile.* Errance, Paris, 176 p.
- Magny, M., Maise, C., Jacomet, S. & Burga, C.A., 1998. Les oscillations du climat pendant l'âge du Bronze. In : Hochuli, S., Niffeler, U., Rychner, V. (eds.), *La Suisse du Paléolithique à l'aube du Moyen-Age : de l'Homme de Néandertal à Charlemagne, SPM III, Age du Bronze.* Bâle, Société Suisse de Préhistoire et d'Archéologie, pp. 135-140.
- Maier, U., 2001. Untersuchungen in der neolithischen Ufersiedlung Hornstaad-Hörnle IA am Bodensee. *Forschungen und Berichte zur Vor- und Frühgeschichte in Baden-Württemberg*, 74, pp. 11-384.
- Maillet, J., Godron, M., 1997. Caractéristiques bionomiques des messicoles et incidence sur leurs capacités de maintien dans les agrosystèmes. In : Conservatoire botanique national de Gap-Charente (Ed.), *Acte du colloque : Faut-il sauver les mauvaises herbes ?* Gap 9-12 juin 1993. Gap, Conservatoire botanique national de Gap-Charente, pp. 125-137.
- Maire, R., 1895. Florule adventice de Gray. *Feuille des Jeunes Naturalistes*, 294, pp. 155-157.

- Makohonienko, M., Gaillard, M.-J. & Tobolski, K., 1998. Modern pollen/land-use relationships in ancient cultural landscapes of northwestern Poland, with an emphasis on mowing, grazing, and crop cultivation. In : Gaillard, M.-J., Berglund, B. E., Frenzel, B., Huckriede, U. (eds), *Quantification of land surfaces cleared of forests during the Holocene-Modern pollen/vegetation/landscape relationships as an aid to the interpretation of fossil pollen data*. Paläoklimaforschung/Palaeoclimate Research 27. Stuttgart, Fischer, pp 85-101.
- Malcuit, G., 1929. *Contributions à l'étude phytosociologique des Vosges méridionales saônoises. Les associations végétales de la vallée de la Lanterne*. Thèse, Université de Lille. Lille, Soc. d'Edit. du Nord, 211 p.
- Marguerie, D., 1992. *Evolution de la végétation sous l'impact anthropique en Armorique du Mésolithique au Moyen Âge : étude palynologiques et anthracologiques des sites archéologiques et des tourbières associées*. Thèse de doctorat, Archéologie et archéométrie. Rennes, Université de Rennes I, 412 p.
- Marinval, P., 1985. La paléocarpologie : ses approches, les problèmes d'acquisition des données et l'avancement de la recherche en France. *Palynologie archéologique*, 17, pp. 117-132.
- Marinval, P., 1993. Analyse des paléosemences. In : Vital, J. (dir.), *Habitats et société du Bronze final au 1er âge du fer dans le Jura, les occupations protohistoriques et néolithiques du Pré de la Cour à Montagnieu (Ain)*. Paris, éditions du CNRS, pp. 50-52. (CRA, 11).
- Marinval, P., 1999. Les graines et les fruits : la carpologie. In : Bourquin-Mignot, C., Brochier, J.-E., Chabal, L., Crozat, S., Fabre, L., Guibal, F., Marinval, P., Richard H., Terral, J.-F. & Théry-Parisot, I. (dir.), *La Botanique*. Paris, Errance, pp. 105-137.
- Martin, L., 2001. *L'économie de subsistance dans le Jura et ses marges à l'âge du Bronze. Apport des données paléobotaniques*. Mémoire de maîtrise. Paris, Université de Paris I – Panthéon Sorbonne, 113 p.
- Matterne, V., 2000. *Agriculture et alimentation végétale durant l'âge du Fer et l'époque gallo-romaine en France septentrionale*. Thèse d'Archéologie. Paris, Université de Paris I, 311 p.
- Matthey, F., 1971. Contribution à l'étude de l'évolution tardiglaciaire et postglaciaire de la végétation du Jura central. *Beiträge Géobotanischen. Landesaufnahme der Schweiz*, 53, pp. 1-86.
- Mazier, F., 2006. *Modélisation de la relation entre pluie pollinique actuelle, végétation et pratiques pastorales en moyenne montagne (Pyrénées et Jura). Application pour l'interprétation des données polliniques fossiles*. Thèse de Sciences. Université de Franche-Comté, Besançon, 228 p.
- Mazier, F., Galop, D., Brun, C. & Buttler, A., 2006. Modern pollen assemblages from grazed vegetation in the western Pyrenees, France: a numerical tool for more precise reconstruction of past cultural landscapes. *The Holocene*, 16, pp.91-103.

- Meerts, P., 1997. La régression des plantes messicoles en Belgique. *In* : Conservatoire botanique national de Gap-Charence (Ed.), Acte du colloque : *Faut-il sauver les mauvaises herbes ?* Gap 9-12 juin 1993. Gap, Conservatoire botanique national de Gap-Charence, pp. 49–55.
- Michalet, E., 1864. *Histoire naturelle du Jura et des départements voisins – par le frère Ogérien. Vol. 2 : Botanique.* Paris, Victor Masson et fils, 400 p.
- Miras Y. 2004. *L'analyse pollinique du plateau de Millevaches (Massif central, France) et de sites périphériques limousins et auvergnats : Approche des paléoenvironnements, des systèmes agro-pastoraux et évolution des territoires ruraux.* Thèse d'archéologie. Université de Franche-Comté, Besançon, 299 p.
- Montégut, J., 1997. Evolution et régression des messicoles. *In* : Conservatoire botanique national de Gap-Charence (Ed.), Acte du colloque : *Faut-il sauver les mauvaises herbes ?* Gap 9-12 juin 1993. Gap, Conservatoire botanique national de Gap-Charence, pp. 11-32.
- Oberdorfer, E., 1970. *Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland.* Stuttgart, Ulmer, 987 p.
- Olivereau, F., 1996. Les plantes messicoles des plaines françaises. *Courrier de l'Environnement de l'INRA*, 28, pp. 5-18.
- Ozinga, W. A., Bekker, R. M., Schaminée, J. H. J., van Groenendael, J. M., 2004. Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. *Journal of Ecology*, 92, pp. 767-777.
- Paillot, J. & Vendrely, X., 1870-71. *Flora Sequaniae exsiccata* ou Herbarium de la Flore de Franche-Comté. *Mémoires de la Société d'Emulation du Doubs*, vol , pp. 75-100.
- Palmer, C., 1998. An exploration of the effects of crop rotation regime on modern weed floras. *Environmental Archaeology*, 2, pp. 35-48.
- Peres-Neto, P., Jackson, D., 2001. How well do multivariate data sets match? The advantages of a Procrustean superimposition approach over the Mantel test. *Oecologia*, 129, pp. 169-178.
- Petersen, G., Seberg, O., Yde, M. & Berthelsen, K., 2006. Phylogenetic relationships of *Triticum* and *Aegilops* and evidence for the origin of the **A**, **B**, and **D** genomes of common wheat (*Triticum aestivum*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39, pp. 70-82.
- Petrequin, P. (dir.), 1986. *Les sites littoraux Néolithiques de Clairvaux-les-lacs (Jura), I, Problématique générale. L'exemple de la Station III.* Paris, éditions de la maison des Sciences de l'Homme, 404 p.
- Petrequin, P. (dir.), 1989. *Les sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-lacs (Jura), II Le néolithique moyen.* Paris, Editions de la maison des Sciences de l'Homme, 508 p.

- Pétrequin, P., 1990. La grotte des Planches et l'appariement village grotte-refuge à l'âge du Bronze final. In : *Un monde villageois : habitats et milieu naturel en Europe de 2000 à 500 av. J. C.* Lons-Le-Saunier, Cercle Girardot, pp.83-86.
- Pétrequin, P. (dir.), 1997. *Les sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-Lacs et de Chalain (Jura), III, Chalain station 3, 3200-2900 av. J.-C.* Paris, éditions de la Maison des sciences de l'Homme, 765 p.
- Pétrequin, P., Chaix, L., Pétrequin, A.-M., Piningre, J.-F., 1985. *La grotte des Planches-près-Arbois (Jura), Proto-Cortailod et âge du Bronze final.* Paris, éditions de la Maison des sciences de l'Homme, 273 p.
- Pétrequin, P., Pétrequin, A.-M., 1988. *Le Néolithique des lacs, Préhistoire des lacs de Chalain et Clairvaux (4000-2000 av. J.-C.)*. Paris, Errance, 285 p.
- Pétrequin, P., Pétrequin, A.-M., Vuillemeys, M., 1988. Les occupations néolithiques et protohistoriques de la Baume de Gigny (Jura). Les rythmes de habitats en grotte et en bords de lac, *Revue Archéologique de l'Est*, 39, pp. 3-37.
- Parmentier, P. E., 1895. *Flore nouvelle de la chaîne jurassique & de la Haute-Saône, à l'usage du botaniste herborisant.* Autun, Dejussieu père et fils, 307 p.
- Prach, K., Pyšek, P. & Šmilauer, P., 1999. Prediction of vegetation succession in human-disturbed habitats using an expert system. *Restoration Ecology*, 7, pp. 15-23.
- Prentice, I.C., 1988. Records of vegetation in time and space: the principles of pollen analysis. In : Huntley, B., Webb III, T. (Eds.), *Vegetation History*. La Hague, Kluwer, pp. 17-42.
- Preston, C. D., Pearman, D. A. & Dines, T. D., 2002. *New atlas of the British and Irish flora.* Oxford, Oxford University Press, 910 p.
- Preston, C. D., Pearman, D. A. & Hall, A. R., 2004. Archaeophytes in Britain. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 145, pp.257-294.
- Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S., Brandl, R., 2001. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society B*, 268, pp. 2383-2389.
- Proctor, M., Yeo, P., Lack, A., 1996. *The Natural History of Pollination.* Londres, Harper Collins Publishers, 479 p.
- Prost, J.-F., 2000. *Catalogue des plantes vasculaires de la Chaîne jurassienne.* Lyon, Société Linnéenne de Lyon, 429 p.
- Pyšek, P. & Pyšek, A., 1991. Succession in urban habitats: an analysis of phytosociological data. *Preslia*, 63, pp. 125-128.
- Pyšek, P., Sádlo, J. & Mandák, B., 2002. Catalogue of alien plants of the Czech Republic. *Preslia*, 74, pp. 97-186.
- Pyšek, P., Sádlo, J. & Mandák, B., 2003a. Alien flora of the Czech Republic, its composition, structure and history. In : Child, L.E., Brock, J.H., Brundu, G., Prach, K., Pyšek, P., Wade,

- P.M. & Williamson, M. (Eds.), *Plant Invasions: Ecological Threats and Management Solutions*. Leiden, Backhuys Publishers, pp. 113-130.
- Pyšek, P., Sádlo, J., Mandák, B. & Jarošík, V., 2003b. Czech alien flora and the historical pattern of its formation: what came first to Central Europe? *Oecologia*, 135, pp. 122-130.
- Pyšek, P., Chocholoušková, Z., Pyšek, A., Jarošík, V., Chytrý, M. & Tichý, L., 2004a. Trends in species diversity and composition of urban vegetation over three decades. *Journal of Vegetation Science*, 15, pp. 781-788.
- Pyšek, P., Richardson, D. M., Rejmánek, M., Webster, G. L., Williamson, M. & Kirschner, J., 2004b. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, 53 (1), pp. 131-143.
- Pyšek, P., Jarošík, V., Chytrý, M., Kropáč, Z., Tichý, L. & Wild, J., 2005. Alien plants in temperate weed communities: prehistoric and recent invaders occupy different habitats. *Ecology*, 86, pp. 772-785.
- Quantin, A., 1946. Les groupements messicoles de la Bourgogne méridionale. *Bulletin de la société Botanique de France*, 93, pp. 385-387.
- Quantin, A., 1947. Les associations rudérales en Bourgogne méridionale. *Bulletin de la société Botanique de France*, 94, pp. 406-409.
- R Development Core Team, 2005. *R: a Language And Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Rachoud-Schneider, A.-M., 1997. *Histoire de la végétation et de l'emprise humaine dans la région du lac de Bièvre (Berne, Suisse) : données palynologiques*. Thèse nouveau régime, Sciences, Université de Berne, 294 p.
- Räsänen, S., 2001. Tracing and interpreting fine-scale human impact in northern Fennoscandia with the aid of modern pollen analogues. *Vegetation History and Archaeobotany*, 10, pp. 211-218.
- Räsänen, S., Hicks, S. & Odgaard, B. V., 2004. Pollen deposition in mosses and in a modified 'Tauber trap' from Hailuoto, Finland: what exactly do the mosses record? *Review of Palaeobotany and Palynology*, 129, pp. 103-116.
- Readman, J., 1993. *Ces herbes qu'on dit mauvaises*. Paris, Terre Vivante, 64 p.
- Reille, M., 1990. *Leçon de palynologie et d'analyse pollinique*. Paris, CNRS, 206 p.
- Reille, M., 1992. *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord*. Marseille, Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie, 446 p.
- Reille, M., 1995. *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord—Supplément 1*. Marseille, Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie.

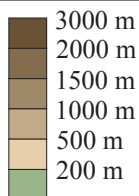
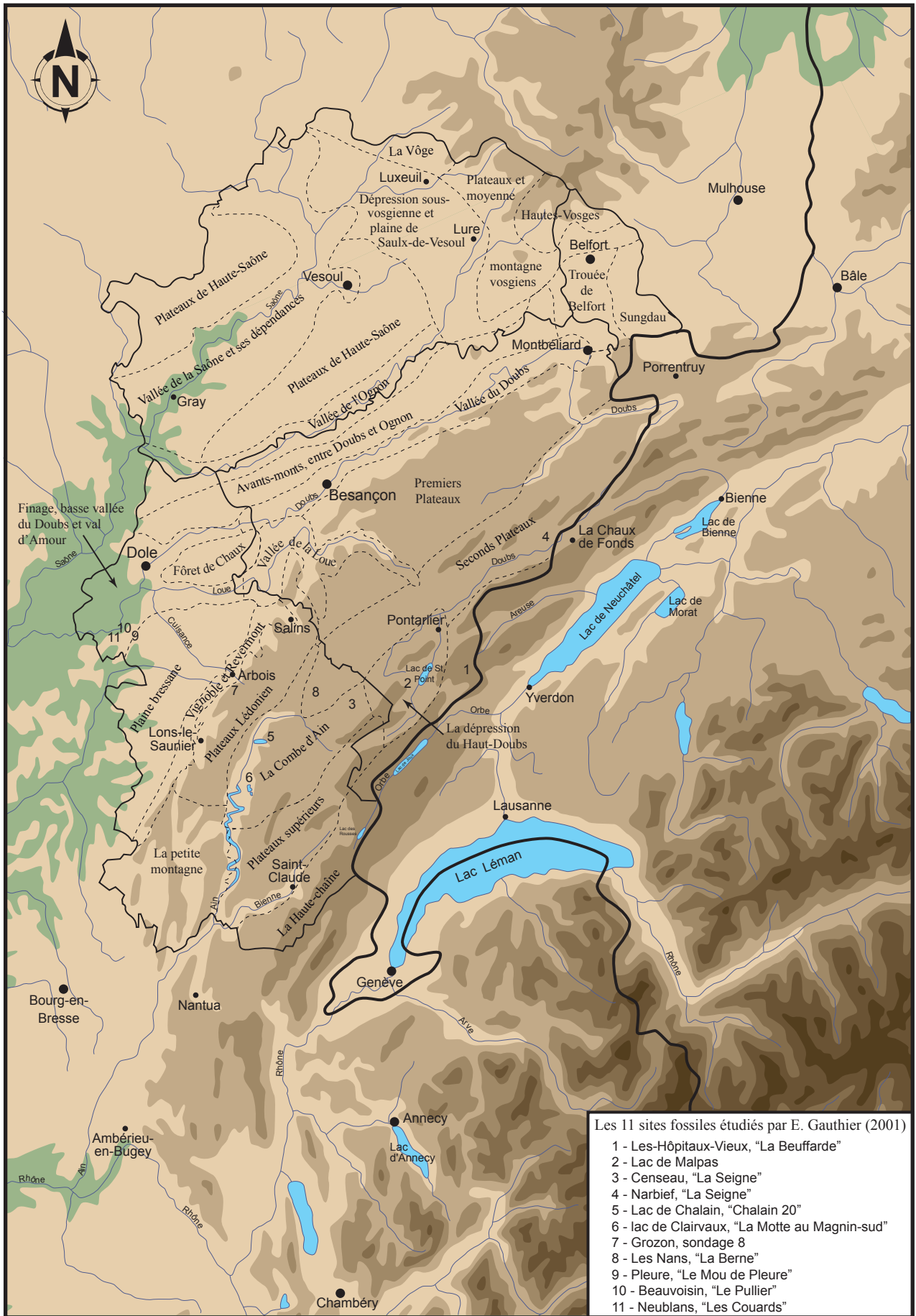
- Reille, M., 1998. *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord—Supplément 2*. Marseille, Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie, 520 p.
- Renauld, F., 1873. *Aperçu phytostatique sur le département de la Haute-Saône ; suivi d'un Catalogue des plantes vasculaires et des mousses*. Paris, F. Savy, 398 p.
- Richard, H., 1983. *Nouvelles contributions à l'histoire de la végétation franc-comtoise tardiglaciaire et holocène à partir des données de la palynologie*. Thèse de Protohistoire et Histoire des sociétés antiques, Université de Franche-Comté, Besançon, 155 p.
- Richard, H., 2000. L'introduction de l'agriculture sur la montagne jurassienne. Plus d'un millénaire de succès et d'échecs apparents. *Etudes Rurales*, 153-154, pp. 115-125.
- Richard, H., 2002. Introduction. In : Richard, H. et Vignot, A. (Eds), *Equilibres et ruptures dans les écosystèmes depuis 20 000 ans Europe de l'Ouest*. Besançon : 18-22 septembre 2000. Besançon, Presses Universitaires Franc-Comtoises, pp. 9-13. (Collection Annales littéraires de l'Université de Franche-Comté, 730. Série « Environnement, sociétés et archéologie », 3).
- Richard, H. & Gery, S., 1993. Variations in pollen proportions of *Plantago lanceolata* and *P. major/media* at a Neolithic lake dwelling, Lake Chalain, France. *Vegetation History and Archaeobotany*, 2, pp. 79-88.
- Richard, H., Bégeot, C., Gauthier, E. & Ruffaldi, P., 2000. Evolution du couvert végétal du Tardiglaciaire au début de l'Holocène sur la chaîne jurassienne : nouveaux résultats. In : Richard, A., Cupillard, C., Richard, H. & Thévenin, A. (coord.), *Les derniers chasseurs-cueilleurs d'Europe occidentale (13000-5500 av. J.-C.)*, Actes du Colloque international de Besançon, octobre 1998. Besançon, Presses Universitaires Franc-Comtoises, pp. 29-36. (Collection Annales littéraires de l'Université de Franche-Comté, 699. Série « Environnement, sociétés et archéologie », 1).
- Robinson, R.A., Sutherland, W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, 39, pp. 157-176.
- Rösch, M., 1990. Veränderungen von Wirtschaft und Umwelt während Neolithikum und Bronzezeit am Bodensee. *Berichte der Römisch-Germanischen Kommission*, 71, pp. 161-186.
- Rösch, M., 1998. The history of crops and crop weeds in south-western Germany from the Neolithic period to modern times, as shown by archaeobotanical evidence. *Vegetation History and Archeobotany*, 7, pp. 109-125.
- Royer, J.-M., Felzines, J.-C., Misset, C. & Thévenin, S., 2006. Synopsis commentés des groupements végétaux de la Bourgogne et de la Champagne-Ardenne. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest. Numéro Spécial*, 25, 394 p.
- Ruffaldi, P., 1993. *Histoire de la végétation du Jura méridional depuis le retrait du glacier würmien à partir des analyses palynologiques du lac de Cerin (Ain, France)*. Thèse nouveau régime, Sciences, Université de Franche-Comté, Besançon, 254 p.

- Schaal, C., 2002. Paléocarpologie de la station 19 du lac de Chalain (Jura) au III^{ème} millénaire av. J.-C. *Internéo*, 4, pp. 59-68.
- Schaal, C., 2004. L'homme du Néolithique et l'Amour en cage (*Physalis alkekengi* L.). In : Boëtsch, G. & Cortot, H. (Eds.), *Plantes qui nourrissent, plantes qui guérissent dans l'espace alpin*. Gap, Editions de la Librairie des Hautes-Alpes, pp. 47-73. (Collection Anthropologie des population alpines)
- Schoch, W. H., 1989. Les macrorestes végétaux de la station VIII. In : Pétrequin, P. (dir.), *Les sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-lacs (Jura), II Le néolithique moyen*. Paris, Editions de la maison des Sciences de l'Homme, pp. 487-489.
- Schoellammer, P., 1997. *Recherche des signatures paléoclimatiques dans les remplissages lacustres fini- et postwürmiens du Locle (Neuchâtel, Suisse) et d'Ilay (Jura, France) à partir des analyses palynologiques, minéralogiques et géochimiques*. Thèse nouveau régime, Sciences, Université de Neuchâtel/Université de Franche-Comté, Neuchâtel/Besançon, 346 p.
- Schubert, R., Hilbig, W. & Klotz, S., 1995. *Bestimmungsbuch der Pflanzengesellschaften Mittel-und Nordostdeutschlands*. Jena, Gustav Fischer Verlag, 403 p.
- Slavík, B., (Ed.), 1995-2000. *Květena České republiky*. Vol. 4 (1995), 5 (1997), 6 (2000). Prague, Academia. [529, 568, 770 p.]
- Sugita, S., 1994. Pollen representation of vegetation in quaternary sediments: theory and method in patchy vegetation. *Journal of Ecology*, 82, pp. 881-897.
- Sutcliffe, O. L. & Kay, Q. O. N., 2000. Changes in the arable flora of central southern England since the 1960s. *Biological Conservation*, 93, pp. 1-8.
- Tcherkez, G., 2000. *Les fleurs : évolution de l'architecture florale des angiospermes*. Paris, Dunod, 178 p.
- ter Braak, C.J.F., 1987. Ordination. In : Jongman, R.H.G., Ter Braak, C.J.F., Van Tongeren, O.F.R. (Eds.), *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Wageningen, Pudoc, pp. 91-173.
- Tomlinson, P., Hall, A., 1996. A review of the archaeological evidence for food plants from the British Isles: an example of the use of the Archaeobotanical Computer Database (ABCD). *Internet Archaeology*, 1, http://intarch.ac.uk/journal/issue1/tomlinson_index.html
- Tutin T. G., Heywood V. H., Burges N. A., Moore, D. M., Valentine D. H., Walters S. M. & Webb, D. A., 1964-1980. *Flora Europaea*. Cambridge, Cambridge University Press, vols 2-5.
- Tutin T. G., Burges, N. A, Chater, A. O., Edmondson, J. R., Heywood, V. H., Moore, D. M., Valentine, D. H., Walters, S. M. & Webb, D. A., 1993. *Flora Europaea*. Cambridge, Cambridge University Press, vol. 1, 2^{ème} édition.

- van der Knaap, W. O., van Leeuwen, J., Fankhauser, A. & Ammann, B., 2000. Palynostratigraphy of the last centuries in Switzerland based on 23 lake and mire deposits: chronostratigraphic pollen markers, regional patterns, and local histories. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 108, pp. 85-142.
- Verlaque, R. & Vilosa, D., 1997. Caryologie et biogéographie des messicoles menacées du Sud-Est de la France. In : Conservatoire botanique national de Gap-Charence (Ed.), Acte du colloque : *Faut-il sauver les mauvaises herbes ?* Gap 9-12 juin 1993. Gap, Conservatoire botanique national de Gap-Charence, pp. 105-124.
- Vorren, K.-D., 1986. The impact of early agriculture on the vegetation of Northern Norway. A discussion of anthropogenic indicators in biostratigraphical data. In : Behre, K.-E. (Ed.), *Anthropogenic Indicators in Pollen Diagrams*. Rotterdam, Balkema, pp. 1-18.
- Vuorela, I., 1973. Relative pollen rain around cultivated fields. *Acta Botanica Fennica*, 102, pp. 1-27.
- Walter, H., Gresser, P., Gresset, M. & Gavaille, J., 2006. *Histoire de la Franche-Comté*. Besançon, Cêtre, 253 p.
- Wegmüller, S., 1966. Über die spät- und postglaziale Vegetationsgeschichte des Südwestlichen Jura. *Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz*, 48, 143 p. (Pflanzengeographische Kommission der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft).
- Wiethold, J., 1998. Recherches archéobotaniques en France du Centre-Est. In : V. Guichard, V. (dir.), *Rapport annuel d'activité scientifique 1998 du Centre archéologique européen du Mont Beuvray*. Glux-en-Glenne, Centre archéologique européen du Mont Beuvray, pp. 217-240.
- Wiethold, J., 1999. Recherches archéobotaniques. In : Guichard, V. (dir.), *Rapport annuel d'activité scientifique 1999 du Centre archéologique européen du Mont Beuvray*. Glux-en-Glenne, Centre archéologique européen du Mont Beuvray, pp. 243-257.
- Wiethold, J., 2002a. Analyses archéobotaniques. In : Guichard, V. (dir.), *Rapport annuel d'activité scientifique 2001 du Centre archéologique européen du Mont Beuvray*. Glux-en-Glenne, Centre archéologique européen du Mont Beuvray.
- Wiethold, J., 2002b. Pflanzenreste aus einem spätlätènezeitlichen Brunnen vom *oppidum* Fossé des Pandours, Col de Saverne (Bas-Rhin) – Vorbericht zu den archäobotanischen Analysen –. In : S. Fichtl, S. & Adam, A.-M., *L'oppidum médiomatrique du Fossé des Pandours au Col de Saverne (Bas-Rhin)*. Rapport triennal 2000-2002. Strasbourg, pp. 177-186.
- Wiethold, J., 2003. How to trace the "Romanisation" of central Gaule by archaeobotanical analysis? Some considerations on new archaeobotanical results from France Centre-Est. In : Favory, F., Vignot, A. (éds.), *Actualités de la Recherche en Histoire et Archéologie agraires. Actes du colloque international AGER V, septembre 2000*. Besançon, Presses Universitaires Franc-Comtoises, pp. 269-282. (Annales Littéraires, 764, Série « Environnement, sociétés et archéologie », 5).

- Wiethold, J. & Dálnoki, O., 2000. Recherches archéobotaniques en France du Centre-Est. Campagne 2000. In : Guichard, V. (dir.), *Rapport annuel d'activité scientifique 2000 du Centre archéologique européen du Mont Beuvray*. Glux-en-Glenne, Centre archéologique européen du Mont Beuvray, pp. 309-325.
- Wiethold, J. & Treffort, J.-M., 2002. Archäobotanische Funde als Hinweis auf Handels- und Kulturkontakte zum Mittelmeergebiet in der Hallstattzeit? Das Beispiel des Fundplatzes von "Roche Noire", Montagnieu (Ain), Frankreich. In : Lang, A. & Salač, V. (eds.), *Fernkontakte in der Eisenzeit, Konferenz Liblice, 7-9 juin 2000*. Prague, pp. 379-394.
- Wiethold, J. & Labeaune, R., 2005. Pluvet « Larrivoux » un habitat de plaine du premier âge du fer : premiers résultats sur les macro-restes végétaux. In : Petit, C. (dir.), *Occupation et gestion des plaines alluviales dans le Nord de la France de l'âge du Fer à l'époque gallo-romaine, Actes de la table-ronde de Molesme, 17-18 septembre 1999*. Besançon, Presses Universitaires de Franche-Comté, pp. 197-211. (Annales littéraires, 786. Série « Environnement, sociétés et archéologie », 8).
- Wildi, O. & Orloci, L., 1996. *Numerical Exploration of Community Patterns, A Guide to the Use of MULVA-5*. Amsterdam, SPB Academic Publishing, 171 p.
- Williamson, H., 1996. *Biological invasions*. Londres, Chapman & Hall, 244 p.
- Williamson, M., 2001. Can the impacts of invasive species be predicted? In: Groves, R.H., Panetta, F.D. & Virtue, J.G., (eds.), *Weed Risk Assessment*. CSIRO Publishing, Collingwood, Victoria, pp. 20-33.
- Williamson, H., 2002. Alien plants in the British Isles. In: Pimentel, D. (ed.), *Biological invasions: Environmental and Economic Costs of Alien Plant, Animal and Microbe Species*. CRC Press, Boca Raton, pp. 91-112.
- Wilson, P.J., 1992. Britain's arable weeds. *British Wildlife*, 3, pp. 149-161.
- Wittig, R., 2004. The origin and development of the urban flora of Central Europe. *Urban Ecosystems*, 7, pp. 323-339.
- Woillard, G., 1975. *Recherches palynologiques sur le Pléistocène dans l'Est de la Belgique et dans les Vosges lorraines*. Acta Geogr, Louvain-la-Neuve, Lovaniensia, 216 p.
- Zar, J. H., 1999. *Biostatistical analysis*. Upper Sadler River, Prentice Hall (4^{ème} édition), 929 p.
- Zohary, D., Hopf, M., 2000. *Domestication of plants in the Old World: the origin and spread of cultivated plants in West Asia, Europe and the Nile Valley*. New York, Oxford University Press, 326 p.

Annexes



----- limites des 24 zones naturelles définies dans la région par le Conservatoire des Espaces Naturels de Franche-Comté
 ——— limites de la région et des départements (Haute-Saône, Territoire de Belfort, Doubs et Jura)
 ——— frontières de la France



ANNEXE 2

Liste des principaux changements intervenus dans la nomenclature taxonomique entre la classification de la *Flora Europaea* (Tutin *et alii*, 1964–1980 et 1993) et la classification de la Base de Données Nomenclaturales de la Flore de France (BDNFF, Bock, 2005).

Genre	Ancienne famille (<i>Flora Europaea</i>)	Nouvelle famille (BDNFF)
<i>Veronica, Linaria, Misopates, Kickxia, Chaenorrhinum</i>	<i>Scrophulariaceae</i>	<i>Plantaginaceae</i>
<i>Rhinanthus, Odontites, Melampyrum</i>	<i>Scrophulariaceae</i>	<i>Orobanchaceae</i>
<i>Chenopodium, Atriplex, Polycnemum</i>	<i>Chenopodiaceae</i>	<i>Amaranthaceae</i>
<i>Dipsacus, Knautia</i>	<i>Dipsacaceae</i>	<i>Caprifoliaceae</i>
<i>Valerianella</i>	<i>Valerianaceae</i>	<i>Caprifoliaceae</i>
<i>Sambucus</i>	<i>Caprifoliaceae</i>	<i>Adoxaceae</i>
<i>Fumaria</i>	<i>Fumariaceae</i>	<i>Papaveraceae</i>
<i>Anagallis, Centuculus</i>	<i>Priimulaceae</i>	<i>Myrsinaceae</i>

Remarque : pour les changements de noms de genre et d'espèce la synonymie est présentée en annexe 3 et elle permet de retrouver les « anciennes » appellations.

ANNEXE 3

Liste des espèces présentes dans les flores des lieux cultivés (*annexe 3a*) et dans la flore rudérale (*annexe 3b*).

Chaque espèce est classée dans l'ordre, l'alliance ou la sous-alliance où la probabilité de la rencontrer est la plus grande.

Annexe 3a

Les lieux cultivés

Familles	Genre espèce (anciennes appellations et synonymes)	Genre espèce	Ordre, alliance ou sous-alliance
Asteraceae	<i>Matricaria inodora</i> L., <i>Matricaria maritima</i> subsp. <i>inodora</i> , <i>Tripleurospermum perforatum</i> (Mérat) Lainz, <i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Schultze	<i>Matricaria perforata</i> Mérat	+ courante
Asteraceae		<i>Senecio vulgaris</i> L.	+ courante
Asteraceae		<i>Sonchus oleraceus</i> L.	+ courante
Brassicaceae	<i>Thlaspi bursa-pastoris</i> L.	<i>Capsella bursa-pastoris</i> Moench	+ courante
Caryophyllaceae	<i>Stellaria media</i> Vill.	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	+ courante
Convolvulaceae		<i>Convolvulus arvensis</i> L.	+ courante
Myrsinaceae	<i>Anagallis phoenicea</i> Lam.	<i>Anagallis arvensis</i> L.	+ courante
Rubiaceae		<i>Galium aparine</i> L.	+ courante
Amaranthaceae		<i>Polycnemum arvense</i> L.	+ courante
Amaranthaceae		<i>Polycnemum majus</i> A.Braun	1
Apiaceae	<i>Carum bulbocastanum</i> Koch	<i>Bunium bulbocastanum</i> L. var. <i>bulbocastanum</i>	1
Apiaceae		<i>Bupleurum rotundifolium</i> L.	1
Apiaceae	<i>Caucalis daucooides</i> Hoffm.	<i>Caucalis platycarpus</i> L.	1
Apiaceae	<i>Falcaria rivini</i> Host	<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	1
Apiaceae	<i>Orlaya grandiflora</i> Hoffm.	<i>Orlaya grandiflora</i> (L.) Hoffm.	1
Apiaceae		<i>Scandix pecten-veneris</i> L.	1
Apiaceae	<i>Torilis helvetica</i> Gmel., <i>Torilis infesta</i> Wallr.	<i>Torilis arvensis</i> (Huds.) Link subsp. <i>arvensis</i>	1
Apiaceae	<i>Turgenia latifolia</i> Hoffm.	<i>Turgenia latifolia</i> (L.) Hoffm.	1
Asteraceae	<i>Micropus erectus</i> L.	<i>Bombycilaena erecta</i> (L.) Smoljan.	1
Asteraceae		<i>Filago spathulata</i> Presl.	1
Asteraceae	<i>Anchusa azurea</i> Miller	<i>Filago pyramidata</i> L.	1
Boraginaceae	<i>Buglossoides arvensis</i> (L.) I.M.Johnst.	<i>Anchusa italica</i> Retz.	1
Boraginaceae	<i>Myosotis intermedia</i> Link.	<i>Lithospermum arvense</i> L.	1
Brassicaceae	<i>Alyssum vagum</i> Jord., <i>A. calycinum</i> L.	<i>Myosotis arvensis</i> Hill subsp. <i>arvensis</i>	1
Brassicaceae	<i>Camelina sativa</i> Crantz. (ou L.)	<i>Alyssum alyssoides</i> (L.) L.	1
Brassicaceae	<i>Conringia orientalis</i> Andrzej. ap. DC., <i>Erysimum orientale</i> Br., <i>E. austriacum</i> Baumg.	<i>Camelina sativa</i> (L.) Crantz	1
		<i>Conringia orientalis</i> (L.) Dumort.	1
Brassicaceae		<i>Iberis amara</i> L.	1
Brassicaceae		<i>Iberis pinnata</i> L.	1
Brassicaceae	<i>Thlaspi perfoliatum</i> L.	<i>Kandis perfoliata</i> (L.) Kerguelen subsp. <i>perfoliata</i>	1
Brassicaceae		<i>Myagrum perfoliatum</i> L.	1
Brassicaceae	<i>Neslea paniculata</i> Desv.	<i>Neslea paniculata</i> (L.) Desv.	1

Familles	Genre espèce (anciennes appellations et synonymes)	Genre espèce	Ordre, alliance ou sous-alliance
Brassicaceae		<i>Sinapis alba</i> L.	1
Campanulaceae	<i>Specularia hybrida</i> DC.	<i>Legousia hybrida</i> (L.) Delarbre	1
Campanulaceae	<i>Prismatocarpus speculum</i> L'Hérit., <i>Campanula speculum</i> L., <i>Specularia speculum</i> DC.	<i>Legousia speculum-veneris</i> (L.) Chaix	1
Caprifoliaceae	<i>Valerianella morisonii</i> DC. ou <i>Valerianella dentata</i> DC.	<i>Valerianella dentata</i> (L.) Pollich	1
Caprifoliaceae	<i>Valerianella auricula</i> DC.	<i>Valerianella eriocarpa</i> Desv.	1
Caprifoliaceae	<i>Lychnis githago</i> Lam.	<i>Valerianella rimosa</i> Bastard	1
Caryophyllaceae	<i>Cerastium brachypetalum</i> Desp.	<i>Agrostemma githago</i> L.	1
Caryophyllaceae		<i>Cerastium brachypetalum</i> Desp. ex Pers.	1
Caryophyllaceae		<i>Silene noctiflora</i> L.	1
Caryophyllaceae	<i>Saponaria vaccaria</i> L. ou <i>Vaccaria pyramidata</i> Medik.	<i>Vaccaria hispanica</i> (Mill.) Rauschert	1
Euphorbiaceae		<i>Euphorbia exigua</i> L.	1
Euphorbiaceae		<i>Euphorbia falcata</i> L.	1
Fabaceae	<i>Pisum rubrum</i> E.H.L.Krause ou <i>Cicerula anceps</i> Moench...	<i>Lathyrus aphaca</i> L.	1
Fabaceae		<i>Lathyrus cicera</i> L.	1
Fabaceae		<i>Lathyrus hirsutus</i> L.	1
Fabaceae		<i>Lathyrus nissolia</i> L.	1
Fabaceae		<i>Lathyrus tuberosus</i> L.	1
Fabaceae	<i>Medicago maculata</i> Willd. (B40)	<i>Medicago arabica</i> (L.) Huds.	1
Fabaceae	<i>Medicago apiculata</i> Willd. ou <i>M. coronata</i> Gaertn. ou <i>M. turbinata</i> (L.) All. ou <i>M. spinulosa</i> DC.	<i>Medicago tuberculata</i> (Retz.) Willd.	1
Fabaceae	<i>Ervum ervilia</i> L.	<i>Vicia ervilia</i> (L.) Willd.	1
Fabaceae	<i>Ervum gracile</i> DC., <i>Vicia gracilis</i> Lois., <i>V. tenuissima</i> (Bieb.) Schinz et Th., <i>V. tetrasperma</i> (L.) subsp. <i>gracilis</i> (DC.) Hook.f	<i>Vicia parviflora</i> Cav.	1
Fabaceae	<i>Vicia varia</i> Host.		1
Fabaceae	<i>Calamintha acinos</i> Clairville, <i>Thymus acinos</i> L.	<i>Vicia villosa</i> Roth subsp. <i>varia</i> (Host) Corb.	1
Lamiaceae		<i>Acinos arvensis</i> (Lam.) Dandy subsp. <i>arvensis</i>	1
Lamiaceae		<i>Ajuga chamaepitys</i> (L.) Schreb.	1
Lamiaceae		<i>Galeopsis angustifolia</i> Ehrh. ex Hoffm.	1
Lamiaceae		<i>Stachys annua</i> (L.) L.	1
Lamiaceae		<i>Teucrium botrys</i> L.	1
Linaceae	<i>Linum gallicum</i> L.	<i>Linum trigynum</i> L.	1
Myrsinaceae	<i>Anagallis coerulea</i> Schreb.	<i>Anagallis foemina</i> Mill.	1
Orobanchaceae		<i>Melampyrum arvense</i> L.	1
Papaveraceae		<i>Fumaria vaillantii</i> Loisel.	1
Papaveraceae		<i>Papaver rhoeas</i> L.	1
Plantaginaceae	<i>Linaria minor</i> Desf., <i>Antirrhinum minus</i> L., <i>Microrrhinum minus</i> (L.) Fourt.	<i>Chaenorrhinum minus</i> (L.) Lange (subsp. <i>minus</i>)	1
Plantaginaceae	<i>Linaria elatine</i> Desf.	<i>Kickxia elatine</i> (L.) Dumort. subsp. <i>elatine</i>	1
Plantaginaceae	<i>Linaria spuria</i> Mill.	<i>Kickxia spuria</i> (L.) Dumort. subsp. <i>spuria</i>	1

Familles	Genre espèce (anciennes appellations et synonymes)	Genre espèce	Ordre, alliance ou sous-alliance
Poaceae	<i>Alopecurus agrestis</i> L.	<i>Alopecurus myosuroides</i> Huds.	1
Poaceae		<i>Avena fatua</i> L.	1
Poaceae	<i>Serrafalcus arvensis</i> Godr.	<i>Bromus arvensis</i> L. (subsp. <i>arvensis</i>)	1
Poaceae	<i>Serrafalcus commutatus</i> Godr., <i>Bromus diffusus</i> Dumort., <i>B. multiflorus</i> Host, <i>B. pratensis</i> Ehrh. ex Hoffm., <i>B. simplex</i> Gaud.	<i>Bromus commutatus</i> Schrad. subsp. <i>commutatus</i>	1
Poaceae	<i>Serrafalcus secalinus</i> Godr.	<i>Bromus secalinus</i> L.	1
Poaceae	<i>Agropyron repens</i> (L.) P.Beauv., <i>Triticum repens</i> L., <i>Elymus repens</i> (L.) Gould	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski subsp. <i>repens</i>	1
Poaceae	<i>Lolium macilentum</i> Delastre	<i>Lolium rigidum</i> Gaudin	1
Poaceae	<i>Lolium arvense</i> With. ou <i>Lolium speciosum</i> Stev.	<i>Lolium temulentum</i> L.	1
Ranunculaceae		<i>Adonis aestivalis</i> L.	1
Ranunculaceae	<i>Adonis autumnalis</i> L.	<i>Adonis annua</i> L. subsp. <i>annua</i>	1
Ranunculaceae		<i>Adonis flammaea</i> Jacq.	1
Ranunculaceae	<i>Delphinium consolida</i> L.	<i>Consolida regalis</i> Gray subsp. <i>regalis</i>	1
Ranunculaceae		<i>Nigella arvensis</i> L.	1
Ranunculaceae		<i>Ranunculus arvensis</i> L.	1
Rubiaceae		<i>Asperula arvensis</i> L.	1
Rubiaceae	<i>Galium gracile</i> Wallr., <i>G. litigiosum</i> DC., <i>G. rubrum</i> Pollich, <i>G. perpusillum</i> Gaterau	<i>Galium parisiense</i> L.	1
Rubiaceae		<i>Galium spurium</i> L.	1
Rubiaceae	<i>Galium tricornue</i> With.	<i>Galium tricornutum</i> Dandy	1
Rubiaceae		<i>Sherardia arvensis</i> L.	1
Thymelaeaceae	<i>Ligia passerina</i> Fasan., <i>Passerina annua</i> Spreng., <i>Stellera passerina</i> L.	<i>Thymelaea passerina</i> (L.) Coss. & germ.	1
Apiaceae		<i>Ammi majus</i> L.	2
Asteraceae		<i>Anthemis arvensis</i> L.	2
Asteraceae		<i>Anthemis cotula</i> L.	2
Asteraceae	<i>Ormenis nobilis</i> (L.) Coss. & Germ., <i>Chamaemelum nobile</i> (L.) All.	<i>Anthemis nobilis</i> L.	2
Asteraceae	<i>Chrysanthemum segetum</i> L., <i>Matricaria segetum</i> (L.) Schrank	<i>Centaurea cyanus</i> L.	2
Asteraceae	<i>Filaginella uliginosa</i> (L.) Opiz	<i>Glebionis segetum</i> (L.) Fourr.	2
Asteraceae		<i>Gnaphalium uliginosum</i> L.	2
Asteraceae	<i>Filago arvensis</i> L.	<i>Hypochoeris glabra</i> L.	2
Asteraceae	<i>Filago gallica</i> L., <i>Logfia subulata</i> Cass.	<i>Logfia arvensis</i> (L.) Holub	2
Asteraceae	<i>Filago minima</i> Fries.	<i>Logfia gallica</i> (L.) Coss. & Germ.	2
Asteraceae	<i>Matricaria chamomilla</i> L., <i>Chamomilla recutita</i> (L.) Rauschert	<i>Logfia minima</i> (Sm.) Dumort.	2
Asteraceae	<i>Gnaphalium luteo-album</i> L.	<i>Matricaria recutita</i> L.	2
Boraginaceae	<i>Myosotis hispidula</i> Schl., <i>M. collina</i> Rchb.	<i>Pseudognaphalium luteoalbum</i> (L.) Hilliard & Burt	2
Boraginaceae	<i>Myosotis stricta</i> Link.	<i>Myosotis ramosissima</i> Rochel subsp. <i>ramosissima</i>	2
Brassicaceae		<i>Myosotis stricta</i> Link ex Roem. & Schult.	2
		<i>Cardamine hirsuta</i> L.	2

Familles	Genre espèce (anciennes appellations et synonymes)	Genre espèce	Ordre, alliance ou sous-alliance
Brassicaceae	<i>Sinapis cheiranthus</i> L. (plutôt <i>Sinapis cheiranthos</i> Vill.), <i>Rhynchosinapis cheiranthos</i> (Vill.) Dandy	<i>Coincya cheiranthos</i> (Vill.) Greuter & Burdet subsp. <i>cheiranthos</i>	2
Brassicaceae	<i>Draba verna</i> L.	<i>Erophila verna</i> (L.) Chevall.	2
Brassicaceae	<i>Erucastrum incanum</i> Koch, <i>Sinapis incana</i> L.	<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagr.-Foss. subsp. <i>incana</i>	2
Brassicaceae		<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	2
Caprifoliaceae	<i>Valerianella oifloria</i> Moench	<i>Valerianella carinata</i> Lois.	2
Caprifoliaceae		<i>Valerianella locusta</i> (L.) Laterr.	2
Caryophyllaceae	<i>Herniaria germanica</i> Döll, <i>H. arenaria</i> Kunze, <i>H. vulgaris</i> subsp. <i>glabra</i> (L.) Bonnier & Layens	<i>Cerastium semidecandrum</i> L.	2
Caryophyllaceae		<i>Herniaria glabra</i> L.	2
Caryophyllaceae		<i>Holosteum umbellatum</i> L.	2
Caryophyllaceae	<i>Alsine tenuifolia</i> Wahlb., <i>A. tenuifolia</i> (L.) Crantz, <i>Arenaria tenuifolia</i> L.	<i>Minuartia hybrida</i> (Vill.) Schischk. subsp. <i>tenuifolia</i> (L.) Kerguélen	2
Caryophyllaceae		<i>Sagina procumbens</i> L.	2
Caryophyllaceae	<i>Spergularia segetalis</i> Fenzl., <i>Alsine segetalis</i> L., <i>Arenaria segetalis</i> L.	<i>Spergularia segetalis</i> (L.) G. Don	2
Fabaceae	<i>Ervum hirsutum</i> L.	<i>Vicia hirsuta</i> (L.) Gray	2
Fabaceae		<i>Vicia lutea</i> L.	2
Fabaceae	<i>Vicia segetalis</i> Thuil., <i>V. angustifolia</i> L., <i>V. angustifolia</i> All., <i>V. bobartii</i> Forst.	<i>Vicia sativa</i> L. subsp. <i>nigra</i> (L.) Ehrh.	2
Fabaceae	<i>Ervum tetraspermum</i> L.	<i>Vicia tetrasperma</i> (L.) Schreb.	2
Hypericaceae		<i>Hypericum humifusum</i> L.	2
Juncaceae		<i>Juncus bufonius</i> L.	2
Lamiaceae	<i>Galeopsis ladanum</i> L., <i>G. arvatica</i> Jord.	<i>Galeopsis ladanum</i> L.	2
Lamiaceae		<i>Mentha arvensis</i> L.	2
Linaceae	<i>Radiola linoides</i> Gmel.	<i>Radiola linoides</i> Roth	2
Myrsinaceae	<i>Anagallis pusilla</i> Salisb., <i>Anagallis minima</i> (L.) Krause	<i>Centunculus minimus</i> L.	2
Orobanchaceae	<i>Odontites serotina</i> Rchb., <i>Euphrasia serotina</i> Lam.	<i>Odontites vernus</i> (Bellardi) Dumort. subsp. <i>serotinus</i> (Coss. & Germ.) Corb.	2
Orobanchaceae	<i>Euphrasia odontites</i> L., <i>Euphrasia verna</i> Bell., <i>Odontites rubra</i> Pers.	<i>Odontites vernus</i> (Bellardi) Dumort. subsp. <i>vernus</i>	2
Orobanchaceae	<i>Rhinanthus major</i> Ehrh., <i>Rhinanthus alectorolophus</i> Poll.	<i>Rhinanthus alectorolophus</i> (Scop.) Pollich (subsp. <i>alectorolophus</i>)	2
Papaveraceae		<i>Papaver dubium</i> L.	2
Plantaginaceae	<i>Veronica hederæfolia</i> L.	<i>Veronica arvensis</i> L.	2
Plantaginaceae		<i>Veronica hederifolia</i> L.	2
Plantaginaceae		<i>Veronica triphyllos</i> L.	2
Poaceae	<i>Agrostis spica-venti</i> P. Beauv.	<i>Apera spica-venti</i> (L.) P. Beauv.	2
Poaceae	<i>Avena elatior</i> L., <i>A. elatior</i> var. <i>bulbosa</i> Savi (ou var. <i>nodosa</i> Bastard)	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P. Beauv. ex J. Presl & C. Presl subsp. <i>bulbosum</i> (Willd.) Schübler & G. Martens	2
Poaceae	<i>Vulpia sciuroides</i> Gmel.	<i>Vulpia bromoides</i> (L.) Gray	2
Poaceae	<i>Vulpia pseudomyuros</i> S. W.	<i>Vulpia myuros</i> (L.) Gmel.	2
Polygonaceae		<i>Rumex acetosella</i> L.	2

Familles	Genre espèce (anciennes appellations et synonymes)	Genre espèce	Ordre, alliance ou sous-alliance
Portulacaceae	<i>Montia minor</i> Gm., <i>Montia fontana</i> L.	<i>Montia fontana</i> L. subsp. <i>chondrosperma</i> (Fenzl) Walters	2
Rosaceae	<i>Alchemilla arvensis</i> Scop.	<i>Aphanes arvensis</i> L.	2
Violaceae	<i>Viola segetalis</i> Jord., <i>V. agrestis</i> Jord., <i>V. graciliscens</i> Jord.	<i>Viola arvensis</i> Murray subsp. <i>arvensis</i>	2
Violaceae	<i>Viola tricolor</i> L. ou <i>V. segetalis</i> Jord.	<i>Viola tricolor</i> L.	2
Asteraceae	<i>Amoseris pusilla</i> Gaertn.	<i>Amoseris minima</i> (L.) Schweigg. & Körte	2.1
Brassicaceae	<i>Arabis thaliana</i> L., <i>Sisymbrium thalianum</i> Gaud., <i>Arabis thalianum</i> L.	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	2.1
Brassicaceae	<i>Teesdalia nudicaulis</i> R. Br.	<i>Teesdalia nudicaulis</i> (L.) R. Br.	2.1
Caryophyllaceae		<i>Gypsophila muralis</i> L.	2.1
Caryophyllaceae		<i>Herniaria hirsuta</i> L.	2.1
Caryophyllaceae	<i>Sagina ciliata</i> Fries.	<i>Sagina apetala</i> Ard. subsp. <i>apetala</i>	2.1
Caryophyllaceae		<i>Scleranthus annuus</i> L.	2.1
Caryophyllaceae	<i>Silene anglica</i> L.	<i>Silene gallica</i> L.	2.1
Caryophyllaceae	<i>Spergularia rubra</i> Pers., <i>Arenaria rubra</i> L., <i>Spergularia rubra</i> L., <i>Alsine rubra</i> L.	<i>Spergularia arvensis</i> L.	2.1
Fabaceae		<i>Spergularia rubra</i> (L.) J.Presl & C.Presl	2.1
Fabaceae		<i>Lathyrus angulatus</i> L.	2.1
Fabaceae		<i>Ornithopus perpusillus</i> L.	2.1
Lamiaceae		<i>Trifolium arvense</i> L.	2.1
Plantaginaceae		<i>Galeopsis segetum</i> Neck.	2.1
Ranunculaceae	<i>Galeopsis ochroleuca</i> Lamk., <i>Galeopsis dubia</i> Leers.	<i>Veronica acinifolia</i> L.	2.1
Ranunculaceae		<i>Myosurus minimus</i> L.	2.1
Asteraceae	<i>Filago germanica</i> L.	<i>Ranunculus sardous</i> Crantz subsp. <i>sardous</i>	2.1
Boraginaceae	<i>Myosotis versicolor</i> Pers.	<i>Filago vulgaris</i> Lam.	2.2
Papaveraceae		<i>Myosotis discolor</i> Pers. subsp. <i>discolor</i>	2.2
Brassicaceae	<i>Camelina foetida</i> Fries.Gord.Gr., <i>Camelina dentata</i> Pers.	<i>Papaver argemone</i> L.	2.2
Poaceae	<i>Lolium temulentum</i> L. var. <i>remotum</i> (Schrank) Fiori, L. <i>arvense</i> With. var. <i>complanatum</i> (Schrad.) Mutel, L. <i>linicola</i> Sond.	<i>Camelina alyssum</i> (Mill.) Theell. subsp. <i>alyssum</i>	3
Amaranthaceae		<i>Lolium remotum</i> Schrank	3
Amaranthaceae	<i>Atriplex hastata</i> L.	<i>Atriplex patula</i> L.	4
Amaranthaceae		<i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex DC.	4
Asteraceae	<i>Galinsoga ciliata</i> (Raf.) S.F.Blake	<i>Chenopodium album</i> L.	4
Plantaginaceae	<i>Antirrhinum orontium</i> L.	<i>Galinsoga quadriradiata</i> Ruiz & Pav.	4
Poaceae	<i>Panicum crus-galli</i> L.	<i>Misopates orontium</i> (L.) Raf.	4
Polygonaceae	<i>Persicaria dubia</i> (Stein) Fourr.	<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P.Beauv. subsp. <i>crus-galli</i>	4
Asteraceae		<i>Polygonum persicaria</i> L.	4
Asteraceae	<i>Crepis virens</i> Vill. (ou L.), <i>Crepis diffusa</i> DC.	<i>Coryza canadensis</i> (L.) Cronquist	4.1
Boraginaceae	<i>Anchusa arvensis</i> Bleb., <i>Lycopsis arvensis</i> L.	<i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr.	4.1
Geraniaceae	<i>Erodium cicutarium</i> L'Hérit.	<i>Anchusa arvensis</i> (L.) M.Bieb.	4.1
		<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hérit.	4.1

Familles	Genre espèce (anciennes appellations et synonymes)	Genre espèce	Ordre, alliance ou sous-alliance
Lamiaceae		<i>Stachys arvensis</i> (L.) L.	4.1
Poaceae	<i>Digitaria filiformis</i> Koel., <i>Panicum glabrum</i> Gaud.	<i>Digitaria ischaemum</i> (Schreb.) Muhl.	4.1
Poaceae	<i>Panicum sanguinale</i> L.	<i>Digitaria sanguinalis</i> (L.) Scop.	4.1
Poaceae	<i>Milium sparsum</i> Mill.	<i>Panicum capillare</i> L.	4.1
Poaceae	<i>Setaria geniculata</i> P.Beauv., <i>Panicum proliferum</i> Lam.	<i>Panicum dichotomiflorum</i> Michx.	4.1
Poaceae	<i>Setaria glauca</i> P.Beauv.	<i>Setaria pumila</i> (Poir.) Roem. & Schult.	4.1
Poaceae	<i>Setaria verticillata</i> P.Beauv., <i>Panicum verticillatum</i> L.	<i>Setaria verticillata</i> (L.) P.Beauv.	4.1
Poaceae	<i>Setaria viridis</i> P.Beauv., <i>Panicum viride</i> L., <i>P. glaucum</i> L.	<i>Setaria viridis</i> (L.) P.Beauv.	4.1
Polygonaceae	<i>Bilderdyckia convolvulus</i> (L.) Dumort., <i>Polygonum convolvulus</i> L.	<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A.Löve var. <i>convolvulus</i>	4.1
Amaranthaceae		<i>Chenopodium polyspermum</i> L.	4.2
Brassicaceae		<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.	4.2
Caryophyllaceae		<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	4.2
Fabaceae	<i>Cerastium viscosum</i> L. <i>Medicago muricata</i> (Willd.) Bubani, <i>Medicago polycarpa</i> Willd.	<i>Medicago polymorpha</i> L. [ou subsp. <i>polymorpha</i> var. <i>denticulata</i> (Willd.) Kerguelen]	4.2
Polygonaceae	<i>Polygonum lapathifolium</i> L., <i>Polygonum nodosum</i> Pers, <i>Persicaria lapathifolia</i> (L.) Delabre	<i>Polygonum lapathifolium</i> L. subsp. <i>lapathifolium</i>	4.2
Boraginaceae		<i>Heliotropium europaeum</i> L.	4+5
Brassicaceae		<i>Thlaspi arvense</i> L.	4+5
Oxalidaceae	<i>Oxalis stricta</i> L., <i>Oxalis europea</i> Jordan	<i>Oxalis fontana</i> Bunge	4+5
Polygonaceae	<i>Polygonum aviculare</i> L.	<i>Polygonum aviculare</i> L.	4+5
Portulacaceae		<i>Portulaca oleracea</i> L.	4+5
Solanaceae		<i>Solanum nigrum</i> L.	4+5
Alliaceae		<i>Allium carinatum</i> L.	5
Alliaceae		<i>Allium oleraceum</i> L.	5
Alliaceae		<i>Allium vineale</i> L.	5
Amaranthaceae		<i>Chenopodium hybridum</i> L.	5
Apiaceae		<i>Aethusa cynapium</i> L.	5
Asparagaceae	<i>Muscari comosum</i> L.	<i>Muscari comosum</i> (L.) Mill.	5
Asparagaceae	<i>Muscari neglectum</i> Guss., <i>Muscari racemosum</i> Mill., <i>Hyacinthus racemosus</i> L.	<i>Muscari neglectum</i> Guss. ex Ten.	5
Asparagaceae		<i>Ornithogalum umbellatum</i> L.	5
Asteraceae		<i>Calendula arvensis</i> L.	5
Asteraceae		<i>Crepis pulchra</i> L.	5
Asteraceae	<i>Sonchus asper</i> Vill.	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	5
Brassicaceae	<i>Lepidium campestre</i> R. Brown. (ou L.)	<i>Lepidium campestre</i> (L.) R.Br.	5
Brassicaceae		<i>Sinapis arvensis</i> L.	5
Crassulaceae	<i>Crassula rubens</i> L.	<i>Sedum rubens</i> L. subsp. <i>rubens</i>	5
Euphorbiaceae		<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	5

Familles	Genre espèce (anciennes appellations et synonymes)	Genre espèce	Ordre, alliance ou sous-alliance
Euphorbiaceae		<i>Euphorbia peplus</i> L.	5
Euphorbiaceae		<i>Euphorbia platyphyllos</i> L.	5
Euphorbiaceae		<i>Mercurialis annua</i> L.	5
Geraniaceae		<i>Geranium dissectum</i> L.	5
Geraniaceae		<i>Geranium rotundifolium</i> L.	5
Lamiaceae		<i>Lamium amplexicaule</i> L.	5
Lamiaceae		<i>Lamium hybridum</i> Vill.	5
Lamiaceae		<i>Lamium purpureum</i> L.	5
Liliaceae	<i>Gagea stenopetala</i> Fr. Rchb. (var. <i>genuina</i> Godr.)	<i>Gagea pratensis</i> (Pers.) Dumort.	5
Liliaceae	<i>Gagea arvensis</i> Schult., <i>G. arvensis</i> (Pers.) Dumort, <i>Ornithogalum minimum</i>	<i>Gagea villosa</i> (M.Bieb.) Sweet	5
Liliaceae	<i>Tulipa silvestris</i> L.	<i>Tulipa silvestris</i> L. subsp. <i>silvestris</i>	5
Malvaceae		<i>Althaea hirsuta</i> L.	5
Papaveraceae		<i>Fumaria officinalis</i> L.	5
Plantaginaceae		<i>Veronica agrestis</i> L.	5
Plantaginaceae	<i>Veronica buxbaumii</i> Ten.	<i>Veronica persica</i> Poir.	5
Plantaginaceae	<i>Veronica didyma</i> Ten.	<i>Veronica polita</i> Fr.	5

Notes :

La correspondance pour les numéros de la colonne "ordre, alliance ou sous-alliance" est donnée ci-dessous (pour la description de chaque unité voir le chapitre 1).

+ courante = les espèces que l'on trouve indifféremment dans tous les types de cultures ; 1 = *Caulalidion lappulae* ; 2 = *Scleranthion annui* ; 2.1 = *Arnosseridenion minima* ; 2.2 = *Scleranthion annui* ; 3 = *Lolium remotae* – *Linion usitatissimi* ; 4+5 = *Chenopodietalia albi* ; 4 = *Panico crus-galli* – *Setarion viridis* ; 4.1 = *Panico crus-galli* – *Setarenion viridis* ; 4.2 = *Eu-Polygono persicariae* – *Chenopodenion polyspermi* ; 5 = *Veronico agrestis* – *Euphorbion peplus* .

Annexe 3b

Les lieux rudéraux

Familles	Genre espèce (anciennes appellations et synonymes)	Genre espèce	Ordre, alliance ou sous-alliance
Asteraceae		<i>Bellis perennis</i> L.	1
Asteraceae	<i>Chamomilla suaveolens</i> (Pers.) Buchenau	<i>Matricaria discoidea</i> D.C.	1
Brassicaceae		<i>Lepidium rudérale</i> L.	1
Brassicaceae	<i>Senebiera coronopus</i> Poir., <i>Coronopus squamatus</i> (Forssk.) Asch.	<i>Lepidium squamatum</i> Forssk.	1
Caryophyllaceae		<i>Hemaria hirsuta</i> L.	1
Caryophyllaceae	<i>Spergularia rubra</i> Pers., <i>Arenaria rubra</i> L., <i>Spergula rubra</i> L., <i>Alsine rubra</i> L.	<i>Spergularia rubra</i> (L.) J.Presl & C.Presl	1
Fabaceae		<i>Trifolium repens</i> L.	1
Lamiaceae		<i>Prunella vulgaris</i> L.	1
Oxalidaceae	<i>Oxalis pusilla</i> Salisb., <i>O. lutea</i> Lam., <i>O. repens</i> Thunb.	<i>Oxalis corniculata</i> L.	1
Papaveraceae		<i>Papaver rhoeas</i> L.	1
Plantaginaceae		<i>Veronica polita</i> Fr.	1
Poaceae	<i>Veronica didyma</i> Ten.	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	1
Poaceae		<i>Eragrostis minor</i> Host	1
Poaceae		<i>Lolium perenne</i> L.	1
Poaceae		<i>Poa annua</i> L.	1
Poaceae		<i>Poa pratensis</i> L.	1
Polygonaceae		<i>Polygonum aviculare</i> L.	1
Polygonaceae	<i>Polygonum aviculare</i> L. var. <i>humifisum</i> Jord.	<i>Rumex pulcher</i> L.	1
Portulacaceae		<i>Portulaca oleracea</i> L.	1
Apiaceae		<i>Carum carvi</i> L.	2
Asteraceae		<i>Leontodon saxatilis</i> Lam. subsp. <i>saxatilis</i>	2
Asteraceae	<i>Thrinchia hirta</i> Roth., <i>Leontodon taraxacoides</i> (Vill.) Mérat	<i>Pulicaria dysenterica</i> (L.) Bernh.	2
Brassicaceae	<i>Pulicaria dysenterica</i> Gaert.	<i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.	2
Brassicaceae		<i>Brassica nigra</i> (L.) W.D.J.Koch	2
Juncaceae		<i>Juncus inflexus</i> L.	2
Juncaceae	<i>Juncus glaucus</i> Ehrhart	<i>Juncus tenuis</i> Willd.	2
Juncaceae	<i>Mentha sylvestris</i> L.	<i>Mentha longifolia</i> (L.) Huds. (subsp. <i>longifolia</i>)	2
Lamiaceae		<i>Veronica serpyllifolia</i> L.	2
Plantaginaceae		<i>Agrostis stolonifera</i> L.	2
Poaceae	<i>Agrostis aspera</i> Weber, <i>Milium vulgare</i> Mérat, <i>Agrostis alba</i> L. proles <i>prorepens</i> Rouy		2
Polygonaceae		<i>Polygonum persicaria</i> L.	2
Polygonaceae	<i>Persicaria dubia</i> (Stein) Fourr.	<i>Rumex conglomeratus</i> Murray	2
Polygonaceae		<i>Rumex crispus</i> L.	2
Ranunculaceae		<i>Ranunculus repens</i> L.	2

Familles	Genre espèce (anciennes appellations et synonymes)	Genre espèce	Ordre, alliance ou sous-alliance
Rosaceae		<i>Potentilla anserina</i> L.	2
Rosaceae		<i>Potentilla reptans</i> L.	2
Plantaginaceae		<i>Plantago major</i> L.	3
Poaceae		<i>Poa annua</i> L. var. <i>varia</i> Gaud	3
Rosaceae	<i>Alchemilla silvestris</i> F.W.Schmidt	<i>Alchemilla monticola</i> Opiz	3
Rosaceae	<i>Alchemilla vulgaris</i> L. subsp. <i>pratensis</i> F.W.Schmidt	<i>Alchemilla xanthochlora</i> Rothm.	3
Amaranthaceae		<i>Chenopodium album</i> L.	4
Amaranthaceae		<i>Chenopodium botrys</i> L.	4
Amaranthaceae		<i>Chenopodium hybridum</i> L.	4
Asteraceae		<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist	4
Asteraceae	<i>Erigeron canadensis</i> L.	<i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr.	4
Asteraceae	<i>Crepis virens</i> Vill. (plutôt L.), <i>Crepis diffusa</i> DC.	<i>Crepis pulchra</i> L.	4
Asteraceae	<i>Lactuca scariola</i> L.	<i>Lactuca scariola</i> L.	4
Asteraceae	<i>Matricaria inodora</i> L., <i>Matricaria maritima</i> subsp. <i>inodora</i> , <i>Tripleurospermum perforatum</i> (Mérat) Lainz, <i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Schultze	<i>Matricaria perforata</i> Mérat	4
Asteraceae		<i>Tragopogon pratensis</i> L.	4
Asteraceae		<i>Xanthium strumarium</i> L.	4
Boraginaceae		<i>Borago officinalis</i> L.	4
Boraginaceae	<i>Myosotis intermedia</i> Link.	<i>Myosotis arvensis</i> Hill subsp. <i>arvensis</i>	4
Brassicaceae		<i>Thlaspi bursa-pastoris</i> L.	4
Brassicaceae		<i>Capsella rubella</i> Reut.	4
Brassicaceae	<i>Sisymbrium sophia</i> L.	<i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb ex Prantl	4
Brassicaceae	<i>Sisymbrium officinale</i> L. ou Scop.	<i>Lepidium sativum</i> L.	4
Euphorbiaceae		<i>Sisymbrium officinale</i> (L.) Scop.	4
Euphorbiaceae		<i>Euphorbia exigua</i> L.	4
Euphorbiaceae		<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	4
Euphorbiaceae		<i>Euphorbia platyphyllos</i> L.	4
Fabaceae		<i>Ononis spinosa</i> L.	4
Fabaceae	<i>Trifolium procumbens</i> L. (<i>T. campestre</i> Schreb.)	<i>Trifolium campestre</i> Schreb.	4
Geraniaceae		<i>Geranium pusillum</i> L.	4
Lamiaceae		<i>Lamium hybridum</i> Vill.	4
Lamiaceae		<i>Lamium purpureum</i> L.	4
Malvaceae		<i>Malva neglecta</i> Wallr.	4
Papaveraceae		<i>Papaver dubium</i> L.	4
Papaveraceae	<i>Malva rotundifolia</i> L.	<i>Papaver somniferum</i> L.	4
Plantaginaceae		<i>Veronica arvensis</i> L.	4
Plantaginaceae	<i>Veronica buxbaumii</i> Ten.	<i>Veronica persica</i> Poir.	4

Familles	Genre espèce (anciennes appellations et synonymes)	Genre espèce	Ordre, alliance ou sous-alliance
Poaceae	<i>Serrafalcus mollis</i> Parl., <i>S. hordeaceus</i> Godr. & Gren., <i>Bromus glomeratus</i> Tausch, <i>B. mollis</i> L.	<i>Bromus hordeaceus</i> L. subsp. <i>hordeaceus</i>	4
Poaceae		<i>Bromus sterilis</i> L.	4
Poaceae		<i>Hordeum murinum</i> L.	4
Ranunculaceae	<i>Consolida ambigua</i> (L.) Ball et Heywood	<i>Consolida ajacis</i> (L.) Schur	4
Solanaceae		<i>Datura stramonium</i> L.	4
Solanaceae		<i>Hyoscyamus niger</i> L.	4
Solanaceae		<i>Solanum nigrum</i> L.	4
Urticaceae		<i>Urtica urens</i> L.	4
Amaranthaceae	<i>Amaranthus lividus</i> L.	<i>Amaranthus blitum</i> L.	5
Amaranthaceae	<i>Amaranthus sanguineus</i> L.	<i>Amaranthus caudatus</i> L.	5
Amaranthaceae	<i>Amaranthus sylvestris</i> Desf.	<i>Amaranthus graecizans</i> L. subsp. <i>silvestris</i> (Vill.) Brenan	5
Amaranthaceae		<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	5
Amaranthaceae		<i>Atriplex patula</i> L.	5
Amaranthaceae	<i>Atriplex hastata</i> L.	<i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex DC.	5
Amaranthaceae		<i>Chenopodium glaucum</i> L.	5
Amaranthaceae		<i>Chenopodium murale</i> L.	5
Amaranthaceae		<i>Chenopodium polyspermum</i> L.	5
Amaranthaceae		<i>Chenopodium vulvaria</i> L.	5
Asteraceae	<i>Galinsoga ciliata</i> (Raf.) S.F.Blake	<i>Galinsoga quadriradiata</i> Ruiz & Pav.	5
Asteraceae		<i>Senecio vulgaris</i> L.	5
Asteraceae		<i>Xanthium spinosum</i> L.	5
Boraginaceae	<i>Echinospermum lappula</i> L.	<i>Lappula squarrosa</i> (Retz.) Dumort.	5
Caryophyllaceae	<i>Stellaria media</i> Vill.	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	5
Euphorbiaceae		<i>Mercurialis annua</i> L.	5
Geraniaceae		<i>Geranium columbinum</i> L.	5
Geraniaceae		<i>Geranium rotundifolium</i> L.	5
Plantaginaceae		<i>Plantago media</i> L.	5
Plantaginaceae		<i>Veronica officinalis</i> L.	5
Amaranthaceae		<i>Chenopodium bonus-henricus</i> L.	6
Apiaceae		<i>Conium maculatum</i> L.	6
Asteraceae	<i>Lappa major</i> Gaertn.	<i>Arctium lappa</i> L.	6
Asteraceae	<i>Lappa minor</i> DC.	<i>Arctium minus</i> (Hill) Bernh.	6
Asteraceae	<i>Lappa tomentosa</i> Lam.	<i>Arctium tomentosum</i> Mill.	6
Asteraceae	<i>Cirsium arvense</i> Scop.	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	6
Asteraceae		<i>Lactuca virosa</i> L.	6
Asteraceae	<i>Matricaria parthenium</i> L., <i>M. odorata</i> Lam., <i>M. vulgaris</i> Gray, <i>Leucanthemum parthenium</i> Godr. & Gren., <i>Chrysanthemum parthenium</i> Pers.	<i>Tanacetum parthenium</i> (L.) Sch.Bip.	6

Familles	Genre espèce (anciennes appellations et synonymes)	Genre espèce	Ordre, alliance ou sous-alliance
Brassicaceae	<i>Cochlearia armoracia</i> L.	<i>Armoracia rusticana</i> G.Gaerth., B.Mey. & Scherb.	6
Brassicaceae	<i>Bunias perennis</i> Moench, <i>B. verrucosa</i> Moench, <i>Laelia orientalis</i> Desv., <i>Rapistrum glandulosum</i> Bergeret, <i>Myagrum taraxacifolium</i> Lam.	<i>Bunias orientalis</i> L.	6
Caryophyllaceae	<i>Cerastium vulgatum</i> L., <i>C. fontanum</i> Baumg. subsp. <i>triviale</i> (Link) Jalas	<i>Cerastium fontanum</i> Baumg. subsp. <i>vulgare</i> (Hartm.) Greuter & Burdet	6
Caryophyllaceae	<i>Silene pratensis</i> Gord.Gr., <i>S. alba</i> (Miller) Krause, <i>Lychnis alba</i> Mill., <i>L. vespertina</i> Sibth., <i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke	<i>Silene latifolia</i> Poir. [subsp. <i>alba</i>] (Mill.) Greuter & Burdet	6
Geraniaceae		<i>Geranium dissectum</i> L.	6
Geraniaceae	<i>Geranium pyrenaicum</i> L.	<i>Geranium pyrenaicum</i> Burm.f.	6
Lamiaceae	<i>Ballota foetida</i> Lam.	<i>Ballota nigra</i> L. [subsp. <i>meridionalis</i> (Beg.) Beg.]	6
Lamiaceae		<i>Lamium album</i> L.	6
Lamiaceae		<i>Leonurus cardiaca</i> L.	6
Lamiaceae		<i>Melissa officinalis</i> L.	6
Lamiaceae	<i>Mentha viridis</i> L.	<i>Mentha spicata</i> L.	6
Malvaceae		<i>Malva sylvestris</i> L.	6
Poaceae		<i>Holcus lanatus</i> L.	6
Polygonaceae	<i>Bilderdykia convolvulus</i> (L.) Dumort., <i>Polygonum convolvulus</i> L.	<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A.Löve var. <i>convolvulus</i>	6
Polygonaceae	<i>Rumex alpinus</i> Hook.f., <i>R. distans</i> Dumort., <i>R. domesticus</i> Hartm.	<i>Rumex longifolius</i> DC.	6
Polygonaceae		<i>Rumex obtusifolius</i> L.	6
Polygonaceae		<i>Rumex patientia</i> L.	6
Urticaceae	<i>Parietaria diffusa</i> Mert. & Koch	<i>Parietaria judaica</i> L.	6
Urticaceae		<i>Urtica dioica</i> L.	6
Amaranthaceae		<i>Chenopodium urbicum</i> L.	7
Apiaceae		<i>Eryngium campestre</i> L.	7
Apiaceae	<i>Foeniculum officinale</i> All. ou <i>Anethum foeniculum</i> L.	<i>Foeniculum vulgare</i> Mill. subsp. <i>vulgare</i>	7
Asteraceae		<i>Artemisia absinthium</i> L.	7
Asteraceae	<i>Carduus tenuiflorus</i> Curtis	<i>Carduus acanthoides</i> L.	7
Asteraceae		<i>Carduus nutans</i> L.	7
Asteraceae		<i>Centaurea calcitrapa</i> L.	7
Asteraceae	<i>Cirsium eriophorum</i> Scop.	<i>Cirsium eriophorum</i> (L.) Scop.	7
Asteraceae	<i>Cirsium lanceolatum</i> Scop.	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten. subsp. <i>vulgare</i>	7
Asteraceae		<i>Echinops sphaerocephalus</i> L.	7
Asteraceae		<i>Erigeron acer</i> L.	7
Asteraceae	<i>Conyza squarrosa</i> L.	<i>Inula conyza</i> DC.	7
Asteraceae		<i>Onopordum acanthium</i> L.	7
Asteraceae		<i>Senecio viscosus</i> L.	7
Asteraceae	<i>Silybum marianum</i> Gaerth., <i>Carduus marianus</i> L.	<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaerth.	7
Boraginaceae		<i>Cynoglossum officinale</i> L.	7

Familles	Genre espèce (anciennes appellations et synonymes)	Genre espèce	Ordre, alliance ou sous-alliance
Brassicaceae	<i>Diplotaxis muralis</i> DC., <i>Sysimbrium murale</i> L.	<i>Diplotaxis muralis</i> (L.) DC. (subsp. <i>muralis</i>)	7
Brassicaceae	<i>Erucastrum pollichii</i> Schimper & Spenner	<i>Erucastrum gallicum</i> (Willd.) O.E. Schulz	7
Brassicaceae		<i>Isatis tinctoria</i> L.	7
Brassicaceae	<i>Lepidium campestre</i> R. Brown. (ou L.)	<i>Lepidium campestre</i> (L.) R.Br.	7
Campanulaceae		<i>Campanula rapunculoides</i> L.	7
Campanulaceae		<i>Campanula rapunculoides</i> L.	7
Caprifoliaceae		<i>Dipsacus laciniatus</i> L.	7
Euphorbiaceae		<i>Euphorbia cyparissias</i> L.	7
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia verrucosa</i> Lamk. (ou L.), <i>E. brittingeri</i> Opiz	<i>Euphorbia flavicoma</i> DC. subsp. <i>verrucosa</i> (Fiore) Pignatti	7
Euphorbiaceae		<i>Euphorbia lathyris</i> L.	7
Fabaceae		<i>Melilotus officinalis</i> Willd.	7
Fabaceae		<i>Coronilla varia</i> L.	7
Geraniaceae		<i>Geranium molle</i> L.	7
Lamiaceae		<i>Marrubium vulgare</i> L.	7
Lamiaceae		<i>Nepeta cataria</i> L.	7
Lamiaceae		<i>Origanum vulgare</i> L.	7
Lamiaceae		<i>Salvia verticillata</i> L.	7
Lamiaceae		<i>Stachys germanica</i> L.	7
Lamiaceae		<i>Stachys recta</i> L.	7
Malvaceae		<i>Malva alcea</i> L.	7
Plantaginaceae		<i>Linaria repens</i> (L.) Mill var. <i>repens</i>	7
Ranunculaceae		<i>Ranunculus bulbosus</i> L.	7
Resedaceae		<i>Reseda lutea</i> L.	7
Resedaceae		<i>Reseda luteola</i> L.	7
Rosaceae		<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	7
Rosaceae		<i>Sanguisorba minor</i> Scop. subsp. <i>minor</i> var. <i>minor</i>	7
Rubiaceae		<i>Galium album</i> Mill., <i>Galium elatum</i> Thuill.	7
Scrophulariaceae		<i>Verbascum thapsiforme</i> Schrad.	7
Scrophulariaceae		<i>Verbascum densiflorum</i> Bertol.	7
Scrophulariaceae		<i>Verbascum lychnitis</i> L.	7
Scrophulariaceae		<i>Verbascum nigrum</i> L.	7
Scrophulariaceae		<i>Verbascum pulverulentum</i> Vill.	7
Scrophulariaceae		<i>Verbascum thapsus</i> L. subsp. <i>thapsus</i>	7
Apiaceae		<i>Daucus carota</i> L.	8
Apiaceae		<i>Pastinaca sativa</i> L.	8
Apiaceae		<i>Petroselinum crispum</i> (Mill.) Nyman ex A.W.Hill	8
Asteraceae		<i>Achillea millefolium</i> L.	8
Asteraceae		<i>Artemisia verlotiorum</i> Lamotte	8

Familles	Genre espèce (anciennes appellations et synonymes)	Genre espèce	Ordre, alliance ou sous-alliance
Asteraceae		<i>Artemisia vulgaris</i> L.	8
Asteraceae		<i>Carlina vulgaris</i> L.	8
Asteraceae		<i>Cichorium intybus</i> L.	8
Asteraceae	<i>Barkausia foetida</i> DC., <i>Crepis fetida</i> L.	<i>Crepis foetida</i> L.	8
Asteraceae	<i>Stenactis annua</i> Cass., <i>Aster annuus</i> L., <i>Pulicaria annua</i> Gaertn., <i>Cineraria corymbosa</i> Moench	<i>Erigeron annuus</i> (L.) Desf. subsp. <i>annuus</i>	8
Asteraceae		<i>Inula helenium</i> L.	8
Asteraceae		<i>Leontodon autumnalis</i> L.	8
Asteraceae	<i>Chrysanthemum leucanthemum</i> L.	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam. subsp. <i>vulgare</i> var. <i>vulgare</i>	8
Asteraceae	<i>Crepis echinoides</i> All., <i>Helminthia echinoides</i> Gaertn., <i>H. tuberculata</i> Moench	<i>Picris echinoides</i> L.	8
Asteraceae		<i>Picris hieracioides</i> L.	8
Asteraceae		<i>Senecio erucifolius</i> L.	8
Asteraceae		<i>Senecio jacobaea</i> L. (subsp. <i>jacobaea</i>)	8
Asteraceae	<i>Senecio jacobaea</i> L. ou Auct. ou <i>S. nemorosus</i> Jord.	<i>Tanacetum vulgare</i> L.	8
Asteraceae		<i>Taraxacum</i> agg.	8
Boraginaceae		<i>Echium vulgare</i> L.	8
Caryophyllaceae		<i>Arenaria serpyllifolia</i> L.	8
Fabaceae		<i>Lathyrus hirsutus</i> L.	8
Fabaceae		<i>Lotus corniculatus</i> L.	8
Fabaceae	<i>Medicago maculata</i> Willd. (B40)	<i>Medicago arabica</i> (L.) Huds.	8
Fabaceae		<i>Medicago lupulina</i> L.	8
Fabaceae		<i>Medicago sativa</i> L.	8
Fabaceae	<i>Medilotus alba</i> Desr. (ou L. ou Lam.) ou <i>M. vulgaris</i> Willd.	<i>Medilotus albus</i> Medik.	8
Fabaceae	<i>Medilotus arvensis</i> Wallr.	<i>Medilotus officinalis</i> Lam.	8
Fabaceae		<i>Trifolium fragiferum</i> L.	8
Fabaceae		<i>Vicia cracca</i> L.	8
Hypericaceae		<i>Hypericum perforatum</i> L.	8
Malvaceae		<i>Malva moschata</i> L.	8
Onagraceae	<i>Epilobium spicatum</i> Lam.	<i>Epilobium angustifolium</i> L.	8
Onagraceae		<i>Oenothera biennis</i> L.	8
Onagraceae	<i>Oenothera erythrosepala</i> Borbas	<i>Oenothera glazioviana</i> Micheli	8
Plantaginaceae	<i>Linaria vulgaris</i> Moench	<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	8
Plantaginaceae		<i>Plantago lanceolata</i> L.	8
Poaceae	<i>Avena elatior</i> L.	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl subsp. <i>elatius</i>	8
Poaceae		<i>Dactylis glomerata</i> L.	8
Poaceae		<i>Poa compressa</i> L.	8
Verbenaceae		<i>Verbena officinalis</i> L.	8

Familles	Genre espèce (anciennes appellations et synonymes)	Genre espèce	Ordre, alliance ou sous-alliance
Apiaceae	<i>Falcaria rivini</i> Host.	<i>Falcaria vulgaris</i> Bernh.	9
Asparagaceae		<i>Asparagus officinalis</i> L.	9
Asteraceae	<i>Chondrilla crepoides</i> Lam.	<i>Chondrilla juncea</i> L.	9
Asteraceae		<i>Lactuca perennis</i> L.	9
Asteraceae		<i>Lactuca saligna</i> L.	9
Asteraceae		<i>Sonchus arvensis</i> L.	9
Asteraceae		<i>Tussilago farfara</i> L.	9
Brassicaceae	<i>Cardaria draba</i> Desv., <i>Nasturtium draba</i> Crantz, <i>Draba ruderalis</i> Baumg., <i>Cochleria draba</i> L., <i>Lepidium arvense</i> Mill., <i>Nasturtium diversiflorum</i> Wall.	<i>Lepidium draba</i> L.	9
Caryophyllaceae		<i>Cerastium arvense</i> L.	9
Caryophyllaceae		<i>Saponaria officinalis</i> L.	9
Caryophyllaceae	<i>Silene inflata</i> Sm., <i>Silene cucubalus</i> Wib.	<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke subsp. <i>vulgaris</i>	9
Convolvulaceae		<i>Convolvulus arvensis</i> L.	9
Equisetaceae		<i>Equisetum arvense</i> L.	9
Poaceae	<i>Agrostis vulgaris</i> Withering, <i>Agrostis tenella</i> Hoffm.	<i>Agrostis capillaris</i> L. (subsp. <i>capillaris</i>)	9
Poaceae	<i>Agropyron repens</i> (L.) P.Beauv., <i>Triticum repens</i> L., <i>Elymus repens</i> (L.) Gould	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski subsp. <i>repens</i>	9
Polygonaceae		<i>Rumex acetosella</i> L.	9
Asteraceae		<i>Carduus crispus</i> L.	10
Asteraceae		<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	10
Asteraceae	<i>Solidago lepida</i> DC.	<i>Solidago canadensis</i> L.	10
Boraginaceae		<i>Symphytum officinale</i> L.	10
Brassicaceae		<i>Hesperis matronalis</i> L.	10
Brassicaceae		<i>Lepidium graminifolium</i> L.	10
Cannabaceae		<i>Humulus lupulus</i> L.	10
Caprifoliaceae	<i>Dipsacus sylvestris</i> Mill.	<i>Dipsacus fullonum</i> L.	10
Caprifoliaceae		<i>Dipsacus pilosus</i> L.	10
Caryophyllaceae		<i>Cucubalus baccifer</i> L.	10
Convolvulaceae	<i>Convolvulus sepium</i> L.	<i>Calystegia sepium</i> (L.) R.Br. subsp. <i>sepium</i>	10
Convolvulaceae		<i>Cuscuta europaea</i> L.	10
Euphorbiaceae		<i>Euphorbia esula</i> L.	10
Fabaceae		<i>Galega officinalis</i> L.	10
Onagraceae		<i>Epilobium hirsutum</i> L.	10
Onagraceae		<i>Epilobium tetragonum</i> L.	10
Adoxaceae		<i>Sambucus ebulus</i> L.	11
Adoxaceae		<i>Sambucus nigra</i> L.	11
Apiaceae		<i>Aegopodium podagraria</i> L.	11
Apiaceae		<i>Aethusa cynapium</i> L.	11
Apiaceae	<i>Anthriscus sylvestris</i> Hoffm., <i>Chaerophyllum sylvestre</i> L.	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	11

Familles	Genre espèce (anciennes appellations et synonymes)	Genre espèce	Ordre, alliance ou sous-alliance
Apiaceae		<i>Chaerophyllum aureum</i> L.	11
Apiaceae		<i>Chaerophyllum temulum</i> L.	11
Apiaceae		<i>Heracleum sphondylium</i> L.	11
Apiaceae	<i>Torilis anthriscus</i> Hoffm.	<i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC.	11
Araliaceae		<i>Hedera helix</i> L.	11
Asteraceae		<i>Crepis biennis</i> L.	11
Asteraceae		<i>Lapsana communis</i> L.	11
Asteraceae	<i>Sonchus asper</i> Vill.	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	11
Asteraceae		<i>Sonchus oleraceus</i> L.	11
Brassicaceae	<i>Erysimum alliaria</i> L., <i>Sisymbrium alliaria</i> Scop., <i>Hesperis alliaria</i> Lam.	<i>Alliaria petiolata</i> (M.Bieb.) Cavara & Grande	11
Brassicaceae	<i>Turritis glabra</i> L.	<i>Arabis glabra</i> (L.) Bernh.	11
Caprifoliaceae	<i>Knautia arvensis</i> Koch, <i>Scabiosa arvensis</i> L.	<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	11
Caryophyllaceae	<i>Melandrium dioicum</i> Roehl., <i>Lychnis diurna</i> Sibth., <i>Melandrium rubrum</i> (Weig.) Garcke	<i>Silene dioica</i> (L.) Clairv. var. <i>dioica</i>	11
Caryophyllaceae		<i>Stellaria graminea</i> L.	11
Celastraceae		<i>Euonymus europaeus</i> L.	11
Cornaceae		<i>Cornus sanguinea</i> L.	11
Cucurbitaceae	<i>Bryonia dioica</i> L.	<i>Bryonia dioica</i> Jacq.	11
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia serrulata</i> Thuill.	<i>Euphorbia peplus</i> L.	11
Euphorbiaceae		<i>Euphorbia stricta</i> L.	11
Fabaceae		<i>Lathyrus pratensis</i> L.	11
Fabaceae		<i>Trifolium pratense</i> L.	11
Fabaceae		<i>Vicia sepium</i> L.	11
Geraniaceae		<i>Geranium lucidum</i> L.	11
Geraniaceae		<i>Geranium robertianum</i> L.	11
Geraniaceae		<i>Geranium sylvaticum</i> L.	11
Lamiaceae		<i>Ajuga reptans</i> L.	11
Lamiaceae	<i>Clinopodium vulgare</i> L., <i>Calamintha clinopodium</i> Benth., <i>Satureja vulgaris</i> (L.) Fritsch	<i>Clinopodium vulgare</i> L. (ou subsp. <i>vulgare</i>)	11
Lamiaceae		<i>Galeopsis tetrahit</i> L.	11
Lamiaceae		<i>Glechoma hederacea</i> L.	11
Lamiaceae		<i>Lamium maculatum</i> (L.) L.	11
Lamiaceae		<i>Stachys sylvatica</i> L.	11
Oleaceae		<i>Syringa vulgaris</i> L.	11
Onagraceae		<i>Epilobium montanum</i> L.	11
Onagraceae		<i>Epilobium parviflorum</i> Schreb.	11
Papaveraceae		<i>Chelidonium majus</i> L.	11
Plantaginaceae		<i>Veronica chamaedrys</i> L.	11

Familles	Genre espèce (anciennes appellations et synonymes)	Genre espèce	Ordre, alliance ou sous-alliance
Poaceae		<i>Alopecurus pratensis</i> L.	11
Poaceae		<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P.Beauv.	11
Poaceae		<i>Poa trivialis</i> L.	11
Polygonaceae		<i>Reynoutria japonica</i> Houtt.	11
Polygonaceae		<i>Rumex sanguineus</i> L.	11
Ranunculaceae		<i>Clematis vitalba</i> L.	11
Rosaceae		<i>Crataegus laevigata</i> (Poir.) DC.	11
Rosaceae	<i>Crataegus oxyacantha</i> L.	<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	11
Rosaceae	<i>Spiraea ulmaria</i> L.	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	11
Rosaceae		<i>Fragaria vesca</i> L.	11
Rosaceae		<i>Geum urbanum</i> L.	11
Rosaceae		<i>Prunus spinosa</i> L.	11
Rosaceae		<i>Rosa canina</i> L.	11
Rosaceae		<i>Rubus caesius</i> L.	11
Rubiaceae		<i>Cruciata laevipes</i> Opiz	11
Rubiaceae	<i>Valantia cruciata</i> L., <i>Galium cruciata</i> Scop.	<i>Galium aparine</i> L.	11
Scrophulariaceae		<i>Buddleja davidii</i> Franchet	11
Scrophulariaceae		<i>Scrophularia nodosa</i> L.	11
Solanaceae		<i>Physalis alkekengi</i> L.	11
Solanaceae		<i>Solanum dulcamara</i> L.	11
Urticaceae		<i>Parietaria officinalis</i> L.	11
Violaceae	<i>Parietaria erecta</i> Mert. & Koch	<i>Viola hirta</i> L.	11
Vitaceae	<i>Ampelopsis quinquefolia</i> Moench	<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.	11

Notes :

La correspondance pour les numéros de la colonne "ordre, alliance ou sous-alliance" est donnée ci-dessous (pour la description de chaque unité voir le chapitre 1).

- 1 = *Polygono arenastri* – *Coronopodium squamati* ; 2 = *Potentillion anserinae* ; 3 = *Poion supinae* ; 4 = *Sisymbrium officinalis* ; 5 = *Chenopodium murale* ;
6 = *Arction lappae* ; 7 = *Onopordion acanthii* ; 8 = *Dauco carotae* – *Melilotion albi* ; 9 = *Convolvulo arvensis* – *Agropyrrion repentis* ; 10 = *Convolvulion sepium* ;
11 = *Aegopodium podagrariae* + *Alliarion petiolatae* .

ANNEXE 4

Principaux éléments ayant permis l'identification des espèces indigènes et étrangères (archéophytes et néophytes) dans la végétation anthropique : habitats usuels, chorologie, statuts des espèces dans d'autres pays européens...

Annexe 4a : identification des plantes indigènes et étrangères (archéophytes et néophytes) des lieux cultivés

Annexe 4b : identification des plantes indigènes et étrangères (archéophytes et néophytes) des lieux rudéraux

Annexe 4c : identification des plantes indigènes et étrangères (archéophytes et néophytes) communes aux lieux cultivés et rudéraux

Annexe 4a

Identification des plantes indigènes et étrangères (archéophytes et néophytes) des lieux cultivés

(1) Habitats usuels. (2) Présence dans la végétation semi-naturelle ou naturelle. (8) Degré d'implantation des espèces étrangères.

(Des détails supplémentaires sont donnés en notes à la fin des tableaux)

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Julve)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Adonis aestivalis</i>	a	0	eurasiatique	Eur. mérid., Asie	archéophyte (B)*	absente	archéophyte	naturalisé
<i>Adonis annua</i> subsp. <i>annua</i>	a	0	eurasiatique	Eur. mérid., Asie occ.	néophyte accidentel (1874)	archéophyte (?)	archéophyte	naturalisé / disparu
<i>Adonis flammea</i>	a	0	européen méridional	Eur. mérid., Asie occ.	archéophyte*	absente	archéophyte	naturalisé / disparu
<i>Agrostemma githago</i>	a	0	cosmopolite	Médit. or. (?)	archéophyte (N)*	archéophyte (I)	archéophyte	naturalisé
<i>Alopecurus myosuroides</i>	a	0	circumboréal	Médit.	archéophyte	archéophyte	archéophyte	naturalisé
<i>Anagallis foemina</i>	ar	0	cosmopolite	Origine : Médit. ?	archéophyte*	archéophyte	archéophyte	naturalisé
<i>Anchusa arvensis</i>	a	0	eurasiatique	Origine : Asie occ. et centr., devenu subcosmop.	archéophyte (B)*	archéophyte (B)	archéophyte	naturalisé
<i>Anthemis arvensis</i>	a	0	?	Médit.	archéophyte*	archéophyte (M)	archéophyte	naturalisé / disparu
<i>Anthemis cotula</i>	ar	0	eurasiatique méridional	Eurasiat.	archéophyte (M)*	archéophyte (B/I)	archéophyte	naturalisé
<i>Apera spica-venti</i>	a	0	eurasiatique	Eurasiat.	archéophyte	archéophyte	archéophyte	naturalisé
<i>Asperula arvensis</i>	a	0	méditerranéen	Médit.	archéophyte (N)*	accidentel (introduit dans les cultures au XVI ^e siècle, ne s'est jamais naturalisé)	archéophyte	naturalisé / disparu
<i>Avena fatua</i>	ar	0	cosmopolite	Médit., Asie occ.	archéophyte (B)*	néophyte accidentel (semé en mélange pour le foin, a été fréquent, a depuis quasiment disparu)	archéophyte	naturalisé
<i>Bromus arvensis</i> (subsp. <i>arvensis</i>)	a	0	eurasiatique	Eurasiat.	archéophyte (B)		archéophyte	naturalisé
<i>Bromus secalinus</i>	a	0	eurasiatique méridional	Eurasiat.	archéophyte (B)*	archéophyte (B)	archéophyte	naturalisé / disparu
<i>Bupleurum rotundifolium</i>	a	0	eurasiatique	Origine : Médit., Asie	archéophyte*	archéophyte (M)	archéophyte	naturalisé / disparu
<i>Camelina alyssum</i> subsp. <i>alyssum</i>	a	0	européen occidental	-	archéophyte	absente	archéophyte	naturalisé / disparu
<i>Camelina sativa</i>	a	0	européen méridional	Eurasiatique	néophyte accidentel (1852)	archéophyte (R)	archéophyte	naturalisé / disparu

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Julve)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Caucalis platycarpus</i>	a	0	méditerranéen(eury)-atlantique(eury)	Origine : Médit.	archéophyte (M)*	archéophyte (R?)	archéophyte	naturalisé / disparu
<i>Centaurea cyanus</i>	a	0	cosmopolite	Médit. or., devenu subcosmop.	archéophyte (B)*	archéophyte (I?)	archéophyte	naturalisé
<i>Chaenorhinum minus</i> (subsp. minus)	ar	0	eurasiatique méridional	origine : Médit.	archéophyte*	archéophyte (I?)	archéophyte	naturalisé
<i>Consolida regalis</i> subsp. <i>regalis</i>	a	0	eurasiatique	Eur. mérid.	archéophyte*	cultivé dans les jardins	archéophyte	naturalisé
<i>Digitaria sanguinalis</i>	ar	0	cosmopolite(thermo)	Cosmop.	archéophyte (M)*	néophyte (1690)	archéophyte	naturalisé
<i>Echinochloa crus-galli</i> subsp. <i>crus-galli</i>	ar	0	cosmopolite(thermo)	Subcosmop.	archéophyte (N)	néophyte (1690, en augmentation depuis la fin de la seconde guerre mondiale)	archéophyte	naturalisé
<i>Fumaria officinalis</i>	ar	0	circumboréal	Eurasiat.	archéophyte (N)*	archéophyte (N?)	archéophyte	naturalisé
<i>Fumaria vaillantii</i>	ar	0	eurasiatique	origine : Médit., Asie occ.	archéophyte (I)*	archéophyte	archéophyte	naturalisé
<i>Gagea villosa</i>	a	0	eurasiatique méridional	Médit.	archéophyte*	absent	archéophyte	naturalisé
<i>Galium spurium</i>	ar	0	européen méridional	Médit., Asie sud-ouest	archéophyte (N)*	néophyte (1844)	archéophyte	naturalisé
<i>Galium tricornutum</i>	a	0	méditerranéen(eury)	Médit., Asie sud-ouest	archéophyte (M)	archéophyte	archéophyte	naturalisé
<i>Glebionis segetum</i>	a	0	européen méridional	Médit.		archéophyte (B?)	archéophyte	accidentel / disparu
<i>Heliotropium europaeum</i>	a	0	méditerranéen(eury)	Médit., Asie occ.	archéophyte (B)*	absent	archéophyte	naturalisé
<i>Kickxia elatine</i> subsp. <i>elatine</i>	ar	0	méditerranéen(eury)-atlantique(eury)	Origine : Eur. Occ., Médit.	archéophyte*	archéophyte	archéophyte	naturalisé
<i>Kickxia spuria</i> subsp. <i>spuria</i>	ar	0	eurasiatique	eurasiatique	archéophyte*	archéophyte (M?)	archéophyte	naturalisé
<i>Lamium amplexicaule</i>	ar	0	eurasiatique	eurasiatique	archéophyte (I)*	archéophyte (R?)	archéophyte	naturalisé
<i>Lathyrus aphaca</i>	a(w)	0	méditerranéen(eury)	Médit., Asie occ.	archéophyte*	indigène ou étrangère ?	archéophyte	naturalisé
<i>Lathyrus nissolia</i>	a(g)	0	méditerranéen(eury)	Médit.	indigène	indigène (en expansion)	archéophyte	accidentel
<i>Legousia hybrida</i>	a	0	méditerranéen(eury)	Médit.	néophyte accidentel (1809)	archéophyte	archéophyte	accidentel / disparu
<i>Legousia speculum-veneris</i>	a	0	circumboréal	Médit.	néophyte accidentel (1809)	néophyte (1596, naturalisé depuis 1869 mais rare)	archéophyte	naturalisé
<i>Lithospermum arvense</i>	a	0	européen	Eur. Mérid., Asie occ., devenu subcosmop.	archéophyte (N)*	archéophyte (B)	archéophyte	naturalisé
<i>Lolium remotum</i>	a	0	eurasiatique	Eur.	archéophyte accidentel (I)	néophyte accidentel depuis 1863. Disparu depuis ?	archéophyte	naturalisé / disparu
<i>Lolium temulentum</i>	a	0	cosmopolite	Médit., devenu Eurasiat.	archéophyte accidentel (B)	archéophyte (R? plus sûrement M)	archéophyte	naturalisé

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Julve)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Matricaria recutita</i>	ar	0	cosmopolite	Médit., devenu subcosmopolite	indigène	archéophyte (M?)	archéophyte	naturalisé
<i>Misopates orontium</i>	a(r)	0	européen	Médit.	archéophyte*	archéophyte	archéophyte	naturalisé
<i>Neslia paniculata</i>	a	0	méditerranéen	Eurasiat.	archéophyte (R)*	accidentel, était cultivé depuis 1683 mais ne s'est pas naturalisé	archéophyte	naturalisé / disparu
<i>Nigella arvensis</i>	a	0	méditerranéen	Médit.	archéophyte (R)*	absente	archéophyte	naturalisé / disparu
<i>Orlaya grandiflora</i>	as	0	européen méridional	Origine : Médit.	indigène	absent	archéophyte	naturalisé
<i>Papaver argemone</i>	ar	0	européen	Médit.	archéophyte (N)*	archéophyte (B)	archéophyte	naturalisé
<i>Polycnemum arvense</i>	a	0	eurasiatique	Eur. mérid., Asie sud-ouest	archéophyte*	absent	archéophyte	naturalisé / disparu
<i>Ranunculus arvensis</i>	a	0	méditerranéen	Médit.	archéophyte (B)*	archéophyte (R?)	archéophyte	naturalisé
<i>Raphanus raphanistrum</i>	ar	0	holarctique	eurasiatique	archéophyte (N)*	archéophyte (B?)	archéophyte	naturalisé
<i>Scandix pecten-veneris</i>	a	0	européen méridional	Origine : Médit.	archéophyte*	archéophyte (R)	archéophyte	naturalisé
<i>Scleranthus annuus</i>	a(r)p	0	eurasiatique méridional	Origine : Médit.	archéophyte (N)*	indigène	archéophyte	naturalisé
<i>Setaria pumila</i>	ar	0	cosmopolite(thermo)	Subcosmop.	archéophyte (N)*	néophyte (cultivé dès 1819, naturalisé dès 1867)	archéophyte	naturalisé
<i>Setaria verticillata</i>	ar	0	cosmopolite(thermo)	Subcosmop.	archéophyte (M)*	accidentel (1666)	archéophyte	naturalisé
<i>Setaria viridis</i>	ar	0	cosmopolite(thermo)	Origine : trop. et sub-trop. (comme toutes les espèces de S.) devenu subcosmop.	archéophyte (N)*	néophyte (1666)	archéophyte	naturalisé
<i>Silene gallica</i>	a	0	cosmopolite	Médit.	archéophyte accidentel	archéophyte (M?)	archéophyte	naturalisé / disparu
<i>Silene noctiflora</i>	a	0	eurasiatique	Eur., Asie occ.	archéophyte (I)	archéophyte	archéophyte	naturalisé / disparu
<i>Sinapis arvensis</i>	ar	0	européen tempéré	Médit.	archéophyte (N)*	archéophyte (R)	archéophyte	naturalisé
<i>Spergula arvensis</i>	a(r)	0	eurasiatique	Cosmop.	archéophyte (N)*	archéophyte (sauf pour une var. <i>nana</i> qui est native sur la côte)	archéophyte	naturalisé
<i>Stachys annua</i>	a(r)	0	méditerranéen(eury)	Médit. or.	archéophyte (M)*	accidentel (introduit par la culture en 1713, a aujourd'hui quasiment disparu)	archéophyte	naturalisé
<i>Stachys arvensis</i>	a(r)	0	européen méridional	Eur. occ, Médit.	archéophyte (N)	archéophyte (B?)	archéophyte	naturalisé
<i>Thlaspi arvense</i>	ar	0	cosmopolite	Eurasiatique	archéophyte (N)*	archéophyte (B)	archéophyte	naturalisé

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Julve)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Torilis arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i>	a(r)	0	méditerranéen	Origine : Médit., devenu subcosmop.	archéophyte*	archéophyte	archéophyte	naturalisé
<i>Turgenia latifolia</i>	a	0	eurasiatique	Origine : Médit. ?	archéophyte*	absent	archéophyte	naturalisé / disparu
<i>Vaccaria hispanica</i>	a	0	cosmopolite	Médit.	archéophyte (P)*	néophyte (plante ornementale dès 1548, a été introduit par la laine et les graines pour oiseaux, naturalisé vers 1832)	archéophyte	naturalisé / disparu
<i>Valerianella dentata</i>	a	0	méditerranéen(eury)-atlantique(eury)	Eur. occ., Médit.	archéophyte (N)*	archéophyte (B)	archéophyte	naturalisé
<i>Valerianella rimosa</i>	a	0	européen méridional	Eur. occ., Médit.	archéophyte*	archéophyte (I)	archéophyte	naturalisé
<i>Veronica agrestis</i>	a	0	européen méridional	Eur. occ., devenu subcosmop.	archéophyte*	archéophyte	archéophyte	naturalisé
<i>Veronica triphyllos</i>	a(r)	0	eurasiatique méridional	Médit.	archéophyte*	archéophyte	archéophyte	naturalisé
<i>Vicia ervilia</i>	a	0	européen méridional	Médit.	néophyte accidentel (1874)	absent	archéophyte	accidentel / disparu
<i>Vicia villosa</i> subsp. <i>varia</i>	a	0	méditerranéen(eury)	Eur. mérid.	archéophyte*	néophyte (1857)	archéophyte	naturalisé / disparu
<i>Ajuga chamaepitys</i>	a	0	européen méridional	Médit.	archéophyte*	native ou archéophyte	archéophyte ?	naturalisé
<i>Anagallis arvensis</i>	ar	1	cosmopolite	Origine : Médit. ?	archéophyte (N)*	indigène	archéophyte ?	naturalisé
<i>Bromus commutatus</i> subsp. <i>commutatus</i>	a(g)	0	européen méridional	Eur.	archéophyte*	indigène	archéophyte ?	naturalisé
<i>Erodium cicutarium</i>	ar	0	cosmopolite	Origine : Médit.	archéophyte (B)*	indigène	archéophyte ?	naturalisé
<i>Melampyrum arvense</i>	a(g)	1	eurasiatique	Eurasiat.	archéophyte*	néophyte (1724)	archéophyte ?	naturalisé
<i>Polycnemum majus</i>	a	0	européen occidental	Eur. mérid., Asie sud-ouest	archéophyte*	absent	archéophyte ?	naturalisé
<i>Sagina apetala</i> subsp. <i>apetala</i>	a	0	européen méridional	Médit.	archéophyte*	indigène	archéophyte ?	naturalisé
<i>Sherardia arvensis</i>	a(g)	0	eurasiatique méridional	Médit. devenu subcosmop.	archéophyte*	indigène	archéophyte ?	naturalisé
<i>Veronica hederifolia</i>	a(m)	0	européen	Eurasiatique	archéophyte (N)	archéophyte (N?)	archéophyte ?	naturalisé
<i>Viola arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i>	a(r)	0	cosmopolite	Origine : Médit. or.	indigène	archéophyte (M avant 1700)	archéophyte ?	naturalisé
<i>Vulpia myuros</i>	wa	1	cosmopolite	Médit., devenu subcosmop.	archéophyte	archéophyte	archéophyte ?	naturalisé
<i>Conringia orientalis</i>	a	0	méditerranéen	Médit.	archéophyte (B)*	Néophyte accidentel (1778)	étranger (indéterminé)	accidentel
<i>Digitaria ischaemum</i>	ar	0	cosmopolite(thermo)	Subcosmop.	archéophyte*	néophyte (naturalisé en 1829)	étranger (indéterminé)	naturalisé

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Julve)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Galium parisiense</i>	ap(s)	0	méditerranéen(eury)	Eur. occ, Médit.	néophyte accidentel (1835)	indigène ou étranger	étranger (indéterminé)	accidentel
<i>Iberis pinnata</i>	ar	0	européen méridional	Eur. mérid.	absent	absent	étranger (indéterminé)	accidentel
<i>Lathyrus cicera</i>	a	0	méditerranéen	Médit.	néophyte accidentel	?	étranger (indéterminé)	naturalisé / disparu
<i>Linum trigynum</i>	a	0	méditerranéen	absent	absent	absent	étranger (indéterminé)	accidentel / disparu
<i>Medicago tuberculata</i>	a	0	méditerranéen	absent	absent	absent	étranger (indéterminé)	accidentel / disparu
<i>Myagrimum perfoliatum</i>	a	0	européen méridional	Origine : Médit. or.	néophyte accidentel (1855)	absent	étranger (indéterminé)	accidentel / disparu
<i>Sedum rubens</i> subsp. <i>rubens</i>	pa	1	méditerranéen	Médit.	présent en note (?)	absent	étranger (indéterminé)	accidentel
<i>Sinapis alba</i>	a(r)	0	cosmopolite	Médit. or.	néophyte (1875)	archéophyte (R)	étranger (indéterminé)	naturalisé
<i>Veronica acinifolia</i>	a	0	européen central	Eur. mérid.	néophyte accidentel (1908)	néophyte (introduit dans les cultures en 1788, naturalisé vers 1937)	étranger (indéterminé)	naturalisé
<i>Bombacilaena erecta</i>	ar	0	méditerranéen	Médit.		absent	étranger (indéterminé) ?	accidentel
<i>Herniaria hirsuta</i>	pa	0	eurasiatique tempéré	Médit.	archéophyte*	néophyte (1789) très peu naturalisé et en déclin	étranger (indéterminé) ?	naturalisé
<i>Logfia gallica</i>	a	0	méditerranéen(eury)-atlantique(eury)	Eur. occ, Médit.	néophyte accidentel (1872)	archéophyte	étranger (indéterminé) ?	naturalisé
<i>Acinos arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i>	ar(g)	0	européen	Médit.	indigène	indigène	indigène	
<i>Allium carinatum</i>	a	0	méditerranéen(eury)-atlantique(eury)	Eur.		néophyte (cultivé dès 1789, naturalisé depuis 1806)	indigène	
<i>Allium oleraceum</i>	ar	0	eurasiatique tempéré	Eur.		indigène	indigène	
<i>Allium vineale</i>	a	0	européen	Eur.		indigène	indigène	
<i>Alyssum alyssoides</i>	pa	1	eurasiatique	Médit.	indigène	néophyte accidentel depuis 1838	indigène	
<i>Aphanes arvensis</i>	a	0	européen méridional	Eur.	indigène	indigène	indigène	
<i>Arabisopsis thaliana</i>	pa(r)	1	cosmopolite	Médit., devenu subcosmop.	indigène	indigène	indigène	
<i>Arrhenatherum elatius</i> subsp. <i>bulbosum</i>	at(g)	0	européen occidental	Eur., Asie occ.	néophyte (accidentel (1867) pour la subsp. <i>bulbosum</i>)	indigène	indigène	

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Julve)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Bunium bulbocastanum</i> var. <i>bulbocastanum</i>	ag	1	atlantique(eury)	Eur. mérid. et occ.	néophyte accidentel (1879)	indigène	indigène	
<i>Cardamine hirsuta</i>	ar	0	circumboréal	Eur. occ. et médit.	archéophyte	indigène	indigène	
<i>Centunculus minimus</i>	ap	1	eurasiatique méridional	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	
<i>Cerastium semidecandrum</i>	ap	0	méditerranéen(eury)-atlantique(eury)	Eur., Asie occ.	indigène	indigène	indigène	
<i>Coincya cheiranthos</i> subsp. <i>cheiranthos</i>			européen occidental	Eur. occ.	absent	Néophyte (1852)	indigène	
<i>Erophila verna</i>	ar	0	eurasiatique	Eurasiatique	indigène	indigène	indigène	
<i>Euphorbia falcata</i>	as	1	méditerranéen	Origine : Médit., Asie occ.	archéophyte*	absent	indigène	
<i>Filago pyramidata</i>	a?	0	méditerranéen(eury)	Médit., Asie sud-ouest		archéophyte	indigène	
<i>Galeopsis angustifolia</i>	ap	1	eurasiatique	Eur. mérid.	indigène	archéophyte (R. possiblement)	indigène	
<i>Galeopsis segetum</i>	a	0	européen	Eur. occ	néophyte accidentel (1852)	archéophyte (R. possiblement)	indigène	
<i>Gnaphalium uliginosum</i>	sa(w)	1	eurasiatique	Eurasiat.		indigène	indigène	
<i>Gypsophila muralis</i>	a	0	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	absent	indigène	
<i>Hemiania glabra</i>	p(a)s	1	européen	Eur., Asie occ.	indigène (et cultivé)	indigène (très fugace, souvent possiblement échappé des jardins)	indigène	
<i>Holosteum umbellatum</i>	par	0	eurasiatique tempéré	Médit.	indigène	néophyte (vers 1760) a toujours été très rare, est maintenant presque disparu	indigène	
<i>Hypericum humifusum</i>	pra	1	cosmopolite	Eur.	indigène	indigène	indigène	
<i>Hypochoeris glabra</i>	a	0	européen méridional	Eur. occ., Médit.		indigène	indigène	
<i>Iberis amara</i>	ap	1	européen occidental	Eur. occ.	néophyte accidentel (1888)	indigène	indigène	
<i>Juncus bufonius</i>	sa	2	cosmopolite	Cosmop.		indigène	indigène	
<i>Kandis perfoliata</i> subsp. <i>perfoliata</i>	ga	1	eurasiatique	Origine : Médit.	indigène	indigène	indigène	
<i>Logfia arvensis</i>	a(w)	0	eurasiatique	Eurasiat.		absent	indigène	
<i>Logfia minima</i>			méditerranéen(eury)-atlantique(eury)	Eur. occ., Médit.		indigène	indigène	
<i>Medicago arabica</i>	arg	2	eurasiatique méridional	Médit.	néophyte accidentel (1936)	indigène	indigène	
<i>Mentha arvensis</i>	asgr	1	cosmopolite	Eurosib., nord-améric.	archéophyte*	indigène	indigène	

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Julve)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Minuartia hybrida</i> subsp. <i>tenuifolia</i>	arv	0	eurasiatique	Médit.	indigène	indigène	indigène	
<i>Montia fontana</i> subsp. <i>chondrosperma</i>	as	1	européen	Eur. occ., Médit.	indigène	indigène	indigène	
<i>Myosotis ramosissima</i> subsp. <i>ramosissima</i>	rm(a)	0	méditerranéen	Eur., Asie sud-ouest	indigène	indigène	indigène	
<i>Myosotis stricta</i>	a	0	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	absent	indigène	
<i>Odonites vernus</i> subsp. <i>serotinus</i>	ar	0	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	
<i>Odonites vernus</i> subsp. <i>vernus</i>	a	0	européen occidental	Eur.	indigène	indigène	indigène	
<i>Ornithogalum umbellatum</i>	ar	0	holarctique	Eur.	indigène	néophyte (cultivé dès 1548, naturalisé à partir de 1772)	indigène	
<i>Ornithopus perpusillus</i>	a(w)	1	européen occidental	Eur. occ.	indigène	indigène	indigène	
<i>Polygonum lapathifolium</i> subsp. <i>lapathifolium</i>	ars	1	cosmopolite	Cosmopolite	indigène	indigène	indigène	
<i>Pseudognaphalium luteoalbum</i>	aws	1	cosmopolite	Eurasiat., devenu subcosmop.	indigène	indigène ou étranger	indigène	
<i>Radiola linoides</i>	aw	0	européen méridional	absent	indigène	indigène	indigène	
<i>Ranunculus sardous</i> subsp. <i>sardous</i>	ag	1	eurasiatique méridional	Médit.	indigène	indigène ou étrangère ? (1663)	indigène	
<i>Rhinanthus alectorolophus</i> (subsp. <i>alectorolophus</i>)	ga	1	européen central	Eur. Centr.	indigène	absent	indigène	
<i>Sagina procumbens</i>	arw	1	cosmopolite	Eurosib., nord-améric.	indigène	indigène	indigène	
<i>Teesdalia nudicaulis</i>	a(r)	0	européen méridional	-	indigène	indigène	indigène	
<i>Teucrium botrys</i>	a	0	européen méridional	Eur. mérid.	non relevé	néophyte (cultivé dès 1633, naturalisé en 1844)	indigène	
<i>Thymelaea passerina</i>	a	0	eurasiatique	Médit., Asie occ.	indigène	absent	indigène	
<i>Trifolium arvense</i>	a(w)	1	européen tempéré	Origine : Médit.	indigène	indigène	indigène	
<i>Valerianaella locusta</i>	a(r)	0	européen	Eur. occ., Médit., devenu subcosmop.	indigène	indigène	indigène	
<i>Vicia parviflora</i> (ou <i>V. tetrasperma</i> subsp. <i>gracilis</i>)	a	0	méditerranéen(eury)-atlantique(eury)	Médit.	cité comme une variante de <i>tetrasperma</i>	indigène	indigène	
<i>Vicia tetrasperma</i>	aw	1	eurasiatique méridional	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	
<i>Anthemis nobilis</i>	ar	1	atlantique	-	archéophyte	absent	indigène ?	
<i>Arnoseris minima</i>	a	0	atlantique(eury)	Eur. occ.	archéophyte	archéophyte (M?)	indigène ?	
<i>Cerastium brachypetalum</i>	a(r)	0	méditerranéen(eury)	Médit.	indigène	néophyte (1947)	indigène ?	

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Julve)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Cerastium glomeratum</i>	a(r)	0	cosmopolite	Origine : Médit. (?)	indigène	indigène	indigène ?	
<i>Erysimum cheiranthoides</i>	ap	1	holarctique	Eurasiat., nord-amér.	archéophyte*	archéophyte (B?)	indigène ?	
<i>Falcaria vulgaris</i>	ar	0	eurasiatique	Origine : Médit., Asie occ.	indigène	néophyte (introduit dans les jardins en 1726, naturalisé en 1858)	indigène ?	
<i>Filago vulgaris</i>	a(w)	0	méditerranéen	Médit.		indigène	indigène ?	
<i>Gagea pratensis</i>	a	0	européen méridional	Eur. or.		absent	indigène ?	
<i>Galeopsis ladanum</i>	ar	0	eurasiatique	Eurosib.	archéophyte (M)*	absent	indigène ?	
<i>Lathyrus tuberosus</i>	ar	0	eurasiatique	Eurasiat.	archéophyte*	néophyte (jardins 1596, naturalisé en 1708)	indigène ?	
<i>Myosotis discolor</i> subsp. <i>discolor</i>	a(g)	0	méditerranéen(eury)-atlantique(eury)	Eur.	indigène	indigène	indigène ?	
<i>Myosurus minimus</i>	a(g)	1	circumboréal	Eurasiat., nord-amér.	indigène	indigène ou étrangère ? (1597)	indigène ?	
<i>Spergularia segetalis</i>	ar	0	européen septentrional	Eur. occ	absent	absent	indigène ?	
<i>Valerianella carinata</i>	a(r)	0	européen méridional	Eur. occ., Médit., devenu subcosmop.	indigène	archéophyte (B?)	indigène ?	
<i>Vicia hirsuta</i>	awg	1	eurasiatique méridional	Eurasiat.	archéophyte (N)	indigène	indigène ?	
<i>Vicia sativa</i> subsp. <i>nigra</i>	ar(g)	0	européen méridional	Médit.	?	archéophyte (<i>V. sativa</i> subsp. <i>segetalis</i> Thuill., ancienne plante cultivée pour le fourrage)	indigène ?	
<i>Viola tricolor</i>	gra	1	eurasiatique	Eurasiat.	archéophyte*	indigène	indigène ?	
<i>Vulpia bromoides</i>	war	1	européen tempéré	Médit.	archéophyte	indigène	indigène ?	
<i>Althaea hirsuta</i>	ar	0	européen méridional	Médit., Asie occ.	néophyte accidentel (1870)	néophyte (cultivé depuis 1683, peu de population naturalisée depuis 1792)	néophyte	naturalisé
<i>Ammi majus</i>	a	0	méditerranéen	Origine : Médit.	néophyte accidentel (1898)	néophyte (introduit en 1551, naturalisé en 1845)	néophyte	accidentel
<i>Anchusa italica</i>	ar	0	méditerranéen	Médit., Asie occ.	néophyte accidentel	néophyte (introduit par la culture depuis le XVI, naturalisé depuis 1914)	néophyte	accidentel
<i>Calendula arvensis</i>	a	0	européen méridional	Médit.	néophyte accidentel (1901)	néophyte (cultivé 1597, naturalisé 1823)	néophyte	naturalisé

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Julve)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Centaurea solstitialis</i>	ar	0	méditerranéen	Médit.	néophyte accidentel (1823)	néophyte (1778) a été fréquent n'est plus qu'accidentel	néophyte	accidentel / disparu
<i>Galinoga quadriradiata</i>	(a)r	0	introduit (Amér. du sud)	Origine : sud et centre amér., devenu subcosmop.	néophyte (1901)	néophyte (1909)	néophyte	naturalisé
<i>Hirschfeldia incana</i> subsp. <i>incana</i>	ar	0	méditerranéen	Médit.	néophyte accidentel (1956)	néophyte (cultivé depuis 1771, naturalisé depuis 1837)	néophyte	accidentel
<i>Lathyrus angulatus</i>	a	0	méditerranéen	-	absent	absent	néophyte	accidentel
<i>Lolium rigidum</i>	a	0	eurasiatique	Médit.	néophyte accidentel	néophyte accidentel depuis 1864. Très rare depuis	néophyte	accidentel / disparu
<i>Medicago polymorpha</i> [ou <i>M. polymorpha</i> subsp. <i>polymorpha</i> var. <i>denticulata</i>]	a	0	cosmopolite	Origine : Médit.	néophyte accidentel (1880)	indigène sur la côte	néophyte	accidentel
<i>Oxalis fontana</i>	ar	0	cosmopolite	Origine : Amérique du Nord, Asie or.	néophyte (1852)	néophyte (cultivé depuis 1658, naturalisé depuis 1823)	néophyte	naturalisé
<i>Panicum capillare</i>	ar	0	introduit (Amér. du nord)	Origine : amér.	néophyte (1940)	néophyte accidentel (cultivé dès 1758, l'est encore bcp dans les jardins)	néophyte	accidentel
<i>Panicum dichotomiflorum</i>	a	0	introduit (Amér. du sud)	Origine : Nord-amér.	néophyte (1970)	néophyte accidentel (1945)	néophyte	naturalisé
<i>Tulipa sylvestris</i> subsp. <i>sylvestris</i>	a(wg)	0	européen	Eur. mérid.	néophyte accidentel (1867)	néophyte (cultivé dès 1596, naturalisé à partir 1790)	néophyte	naturalisé
<i>Valerianaella eriocarpa</i>	a	0	méditerranéen-atlantique	Médit.	absent	néophyte (cultivé en 1821, naturalisé dès 1845)	néophyte	accidentel
<i>Veronica persica</i>	ar	0	cosmopolite	Asie occ., devenu subcosmop.	néophyte (1809)	néophyte (1826)	néophyte	naturalisé
<i>Vicia lutea</i>	a	0	européen méridional	Médit.	néophyte accidentel	indigène sur la côte, introduite dans l'intérieur des terres	néophyte	accidentel
<i>Muscari comosum</i>	a(tg)	0	européen méridional	Médit.		néophyte (cultivé dès 1596, naturalisé à partir de 1888)	néophyte ?	naturalisé
<i>Muscari neglectum</i>	a(g)	0	européen méridional	Médit.		indigène ou étrangère (1776)	néophyte ?	naturalisé

Annexe 4b

Identification des plantes indigènes et étrangères (archéophytes et néophytes) des lieux rudéraux

(1) Habitats usuels. (2) Présence dans la végétation semi-naturelle ou naturelle. (8) Degré d'implantation des espèces étrangères.
(Des détails supplémentaires sont donnés en notes à la fin des tableaux)

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Juive)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Arctium lappa</i>	r	0	eurasiatique	Eurasiat.	archéophyte (B)*	archéophyte (B?)	archéophyte	naturalisé
<i>Armoracia rusticana</i>	rs	0	circumboréal	Eur. or.	archéophyte	archéophyte (M?)	archéophyte	naturalisé
<i>Artemisia absinthium</i>	r	0	eurasiatique	Eurasiat.	archéophyte*	archéophyte (R?)	archéophyte	naturalisé
<i>Ballota nigra</i> [subsp. <i>meridionalis</i>]	rw	0	européen méridional	Médit. occ.	archéophyte (B)	archéophyte (I)	archéophyte	naturalisé
<i>Brassica nigra</i>	ars	2	cosmopolite	Origine : Médit. ?	archéophyte	indigène ou étrangère	archéophyte	naturalisé
<i>Bromus sterilis</i>	ar	0	eurasiatique méridional	Eurasiat.	archéophyte (N)*	archéophyte (N/B? B sûr)	archéophyte	naturalisé
<i>Chelidonium majus</i>	mr	0	circumboréal	Eurasiat.	archéophyte (M)*	archéophyte (R)	archéophyte	naturalisé
<i>Chenopodium murale</i>	ar	0	cosmopolite	Origine : Médit.	archéophyte (N)*	archéophyte (R)	archéophyte	naturalisé
<i>Chenopodium urbicum</i>	r	0	holarctique	Eur. or., asiat.	archéophyte (N)*	archéophyte (I?)	archéophyte	naturalisé
<i>Chenopodium vulvaria</i>	r	0	méditerranéen(eury)	Origine : Médit.	archéophyte (M)*	archéophyte (I?)	archéophyte	naturalisé
<i>Cichorium intybus</i>	r	0	eurasiatique méridional	Eurasiat.	archéophyte (M)	archéophyte (M?)	archéophyte	naturalisé
<i>Conium maculatum</i>	r	0	cosmopolite	Eurasiat.	archéophyte (M)	archéophyte (B)	archéophyte	naturalisé
<i>Crepis foetida</i>	r(g)	1	européen	Eur. mérid., Asie occ.	néophyte (1872 pour la subsp. <i>foetida</i>)	archéophyte (subsp. <i>foetida</i>) disparu	archéophyte	naturalisé
<i>Descurainia sophia</i>	r	0	cosmopolite	Eurasiat.	archéophyte (I)	archéophyte (R)	archéophyte	naturalisé
<i>Hordeum murinum</i>	r	0	holarctique	Médit.	archéophyte (I)*	archéophyte (R)	archéophyte	naturalisé
<i>Hyoscyamus niger</i>	r	0	cosmopolite	Eurasiat.	archéophyte (N)*	archéophyte (B)	archéophyte	naturalisé
<i>Isatis tinctoria</i>	r	0	méditerranéen(eury)	Médit., Asie occ.	archéophyte	archéophyte (I?)	archéophyte	naturalisé
<i>Lamium album</i>	rwm	0	eurasiatique	Eurasiat.	archéophyte (B)	archéophyte (R mais douteux)	archéophyte	naturalisé
<i>Lepidium ruderale</i>	r	0	méditerranéen oriental	Origine : Médit. or. Et Asie	archéophyte (R)*	archéophyte	archéophyte	naturalisé
<i>Lepidium squamatum</i>	r	0	cosmopolite	Origine : Eur. occ. Et médit.	archéophyte*	archéophyte (R)	archéophyte	naturalisé
<i>Malva neglecta</i>	r	0	eurasiatique septentrional	Origine : Eur. mérid., Asie	archéophyte (I)*	archéophyte (R?)	archéophyte	naturalisé
<i>Malva sylvestris</i>	r	0	européen	Origine : Eur. mérid., Asie	archéophyte*	archéophyte (B)	archéophyte	naturalisé

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Juive)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Marrubium vulgare</i>	r	0	méditerranéen(eury)	Médit.	archéophyte (M)*	indigène (sur les côtes)	archéophyte	naturalisé
<i>Medicago sativa</i>	agr	1	introduit (Asie occ.)	Origine : probablement Médit. or., devenu cosmop.	néophyte (1819)	néophyte (cultivé depuis le XVII ^e siècle, naturalisé depuis 1804)	archéophyte	naturalisé
<i>Nepeta cataria</i>	rw	0	européen méridional	Médit. or., Asie occ.	archéophyte (N)*	archéophyte (I?)	archéophyte	naturalisé
<i>Onopordum acanthium</i>	r	0	eurasiatique septentrional	Eurasiat.	archéophyte (M)*	archéophyte (I?)	archéophyte	naturalisé
<i>Papaver somniferum</i>	r	0	méditerranéen	origine incertaine, actuellement cosmop.	archéophyte accidentel	archéophyte (B)	archéophyte	naturalisé
<i>Petroselinum crispum</i>	r	0	européen méridional	Médit.	archéophyte accidentel	archéophyte (cultivé depuis 995)	archéophyte	accidentel
<i>Reseda luteola</i>	r	0	circumboréal	Médit.	archéophyte (N)*	archéophyte (I?)	archéophyte	naturalisé
<i>Sisymbrium officinale</i>	(a)r	0	cosmopolite	Eurasiat.	archéophyte (N)	archéophyte (B)	archéophyte	naturalisé
<i>Tanacetum parthenium</i>	rm	0	méditerranéen occidental	Eur. Sud-est, Asie sud occ.	archéophyte	archéophyte (R?)	archéophyte	naturalisé
<i>Urtica urens</i>	(a)r	0	circumboréal	Origine inconnue. Subcosmop.	archéophyte (N)*	archéophyte (B)	archéophyte	naturalisé
<i>Verbena officinalis</i>	r	0	cosmopolite	Eurasie. Afrique du Nord	archéophyte (N)*	archéophyte (N?)	archéophyte	naturalisé
<i>Xanthium strumarium</i>	rms	1	cosmopolite	Eurasiat., devenu subcosmop.	archéophyte (B)*	néophyte (1597)	archéophyte	naturalisé
<i>Arctium tomentosum</i>	r(w)	1	eurasiatique	Eurosib.	archéophyte (B)*	absent	archéophyte ?	naturalisé
<i>Bromus hordeaceus</i> subsp. <i>hordeaceus</i>	gr	2	cosmopolite	Eurasiat.	archéophyte	indigène	archéophyte ?	naturalisé
<i>Carduus acanthoides</i>	rs	0	européen	Eur. mérid	archéophyte*	absent	archéophyte ?	naturalisé
<i>Chenopodium bonus-henricus</i>	r	0	holarctique	Eur.	archéophyte (N)*	archéophyte (N/B?)	archéophyte ?	naturalisé
<i>Chenopodium glaucum</i>	r	0	holarctique	Eurasiat.	archéophyte (M)*	archéophyte	archéophyte ?	naturalisé
<i>Cynodon dactylon</i>	r(s)	1	cosmopolite(thermo)	Médit. devenu subcosmop.	archéophyte*	indigène ou étranger	archéophyte ?	naturalisé
<i>Echium vulgare</i>	rs	0	européen	Origine : Médit., Asie occ.	archéophyte (N)*	indigène	archéophyte ?	naturalisé
<i>Foeniculum vulgare</i> subsp. <i>vulgare</i>	r	0	cosmopolite	Origine : Médit.	archéophyte accidentel	archéophyte (cultivé et naturalisé depuis R)	archéophyte ?	naturalisé
<i>Geranium columbinum</i>	rw(a)	0	eurasiatique	Origine : Médit.	archéophyte (B)*	indigène	archéophyte ?	naturalisé
<i>Geranium molle</i>	ra	0	eurasiatique	Origine : Médit.	archéophyte	indigène	archéophyte ?	naturalisé
<i>Geranium pusillum</i>	nva	0	eurasiatique	Eur., Asie sud-ouest	archéophyte (B)	indigène	archéophyte ?	naturalisé
<i>Reseda lutea</i>	r	1	européen	Origine : Médit.	archéophyte (R)	indigène ou étrangère ?	archéophyte ?	naturalisé
<i>Amaranthus blitum</i>	ar	0	cosmopolite	Origine : Médit ?	archéophyte	néophyte (1771 devient rare)	étranger (indéterminé)	naturalisé
<i>Centaurea calcitrapa</i>	agr	1	méditerranéen-atlantique	Eur. occ. Médit.	néophyte accidentel (1872)	archéophyte (R?)	étranger (indéterminé)	naturalisé

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Chenopodium botrys</i>	r	0	holarctique méridional	Eurasiat.	archéophyte	absent	étranger (indéterminé)	naturalisé
<i>Chondrilla juncea</i>	ar	0	méditerranéen	Médit.		absent	étranger (indéterminé)	naturalisé
<i>Euphorbia lathyris</i>	r	0	méditerranéen	Origine : Médit., Asie	néophyte accidentel (1872)	archéophyte (R?)	étranger (indéterminé)	naturalisé
<i>Hemiaria hirsuta</i>	pa	0	eurasiatique tempéré	Médit.	archéophyte*	néophyte (1789) très peu naturalisée et en déclin	étranger (indéterminé)	naturalisé
<i>Inula helenium</i>	rw	1	introduit (Asie occ.)	Eur. sud-est	néophyte (1819)	archéophyte (M, cultivé dans les jardins depuis 995)	étranger (indéterminé)	naturalisé
<i>Lactuca perennis</i>	ir	2	européen méridional	Eur. Mérid.		absent	étranger (indéterminé)	naturalisé
<i>Lactuca serriola</i>	r	0	européen	Eurasiat.	archéophyte (M)*	archéophyte (M?)	étranger (indéterminé)	naturalisé
<i>Leonurus cardiaca</i>	r	0	eurasiatique	Eurasiat.	archéophyte (M)*	néophyte (introduit au Moyen Âge comme plante médicinale, naturalisé en 1597)	étranger (indéterminé)	naturalisé
<i>Lepidium sativum</i>	r	0	méditerranéen méridional	Asie sud-ouest	néophyte accidentel (1874)	archéophyte accidentel, cultivé depuis 995, ne s'est jamais naturalisé	étranger (indéterminé)	naturalisé
<i>Mellilotus officinalis</i>	r	0	eurasiatique	Eurasiat.	archéophyte (M)	néophyte (1835)	étranger (indéterminé)	naturalisé
<i>Parietaria officinalis</i>	rm	1	méditerranéen(eury)	Eur. mérid.	archéophyte*	néophyte (herbe médicinale cultivée dès 1548, naturalisée en 1966)	étranger (indéterminé)	naturalisé
<i>Silybum marianum</i>	(a)r	0	méditerranéen(eury)	Médit.	néophyte accidentel (1872)	archéophyte (M)	étranger (indéterminé)	naturalisé
<i>Asparagus officinalis</i>	rg	1	eurasiatique	Eur. centr. et mérid.	indigène	archéophyte (R?)	étranger (indéterminé) ?	naturalisé
<i>Falcaria vulgaris</i>	ar	0	eurasiatique	Origine : Médit., Asie occ.	indigène	néophyte (introduit dans les jardins en 1726, naturalisé à partir de 1858)	étranger (indéterminé) ?	accidentel
<i>Lappula squarrosa</i>	r	0	eurasiatique	Eurasiat.	archéophyte*	néophyte accidentel (cultivé dès 1683, enregistré dans la nature dès 1871)	étranger (indéterminé) ?	naturalisé
<i>Achillea millefolium</i>	gr	2	eurasiatique	Eurosib.		indigène	indigène	naturalisé

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Juive)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Aegopodium podagraria</i>	rw	2	eurasiatique septentrional	Eurosiab.	indigène	archéophyte (M)	indigène	indigène
<i>Agrimonia eupatoria</i>	rw	2	eurasiatique	Eur., Asie du sud-ouest	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Agrostis capillaris</i> (subsp. <i>capillaris</i>)	gr	2	holarctique	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Agrostis stolonifera</i>	garw	2	holarctique	Eurasiat., nord-amér.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Ajuga reptans</i>	wg(r)	2	eurasiatique	Eur., Asie occ.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Alchemilla monticola</i>	g(r)	2	orophyte alpin	Eurosiab.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Alchemilla xanthochlora</i>	gsw(r)	2	orophyte alpin	Eur.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Alliaria petiolata</i>	wr	1	eurasiatique	Eur., Asie occ.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Alopecurus pratensis</i>	g	2	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Anthriscus sylvestris</i>	gwr	2	septentrional	Eur.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Arabis glabra</i>	wr	2	circumboréal	Eurasiat., nord-amér.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	mr	2	eurasiatique méridional	Cosmop.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Arrhenatherum elatius</i> subsp. <i>elatius</i>	gr	1	européen	Eur., Asie occ.	néophyte	indigène	indigène	indigène
<i>Artemisia vulgaris</i>	r	0	eurasiatique méridional	Eurasiat.		archéophyte (?)	indigène	indigène
<i>Barbarea vulgaris</i>	sr	1	circumboréal	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Bellis perennis</i>	g(r)	2	européen	Eur.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Brachypodium pinnatum</i>	g(r)	2	eurasiatique méridional	Eurasiat.		indigène	indigène	indigène
<i>Calystegia sepium</i> subsp. <i>sepium</i>	wr	1	cosmopolite	Eurasiat. devenu cosmop.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Campanula rapunculoides</i>	awr	1	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	néophyte (cultivé depuis 1568, naturalisé vers 1708)	indigène	indigène
<i>Campanula rapunculus</i>	rgw	2	eurasiatique	Eurasiat.	néophyte accidentel	archéophyte	indigène	indigène
<i>Carduus nutans</i>	gr	1	eurasiatique	Eurasiat.		indigène	indigène	indigène
<i>Carlina vulgaris</i>	gr	1	méditerranéen(eury)-atlantique(eury)	Eur.		indigène	indigène	indigène
<i>Carum carvi</i>	gr	2	eurasiatique	Eurosiab.	indigène	archéophyte (M)	indigène	indigène
<i>Cerastium arvense</i>	(a)rg	1	holarctique	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Cerastium fontanum</i> subsp. <i>vulgare</i>	gw(a)jr	1	cosmopolite	Eurasiat. (?)	indigène	indigène	indigène	indigène

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Juive)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Chaerophyllum aureum</i>	wsr	2	orophyte méridional	Eur.	indigène	néophyte (introduit dans les jardins depuis 1570, naturalisé par endroit depuis 1900)		indigène
<i>Chaerophyllum temulum</i>	wr	2	eurasiatique	Eur.	indigène	indigène		indigène
<i>Cirsium eriophorum</i>	g(r)	1	européen	Eur.		indigène		indigène
<i>Clematis vitalba</i>	wrm	1	holarctique	Eur.	indigène	indigène		indigène
<i>Clinopodium vulgare</i> (ou subsp. vulgare)	wr	2	holarctique	Eurasiat., nord-amér.	indigène	indigène		indigène
<i>Cornus sanguinea</i>	w(r)	2	eurasiatique	Eur.	indigène	indigène		indigène
<i>Crataegus laevigata</i>			eurasiatique		indigène	indigène		indigène
<i>Crataegus monogyna</i>	w(r)	2	eurasiatique méridional	Eur., Asie occ.	indigène	indigène		indigène
<i>Cruciata laevipes</i>	gwr	2	européen méridional	Eurasiat.	indigène	indigène		indigène
<i>Cucubalus baccifer</i>	w(r)	2	eurasiatique méridional	Eurasiat.	indigène	néophyte (1570) peu naturalisé		indigène
<i>Cuscuta europaea</i>	rws	1	eurasiatique méridional	Eurasiat.	indigène	indigène		indigène
<i>Cynoglossum officinale</i>	rv	0	circumboréal	Eurasiat.	indigène	indigène		indigène
<i>Dactylis glomerata</i>	pr	1	eurasiatique méridional	Eurasiat.	indigène	indigène		indigène
<i>Daucus carota</i>	rag	2	européen	Médit. devenu subcosmop.	indigène	indigène		indigène
<i>Dipsacus fullonum</i>	rs(g)	1	européen méridional	Médit.	indigène	indigène ou étranger		indigène
<i>Dipsacus laciniatus</i>	wr	1	européen méridional	Médit. or.	indigène	néophyte (cultivé depuis 1683, naturalisé depuis 1905)		indigène
<i>Dipsacus pilosus</i>	sr	1	eurasiatique	Eur., Asie occ.	indigène	indigène		indigène
<i>Epilobium angustifolium</i>	spr	2	circumboréal	Eurasiat., nord-amér.	indigène	indigène		indigène
<i>Epilobium hirsutum</i>	ws(r)	2	européen	Eurasiat.	indigène	indigène		indigène
<i>Epilobium montanum</i>	wr	2	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	indigène		indigène
<i>Epilobium parviflorum</i>	s(r)	2	européen	Eur.	indigène	indigène		indigène
<i>Epilobium tetragonum</i>	sr	2	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	indigène		indigène
<i>Equisetum arvense</i>	ar	0	circumboréal	Eurasiat., nord-amér.	indigène	indigène		indigène
<i>Erigeron acer</i>	rg(a)	1	holarctique	eurasiat.	indigène	indigène		indigène
<i>Eryngium campestre</i>	rs	2	eurasiatique	Origine : Médit.	indigène	archéophyte		indigène
<i>Euonymus europaeus</i>	w	2	eurasiatique	-	indigène	indigène		indigène
<i>Eupatorium cannabinum</i>	sr	2	eurasiatique méridional	Eurasiat.	indigène	indigène		indigène

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Juive)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Euphorbia cyparissias</i>	gr	1	eurasiatique	Eur.	indigène	néophyte (cultivé depuis 1640, naturalisé depuis 1799)	indigène	
<i>Euphorbia flavicoma</i> subsp. <i>verrucosa</i>	gr	2	européen méridional	Eur. centr. et mérid.	absent	absent	indigène	
<i>Filipendula ulmaria</i>	gs(r)	2	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	
<i>Fragaria vesca</i>	w(r)	2	cosmopolite	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	
<i>Galeopsis tetrahit</i>	ar	0	eurasiatique tempéré	Eur.	indigène	indigène	indigène	
<i>Galium mollugo</i> subsp. <i>erectum</i>	wr	2	européen méridional	Eurosib.	indigène	indigène	indigène	
<i>Geranium lucidum</i>	m	1	méditerranéen-atlantique	Médit.	indigène	indigène	indigène	
<i>Geranium robertianum</i>	rmw	1	cosmopolite	Eurasiat., nord-amér.	indigène	indigène	indigène	
<i>Geranium sylvaticum</i>	gw(r)	2	orophyte eurasiatique	Eurosib.	indigène	indigène	indigène	
<i>Geum urbanum</i>	wr	2	européen	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	
<i>Glechoma hederacea</i>	rwg	2	eurasiatique	Eurosib.	indigène	indigène	indigène	
<i>Hedera helix</i>	wm(r)	2	eurasiatique méridional	Eur., Asie sud-ouest	indigène	indigène	indigène	
<i>Heracleum sphondylium</i>	gsr	2	européen	Eur.	indigène	indigène	indigène	
<i>Holcus lanatus</i>	g(r)	2	circumboréal	Eur.	indigène	indigène	indigène	
<i>Humulus lupulus</i>	wr	2	eurasiatique méridional	Eurasiat., nord-amér. Cosmop. comme plante cultivée	indigène	indigène (a longtemps été cultivé pour aromatiser la bière à partir d'un cultivar de Flandres introduit au XVI)	indigène	
<i>Hypericum perforatum</i>	gwr	2	cosmopolite	Eurosib. devenu subcosmop.	indigène	indigène	indigène	
<i>Inula conyza</i>	rw	2	eurasiatique	Eurasiat., nord-afr.		indigène	indigène	
<i>Juncus inflexus</i>	gsr	2	européen	Eurasiat.		indigène	indigène	
<i>Knautia arvensis</i>	gw(ar)	2	eurasiatique septentrional	Eur., Asie occ.	indigène	indigène	indigène	
<i>Lactuca saligna</i>	ar	0	méditerranéen(eury)	Médit.	indigène	indigène	indigène	
<i>Lamium maculatum</i>	rw	1	eurasiatique	Eur., Asie occ.	indigène	néophyte (introduit dans les cultures en provenance d'Italie en 1683, naturalisé dès 1730)	indigène	
<i>Lathyrus pratensis</i>	gwr	2	eurasiatique méridional	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	
<i>Leontodon autumnalis</i>	gr(a)	1	eurasiatique	-		indigène	indigène	

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Leontodon saxatilis</i> subsp. <i>saxatilis</i>	war	1	européen	Eur. occ., Médit. occ.		indigène		indigène
<i>Leucanthemum vulgare</i> subsp. <i>vulgare</i> var. <i>vulgare</i>	garw	2	eurasiatique	Eurasiat., devenu subcosmop.		indigène		indigène
<i>Linaria vulgaris</i>	nva	1	eurasiatique	Eurosib.	archéophyte*	indigène		indigène
<i>Lolium perenne</i>	gr(a)	2	circumboréal	Eurasiat.		indigène		indigène
<i>Lotus corniculatus</i>	gr	2	eurasiatique méridional	Eurosib.	indigène	indigène		indigène
<i>Malva alcea</i>	ts	0	européen	Eur. mérid.	indigène	néophyte (jardins depuis 1597, naturalisé depuis le XIX ^e siècle)		indigène
<i>Malva moschata</i>	r	0	européen	Eur. mérid.	indigène	indigène		indigène
<i>Mentha longifolia</i> (subsp. <i>longifolia</i>)	gs(r)	2	européen tempéré	Eurasiat.	indigène	des hybrides mais pas l'espèce seule		indigène
<i>Ononis spinosa</i>	grp	1	européen	Eur. occ.	indigène	indigène		indigène
<i>Origanum vulgare</i>	wr	2	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	indigène		indigène
<i>Parietaria judaica</i>	mr	1	méditerranéen(eury)-atlantique(eury)	Eur. occ., Médit.	néophyte accidentel	indigène		indigène
<i>Physalis alkekengi</i>	w(r)	2	eurasiatique	Eurasiat.	archéophyte	néophyte (introduit vers 1548, naturalisé vers 1650)		indigène
<i>Picris hieracioides</i>	ar	0	eurasiatique	Eurasiat.		indigène		indigène
<i>Plantago lanceolata</i>	gr	2	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	indigène		indigène
<i>Plantago major</i>	rg	2	eurasiatique	Origine : eurosib.	indigène	indigène		indigène
<i>Plantago media</i>	gr	2	eurasiatique tempéré	Eurosib.	indigène	indigène		indigène
<i>Poa annua</i>	gra	2	cosmopolite	Cosmop.		indigène		indigène
<i>Poa compressa</i>	rm(g)	1	holarctique	Eurasiat.		indigène		indigène
<i>Poa pratensis</i>	g(r)	2	holarctique	Eurasiat., nord-amér.		indigène		indigène
<i>Poa trivialis</i>	gw(r)	2	holarctique	Eurasiat., nord-amér.		indigène		indigène
<i>Potentilla anserina</i>	r(g)	1	holarctique	Cosmop.		indigène		indigène
<i>Potentilla reptans</i>	(a)r	0	eurasiatique	Eurasiat.		indigène		indigène
<i>Prunella vulgaris</i>	gwr	2	cosmopolite	Eurasiat.		indigène		indigène
<i>Prunus spinosa</i>	w(r)	2	eurasiatique	Eur., Asie occ.		indigène		indigène
<i>Pulicaria dysenterica</i>	sr	2	européen méridional	Médit.		indigène		indigène
<i>Ranunculus bulbosus</i>	gv(r)	2	holarctique	Eur.		indigène		indigène
<i>Ranunculus repens</i>	ar(gw)	1	holarctique	Eurasiat.		indigène		indigène
<i>Rosa canina</i>	w(r)	2	eurasiatique tempéré	Eurasiat.		indigène		indigène
<i>Rubus caesius</i>	w(r)	2	eurasiatique	Eur., Asie occ.		indigène		indigène
<i>Rumex conglomeratus</i>	rs	1	eurasiatique tempéré	Eurasiat.		indigène		indigène

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Juive)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Rumex crispus</i>	rg(a)	1	cosmopolite	Origine : Eurasiat. ?	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Rumex obtusifolius</i>	gr	2	holarctique	Eur.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Rumex pulcher</i>	r	0	méditerranéen(eury)-atlantique(eury)	Eur. occ., Médit.	absent	indigène	indigène	indigène
<i>Rumex sanguineus</i>	w(r)	2	eurasiatique	Eur., Asie sud-ouest	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Sambucus ebulus</i>	wr	1	eurasiatique méridional	Eur., Asie occ.	archéophyte*	archéophyte (R?)	indigène	indigène
<i>Sambucus nigra</i>	w	2	eurasiatique méridional	Eur.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Sanguisorba minor</i> subsp. <i>minor</i> var. <i>minor</i>	g(r)	2	eurasiatique méridional	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Scrophularia nodosa</i>	ws(r)	2	circumboréal	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Securigera varia</i>	wr	1	européen méridional	Eur., Asie occ.	indigène	néophyte (jardins en 1597, naturalisé en 1843)	indigène	indigène
<i>Senecio erucifolius</i>	gr	2	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Senecio jacobaea</i> (subsp. <i>jacobaea</i>)	gr	2	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Senecio viscosus</i>	r	1	européen	Eur.	indigène	néophyte (1660)	indigène	indigène
<i>Silene dioica</i> var. <i>dioica</i>	wr	1	atlantique(eury)	Eurosib.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Silene vulgaris</i> subsp. <i>vulgaris</i>	gr	1	cosmopolite	Eur. centr. (?)	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Solanum dulcamara</i>	swr	2	eurasiatique méridional	Eurosib.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Stachys germanica</i>	rw	0	européen méridional	Eur. mérid.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Stachys recta</i>	r (g)+ rochers	2	européen méridional	Eur. mérid., Asie occ.	indigène	néophyte (introduit dans les cultures en 1683, naturalisé depuis le début du XX ^e)	indigène	indigène
<i>Stachys sylvatica</i>	w	2	eurasiatique septentrional	Eurosib.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Stellaria graminea</i>	gw	2	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Symphytum officinale</i>	gsr	1	européen	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Taraxacum</i> agg.	agr	1	eurasiatique septentrional	Cosmop.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Torilis japonica</i>	rw	1	eurasiatique	Eur.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Tragoogon pratensis</i>	g(r)	2	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Trifolium campestre</i>	gra	2	cosmopolite	Origine : Médit.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Trifolium fragiferum</i>	gr	2	méditerranéen-atlantique	Médit.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Trifolium pratense</i>	gr	2	eurasiatique	Eurosib.	indigène	indigène	indigène	indigène

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Juive)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Trifolium repens</i>	gr	2	eurasiatique	Eurosb.	indigène	indigène	indigène	
<i>Tussilago farfara</i>	r	0	eurasiatique	Eurasiat.		indigène	indigène	
<i>Urtica dioica</i>	rw	2	cosmopolite	Origine inconnue. Subcosmop.	indigène	indigène	indigène	
<i>Verbascum blattaria</i>	rw	1	européen méridional	Eurasiat.	indigène	néophyte (cultivé dès 1596, naturalisé dès 1629)	indigène	
<i>Verbascum densiflorum</i>	r(s)	0	européen méridional	Eur., Asie occ.	indigène	néophyte (cultivé dès 1825, très peu naturalisé)	indigène	
<i>Verbascum lychnitis</i>	r	1	eurasiatique septentrional	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	
<i>Verbascum nigrum</i>	r	0	eurasiatique	Eurosb.	indigène	indigène	indigène	
<i>Verbascum thapsus</i> subsp. <i>thapsus</i>	r	0	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	
<i>Veronica chamaedrys</i>	wgr	2	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	
<i>Veronica officinalis</i>	wg(r)	2	circumboréal	Eurosb., nord-amér.	indigène	indigène	indigène	
<i>Veronica serpyllifolia</i>	arw	2	circumboréal	Eurosb. Devenu subcosmop.	indigène	indigène	indigène	
<i>Vicia cracca</i>	wag(r)	2	européen	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	
<i>Vicia sepium</i>	w(r)	2	européen	Eurosb.	indigène	indigène	indigène	
<i>Viola hirta</i>	w(r)	2	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène ?	
<i>Arctium minus</i>	r	0	européen	Eur.	archéophyte (M)	indigène	indigène ?	
<i>Bryonia dioica</i>	wrm	1	européen méridional	Médit. occ et Eur. occ.	archéophyte	indigène	indigène ?	
<i>Carduus crispus</i>	r(gw)	1	eurasiatique	Eurosb.	archéophyte (N)*	indigène	indigène ?	
<i>Cirsium arvense</i>	ar(w)	0	eurasiatique	Eurasiat.	archéophyte (P)	indigène	indigène ?	
<i>Cirsium vulgare</i> subsp. <i>vulgare</i>	r(w)	0	eurasiatique	Eurasiat.	archéophyte (M)	indigène	indigène ?	
<i>Crepis biennis</i>	gwr	2	européen	Eur.	archéophyte*	indigène	indigène ?	
<i>Euphorbia stricta</i>	wr	1	européen méridional	Eur., Asie occ.	indigène	indigène ou étrangère	indigène ?	
<i>Lactuca virosa</i>	r	1	méditerranéen-atlantique	Médit.	néophyte accidentel (1872)	indigène	indigène ?	
<i>Lapsana communis</i>	arw	1	eurasiatique septentrional	Eurasiat.	archéophyte (N)*	indigène	indigène ?	
<i>Medicago lupulina</i>	gr(a)	2	eurasiatique méridional	Eurasie, Afrique du Nord	archéophyte	indigène	indigène ?	
<i>Melilotus altissimus</i>	swr	2	eurasiatique	Eurasiat.	indigène	archéophyte	indigène ?	
<i>Pastinaca sativa</i>	(a)r(g)	0	eurasiatique septentrional	Eurosb. Devenu subcosmop.	archéophyte*	indigène	indigène ?	
<i>Saponaria officinalis</i>	ts	1	cosmopolite	Eur., Asie occ.	archéophyte (P)*	archéophyte	indigène ?	
<i>Silene latifolia</i> [subsp. <i>alba</i>]	arw	1	européen tempéré	Eurasiat.	archéophyte (N)*	archéophyte (B)	indigène ?	

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Juive)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Sonchus arvensis</i>	ar(w)	0	cosmopolite	Eur.	archéophyte (M)*	indigène	indigène ?	
<i>Tanacetum vulgare</i>	rv	0	eurasiatique	Eurasiat.	archéophyte	indigène (mais une grande partie des populations proviennent de spécimens cultivés dans les jardins médiévaux et naturalisés depuis)	indigène ?	
<i>Verbascum pulverulentum</i>	r(g)	0	européen méridional	Eur. mérid.	absent	indigène ou étrangère	indigène ?	
<i>Amaranthus caudatus</i>	r	0	subtropical	Origine : Inde or. et Afrique trop.	néophyte (1838)	néophyte accidentel (introduit comme plante cultivée en 1596)	néophyte	naturalisé
<i>Amaranthus retroflexus</i>	(a)r	0	cosmopolite	Origine : nord-amér. (?)	néophyte (1818)	néophyte (vers 1800)	néophyte	naturalisé
<i>Artemisia verlotiorum</i>			introduit (Asie orient.)	Origine : Asie or.	néophyte (1947)	néophyte (1908)	néophyte	naturalisé
<i>Borago officinalis</i>	r	0	européen méridional	Origine : Médit., Asie occ.	néophyte accidentel (1809)	néophyte accidentel (dans les jardins depuis 1200, rarement naturalisé)	néophyte	naturalisé
<i>Buddleja davidii</i>	ts	1	introduit (Himalaya)	Origine : Chine	néophyte accidentel (2000)	néophyte (1890, naturalisé dès 1920)	néophyte	naturalisé
<i>Bunias orientalis</i>	ar	0	européen oriental	Eur. or., Asie occ.	néophyte (1856) [peut-être un archéophyte (M)]	néophyte (cultivé, naturalisé 1739)	néophyte	naturalisé
<i>Capsella rubella</i>	ar	0	méditerranéen(eury)	Origine : Médit.	absent (n'a probablement jamais poussé dans le territoire)	néophyte 1928 (introduit avec les impuretés des graines)	néophyte	naturalisé
<i>Datura stramonium</i>	r(a)	0	cosmopolite	Origine : Amérique centrale	néophyte (1809)	néophyte (cultivé depuis 1597, naturalisé depuis 1777)	néophyte	naturalisé
<i>Diploxix muralis</i> (subsp <i>muralis</i>)	r	0	européen méridional	Origine : Médit.	archéophyte*	néophyte (1778)	néophyte	accidentel
<i>Echinops sphaerocephalus</i>	r	0	méditerranéen(eury)	Eurasiat.	néophyte (1871)	néophyte (cultivé depuis 1596, naturalisé depuis 1908)	néophyte	accidentel
<i>Eragrostis minor</i>	r	0	circumboréal	Médit. Devenu subcosmop.	archéophyte*	accidentel (introduit dans les cultures en 1776, dans la nature en 1898)	néophyte	naturalisé

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Juive)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Erigeron annuus</i> subsp. <i>annuus</i>	arw	1	introduit (Amér. du nord)	Origine : nord-amér.	néophyte (1884)	néophyte (introduit dans les jardins depuis 1816, naturalisée depuis 1902)	néophyte	naturalisé
<i>Erucastrum gallicum</i>	ars	1	européen méridional	Eur. centr.	néophyte (1867)	néophyte (1863)	néophyte	naturalisé
<i>Galega officinalis</i>	r(s)	0	européen central	Médit. or.	néophyte (1819)	néophyte (introduit dans les cultures en 1568, naturalisé en 1640)	néophyte	naturalisé
<i>Galinsoga quadriradiata</i>	(a)r	0	introduit (Amér. du sud)	Origine : sud et centre amér., devenu subcosmop.	néophyte (1901)	néophyte (1909)	néophyte	naturalisé
<i>Hesperis matronalis</i>	wsr	1	eurasiatique	Eur. sud-est, Asie occ.	néophyte (1817)	néophyte (cultivé depuis 1375, naturalisé depuis 1805)	néophyte	naturalisé
<i>Juncus tenuis</i>	wr	2	cosmopolite	Origine : nord-amér.	néophyte (1851)	néophyte (1790, mais ne s'étend qu' au XIX ^e siècle)	néophyte	naturalisé
<i>Lepidium draba</i>	r	0	méditerranéen(eury)	Médit.	archéophyte (M)	néophyte (1802)	néophyte	naturalisé
<i>Lepidium graminifolium</i>	r	0	méditerranéen	Médit.	absent	néophyte (cultivé depuis 1683, naturalisée depuis 1857)	néophyte	accidentel
<i>Linaria repens</i> var. <i>repens</i>	r	1	atlantique(eury)	Eur. occ.	néophyte accidentel (1934)	archéophyte (car arrivé avant 1700!)	néophyte	naturalisé
<i>Matricaria discoidea</i>	r	0	cosmopolite	Origine : Asie or., devenu subcosmop.	néophyte (1851)	néophyte (1781, la colonisation la plus rapide du XX ^e siècle !)	néophyte	naturalisé
<i>Melilotus albus</i>	rs	1	eurasiatique	Eurasiat.	archéophyte	néophyte (1822)	néophyte	naturalisé
<i>Melissa officinalis</i>	r	0	méditerranéen oriental	Médit. or.	néophyte accidentel (1872)	néophyte (cultivé dans les jardins depuis 995, se naturalise peu depuis 1763)	néophyte	naturalisé
<i>Mentha spicata</i>	sr	1	européen	origine : Eur. mérid.	néophyte (1818)	archéophyte (M avant 1700)	néophyte	naturalisé
<i>Oenothera biennis</i>	rs	0	introduit (Amér. du nord)	Origine : Amérique du Nord	néophyte (1831)	néophyte (cultivé depuis 1629, naturalisé en 1650)	néophyte	naturalisé
<i>Oenothera glazioviana</i>	rs	0	européen	Eurasiat. (espèce issue probablement en Europe de plantes d'origine américaine)	néophyte (1890)	néophyte (cultivé depuis 1858, naturalisé en 1866)	néophyte	naturalisé
<i>Oxalis corniculata</i>	rm	0	méditerranéen	Origine : Eurasie	néophyte (1852)	néophyte (cultivé dès 1656, naturalisé en 1770)	néophyte	naturalisé
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	rw	1	introduit (Amér. du nord)	Origine : Amérique du Nord	néophyte	néophyte (cultivé 1629, naturalisé 1927)	néophyte	naturalisé

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Juive)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Picris echinoides</i>	ar	0	méditerranéen(eury)	Médit.	néophyte accidentel (1861)	archéophyte (R)	néophyte	naturalisé
<i>Reynoutria japonica</i>	rsw	1	introduit (Asie orient.)	Origine : Asie or.	néophyte (1892)	néophyte (1825 dans les jardins, 1886 naturalisé)	néophyte	naturalisé
<i>Rumex longifolius</i>	r	0	holarctique	Eurosib.	néophyte (1961)	indigène	néophyte	naturalisé
<i>Rumex patientia</i>			européen oriental	Médit. or.	néophyte (1861)	néophyte (1753 introduit par la culture comme légume, naturalisé depuis 1871)	néophyte	naturalisé
<i>Salvia verticillata</i>	r(g)	0	européen méridional	Médit. or.	indigène	néophyte (introduit dans les cultures en 1594, naturalisé dès 1857)	néophyte	naturalisé
<i>Solidago canadensis</i>	r	0	introduit (Amér. du nord)	Origine : Amérique du Nord	néophyte (1838)	néophyte (introduit dans les cultures en 1648, naturalisé en 1888)	néophyte	naturalisé
<i>Syringa vulgaris</i>	r	0	européen méridional	Origine : Eur. sud-est	néophyte (1809)	néophyte (cultivé dès 1597, naturalisé dès 1879)	néophyte	naturalisé
<i>Veronica persica</i>	ar	0	cosmopolite	Asie occ., devenu subcosmop.	néophyte (1809)	néophyte (1826)	néophyte	naturalisé
<i>Xanthium spinosum</i>			cosmopolite	Origine : sud-amér., devenu subcosmop.	néophyte (1872)*	néophyte (1713, naturalisé dès 1846)	néophyte	accidentel
<i>Amaranthus graecizans silvestris</i>	r	0	européen méridional	Origine : Médit ?	archéophyte accidentel	néophyte accidentel (introduit comme plante cultivée en 1723)	néophyte ?	accidentel / disparu
<i>Consolida ajacis</i>	r	0	méditerranéen-atlantique	Eur. mérid., Asie du sud-ouest	néophyte (1880)	néophyte (1650)	néophyte ?	naturalisé
<i>Euphorbia esula</i>	gws(r)	2	eurasiatique	-	indigène	néophyte (cultivé depuis 1570, naturalisé depuis 1805)	néophyte ?	naturalisé
<i>Geranium pyrenaicum</i>	rw(g)	1	eurasiatique méridional	Origine : Médit.	néophyte (1819)	néophyte (jamais vu avant 1762)	néophyte ?	naturalisé
<i>Medicago arabica</i>	arg	2	eurasiatique méridional	Médit.	néophyte accidentel (1936)	indigène	néophyte ?	naturalisé
<i>Poa supina</i>	r	1	orophyte occidentale	Eurasiat.		absent	néophyte ?	naturalisé

Annexe 4c

Identification des plantes indigènes et étrangères (archéophytes et néophytes) communes aux lieux cultivés et rudéraux

(1) Habitats usuels. (2) Présence dans la végétation semi-naturelle ou naturelle. (8) Degré d'implantation des espèces étrangères.
(Des détails supplémentaires sont donnés en notes à la fin des tableaux)

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Juive)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Capella bursa-pastoris</i>	ar	0	cosmopolite	Origine : Médit. devenu cosmop.	archéophyte (N)*	archéophyte (N?)	archéophyte	naturalisé
<i>Euphorbia exigua</i>	ar	0	européen méridional	Origine : Médit., Asie occ. Eurasiat.	archéophyte (I)*	archéophyte (M)	archéophyte	naturalisé
<i>Euphorbia helioscopia</i>	ar	0	cosmopolite		archéophyte (B)*	archéophyte (B mais suspect)	archéophyte	naturalisé
<i>Euphorbia pepulus</i>	ar	0	cosmopolite	Origine : Médit., Asie occ. Cosmopolite	archéophyte (M)*	archéophyte (I?)	archéophyte	naturalisé
<i>Fallopia convolvulus</i> var. <i>convolvulus</i>	ar	0	eurasiatique septentrional		archéophyte (N)*	archéophyte (N)	archéophyte	naturalisé
<i>Geranium dissectum</i>	arw	0	eurasiatique	Origine : Médit.	archéophyte (N)*	archéophyte (R)	archéophyte	naturalisé
<i>Lamium purpureum</i>	ar	0	eurasiatique	Eur., Asie occ.	archéophyte (N)*	archéophyte (R probable)	archéophyte	naturalisé
<i>Lepidium campestre</i>	ar	0	européen	Eur.	archéophyte (R)*	archéophyte	archéophyte	naturalisé
<i>Matricaria perforata</i>	ar	0	cosmopolite	Origine : Eur.nord-ouest, devenu subcosmop.	archéophyte (M)	archéophyte (B)	archéophyte	naturalisé
<i>Mercurialis annua</i>	ar	0	européen	Médit., Asie occ.	archéophyte (B)*	archéophyte (M?)	archéophyte	naturalisé
<i>Myosotis arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i>	ar	0	circumboréal	Eur.	archéophyte (B)*	archéophyte (R?)	archéophyte	naturalisé
<i>Papaver dubium</i>	ar	0	eurasiatique méridional	origine : Médit.	archéophyte (M)*	archéophyte (R)	archéophyte	naturalisé
<i>Papaver rhoeas</i>	ar	0	européen	origine : Médit.	archéophyte (N)*	archéophyte (I)	archéophyte	naturalisé
<i>Portulaca oleracea</i>	ar	0	cosmopolite	Eur. or., devenu subcomop.	archéophyte (R)*	archéophyte (M)/néophyte (présent avant 1500 mais jamais naturalisé)	archéophyte	naturalisé
<i>Solanum nigrum</i>	ar	0	cosmopolite	Eurasiat.	archéophyte (N)*	indigène ou étrangère	archéophyte	naturalisé
<i>Aethusa cynapium</i>	ar	0	eurasiatique septentrional	Eur.	archéophyte (N)*	indigène ou étrangère. La subsp. <i>agrestis</i> est sûrement une archéophyte	archéophyte ?	naturalisé
<i>Atriplex patula</i>	ar	0	circumboréal	Eurasiat.	archéophyte (P)*	indigène	archéophyte ?	naturalisé
<i>Chenopodium hybridum</i>	ar	0	holarctique	Eurasiat.	indigène	archéophyte (R)	archéophyte ?	naturalisé
<i>Chenopodium polyspermum</i>	ar	0	eurasiatique	Eurasiat.	archéophyte (N)*	archéophyte (N possible)	archéophyte ?	naturalisé
<i>Euphorbia platyphyllos</i>	ar	0	européen méridional	Origine : Eur. mérid.	indigène	archéophyte (I suspect)	archéophyte ?	naturalisé

espèces	(1)	(2)	(3) Chorologie ou origine (Julve)	(4) Chorologie ou origine (Flora Helvetica)	(5) Statut en République Tchèque	(6) Statut en Grande-Bretagne	(7) Statut en Franche-Comté	(8)
<i>Polygonum aviculare</i>	ar	0	cosmopolite	Cosmop.	archéophyte* [pollen trouvé au mésolithique, peut-être 1 des subsp. serait indigène]	archéophyte (pour la subsp. <i>depressum</i> , B)	archéophyte ?	naturalisé
<i>Senecio vulgaris</i>	ra	0	cosmopolite	Eur. mérid., devenu subcosmop.	archéophyte*	indigène	archéophyte ?	naturalisé
<i>Sonchus asper</i>	ar	0	cosmopolite	Médit., devenu subcosmop.	archéophyte (M)	indigène	archéophyte ?	naturalisé
<i>Sonchus oleraceus</i>	ar	0	cosmopolite	Médit., devenu subcosmop.	archéophyte*	indigène	archéophyte ?	naturalisé
<i>Veronica arvensis</i>	a(g)r	0	eurasiatique méridional	Médit., devenu subcosmop.	archéophyte*	indigène	archéophyte ?	naturalisé
<i>Crepis pulchra</i>	r(a)	0	méditerranéen(eury)	Médit.		absent	étranger	accidentel
<i>Veronica polita</i>	a	0	européen	Eur. mérid. et or.	archéophyte (M)*	néophyte (1777)	étranger (indéterminé)	naturalisé
<i>Geranium rotundifolium</i>	rm(a)	0	européen méridional	Origine : Médit.	néophyte accidentel (1851)	indigène	étranger (indéterminé) ?	naturalisé
<i>Lamium hybridum</i>	ar	0	européen	européen	néophyte accidentel (1946)	archéophyte	étranger (indéterminé) ?	naturalisé
<i>Atriplex prostrata</i>	ar	0	circumboréal	Origine : Asie (?)	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Chenopodium album</i>	ar	0	cosmopolite	Cosmopolite	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Elytrigia repens</i> subsp. <i>repens</i>	arg	1	holarctique	Eurasiat.		indigène	indigène	indigène
<i>Gallium aparine</i>	arw	1	eurasiatique méridional	Eurasiat.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Polygonum persicaria</i>	ars	2	cosmopolite	Cosmop.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Rumex acetosella</i>	pr(a)	1	cosmopolite	Eurosib., nord-amér.	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Spargularia rubra</i>	ar	0	eurasiatique	Eurasie (?)	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Stellaria media</i>	arm	0	cosmopolite	Origine : Médit ?	indigène	indigène	indigène	indigène
<i>Convolvulus arvensis</i>	ar	0	cosmopolite	Origine : Eur. mérid., Asie occ. ?	archéophyte (N)*	indigène	indigène ?	indigène ?
<i>Crepis capillaris</i>	ar	0	européen	Eur.	archéophyte	indigène	indigène ?	indigène ?
<i>Lathyrus hirsutus</i>	a(r)	0	eurasiatique méridional	Eur. mérid., Asie	indigène	néophyte accidentel (1666)	indigène ?	indigène ?
<i>Conyza canadensis</i>	ra	0	cosmopolite	Origine : nord-amér.	néophyte (1750)	néophyte (1690)	néophyte	naturalisé

Notes :

Les espèces sont classées par selon le statut qui leur a été attribué, puis par ordre alphabétique.

- (1) Les habitats usuels des populations de chaque espèces sont notés de la façon suivante : a = lieux cultivés ; g = prairies, pâtures ; i = falaises, escarpements, m = murs ; p = plante pionnière de basse altitude ; r = lieux rudéraux ; s = berges de ruisseaux et rivières ; v = bas-côtés non perturbés ; w = haies, buissons et bois. Les habitats sont indiqués par ordre d'importance décroissant. Les habitats possibles mais non usuels sont indiqués entre parenthèses.
- (2) La présence des espèces dans la végétation semi-naturelle ou naturelle est estimée par une échelle de 3 valeurs : 0 = les populations sont hypothétiquement absentes de la végétation naturelle ou semi-naturelle. 1 = une petite partie des populations croissent dans la végétation semi-naturelle ou naturelle, mais la majorité (>80%) reste dans les milieux anthropisés. 2 = les populations sont présentes à la fois dans la végétation naturelle et semi-naturelle et dans les lieux anthropisés.
- Les points (1) et (2) ont été estimés à partir de nombreuses sources dont : Aeschmann & Burdet (1989), Delarze *et alii* (1998), Julve (1998b), Lauber & Wagner (2000), Prost (2000), Bournérias *et alii* (2001), Royer *et alii* (2006) et à partir de nos propres observations de terrain.
- (3) Ces données chorologiques suivent une nomenclature en partie originale réalisée par Philippe Julve (1998a) qui propose là un travail de compilation et d'harmonisation de nombreuses données pour la flore de France.
- (4) Ces données chorologiques sont tirées de la Flora Helvetica (Lauber & Wagner, 2000), les abréviations sont celles des auteurs.
- (5) Les statuts des différentes espèces en République-Tchèque sont tirés de l'étude sur la flore étrangère de Pyšek *et alii* (2002) et de la flore de la République Tchèque (Hejny & Slavík, 1988, 1990, 1992 et Slavík (dir.), 1995, 1997, 2000). Si la période d'introduction est connue, elle est indiquée entre parenthèses. N = période Néolithique/Aénéolithique (5300–2200 av. J.-C.), B = Âge du Bronze (2200–750 av. J.-C.), I = Âge du Fer (750 av. J.-C.–0), R = période romaine et "Migration period" (0–550 ap. J.-C.), P = temps préhistoriques (5300 av. J.-C.–550 ap. J.-C.), M = période médiévale (550–1500 ap. J.-C.). Pour les néophytes la date d'introduction supposée est indiquée entre parenthèses.
- (6) Les statuts des différentes espèces en Grande-Bretagne sont tirés de l'étude sur les archéophytes de Preston *et alii* (2004) et de l'atlas de la flore des îles britanniques de Preston *et alii* (2002) . Si la période d'introduction est connue, elle est indiquée entre parenthèses. N = période Néolithique (4050–2550 av. J.-C.), B = Âge du Bronze (2550–850/750 av. J.-C.), I = Âge du Fer (850/750 av. J.-C.–43 ap. J.-C.), R = période romaine (43–410 ap. J.-C.), M = "Dark Ages" et période médiévale (410–1500 ap. J.-C.). Pour les néophytes la date d'introduction supposée est indiquée entre parenthèses.
- (7) Les statuts déterminés pour la région sont indiqués ici. Ils suivent la nomenclature expliquée dans le texte, soit : indigène, archéophyte, néophyte et étranger (indéterminé). Les espèces dont le statut reste incertain sont assorties d'un "?".
- (8) Le degré d'implantation des espèces étrangères a été estimé à partir des données collectées dans les flores anciennes (cf. annexe 5). Soit les populations sont naturalisées, soit elles restent accidentelles (cf. Chapitre 1, II. 1. pour la définition des termes).

ANNEXE 5

Annexe 5a : Les enregistrements paléobotaniques existant pour les **archéophytes** des **milieux cultivés et rudéraux** en Franche-Comté et ses marges.

Annexe 5b : Les enregistrements paléobotaniques existant pour les espèces **indigènes** des **milieux cultivés et rudéraux** en Franche-Comté et ses marges.

Annexe 5a

Les enregistrements paléobotaniques des archéophytes en Franche-Comté et ses marges

(Pour plus de détails voir les notes à la fin du tableau)

(1)	espèces	N	B	F	R	M	Références	Commentaires
C	<i>Adonis aestivalis</i>		Rep. Tch.	2 (cf.)			sites Côte-d'Or, Hattstatt	(3) <i>A. aestivalis</i> et <i>A. flammæa</i> sont très difficile à séparer
C	<i>Adonis annua</i> subsp. <i>annua</i>			G.-B.				
C	<i>Adonis flammæa</i>							(3) <i>A. aestivalis</i> et <i>A. flammæa</i> sont très difficile à séparer
C	<i>Agrostemma githago</i>	1	1	1 + 7	12	1 + 5	Suisse / Hauteville-Champvevres / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or, Fossé des Pandours, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Langres, Hattstatt / Ilôt Vignier, Mulhouse, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny	
C	<i>Ajuga chamaepitys</i>		2		1		Hauteville-Champvevres, Chindrieux / sites Côte-d'Or	
C	<i>Alopecurus myosuroides</i>							(1, 3)
C	<i>Anagallis arvensis</i>	Rep. Tch.	2 + 1 (cf.)	1 + 4	3	4	Hauteville-Champvevres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or, Fossé des Pandours, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, Paladru, Preny	
C	<i>Anagallis foemina</i>							sous-espèce d' <i>Anagallis arvensis</i> sûrement impossible à distinguer de l'espèce
C	<i>Anchusa arvensis</i>		Rep. Tch. + G.-B.					
C	<i>Anthemis arvensis</i>			2	2	1	Hattstatt, Fossé des Pandours / Langres, sites du nord de la France / Preny	
C	<i>Anthemis cotula</i>			1	2	1 + 2	sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / Ilôt Vignier, Paladru, Preny	devient plus fréquent dans les sites du Moyen Âge
C	<i>Apera spica-venti</i>	1					Chalain 3, niveau VIII	
C	<i>Asperula arvensis</i>	Rep. Tch.						difficile à distinguer de <i>Galium</i> sp. (nécessite une très bonne conservation des graines)

(1)	espèces	N	B	F	R	M	Références	Commentaires
C	<i>Avena fatua</i>		1 (cf.)	7	3		Hauterive-Champreveyres / sites du nord de la France, Hattstatt / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France	
C	<i>Bromus arvensis</i> (subsp. <i>arvensis</i>)		2 (cf.)	1 (cf.) + 2	2	1	sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, Hattstatt, sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, Langres / Mulhouse	(3)
C	<i>Bromus commutatus</i> subsp. <i>commutatus</i>							
C	<i>Bromus secalinus</i>		2 + 2 + 2 (cf.)	4 (cf.) + 15	8	1 + 1 (cf.) + 1	Hauterive-Champreveyres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Roche Noire, Hattstatt, Fossé des Pandours / sites Côte-d'Or, Langres, sites du nord de la France / Ilôt Vignier, Mulhouse, Paladru	(3)
C	<i>Bupleurum rotundifolium</i>		1 (cf.)	1 (cf.)		4	Verginy / sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, Mulhouse, Preny	
C	<i>Camelina alyssum</i> subsp. <i>alyssum</i>							(3)
C	<i>Camelina sativa</i>	1	2 + 2	1 + 2 + 1 (cf.)			La Motte-aux-Magnins, niveau V / Hauterive-Champreveyres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or	
C	<i>Caucalis platycarpus</i>		1			1	Hauterive-Champreveyres / Preny	
C	<i>Centaurea cyanus</i>		1		2	4	Grozon / sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, Paladru, Preny	peut-être difficile à déterminer dans les ensembles carbonisés (confusion possible avec <i>Centaurea jacea</i>)
C	<i>Chaenorrhinum minus</i> (subsp. <i>minus</i>)		1	G.-B.			Hauterive-Champreveyres	
C	<i>Consolida regalis</i> subsp. <i>regalis</i>							
C	<i>Digitaria sanguinalis</i>					1	Ilôt Vignier	
C	<i>Echinochloa crus-galli</i> subsp. <i>crus-galli</i>	Rep. Tch.	2 + 2	2 + 8			Hauterive-Champreveyres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, Chargéy-les-Gray, sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Roche Noire, Hattstatt, Fossé des Pandours	
C	<i>Erodium cicutarium</i>							
C	<i>Euphorbia platyphyllos</i>		Allemagne	G.-B.				
C	<i>Fumaria officinalis</i>	Rep. Tch. + G.-B.		1	1		Hattstatt / Langres	(2)
C	<i>Fumaria vaillantii</i>			Rep. Tch.				(3)

(1)	espèces	N	B	F	R	M	Références	Commentaires
C	<i>Gagea villosa</i>							espèce de petite taille à floraison précoce. Ces deux caractères sont sûrement à l'origine de son absence des assemblages carpologiques
C	<i>Galium spurium</i>	Rep. Tch.	1 + 2	1 + 12	4	2	Hauterive-Champvevres, sites Côte-d'Or / Chargey-les-Gray, sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Roche Noire, Hattstatt, Fossé des Pandours / Mont Beauvray, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, Preny	
C	<i>Galium tricomutum</i>					1 (cf.)	Paladru	(3)
C	<i>Glebionis segetum</i>		G.-B. Rep. Tch.		1	1	Langres / Paladru	
C	<i>Heliotropium europaeum</i>							
C	<i>Kickxia elatine</i> subsp. <i>elatine</i>							
C	<i>Kickxia spuria</i> subsp. <i>spuria</i>							
C	<i>Lamium amplexicaule</i>		1				Hauterive-Champvevres	(3)
C	<i>Lathyrus aphaca</i>			Rep. Tch.	G.-B.			(3)
C	<i>Lathyrus nissolia</i>							(3)
C	<i>Legousia hybrida</i>							(3)
C	<i>Legousia speculum-veneris</i>							(3)
C	<i>Lithospermum arvense</i>	Rep. Tch.	G.-B.	3	5	1	Preny	
C	<i>Lolium remotum</i>					1	sites du nord de la France / sites du nord de la France / Mulhouse	(3)
C	<i>Lolium temulentum</i>		Rep. Tch.	1 (cf.)	1	1 + 1 + 1 (cf.)	Roche Noire dans les palafittes suisses (? Ruas...) / sites Côte-d'Or / Ilôt Vignier, Mulhouse, Paladru	(3)
C	<i>Matricaria recutita</i>					G.-B. 1	Ilôt Vignier	
C	<i>Melampyrum arvense</i>						sites Côte-d'Or	
C	<i>Misopates orontium</i>			1				
C	<i>Neslia paniculata</i>							
C	<i>Nigella arvensis</i>				Rep. Tch. 3			
C	<i>Orlaya grandiflora</i>			1	1	1	Fossé des Pandours / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / Preny	généralement présent à partir de l'âge du Bronze/Fer
C	<i>Papaver argemone</i>	1	2	4	1	1	Suisse / Hauterive-Champvevres, Chindrieux / Hattstatt, sites du nord de la France, Fossé des Pandours / sites Côte-d'Or / Preny	
C	<i>Polycnemum arvense</i>						sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or	
C	<i>Polycnemum majus</i>							
C	<i>Ranunculus arvensis</i>				1	1		

(1)	espèces	N	B	F	R	M	Références	Commentaires
C	<i>Raphanus raphanistrum</i>	Rep. Tch.	G.-B.	1	1	1	sites du nord de la France / sites du nord de la France / Preny	
C	<i>Sagina apetala</i> subsp. <i>apetala</i>							(3)
C	<i>Scandix pecten-veneris</i>	Rep. Tch.	2	1 + 5	G.-B. 1	1 + 1	Hauterive-Champvevres, Chindrieux / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Hattstatt, Fossé des Pandours / Langres / Ilôt Vignier, Paladru	
C	<i>Scleranthus annuus</i>							
C	<i>Setaria pumila</i>	Rep. Tch.	1			1 + 2	Chindrieux / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru	
C	<i>Setaria verticillata</i>		2	1 (cf.) + 3 (cf.)	2 (cf.)	1 (cf.) + 1 (cf.)	Hauterive-Champvevres, Chindrieux / Alle Noir Bois, Roche Noire, Hattstatt, Fossé des Pandours / sites Côte-d'Or / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or	
C	<i>Setaria viridis</i>	Rep. Tch.	2	1 (cf.) + 3 (cf.)	2 (cf.)	1 (cf.) + 1 (cf.) + 1	Hauterive-Champvevres, Chindrieux / Alle Noir Bois, Roche Noire, Hattstatt, Fossé des Pandours / sites Côte-d'Or / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru	
C	<i>Sherardia arvensis</i>		1	1 + 2			Chindrieux / Alle Noir Bois, sites du nord de la France	
C	<i>Silene gallica</i>	1				G.-B.	Suisse	fréquent dans les stations palafittiques en Suisse
C	<i>Silene noctiflora</i>			Rep. Tch.		1 (cf.)	Paladru	
C	<i>Sinapis arvensis</i>	Rep. Tch.			G.-B.			graines de <i>Sinapis</i> et <i>Brassica</i> sont vraiment très difficilement à déterminer
C	<i>Spergula arvensis</i>	Rep. Tch.		1				(3)
C	<i>Stachys annua</i>		2	2 (cf.)	2 (cf.)	1 (cf.) + 2 (cf.) + 1	Fossé des Pandours Hauterive-Champvevres, Chindrieux / Hattstatt, Fossé des Pandours / sites Côte-d'Or / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Preny	
C	<i>Stachys arvensis</i>	Rep. Tch.	G.-B.	1 + 1 (cf.)		1 + 3	sites Côte-d'Or / sites du nord de la France	(3)
C	<i>Thlaspi arvense</i>	Rep. Tch.	2 + 1	1 + 4 + 1 (cf.)	3		Hauterive-Champvevres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or, Hattstatt, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Langres / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny	
C	<i>Torilis arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i>			1		1 (cf.)	Fossé des Pandours / Preny	peut-être difficile à déterminer dans les ensembles carbonisés (mauvaise préservation)
C	<i>Turgenia latifolia</i>							
C	<i>Vaccaria hispanica</i>				1		sites Côte-d'Or	

(1)	espèces	N	B	F	R	M	Références	Commentaires
C	<i>Valerianella dentata</i>	4	2 + 1	1 + 6	3	1 + 3	Clairvaux, station II et III, la Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalain 19 / Hauterive-Champreveyres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, Pluvel/Larrivoux, sites du nord de la France, Hattstatt, Fossé des Pandours / Langres, sites du nord de la France / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny	
C	<i>Valerianella rimosa</i>		2		1	2	Hauterive-Champreveyres, Chindrieux / sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, Paladru	
C	<i>Veronica agrestis</i>	Rep. Tch. + G.-B.		4	3		sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Hattstatt / sites du nord de la France	(3)
C	<i>Veronica hederifolia</i>							
C	<i>Veronica triphyllos</i>		1	1 + 6	1		sites Côte-d'Or / Chargey-les-Gray (cultivée), sites Côte-d'Or (cultivée), Roche Noire / sites Côte-d'Or	(3)
C	<i>Vicia ervilia</i>							à partir de l'âge du Bronze c'est une plante cultivée
C	<i>Vicia villosa</i> subsp. <i>varia</i>							(3)
C	<i>Viola arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i>							les graines de <i>Viola</i> sont souvent seulement identifiées au niveau du genre ou du sous-genre et les identifications à l'espèce sont douteuses
C	<i>Vulpia myuros</i>	4	1	1 (cf.) + 1	2	2	Clairvaux, station II et III, la Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalain 3, niveau VIII / Hauterive-Champreveyres / Alle Noir Bois, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, Langres / Paladru, Preny	(1)
C+R	<i>Aethusa cynapium</i>							peut-être difficile à déterminer dans les ensembles carbonisés (mauvaise préservation)
C+R	<i>Atriplex patula</i>	2 (cf.)	1 (cf.)	9 (cf.) + 1	3 + 1 (cf.)	1 (cf.) + 2 + 2 (cf.)	Clairvaux, station III, Chalain 3, niveau VIII / sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Hattstatt / sites Côte-d'Or, Langres, sites du nord de la France / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny	(3)
C+R	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	1	2			1 + 2	Clairvaux, station III / Hauterive-Champreveyres, Chindrieux / Ilôt Vignier, Paladru, Preny	
C+R	<i>Chenopodium hybridum</i>		1 (cf.) + 1 + 2	16	2	3	Hauterive-Champreveyres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Hattstatt / sites Côte-d'Or, Langres / sites Côte-d'Or, Paladru, Preny	généralement présent à partir de Néolithique (rubané)

(1)	espèces	N	B	F	R	M	Références	Commentaires
C+R	<i>Chenopodium polyspermum</i>	2	1 (cf.) + 1	1		1 + 1	Clairvaux, station II, la Motte-aux-Magnins, niveau V / Hauterive-Champveveyres, Chindrieux / Alle Noir Bois / Ilôt Vignier, Paladru	
C+R	<i>Euphorbia exigua</i>	1	2	Rep. Tch.	1	G.-B. 1 + 3	Suisse Hauterive-Champveveyres, Chindrieux / sites Côte-d'Or / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Preny	
C+R	<i>Euphorbia helioscopia</i>			G.-B. 1 + 24	8	Rep. Tch. 1 + 4	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V et VIII, Chalais 3, niveau VIII, Chalais 19 / Hauterive-Champveveyres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Roche Noire, Hattstatt, Fossé des Pandours / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Langres / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny	
C+R	<i>Euphorbia pepulus</i>							
C+R	<i>Fallopia convolvulus</i> var. <i>convolvulus</i>	5	2 + 3					
C+R	<i>Geranium dissectum</i>		1	1	G.-B.	1 (cf.)	Hauterive-Champveveyres Hattstatt / Preny	(3)
C+R	<i>Lamium purpureum</i>	Rep. Tch.						(3)
C+R	<i>Lepidium campestre</i>	Rep. Tch.			Allemagne		Hattstatt, sites du nord de la France / sites du nord de la France	
C+R	<i>Matricaria perforata</i>		G.-B.	3 + 1 (cf.)	3		Ilôt Vignier	
C+R	<i>Mercurialis annua</i>		Allemagne			1		de nombreuses découvertes sont des contaminations modernes
C+R	<i>Myosotis arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i>		2			1 (cf.)	Hauterive-Champveveyres, Chindrieux / Paladru	(2)
C+R	<i>Papaver dubium</i>		1 (possible)	2	4 (cf.)	3 (cf.)	Hauterive-Champveveyres / Hattstatt, Fossé des Pandours, sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, Paladru, Preny	
C+R	<i>Papaver rhoeas</i>		1	1	4 (cf.)	3 (cf.)	Hauterive-Champveveyres / sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, Paladru, Preny	
C+R	<i>Polygonum aviculare</i>	2	2 + 2	1 + 15	8	1 + 3 + 1 (cf.)	Clairvaux, station III, Suisse / Hauterive-Champveveyres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Hattstatt / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Langres / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny	
C+R	<i>Portulaca oleracea</i>				Rep. Tch.	1	Paladru	
C+R	<i>Senecio vulgaris</i>					1 (cf.)	Paladru	

(1)	espèces	N	B	F	R	M	Références	Commentaires
C+R	<i>Solanum nigrum</i>	2	2 + 2	10	2	1 + 4	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V / Hauterive-Champveyres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Hattstatt / sites Côte-d'Or, Langres / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny	
C+R	<i>Sonchus asper</i>	5	1	3	3	1 + 4	Clairvaux, station II et III, la Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalais 3, niveau VIII, Chalais 19 / Hauterive-Champveyres / Langres, Hattstatt, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny	
C+R	<i>Sonchus oleraceus</i>	Allemagne		1		1 (cf.)	Hattstatt / Paladru	(3) confusion possible avec <i>Sonchus arvensis</i>
R	<i>Arctium lappa</i>	1 (cf.)	1	1	2 (cf.)	2 (cf.)	Suisse / Hauterive-Champveyres / Hattstatt / sites Côte-d'Or, Langres / sites Côte-d'Or, Paladru	(3) confusion possible avec <i>Arctium minus</i>
R	<i>Arctium tomentosum</i>		Rep. Tch.			G.-B.		(2)
R	<i>Ammoracia rusticana</i>				G.-B.			
R	<i>Artemisia absinthium</i>		Allemagne + Rep. Tch.					
R	<i>Ballota nigra</i> L. [subsp. <i>meridionalis</i> (Beg.) Beg.]							
R	<i>Brassica nigra</i>			3 (cf.)	1	1	Pluvel/Larrivoux, sites du nord de la France, Fossé des Pandours / sites Côte-d'Or / Paladru	graines de <i>Sinapis</i> et <i>Brassica</i> sont très difficilement à déterminer, mais <i>Brassica nigra</i> est la seule espèce facile
R	<i>Bromus hordeaceus</i> subsp. <i>hordeaceus</i>		2	1		1 (cf.)	Hauterive-Champveyres, Chindrieux / Hattstatt / Paladru	(3)
R	<i>Bromus sterilis</i>	Allemagne + Rep. Tch.	G.-B.	1 (cf.)		1 (cf.)	sites Côte-d'Or / Preny	
R	<i>Carduus acanthoides</i>					1	Preny	
R	<i>Chelidonium majus</i>			1 (cf.)	G.-B.	1	Hattstatt / Preny	
R	<i>Chenopodium bonus-henricus</i>	Allemagne		2 (cf.)			Hattstatt, Fossé des Pandours	(3)
R	<i>Chenopodium glaucum</i>					1 (cf.)	Preny	
R	<i>Chenopodium murale</i>	Rep. Tch.		1 (cf.)			Hauterive-Champveyres / Hattstatt	(3)
R	<i>Chenopodium urbicum</i>	Rep. Tch.	1 (cf.)	1 (cf.)	1	2	Hauterive-Champveyres / Fossé des Pandours / sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or	(3)
R	<i>Chenopodium vulvaria</i>		1 (cf.)	1 (cf.)				

(1)	espèces	N	B	F	R	M	Références	Commentaires
R	<i>Cichorium intybus</i>			Allemagne		2	sites Côte-d'Or, Preny	
R	<i>Conium maculatum</i>		1	2	4	2	sites Côte-d'Or / Hattstatt, Fossé des Pandours / sites Côte-d'Or, Langres, sites du nord de la France / Paladru, Preny	peut-être difficile à séparer d' <i>Aegopodium podagraria</i>
R	<i>Crepis foetida</i>							(3)
R	<i>Cynodon dactylon</i>							
R	<i>Descurainia sophia</i>			1	G.-B.		Fossé des Pandours	
R	<i>Echium vulgare</i>	Rep. Tch.		1			sites Côte-d'Or	plante cultivée/importée
R	<i>Foeniculum vulgare</i> subsp. <i>vulgare</i>							
R	<i>Geranium columbinum</i>		Rep. Tch.					
R	<i>Geranium molle</i>							
R	<i>Geranium pusillum</i>		Rep. Tch.					
R	<i>Hordeum murinum</i>		1	Rep. Tch.	G.-B.	2 + 1 (cf.)	Chindrieux	(1)
R	<i>Hyoscyamus niger</i>	1	1	1 + 5	3		Clairvaux, station III / Verginy / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or, Hattstatt, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, Paladru, Preny	
R	<i>Isatis tinctoria</i>							
R	<i>Lamium album</i>	Allemagne	1	Allemagne	1 (cf.)	2 (cf.)	Hauterive-Champreveyres / sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, Preny	Hochdorf (Allemagne)
R	<i>Lepidium ruderale</i>				Allemagne			(3)
R	<i>Lepidium squamatum</i>			Allemagne +	G.-B.			
R	<i>Malva neglecta</i>			Rep. Tch.	G.-B.			(3)
R	<i>Malva sylvestris</i>	1	1	1	2	3	Suisse / Hauterive-Champreveyres / Hattstatt / Langres, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, Paladru, Preny	
R	<i>Marrubium vulgare</i>							
R	<i>Medicago sativa</i>						Mulhouse	
R	<i>Nepeta cataria</i>	Rep. Tch.	2	G.-B.	1	1	Hauterive-Champreveyres, Chindrieux	
R	<i>Onopordum acanthium</i>			1			Hattstatt / sites Côte-d'Or / Preny	plus fréquente dans les structures humides (en Alsace)
R	<i>Papaver somniferum</i>	6	2 + 1	1			Clairvaux, station II et III, la Motte-aux-Magnins, niveau V et VIII, Chalais 3, niveau VIII, Chalais 19 / Hauterive-Champreveyres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or	
R	<i>Petroselinum crispum</i>					G.-B. (cultivé)		(1) détermination difficile à l'état carbonisé

(1)	espèces	N	B	F	R	M	Références	Commentaires
R	<i>Reseda lutea</i>			1 (cf.)	Allemagne	1	Fossé de Pandours / Preny	présent en Suisse dès l'âge du Bronze
R	<i>Reseda luteola</i>	Allemagne + Rep. Tch.		1	4		sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France	
R	<i>Sisymbrium officinale</i>	Allemagne	1		G.-B.		Hauterive-Champveveyres	
R	<i>Tanacetum parthenium</i>	Rep. Tch.	2	3	1	1 + 1	Hauterive-Champveveyres, Chindrieux / Hattstatt, sites du nord de la France / Langres / Ilôt Vignier, Preny	
R	<i>Urtica urens</i>							
R	<i>Verbena officinalis</i>	1	2	2	3	1 + 1	Clairvaux, station III, Suisse / Hauterive-Champveveyres, Chindrieux / Hattstatt, Fossé des Pandours / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / Ilôt Vignier, Paladru	
R	<i>Veronica arvensis</i>							(3)
R	<i>Xanthium strumarium</i>	Allemagne	Rep. Tch.	1 (cf.)	1		Hattstatt / sites Côte-d'Or	

Annexe 5b

Les enregistrements paléobotaniques des espèces indigènes en Franche-Comté et ses marges

Seules sont présentées les espèces pour lesquelles des données fossiles sont disponibles (pour plus de détails voir les notes à la fin du tableau)

(1)	espèces	N	B	F	R	M	Références
C	<i>Acinos arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i>		1	1			Hauterive-Champvevreyres / Alle Noir Bois
C	<i>Aphanes arvensis</i>	1	1	2	3	2	La Motte-aux-Magnins, niveau V / Suisse / sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / Paladru, Preny
C	<i>Arrhenatherum elatius</i> subsp. <i>bulbosum</i>		1	1		1 (cf.)	sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or Paladru
C	<i>Cerastium glomeratum</i>						Clairvaux, station III
C	<i>Erophila verna</i>	1 (cf.)					Hauterive-Champvevreyres / sites du nord de la France / Ilôt Vignier
C	<i>Galeopsis ladanum</i>		1 (cf.)	1 (cf.)		1 (cf.)	Hauterive-Champvevreyres / Ilôt Vignier
C	<i>Galeopsis segetum</i>		1 (cf.)			1 (cf.)	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V / Hauterive-Champvevreyres, sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Roche Noire, Hattstatt, Fossé des Pandours / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Langres / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Mulhouse, Paladru, Preny
C	<i>Galium aparine</i>	2	1 + 2	1 + 16	10	1 + 4	
C	<i>Juncus bufonius</i>		1	1		1	Hauterive-Champvevreyres / Hattstatt / Paladru
C	<i>Mentha arvensis</i>	1 (cf.) + 2	1			1 (cf.)	La Motte-aux-Magnins, niveau VIII, Chalais 3, niveau VIII, Chalais 19 / Hauterive-Champvevreyres / Paladru
C	<i>Montia fontana</i> subsp. <i>chondrosperma</i>			1			Fossé des Pandours
C	<i>Odontites vernus</i> subsp. <i>serotinus</i>			1 (cf.)			Hattstatt
C	<i>Odontites vernus</i> subsp. <i>vernus</i>			1 (cf.)			Hattstatt
C	<i>Polygonum lapathifolium</i> subsp. <i>lapathifolium</i>		1 + 1	1 + 12	3	1 (cf.) + 4	Hauterive-Champvevreyres, sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Hattstatt / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Langres / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny
C	<i>Ranunculus sardous</i> subsp. <i>sardous</i>		2	4	3	1 + 1	Hauterive-Champvevreyres, Chindrieux / Pluvel / Larrivoux, sites du nord de la France, Hattstatt / Langres, sites du nord de la France / Ilôt Vignier, Preny
C	<i>Teucrium botrys</i>		1		1	2	Hauterive-Champvevreyres / sites Côte-d'Or / Paladru, Preny
C	<i>Thymelelea passerina</i>			1	1	1	Hattstatt / sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or
C	<i>Trifolium arvense</i>	1		1 + 2 (cf.)			Suisse / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or
C	<i>Valerianaella locusta</i>	1	2	1	1	3	Suisse / Hauterive-Champvevreyres, Chindrieux / Fossé des Pandours / sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, Paladru, Preny
C	<i>Vicia hirsuta</i>	1	1	2 (cf.) + 8	3	1 + 1 (cf.)	Chalais 3, niveau VIII / sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / Mont Beuvray, sites du nord de la France / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or

(1)	espèces	N	B	F	R	M	Références
C	<i>Vicia sativa</i> subsp. <i>nigra</i>	2	1	1 + 1 + 1 (cf.)	4	1 (cf.) + 1 (cf.)	Alle Noir Bois, Hattstatt, Roche Noire / Ilôt Vignier, Mulhouse
C	<i>Vicia tetrasperma</i>			1 + 2 (cf.) + 7		1 + 1 (cf.)	Clairvaux, station III, Chalain 3, niveau VIII / sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or
C	<i>Viola tricolor</i>	1	1			1 (cf.)	Suisse / Haute-riève-Champreveyres / Preny
C+R	<i>Atriplex prostrata</i>	1 (cf.)		7 (cf.)	1 + 2 (cf.)	1 (cf.) + 1 + 3 (cf.)	Chalain 3, niveau VIII / sites du nord de la France / Langres, sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny
C+R	<i>Chenopodium album</i>	4	2 + 1	2 + 15	9	1 + 4	Clairvaux, station III ; la Motte-aux-Magnins, niveau V ; Chalain 3, niveau VIII ; Chalain 19 / Haute-riève-Champreveyres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, Chargey-les-Gray, sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Hattstatt / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Langres / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny
C+R	<i>Convolvulus arvensis</i>		1		1	1 + 1	sites Côte-d'Or / Mont Beuvray / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or
C+R	<i>Crepis capillaris</i>		1 (cf.)			1 (cf.)	Paladru
C+R	<i>Elytrigia repens</i> subsp. <i>repens</i>	1 (cf.)				1 + 1	Clairvaux, station III / Haute-riève-Champreveyres
C+R	<i>Lathyrus hirsutus</i>		1		2	1 + 1	Haute-riève-Champreveyres / Ilôt Vignier, Mulhouse
C+R	<i>Polygonum persicaria</i>	3	2	1 + 2	2	1 + 3	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau VIII, Chalain 19 / Haute-riève-Champreveyres, Chindrieux / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or, Hattstatt / sites Côte-d'Or, Langres / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru
C+R	<i>Rumex acetosella</i>		1 + 3	1 + 12	3	1 (cf.) + 3	Haute-riève-Champreveyres, sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / Langres, sites du nord de la France / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny
C+R	<i>Stellaria media</i>	3	2	1 + 3	4	3	Clairvaux, station II et III, Chalain 19 / Haute-riève-Champreveyres, Chindrieux / Alle Noir Bois, Hattstatt, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Langres / sites Côte-d'Or, Paladru, Preny
R	<i>Achillea millefolium</i>	2	1			1	Suisse, La Motte-aux-Magnins, niveau V / Haute-riève-Champreveyres / Paladru
R	<i>Aegopodium podagraria</i>					1	Mulhouse
R	<i>Agrimonia eupatoria</i>	3	2	1 (cf.)	1	2	Clairvaux, station II et III, Chalain 19 / Haute-riève-Champreveyres, Chindrieux / Alle Noir Bois / sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, Paladru
R	<i>Agrostis capillaris</i> (subsp. <i>capillaris</i>)	1 (cf.)	1 (cf.)			1 (cf.)	Chalain 3, niveau VIII / Haute-riève-Champreveyres / Ilôt Vignier
R	<i>Agrostis stolonifera</i>	1 (cf.)	1 (cf.) + 1				Chalain 3, niveau VIII / Haute-riève-Champreveyres, Chindrieux
R	<i>Ajuga reptans</i>	5	2	1		4	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V et VIII, Chalain 3, niveau VIII, Chalain 19 / Haute-riève-Champreveyres, Chindrieux / Hattstatt / sites Côte-d'Or, Paladru, Preny
R	<i>Alchemilla xanthochlora</i>		1				Haute-riève-Champreveyres

(1)	espèces	N	B	F	R	M	Références
R	<i>Anthriscus sylvestris</i>		1				Hauterive-Champreveyres
R	<i>Arctium minus</i>	2	1			1	Clairvaux, station III, Chalain 19 / Hauterive-Champreveyres / Paladru
R	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	4	2			1	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalain 3, niveau VIII, Chalain 19 / Hauterive-Champreveyres, Chindrieux / Paladru
R	<i>Artemisia vulgaris</i>	2	1	1 (cf.)			Clairvaux, station III, Suisse / Hauterive-Champreveyres / sites du nord de la France
R	<i>Barbarea vulgaris</i>					1 (cf.)	Paladru
R	<i>Bryonia dioica</i>			1			sites du nord de la France
R	<i>Campanula rapunculoides</i>	1	2 (cf.)				La Motte-aux-Magnins, niveau V / Hauterive-Champreveyres, Chindrieux
R	<i>Campanula rapunculoides</i>		2			1 (cf.)	Hauterive-Champreveyres, Chindrieux / Paladru
R	<i>Carduus crispus</i>				1	1	sites Côte-d'Or / Paladru
R	<i>Cerastium arvense</i>	1		1 + 1 (cf.)	1	1 (cf.)	Chalain 19 / Hattstatt, Fossé des Pandours / Langres / Preny
R	<i>Cerastium fontanum subsp. vulgare</i>	3	1			1 + 1	Clairvaux, station II, la Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalain 19 / Chindrieux (C. fontanum) / Ilôt Vignier, Paladru
R	<i>Chaerophyllum temulum</i>		1			1	Hauterive-Champreveyres / Paladru
R	<i>Cirsium arvense</i>	1 (cf.) + 1	2	1 (cf.)	2 (cf.)	1 + 1 (cf.) + 2	Clairvaux, station III, Chalain 19 / Hauterive-Champreveyres, Chindrieux / sites du nord de la France / sites du nord de la France / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny
R	<i>Cirsium vulgare subsp. vulgare</i>	1				1 (cf.)	Clairvaux, station III / Paladru
R	<i>Clematis vitalba</i>	2	1	1			Clairvaux, station III, Suisse / Hauterive-Champreveyres / sites du nord de la France
R	<i>Clinopodium vulgare (subsp. vulgare)</i>	1	1	1	1	1	Clairvaux, station III / Hauterive-Champreveyres / Alle Noir Bois / sites Côte-d'Or / Paladru
R	<i>Cornus sanguinea</i>	4	1	6	2	1	Clairvaux, station II et III, la Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalain 19 / Hauterive-Champreveyres / Roche Noire, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or / Paladru
R	<i>Crataegus laevigata</i>		1			1	Hauterive-Champreveyres / sites Côte-d'Or
R	<i>Crataegus monogyna</i>	3	1	3	1	1	La Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalain 3, niveau VIII, Chalain 19 / sites Côte-d'Or / sites du nord de la France / sites du nord de la France / Paladru
R	<i>Cruciata laevipes</i>			1			Alle Noir Bois
R	<i>Cuscuta europaea</i>			2	1		Hattstatt, Fossé des Pandours / Langres
R	<i>Dactylis glomerata</i>					1 (cf.)	Paladru
R	<i>Daucus carota</i>	5	2 + 1	1 + 2 + 2 (cf.)	4	1 + 4	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V et VIII, Chalain 3, niveau VIII, Chalain 19 / Hauterive-Champreveyres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Langres / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny
R	<i>Dipsacus fullonum</i>					1	Preny

(1)	espèces	N	B	F	R	M	Références
R	<i>Epilobium angustifolium</i>		1 (cf.)				Hauterive-Champreveyres
R	<i>Epilobium hirsutum</i>	4					Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V et VIII, Chalais 19
R	<i>Epilobium parviflorum</i>	1				1 (cf.)	Clairvaux, station III
R	<i>Epilobium tetragonum</i>					1 (cf.)	Paladru
R	<i>Euonymus europaeus</i>	3	1			1	Hauterive-Champreveyres / Paladru
R	<i>Eupatorium cannabinum</i>						Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalais 19 / Paladru
R	<i>Filipendula ulmaria</i>	3	1			2	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalais 19 / Hauterive-Champreveyres / Paladru, Preny
R	<i>Fragaria vesca</i>	5	2		1	1 + 2	Clairvaux, station II et III, la Motte-aux-Magnins, niveau V et VIII, Chalais 19 / Hauterive-Champreveyres, Chindrieux / sites Côte-d'Or / Ilôt Vignier, sites Côte d'Or, Paladru
R	<i>Galeopsis tetrahit</i>	3	2	1 + 4 (cf.)	2 (cf.)	2 + 2 (cf.)	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalais 3, niveau VIII / Hauterive-Champreveyres, Chindrieux / Hattstatt, sites du nord de la France / Mont Beuvray, Langres / Mulhouse, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny
R	<i>Galium aparine</i>	2	1 + 2	1 + 16	10	1 + 4	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V / Hauterive-Champreveyres, sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Roche Noire, Hattstatt, Fossé des Pandours / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Langres / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Mulhouse, Paladru, Preny
R	<i>Galium mollugo</i> subsp. <i>erectum</i>		1 (cf.)	3 (cf.)	3 (cf.)	1 (cf.)	Hauterive-Champreveyres / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / Ilôt Vignier
R	<i>Glechoma hederacea</i>				1		sites du nord de la France
R	<i>Hedera helix</i>	1			1		Clairvaux, station III
R	<i>Heracleum sphondylium</i>			1	1	1	Hattstatt / Langres / Paladru
R	<i>Holcus lanatus</i>	1				1	Paladru
R	<i>Humulus lupulus</i>	6	2	1 (cf.)	1	1 + 1	Suisse
R	<i>Hypericum perforatum</i>						Clairvaux, station II et III, la Motte-aux-Magnins, niveau V et VIII, Chalais 3, niveau VIII, Chalais 19 / Hauterive-Champreveyres, Chindrieux / Fossé des Pandours / Langres / Ilôt Vignier, Paladru
R	<i>Juncus inflexus</i>					1 (cf.)	Paladru
R	<i>Knaulia arvensis</i>		1	2	1	1 + 3	Hauterive-Champreveyres / sites du nord de la France / Mont Beuvray / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny
R	<i>Lamium maculatum</i>			1			Hattstatt
R	<i>Lapsana communis</i>	6	2 + 2	2 + 9	3	1 + 3	Clairvaux, station II et III, la Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalais 3, niveau VIII, Chalais 19, Suisse / Hauterive-Champreveyres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, Chargey-les-Gray, Pluvel/Larrivoux, sites du nord de la France, Hattstatt / sites Côte-d'Or, Langres / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny

(1)	espèces	N	B	F	R	M	Références
R	<i>Leontodon autumnalis</i>		1		1 + 1 (cf.)		Hauterive-Champrevyres / Langres, sites du nord de la France
R	<i>Leontodon saxatilis</i> subsp. <i>saxatilis</i>						
R	<i>Leucanthemum vulgare</i> subsp. <i>vulgare</i> var. <i>vulgare</i>	1	1	1 + 5	3	1 + 2	La Motte-aux-Magnins, niveau V / Hauterive-Champrevyres / Alle Noir Bois, sites du nord de la France / Langres, sites du nord de la France / Ilôt Vignier, Paladru, Preny
R	<i>Linaria vulgaris</i>	2	1			1	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V / Hauterive-Champrevyres / Paladru
R	<i>Lolium perenne</i>		1	1 (cf.) + 6	9		sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Roche Noire / sites du nord de la France, Langres
R	<i>Lotus corniculatus</i>			1			Alle Noir Bois
R	<i>Medicago lupulina</i>	2	1	1 + 1		1	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V / Hauterive-Champrevyres / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or / Preny
R	<i>Mentha longifolia</i> (subsp. <i>longifolia</i>)	1	1			1 (cf.)	Chalain 3, niveau VIII / Hauterive-Champrevyres / Paladru
R	<i>Origanum vulgare</i>	2	2	1		1	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V / Hauterive-Champrevyres, Chindrieux / Alle Noir Bois / Paladru
R	<i>Pastinaca sativa</i>	2	1		1	2	La Motte-aux-Magnins, niveau V, Suisse / Chindrieux / sites Côte-d'Or / Paladru, Preny
R	<i>Physalis alkekengi</i>	5	2		1	1 + 1	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V et VIII, Chalain 3, niveau VIII, Chalain 19 / Hauterive-Champrevyres, Chindrieux / sites Côte-d'Or / Ilôt Vignier, Paladru
R	<i>Picris hieracioides</i>	1	1 + 1		2	2	Clairvaux, station III / Hauterive-Champrevyres, Verginy / sites Côte-d'Or, Langres / Paladru, Preny
R	<i>Plantago lanceolata</i>	1	1 + 1	1 + 10	8	1 + 1	Chalain 20 / Hauterive-Champrevyres, Verginy / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / Mont Beuvray, sites du nord de la France / Ilôt Vignier, Mulhouse
R	<i>Plantago major</i>	3	1	1 + 1		3	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalain 19 / Hauterive-Champrevyres / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, Paladru, Preny
R	<i>Plantago media</i>	1	1			1	Chalain 19 / Hauterive-Champrevyres / Paladru
R	<i>Poa annua</i>			1 (cf.) + 8	9	1 (cf.)	Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / Mont Beuvray, Langres, sites du nord de la France / Paladru
R	<i>Poa pratensis</i>	2 + 1 (cf.)	1	1 (cf.)		1 (cf.)	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalain 3, niveau VIII / Hauterive-Champrevyres / Alle Noir Bois / Paladru
R	<i>Poa trivialis</i>	2 + 1 (cf.)	2			1 (cf.)	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalain 3, niveau VIII / Hauterive-Champrevyres, Chindrieux / Paladru
R	<i>Potentilla reptans</i>	3	1			1 + 1	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalain 3, niveau VIII / Hauterive-Champrevyres / Ilôt Vignier, Paladru

(1)	espèces	N	B	F	R	M	Références
R	<i>Prunella vulgaris</i>	4	2	1 + 1	4	1 + 2	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalain 3, niveau VIII, Chalain 19 / Hauteurive-Champreveyres, Chindrieux / Alle Noir Bois, Hattstatt / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Langres / Ilôt Vignier, Paladru / Preny
R	<i>Prunus spinosa</i>	5	2 + 1	1 + 9	10	2	Clairvaux, station II et III, la Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalain 3, niveau VIII, Chalain 19 / Hauteurive-Champreveyres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, Langres, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, Paladru
R	<i>Ranunculus bulbosus</i>		2		2 (cf.)	1 (cf.)	Hauteurive-Champreveyres, Chindrieux / sites du nord de la France / Ilôt Vignier
R	<i>Ranunculus repens</i>	4	2	1 + 1 (cf.)	2 + 3 (cf.)	1 + 4	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalain 3, niveau VIII, Chalain 19 / Hauteurive-Champreveyres, Chindrieux / Hattstatt, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, Langres, sites du nord de la France / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru, Preny
R	<i>Rosa canina</i>	2 (cf.)	1		1 (cf.)		Chalain 3, niveau VIII, Chalain 19 / Chindrieux / Langres
R	<i>Rubus caesius</i>	3	2	1	3	2	La Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalain 3, niveau VIII, Chalain 19 / Hauteurive-Champreveyres, Chindrieux / sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, Langres / sites Côte-d'Or, Paladru
R	<i>Rumex conglomeratus</i>	2	2	1 (cf.) + 4 (cf.)		1	Clairvaux, station III, Chalain 19 / Hauteurive-Champreveyres, Chindrieux / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or / Paladru
R	<i>Rumex crispus</i>	1 + 1 (cf.)	2 + 3 (cf.)	2 (cf.) + 9 (cf.) + 1	2 + 2 (cf.)	1 + 3 (cf.) + 2	Clairvaux, station III, Chalain 3, niveau VIII / Hauteurive-Champreveyres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, Chargey-les-Gray, sites Côte-d'Or, Hattstatt / sites Côte-d'Or, Langres / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Mulhouse, Paladru, Preny
R	<i>Rumex obtusifolius</i>	1 (cf.) + 1	2 (cf.)	1 (cf.) + 8 (cf.)	1 + 2 (cf.)	3 (cf.) + 1	Chalain 3, niveau VIII, Chalain 19 / sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or, Hattstatt / Langres, sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, Paladru, Preny
R	<i>Rumex sanguineus</i>	2	2	1 (cf.) + 4 (cf.)		1	Chalain 3, niveau VIII, Chalain 19 / Hauteurive-Champreveyres / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or / Paladru
R	<i>Sambucus ebulus</i>	5	2 + 1	13	1 + 12	1 + 3	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V et VIII, Chalain 19, Suisse / Hauteurive-Champreveyres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / Tavaux, sites Côte-d'Or, sites du nord de la France, Langres / Ilôt Vignier, sites Côte-d'Or, Paladru
R	<i>Sambucus nigra</i>	2	2 + 1	4	4	2	La Motte-aux-Magnins, niveau VIII, Suisse / Hauteurive-Champreveyres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, Langres, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / Mulhouse, Paladru
R	<i>Sanguisorba minor</i> subsp. <i>minor</i> var. <i>minor</i>	1	1				Suisse / Hauteurive-Champreveyres

(1)	espèces	N	B	F	R	M	Références
R	<i>Saponaria officinalis</i>		2	1	1	1 + 1	Hauterive-Champreveyres, Chindrieux / Hattstatt / Langres / Ilôt Vignier, Paladru
R	<i>Scrophularia nodosa</i>	5	1	1 (cf.)		1 (cf.)	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V et VIII, Chalais 3, niveau VIII, Chalais 19 / Hauterive-Champreveyres / Alle Noir Bois / Paladru
R	<i>Silene dioica</i> var. <i>dioica</i>	2					La Motte-aux-Magnins, niveau V, Chalais 3, niveau VIII
R	<i>Silene latifolia</i> subsp. <i>alba</i>		1 + 1	2	1	1	Chindrieux, sites Côte-d'Or / sites du nord de la France / Langres / Paladru
R	<i>Silene vulgaris</i> subsp. <i>vulgaris</i>	1	2 + 1			3	La Motte-aux-Magnins, niveau V / Hauterive-Champreveyres, Chindrieux, sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or, Paladru, Preny
R	<i>Solanum dulcamara</i>	1	1	2		1	Chalais 3, niveau VIII / Chindrieux / sites du nord de la France, Hattstatt / Paladru
R	<i>Sonchus arvensis</i>		1 (cf.)	1		2	Hauterive-Champreveyres / Hattstatt / sites Côte-d'Or, Preny
R	<i>Stachys recta</i>		1			1	Hauterive-Champreveyres / Paladru
R	<i>Stachys sylvatica</i>	1		2		1 (cf.)	Clairvaux, station III / sites du nord de la France / Paladru
R	<i>Stellaria graminea</i>	2	2	1 (cf.)	1 + 1 (cf.)	1 + 1 (cf.)	Clairvaux, station III, Chalais 19 / Hauterive-Champreveyres, Chindrieux / Alle Noir Bois / sites du nord de la France, Langres / Paladru, Preny
R	<i>Taraxacum</i> agg.	2	1	2		2	La Motte-aux-Magnins, niveau V et VIII / Hauterive-Champreveyres / sites du nord de la France, Hattstatt / Paladru, Preny
R	<i>Torilis japonica</i>	2	1	1 (cf.)	3	2	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V / Hauterive-Champreveyres / sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, sites du nord de la France / Paladru, Preny
R	<i>Trifolium campestre</i>		1 (cf.)	1 (cf.) + 3 (cf.)		1 (cf.)	sites Côte-d'Or / Alle Noir Bois, sites Côte-d'Or / sites Côte-d'Or
R	<i>Trifolium pratense</i>	1		1 (cf.)			Clairvaux, station III / Alle Noir Bois
R	<i>Trifolium repens</i>	1	1	1	4 (cf.)	1	Clairvaux, station III / Hauterive-Champreveyres / sites du nord de la France / sites du nord de la France / Ilôt Vignier
R	<i>Urtica dioica</i>	5	2	1 + 2	3	2	Clairvaux, station III, la Motte-aux-Magnins, niveau V et VIII, Chalais 3, niveau VIII, Chalais 19 / Hauterive-Champreveyres, Chindrieux / Alle Noir Bois, Hattstatt, sites du nord de la France / sites Côte-d'Or, Langres / Paladru, Preny
R	<i>Verbascum nigrum</i>					1 (cf.)	Preny
R	<i>Veronica chamaedrys</i>	1 (cf.) + 1	1	1		1 (cf.)	Clairvaux, station III, Chalais 19 / Hauterive-Champreveyres / Alle Noir Bois / Paladru
R	<i>Veronica serpyllifolia</i>		1				Hauterive-Champreveyres
R	<i>Vicia cracca</i>			1 (cf.)			Alle Noir Bois
R	<i>Viola hirta</i>	1 (cf.)					La Motte-aux-Magnins, niveau V

Notes :

(1) Cortège floristique auquel appartient l'archéophyte : C = flore des lieux cultivés, R = flore rudérale, C+R = les deux. Les enregistrements fossiles sont regroupés pour les 5 périodes archéologiques suivantes : N = Néolithique (5500–2200 av. J.-C.), B = Âge du Bronze (2200–725 av. J.-C.), F = Âge du Fer (750 av. J.-C.–52 ap. J.-C.), R = période gallo-romaine (1^{er} siècle–500 ap. J.-C.), M = Moyen Âge (500–1500 ap. J.-C.).

Dans ces colonnes (N, B, F, R, M) les chiffres indiquent le nombre d'enregistrements paléobotaniques fossiles pour la période concernée. Les chiffres en italiques indiquent que l'enregistrement correspond à un site en dehors de la Franche-Comté (c'est-à-dire en Côte-d'Or, Alsace...).

Si des enregistrements fossiles antérieurs à ceux trouvés dans la région et ses marges existent en Allemagne, Républiques Tchèque (Rep. Tch.) ou Grande-Bretagne (G.-B.) ; ils sont signalés (par le nom du pays) dans la colonne afférente. Les références proviennent pour la République Tchèque de Pyšek *et alii* (2002), pour la Grande-Bretagne de Preston *et alii* (2004) et pour l'Allemagne de Wittig (2004).

Références : ce sont celles des sites correspondant à l'enregistrement fossile de l'espèce. Les différentes périodes sont séparées par un "/".

Sites néolithiques

Clairvaux, station III	Lundström-Baudais (1986)	Baume-de-Gigny	Pétréquin <i>et alii</i> (1988)
Clairvaux, station II	Lundström-Baudais (1989)	Hauterive-Champvevres	Jacquat (1988, 1989)
La Motte-aux-Magnins, niveau V	Lundström-Baudais (1989)	La grotte des planches	Pétréquin (1990)
La Motte-aux-Magnins, niveau VIII	Schoch (1989)	Pré de la Cour	Marinval (1993)
Chalain 3, niveau VIII	Baudais <i>et alii</i> (1997)	Chindrieux	Jacquot (1994)
Chalain 19	Schaal (2002)	Sites Côte-d'Or	Wiethold (1998)
Chalain 20	Gauthier (2001)	Suisse	Jacomet (1998 <i>a</i> et <i>b</i>)
Suisse	Brombacher (1995)	Grozon	Gauthier (2001)

Sites de l'âge du Fer

Chargey-les-Gray (Haute-Saône)	Wiethold (1998)	<u>Sites gallo-romain</u>	Wiethold & Dálnoki (2000)
Sites Côte-d'Or	Wiethold (1998, 1999, 2000 <i>a</i> , 2002, n.p.)	Langres (Haute-Marne)	Wiethold (2002 <i>a</i>)
Alle Noir Bois	Jacquat (1999)	Tavaux (Jura)	Wiethold (1998, 1999, 2000, 2002 <i>a</i> , com. pers.)
Sites du nord de la France	Matterne (2000)	Sites Côte-d'Or	Matterne (2000)
Roche Noire	Wiethold & Treffort (2002)	Sites du nord de la France	
Hattstatt	Achard-Corompt <i>et alii</i> (2004)		
Fossé des Pandours	Wiethold (2002 <i>b</i>)		

Sites du Moyen Âge

Ilot Vignier (Besançon)	Lundström-Baudais & Bailly (1995)	Paladru	Lundström-Baudais <i>et alii</i> (1997)
Mulhouse	Lundström-Baudais & Guild (1997)	Sites Côte-d'Or	Wiethold (com. pers.)
Prency (Bas-Rhin)	Wiethold (com. pers.)		

Commentaires : ces commentaires et remarques concernent les possibilités de détermination de l'espèce dans des enregistrements fossiles (par l'étude des macro-restes). Ils sont pour certains tirés de Preston *et alii* (2004), mais ils ont surtout été vérifiés et complétés par **Julian Wiethold**.

(1) Les fruits carbonisés sont généralement difficiles à identifier et les fruits non-carbonisés sont rares. (2) la détermination plus précise que le genre est probablement impossible. (3) peut être difficile à séparer d'une ou de plusieurs autres espèces.

ANNEXE 6

Evolution de la fréquence des espèces des lieux cultivés et rudéraux de 1843 à nos jours.

Annexe 6a : évolution de la fréquence des espèces des lieux cultivés.

Annexe 6b : évolution de la fréquence des espèces des lieux rudéraux.

Annexe 6c : évolution de la fréquence des espèces communes aux lieux cultivés et rudéraux.

Annexe 6a

Evolution de la fréquence des espèces des lieux cultivés entre 1843 et nos jours en Franche-Comté

(Pour plus de détails voir les notes à la fin des tableaux).

Statut en Franche-Comté	espèces	1843	1845	1864	1865-1875	1892	1995	(1)	(2)	Commentaires et remarques
archéophyte	<i>Adonis aestivalis</i> **	-	-	4	4	3	0	disparu		
archéophyte	<i>Adonis annua</i> subsp. <i>annua</i>	-	cultivé (21)	2	2	-	0	disparu		
archéophyte	<i>Adonis flammea</i>	-	4	4	4	-	0	disparu		
archéophyte	<i>Agrostemma githago</i>	6	5	5	5	6	0/1	disparu		
archéophyte	<i>Asperula arvensis</i>	3	3	3	3	2	0	disparu		Preston et alii (2002) : archéophyte en Europe centrale qui apparaît plus au nord de façon accidentelle
archéophyte	<i>Bromus secalinus</i> *	3	3	4	4	5	0/1	disparu		espèce à éclipse qui a très fortement régressé.
archéophyte	<i>Bupleurum rotundifolium</i>	3	3	4	3	2	0	disparu		espèce propre aux cultures de lin sa régression est nettement liée aux modifications des pratiques agricoles (tri des semences) et à la régression des ces cultures
archéophyte	<i>Camelina alyssum</i> subsp. <i>alyssum</i> **	-	-	-	-	3	-	disparu		espèce qui était encore cultivée et accidentelle dans les champs au XIX ^e siècle, a disparu avec l'abandon de la culture.
archéophyte	<i>Camelina sativa</i> *	3	3	3	3	3	0/1	disparu		plante des contrées plus chaudes, se montrant de loin en loin dans les moissons (Contejan)
archéophyte	<i>Caucalis platycarpus</i> *	5	3	4	5	3	0	disparu		
archéophyte	<i>Glebionis segetum</i>	0	-	-	-	1	-	disparu		
archéophyte	<i>Legousia hybrida</i>	-	2	3	3	2	0	disparu		
archéophyte	<i>Lolium remotum</i>	-	-	-	-	2	0	disparu		
archéophyte	<i>Lolium temulentum</i>	5	5	5	5	5	0	disparu		
archéophyte	<i>Neslia paniculata</i> *	4	3	3	3	3	0	disparu		
archéophyte	<i>Nigella arvensis</i> *	1	1	-	2	3	1/0	disparu		a toujours été en limite d'aire de répartition
archéophyte	<i>Polycnemum arvense</i> **	4	3	3	3	3	0	disparu		menacée plus particulièrement par l'utilisation d'herbicides
archéophyte	<i>Silene gallica</i>	2	3	3	3	3	0	disparu		
archéophyte	<i>Silene noctiflora</i> *	2	3	4	4	3	0	disparu		
archéophyte	<i>Turgenia latifolia</i>	2	2	2	2	-	0	disparu		

Statut en Franche- Comté	espèces	1843	1845	1864	1865- 1875	1892	1995	(1)	(2)	Commentaires et remarques
archéophyte	<i>Vaccaria hispanica</i> *	5	3	5	5	4	0	disparu		victime de l'intensification des pratiques agricoles (fertilisation, travail du sol, herbicides) ainsi que du tri des semences
archéophyte	<i>Vicia ervilia</i>	2	2	3	3	3	0	disparu		encore très rarement cultivée au XIX ^e siècle. A certainement disparu depuis, victime des nouvelles méthodes culturales
archéophyte	<i>Vicia villosa</i> subsp. <i>varia</i>	4	-	5	5	5	0	disparu		Jauzein (2001a) : arrivée de l'Orient entre les VIII ^e et XV ^e siècles.
étranger indéterminé	<i>Conringia orientalis</i>	-	-	-	2	1	0	disparu		en limite d'aire de répartition
étranger indéterminé	<i>Iberis pinnata</i>	-	2	1	2	-	0	disparu		rarement cultivé (comme fourrage) au XIX ^e siècle, a disparu depuis
étranger indéterminé	<i>Lathyrus cicera</i>	-	3	2	2	4	0	disparu		en limite d'aire de répartition
étranger indéterminé	<i>Linum trigynum</i>	2	2	3	3	-	0	disparu		
étranger indéterminé	<i>Medicago tuberculata</i>	3	3	3	-	-	-	disparu		
étranger indéterminé	<i>Myagrum perfoliatum</i> *	-	2	2	-	2	0	disparu		
indigène	<i>Coincya cheiranthos</i> subsp. <i>cheiranthos</i>	-	2	-	-	2	0	disparu		présente dans la plaine alluviale de la Saône, mais en régression
indigène	<i>Gagea pratensis</i>	-	-	-	-	-	0/1	disparu		
indigène	<i>Galeopsis ladanum</i>	5	5	-	3	6	-	disparu		
indigène	<i>Spergularia segetalis</i>	3	3	3	3	3	0	disparu		
néophyte	<i>Centaurea solstitialis</i>	2	2	2	2	2	0	disparu	1810	introduite au XIX ^e siècle avec les semences de luzerne
néophyte	<i>Lathyrus angulatus</i>	1	-	1	1	-	0	disparu	1843	
néophyte	<i>Lolium rigidum</i>	-	-	2	2	-	0	disparu	1864	semble avoir totalement disparu à cause des désherbants et du tri des semences
archéophyte	<i>Anthemis arvensis</i>	3	2	3	3	3	1	régresse		en forte régression à cause des méthodes culturales
archéophyte	<i>Anthemis cotula</i>	4	4	-	4	4	1	régresse		
archéophyte	<i>Apera spica-venti</i>	5	5	6	5	6	3	régresse		archéophyte pour Jauzein (2001) probablement arrivée avec le courant danubien vers 4000 BC
archéophyte	<i>Bromus arvensis</i> (subsp. <i>arvensis</i>)	5	5	5	5	4	1	régresse		espèce à éclipse qui a très fortement régressé.
archéophyte	<i>Bromus commutatus</i> subsp. <i>commutatus</i>	-	-	5	5	-	1	régresse		en très forte régression à cause des désherbants
archéophyte	<i>Centaurea cyanus</i>	6	5	5	5	5	1	régresse		

Statut en Franche- Comté	espèces	1843	1845	1864	1865- 1875	1892	1995	(1)	(2)	Commentaires et remarques
archéophyte	<i>Gagea villosa</i>	4	3	3	3	3	1	régresse		en forte régression depuis le XIX ^e à cause des désherbants et des méthodes culturales.
archéophyte	<i>Galium tricornutum</i>	5	5	4	5	4	1	régresse		en forte régression à cause des désherbants
archéophyte	<i>Heliotropium europaeum*</i>	2	2	3	3	3	1	régresse		se raréfie déjà au XIX ^e siècle, en limite d'aire de répartition
archéophyte	<i>Lathyrus aphaca*</i>	5	5	5	6	3	1	régresse		en voie de régression : tri des semences, désherbants, arasement des haies. En limite d'aire de répartition
archéophyte	<i>Lathyrus nissolia</i>	3	3	3	2	3	1	régresse		
archéophyte	<i>Legousia speculum-veneris**</i>	5	5	4	4	4	2	régresse		
archéophyte	<i>Lithospermum arvense</i>	5	5	5	5	5	2	régresse		en forte régression partout à cause des désherbants.
archéophyte	<i>Melampyrum arvense</i>	5	5	5	5	5	1	régresse		a totalement disparu des moissons où il était commun au XIX ^e siècle détruit par les désherbants. Se trouve encore sur les coteaux secs etc.
archéophyte	<i>Misopates orontium*</i>	4	4	4	4	3	2	régresse		en forte régression à cause des désherbants
archéophyte	<i>Orlaya grandiflora*</i>	1	3	3	3	3	1	régresse		
archéophyte	<i>Papaver argemone**</i>	4	3	4	4	4	1	régresse		
archéophyte	<i>Ranunculus arvensis</i>	6	5	5	6	5	2	régresse		
archéophyte	<i>Sagina apetala</i> subsp. <i>apetala</i>	4	5	5	5	3	2	régresse		en forte régression surtout dans les céréales
archéophyte	<i>Scandix pecten-veneris*</i>	4	3	4	5	2	1	régresse		
archéophyte	<i>Scleranthus annuus</i>	5	5	5	5	5	2	régresse		
archéophyte	<i>Setaria pumila</i>	5	5	5	5	-	3	régresse		a beaucoup régressé dans la plaine du Jura (Prost, 2000)
archéophyte	<i>Setaria verticillata</i>	3	3	3	3	4	2	régresse		
archéophyte	<i>Spergula arvensis*</i>	4	4	5	5	5	2	régresse		
archéophyte	<i>Thlaspi arvense</i>	3	2	2	2	4	2	régresse		victime des désherbants
archéophyte	<i>Torilis arvensis</i> subsp. <i>arvensis*</i>	5	5	5	5	5	2	régresse		
archéophyte	<i>Valerianella rimosa</i>	3	4	4	4	4	2	régresse		
archéophyte	<i>Viola arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i>	-	5	-	5	-	3	régresse		en forte régression à cause des désherbants
étranger	<i>Digitaria ischaemum</i>	-	4	4	4	-	1	régresse		
indéterminé										
étranger	<i>Logfia gallica*</i>	2	3	4	3	3	1	régresse		
indéterminé										
indigène	<i>Anthemis nobilis</i>	?	3	3	2	1	1	régresse		en voie de régression
indigène	<i>Aphanes arvensis</i>	4	3	3	3	4	2	régresse		
indigène	<i>Arnoseria minima**</i>	-	1	4	3	4	1	régresse		

Statut en Franche- Comté	espèces	1843	1845	1864	1865- 1875	1892	1995	(1)	(2)	Commentaires et remarques
indigène	<i>Centunculus minimus</i>	-	-	4	4	3	1	régresse		
indigène	<i>Cerastium glomeratum</i>	4	4	4	4	4	2	régresse		
indigène	<i>Filago pyramidata</i>	-	?	4	4	5	1	régresse		
indigène	<i>Filago vulgaris</i> *	5	5	4	3	3	1	régresse		en nette régression à cause des désherbants
indigène	<i>Galeopsis segetum</i> **	-	5	5	4	3	1	régresse		en voie de disparition à cause des désherbants
indigène	<i>Gypsophila muralis</i> *	4	4	4	4	3	2	régresse		
indigène	<i>Holosteum umbellatum</i> **	4	3	5	5	3	1	régresse		
indigène	<i>Iberis amara</i> *	5	4	5	5	4	2	régresse		
indigène	<i>Logfia arvensis</i>	3	?	2	2	3	1	régresse		en nette régression à cause des désherbants
indigène	<i>Logfia minima</i> *	?	3	4	3	3	1	régresse		
indigène	<i>Montia fontana</i> subsp. <i>chondrosperma</i>	1	3	4	4	1	2	régresse		
indigène	<i>Myosotis discolor</i> subsp. <i>discolor</i>	3	4	4	4	3	1	régresse		en forte régression partout à cause des désherbants
indigène	<i>Myosurus minimus</i>	2	3	4	4	-	1	régresse		
indigène	<i>Odontites vernus</i> subsp. <i>vernus</i>	5	4	4	4	5	1	régresse		
indigène	<i>Teesdalia nudicaulis</i>	0	2	-	2	3	1	régresse		plante du pourtour des vosges uniquement
indigène	<i>Thymelaea passerina</i> *	4	4	5	5	4	1	régresse		
néophyte	<i>Medicago polymorpha</i> [ou subsp. <i>polymorpha</i> var. <i>denticulata</i>]	-	-	-	3	-	1	régresse	1865	est devenu rare dans les moissons, victime des désherbants. Apparaît parfois dans les jardins de manière fugace.
néophyte	<i>Muscari neglectum</i>	5	-	5	5	5	2	régresse	1761	introduit par J. Bauhin au jardin botanique de Montbéliard, naturalisé vers 1761 (Berdot)
néophyte	<i>Tulipa sylvestris</i> subsp. <i>sylvestris</i>	4	4	3	3	2	2	régresse	1843	
archéophyte	<i>Ajuga chamaepitys</i>	5	-	5	5	4	4	stable		
archéophyte	<i>Alopecurus myosuroides</i>	6	6	6	5	4	5	stable		
archéophyte	<i>Anagallis arvensis</i>	5	-	6	5	5	5	stable		
archéophyte	<i>Anagallis foemina</i>	5	-	4	-	5	4	stable		
archéophyte	<i>Anchusa arvensis</i> *	2	2	2	2	2	1	stable		
archéophyte	<i>Avena fatua</i> **	3	3	2	3	3	3	stable		semble très sensible aux herbicides
archéophyte	<i>Chaenorrhinum minus</i> (subsp. <i>minus</i>)	5	5	6	5	5	5	stable		
archéophyte	<i>Consolida regalis</i> subsp. <i>regalis</i>	4	4	4	4	4	3	stable		aujourd'hui cultivée dans les jardins à tendance à se naturaliser dans les décombres
archéophyte	<i>Digitaria sanguinalis</i>	4	4	5	5	4	4	stable		
archéophyte	<i>Echinochloa crus-galli</i> subsp. <i>crus-galli</i>	4	4	4	4	4	4	stable		
archéophyte	<i>Erodium cicutarium</i>	5	5	5	5	5	5	stable		
archéophyte	<i>Fumaria officinalis</i>	6	4	5	5	5	4	stable		
archéophyte	<i>Fumaria vaillantii</i>	-	-	4	4	4	3	stable		

Statut en Franche- Comté	espèces	1843	1845	1864	1865- 1875	1892	1995	(1)	(2)	Commentaires et remarques
archéophyte	<i>Galium spurium</i>	1	2	1	non relevé	non relevé	2	stable		
archéophyte	<i>Kickxia elatine</i> subsp. <i>elatine</i> *	5	4	4	4	4	3	stable		
archéophyte	<i>Kickxia spuria</i> subsp. <i>spuria</i>	5	5	5	5	4	4	stable		
archéophyte	<i>Lamium amplexicaule</i> **	3	3	2	3	3	2	stable		
archéophyte	<i>Matricaria recutita</i>	3	3	4	4	5	3	stable		en régression à cause des désherbants. Devient rudéral dans les terrains vagues, autour des habitations (Prost, 2000)
archéophyte	<i>Polycnemum majus</i> **	-	-	3	3	3	2	stable		
archéophyte	<i>Raphanus raphanistrum</i>	6	5	6	6	5	5	stable		
archéophyte	<i>Setaria viridis</i>	4	4	4	4	5	4	stable		
archéophyte	<i>Sherardia arvensis</i>	4	5	5	5	5	5	stable		parfois cultivé dans les prairies artificielles
archéophyte	<i>Sinapis arvensis</i>	6	6	6	6	4	5	stable		
archéophyte	<i>Stachys annua</i> *	5	5	6	5	4	4	stable		
archéophyte	<i>Stachys arvensis</i> *	4	3	4	4	3	3	stable		
archéophyte	<i>Valerianella dentata</i>	3	3	3	3	4	3	stable		
archéophyte	<i>Veronica agrestis</i>	6	5	5	4	5	4	stable		
archéophyte	<i>Veronica hederifolia</i>	6	6	4	5	6	5	stable		
archéophyte	<i>Veronica triphyllos</i> **	3	2	2	2	2	3	stable		
archéophyte	<i>Vulpia myuros</i>	-	-	-	3	-	3	stable		
étranger	<i>Bombacillaena erecta</i>	-	?	-	2	-	1	stable		
indéterminé									1845	
étranger	<i>Galium parisiense</i>	-	2	1	2	-	2	stable		
indéterminé										
étranger	<i>Herniaria hirsuta</i>	-	-	3	3	2	2	stable		
indéterminé										
étranger	<i>Sedum rubens</i> subsp. <i>rubens</i>	-	3	3	3	2	2	stable		
indéterminé										
étranger	<i>Sinapis alba</i>	3	3	3	3	1	2	stable		actuellement cultivé pour le fourrage (mais très rarement) (Prost, 2000)
indéterminé										
étranger	<i>Veronica acinifolia</i>	3	3	3	3	3	2	stable		
indéterminé										
indigène	<i>Acinos arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i>	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Allium carinatum</i>	3	3	3	3	-	3	stable		
indigène	<i>Allium oleraceum</i>	5	5	4	4	4	4	stable		
indigène	<i>Allium vineale</i>	5	4	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Alyssum alyssoides</i>	4	5	-	5	4	3	stable		
indigène	<i>Arabidopsis thaliana</i>	6	4	5	5	4	4	stable		

Statut en Franche- Comté	espèces	1843	1845	1864	1865- 1875	1892	1995	(1)	(2)	Commentaires et remarques
		1843	1845	1864	1865- 1875	1892	1995	(1)	(2)	
indigène	<i>Arrhenatherum elatius</i> subsp. <i>bulbosum</i>	5	4	5	5	5	3	stable		
indigène	<i>Bunium bulbocastanum</i> var. <i>bulbocastanum</i> **	3	2	3	3	3	2	stable		
indigène	<i>Cardamine hirsuta</i>	6	5	5	5	3	4	stable		
indigène	<i>Cerastium brachypetalum</i>	4	3	3	3	4	3	stable		
indigène	<i>Cerastium semidecandrum</i>	4	4	4	5	5	3	stable		
indigène	<i>Erophila verna</i>	6	6	6	6	5	5	stable		
indigène	<i>Erysimum cheiranthoides</i>	5	3	3	4	4	4	stable		
indigène	<i>Euphorbia falcata</i>	-	3	3	3	-	2	stable		en limite d'aire de répartition
indigène	<i>Falcaria vulgaris</i> *	-	-	2	2	2	1	stable		
indigène	<i>Galeopsis angustifolia</i>	-	5	5	5	-	5	stable		
indigène	<i>Gnaphalium uliginosum</i>	-	-	4	4	4	3	stable		
indigène	<i>Herniaria glabra</i>	-	-	3	3	4	3	stable		
indigène	<i>Hypericum humifusum</i> *	4	4	5	5	4	3	stable		
indigène	<i>Hypochoeris glabra</i>	-	3	3	3	-	2	stable		
indigène	<i>Juncus bufonius</i>	5	5	-	5	5	5	stable		
indigène	<i>Kandis perfoliata</i> subsp. <i>perfoliata</i> *	6	5	5	6	4	5	stable		
indigène	<i>Lathyrus tuberosus</i> *	3	3	1	4	3	3	stable		en régression dans les champs à causes des désherbants
indigène	<i>Mentha arvensis</i>	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Minuartia hybrida</i> subsp. <i>tenuifolia</i> **	-	4	4	5	4	4	stable		a décliné dans les champs à cause de l'intensification de l'agriculture
indigène	<i>Myosotis ramosissima</i> subsp. <i>ramosissima</i>	-	4	4	4	4	3	stable		
indigène	<i>Myosotis stricta</i>	-	-	1	1	-	1	stable		
indigène	<i>Odontites vernus</i> subsp. <i>serotinus</i>	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Ornithogalum umbellatum</i>	5	4	5	5	3	3	stable		
indigène	<i>Ornithopus perpusillus</i>	-	-	2	2	3	2	stable		
indigène	<i>Polygonum lapathifolium</i> subsp. <i>lapathifolium</i>	5	4	5	4	5	4	stable		
indigène	<i>Pseudognaphalium luteoalbum</i> **	2	3	3	3	2	2	stable		
indigène	<i>Radiola linoides</i>	1	3	3	3	-	2	stable		
indigène	<i>Ranunculus sardous</i> subsp. <i>sardous</i>	-	-	5	5	-	3	stable		
indigène	<i>Rhinanthus alectorolophus</i> (subsp. <i>alectorolophus</i>)	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Sagina procumbens</i> **	5	5	5	5	4	4	stable		
indigène	<i>Teucrium botrys</i>	6	5	5	5	5	4	stable		
indigène	<i>Trifolium arvense</i>	5	5	5	5	5	4	stable		

Statut en Franche- Comté	espèces	1843	1845	1864	1865- 1875	1892	1995	(1)	(2)	Commentaires et remarques
indigène	<i>Valerianella carinata</i>	4	4 et cultivé	3	4	3	3	stable		
indigène	<i>Valerianella locusta</i>	5	5	5	4	5	4	stable		
indigène	<i>Vicia hirsuta</i>	3	3	5	5	5	3	stable		
indigène	<i>Vicia parviflora</i> (ou <i>V. tetrasperma</i> subsp. <i>gracilis</i>)	2	-	-	3	2	3	stable		
indigène	<i>Vicia sativa</i> subsp. <i>nigra</i>	4	4	4	5	3	4	stable		
indigène	<i>Vicia tetrasperma</i>	3	4	5	5	4	4	stable		
indigène	<i>Viola tricolor</i>	5	?	5	5	4	3	stable		cultivé dans les jardins
indigène	<i>Vulpia bromoides</i>	-	-	-	3	-	3	stable		
néophyte	<i>Althaea hirsuta</i>	2	2	2	2	-	2	stable	1843	
néophyte	<i>Ammi majus</i>	2	1	2	2	2	1	stable	1843	
néophyte	<i>Anchusa italica</i> *	-	1	2	2	1	1	stable	1758	introduit avec les graines de luzerne. S'est difficilement naturalisée depuis le XIX ^e siècle
néophyte	<i>Calendula arvensis</i>	2	2	-	non relevé	non relevé	1	stable	?	plante des cultures de notre Sud-Ouest et du Midi (Contejean, 1892), introduite avec les graines de luzerne ? Anciennement cultivée dans les jardins ?
néophyte	<i>Hirschfeldia incana</i> subsp. <i>incana</i>	-	1	2	2	-	1	stable	1864	introduit avec les graines de luzerne (provenant du midi) au XIX ^e siècle
néophyte	<i>Muscari comosum</i>	5	3	4	4	-	3	stable	1843	
néophyte	<i>Valerianella eriocarpa</i>	-	cultivé	-	2	-	1	stable	1845	cultivé dans les jardins au XIX ^e siècle
néophyte	<i>Vicia lutea</i>	2	2	2	2	-	1	stable	1810	anciennement cultivée ?
indigène	<i>Medicago arabica</i>	-	1	3	3	-	4	progresse		s'est beaucoup répandu depuis 1970 dans les prés, les cultures et au bord des chemins (Prost, 2000)
néophyte	<i>Galinsoga quadriradiata</i>	-	-	-	-	-	4	progresse	vers 1900	plante en voie d'extension
néophyte	<i>Oxalis fontana</i>	1	1	2	2	1	4	progresse	1843	en voie d'extension par les vallées
néophyte	<i>Panicum capillare</i>	-	-	-	-	-	2	progresse	1990-2000	
néophyte	<i>Panicum dichotomiflorum</i>	-	-	-	-	-	4	progresse	1990-2000	a traversé la France d'Ouest en Est en une vingtaine d'années (Prost, 2000)
néophyte	<i>Veronica persica</i>	-	2	1	2	3	5	progresse	1845	Jauzein (2001a) : arrivée de l'Orient au début du XIX ^e siècle.

Annexe 6b

Evolution de la fréquence des espèces des lieux rudéraux entre 1843 et nos jours en Franche-Comté

(Pour plus de détails voir les notes à la fin des tableaux).

Statut en Franche-comté	espèces	1843	1845	1864	1865- 1875	1890	1995	(1)	(2)	Commentaires et remarques
archéophyte	<i>Chenopodium urbicum</i>	5	3	4	4	3	2	régresse		en limite d'aire, se maintient difficilement
archéophyte	<i>Chenopodium vulvaria</i> *	4	3	3	3	1	1	régresse		
archéophyte	<i>Conium maculatum</i> **	4	5	5	4	4	3	régresse		devenu rarissime, peut-être disparu, dans les rues des villages, les décombres et les terrains vagues (Prost, 2000)
archéophyte	<i>Hyoscyamus niger</i> **	3	3	3	3	3	1	régresse		devenu très rare à cause de l'urbanisation (Prost, 2000)
archéophyte	<i>Lepidium squamatum</i> *	3	4	5	5	4	1	régresse		
archéophyte	<i>Malva neglecta</i>	5	-	5	5	4	3	régresse		en voie de régression par urbanisation (Prost, 2000)
archéophyte	<i>Malva sylvestris</i>	5	5	5	5	4	3	régresse		
archéophyte	<i>Tanacetum parthenium</i> *+**	3	4	4	4	4	2	régresse		Contejean (1892) : originaire de l'Orient, propagé en Europe pendant le Moyen-Age
archéophyte	<i>Urtica urens</i>	6	4	5	5	5	2	régresse		a pratiquement disparu des villages à cause de l'urbanisation (Prost, 2000)
archéophyte	<i>Xanthium strumarium</i> **	3	3	3	3	3	2	régresse		en voie de régression par urbanisation (Prost, 2000)
étranger	<i>Centaurea calcitrapa</i> **	3	5	5	5	1	2	régresse		
indéterminé										
étranger	<i>Falcaria vulgaris</i> *	-	2	2	3	2	1	régresse		
indéterminé										
étranger	<i>Leonurus cardiaca</i> **	2	3	3	3	3	1	régresse	(1758)	Contejean (1892) : de la Sibérie et du Caucase. Installée en Europe dès le Moyen Âge ; toujours accidentel dans nos contrées. En forte régression par urbanisation (Prost, 2000)
indéterminé										
étranger	<i>Parietaria officinalis</i>	4	2	3	2	3	1	régresse		est devenu très rare dans villages à cause de l'urbanisation (Prost, 2000)
indéterminé										
indigène	<i>Cynoglossum officinale</i> *	6	4	4	5	3	2	régresse		
indigène	<i>Physalis alkekengi</i> **	-	-	3	3	4	2	régresse		en voie de régression par urbanisation (Prost, 2000)
indigène	<i>Rumex pulcher</i>	3	4	3	4	-	2	régresse		
indigène	<i>Stachys germanica</i> *	3	3	3	3	3	2	régresse		en régression à cause de l'urbanisation (Prost, 2000)
archéophyte	<i>Arctium lappa</i>	4	4	4	3	3	4	stable		
archéophyte	<i>Arctium tomentosum</i> *	-	3	1	2	3	3	stable		

Statut en Franche-comté	espèces	1843	1845	1864	1865- 1875	1890	1995	(1)	(2)	Commentaires et remarques
archéophyte	<i>Armoracia rusticana</i> *	-	-	1	3	3	2	stable		
archéophyte	<i>Artemisia absinthium</i> *	3	4	3	3	-	3	stable		
archéophyte	<i>Ballota nigra</i> [subsp. <i>meridionalis</i>]**	6	5	6	5	5	4	stable		
archéophyte	<i>Brassica nigra</i>	-	2	4	3	2	3	stable		Contejean (1892) : originaire de l'Europe centrale et naturalisée par la culture, depuis un millier d'années au moins / encore rarement cultivé dans les jardins (Prost, 2000)
archéophyte	<i>Bromus hordeaceus</i> subsp. <i>hordeaceus</i>	-	5	5	5	6	5	stable		
archéophyte	<i>Bromus sterilis</i>	6	5	5	5	6	4	stable		
archéophyte	<i>Carduus acanthoides</i>	4	2	4	3	-	3	stable		
archéophyte	<i>Chelidonium majus</i>	5	5	5	5	5	5	stable		
archéophyte	<i>Chenopodium bonus-henricus</i>	4	4	4	5	5	3	stable		
archéophyte	<i>Chenopodium glaucum</i>	2	2	0	2	3	1	stable		
archéophyte	<i>Chenopodium murale</i> *	4	4	4	4	2	3	stable		cultivé depuis le XIV ^e siècle dans le Nord de la France (Ruas & Marinval, 1991)
archéophyte	<i>Cichorium intybus</i>	6	5	6	5	5	5	stable		
archéophyte	<i>Crepis foetida</i>	4	4	4	2	4	3	stable		
archéophyte	<i>Cynodon dactylon</i>	-	3	3	3	-	3	stable		
archéophyte	<i>Descurainia sophia</i>	2	2	2	2	1	1	stable		
archéophyte	<i>Echium vulgare</i>	6	5	6	5	4	5	stable		
archéophyte	<i>Foeniculum vulgare</i> subsp. <i>vulgare</i>	3	3	4	3	2	3	stable		cultivé depuis le XI ^e siècle dans le Nord de la France (Ruas & Marinval, 1991)
archéophyte	<i>Geranium columbinum</i>	4	5	5	5	4	5	stable		
archéophyte	<i>Geranium molle</i>	4	4	5	5	4	5	stable		
archéophyte	<i>Geranium pusillum</i>	5	5	5	5	4	4	stable		
archéophyte	<i>Hordeum murinum</i> **	6	5	6	5	4	5	stable		
archéophyte	<i>Isatis tinctoria</i> *	-	1	1	2	3	2	stable		plante tinctoriale, encore cultivée au XIX ^e siècle, s'est naturalisée
archéophyte	<i>Lamium album</i>	5	5	5	5	5	5	stable		
archéophyte	<i>Lepidium ruderale</i> *	-	2	1	1	2	2	stable		
archéophyte	<i>Marrubium vulgare</i> *	3	2	2	3	2	2	stable		plante des contrées plus chaudes, se maintient difficilement
archéophyte	<i>Medicago sativa</i>	3	3	4	4	4	4	stable		originaire d'Iran, la luzerne est cultivée en France depuis le X ^e , XI ^e siècle, elle s'est naturalisée partout avec les déplacements de population
archéophyte	<i>Nepeta cataria</i> *	3	3	3	3	3	3	stable		
archéophyte	<i>Onopordum acanthium</i> *	3	3	3	3	3	2	stable		

Statut en Franche-comté	espèces	années										(2)	Commentaires et remarques
		1843	1845	1864	1865- 1875	1890	1995	(1)					
archéophyte	<i>Papaver somniferum</i>	-	2	3	3	-	3	stable					espèce qui n'est déjà plus très cultivée au XIX ^e siècle, l'est encore aujourd'hui sous différentes formes horticoles. S'est naturalisée en plaine.
archéophyte	<i>Petroselinum crispum</i>	3	3	-	3	-	2	stable					très peu naturalisé
archéophyte	<i>Reseda lutea</i>	6	4	5	6	5	5	stable					ancienne plante cultivée (dès la Tène moyenne-finale dans le Nord de la France (Matterne, 2000)
archéophyte	<i>Reseda luteola</i>	5	4	4	6	5	4	stable				1570	
archéophyte	<i>Sisymbrium officinale</i>	6	6	6	6	5	4	stable					
archéophyte	<i>Verbena officinalis</i>	6	5	6	5	5	5	stable					
étranger indéterminé	<i>Amaranthus blitum*</i>	4	4	5	3	5	4	stable					
étranger indéterminé	<i>Asparagus officinalis</i>	-	4	4	4	-	3	stable					encore cultivé aujourd'hui et complètement naturalisé
étranger indéterminé	<i>Chenopodium botrys</i>	-	?	-	2	-	2	stable					
étranger indéterminé	<i>Chondrilla juncea</i>	-	3	4	3	-	2	stable					
étranger indéterminé	<i>Euphorbia lathyris</i>	3	2	4	4	4	4	stable					cultivé et naturalisé dans les jardins et les décombres
étranger indéterminé	<i>Herniaria hirsuta</i>	-	-	3	3	2	2	stable					
étranger indéterminé	<i>Inula helenium*</i>	-	2	2	3	3	2	stable				1759 ?	très cultivée autrefois comme plante médicinale pour ses propriétés curatives très réputées, aujourd'hui naturalisée en limite d'aire de distribution
étranger indéterminé	<i>Lactuca perennis</i>	4	3	4	4	3	3	stable					
étranger indéterminé	<i>Lactuca scariola</i>	3	3	5	5	3	4	stable					
étranger indéterminé	<i>Lappula squarrosa</i>	-	3	3	3	2	3	stable					
étranger indéterminé	<i>Lepidium sativum</i>	2	3	-	3	2	2	stable					originaire de Perse, cultivé (saveur proche du cresson) et naturalisé
étranger indéterminé	<i>Melilotus officinalis</i>	6	5	5	5	5	5	stable					
étranger indéterminé	<i>Silybum marianum*</i>	-	2	1	2	3	2	stable				1570 ?	Contejean (1892) : originaire de l'Orient et propagé en Europe pendant le Moyen Âge
indigène indigène	<i>Achillea millefolium</i>	6	5	6	5	6	5	stable					
	<i>Aegopodium podagraria</i>	5	5	6	5	5	5	stable					

Statut en Franche-comté	espèces	1843		1845		1864		1865- 1875		1890		1995		(1)	(2)	Commentaires et remarques
indigène	<i>Agrimonia eupatoria</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	4	4	4	4	stable		
indigène	<i>Agrostis capillaris</i> (subsp. <i>capillaris</i>)	-	5	5	5	5	5	5	5	6	6	5	5	stable		
indigène	<i>Agrostis stolonifera</i>	-	5	5	5	5	5	5	5	-	-	5	5	stable		
indigène	<i>Ajuga reptans</i>	6	5	5	6	5	5	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Alchemilla monticola</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	stable		
indigène	<i>Alchemilla xanthochlora</i>	-	-	-	2	2	2	2	2	3	3	4	4	stable		
indigène	<i>Alliaria petiolata</i>	6	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Alopecurus pratensis</i>	4	5	5	5	5	5	5	5	4	4	5	5	stable		
indigène	<i>Anthriscus sylvestris</i>	5	5	5	4	5	5	5	5	6	6	5	5	stable		
indigène	<i>Arabis glabra</i> **	3	3	3	-	5	5	5	5	4	4	3	3	stable		
indigène	<i>Arctium minus</i>	4	5	5	6	5	5	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	6	5	5	6	5	5	5	5	6	6	5	5	stable		
indigène	<i>Arrhenatherum elatius</i> subsp. <i>elatius</i>	6	5	5	6	5	5	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Artemisia vulgaris</i>	6	5	5	6	5	5	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Barbarea vulgaris</i>	5	-	6	6	6	6	6	6	6	6	5	5	stable		
indigène	<i>Bellis perennis</i>	6	6	6	6	6	6	6	6	5	6	5	5	stable		
indigène	<i>Brachypodium pinnatum</i>	-	4	3	4	4	4	4	4	-	-	3	3	stable		
indigène	<i>Bryonia dioica</i> *	5	5	5	5	4	4	4	4	4	4	5	5	stable		
indigène	<i>Calystegia sepium</i> subsp. <i>sepium</i>	6	5	5	6	5	5	5	5	4	4	5	5	stable		
indigène	<i>Campanula rapunculoides</i>	6	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	4	stable		
indigène	<i>Campanula rapunculus</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	3	3	stable		
indigène	<i>Carduus crispus</i>	6	5	5	6	5	5	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Carduus nutans</i>	-	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Carlina vulgaris</i>	4	5	5	6	5	5	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Carum carvi</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	3	3	stable		
indigène	<i>Cerastium arvense</i>	6	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Cerastium fontanum</i> subsp. <i>vulgare</i>	6	5	5	6	6	6	6	6	5	5	6	6	stable		
indigène	<i>Chaerophyllum aureum</i>	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	stable		
indigène	<i>Chaerophyllum temulum</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Cirsium arvense</i>	6	5	5	6	5	5	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Cirsium eriophorum</i>	-	-	-	5	3	3	3	3	4	4	4	4	stable		
indigène	<i>Cirsium vulgare</i> subsp. <i>vulgare</i>	4	5	5	6	5	5	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Clematis vitalba</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Clinopodium vulgare</i> (ou subsp. <i>vulgare</i>)	6	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Cornus sanguinea</i>	5	5	5	6	6	6	6	6	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Crataegus laevigata</i>	6	5	5	6	6	6	6	6	-	-	4	4	stable		
indigène	<i>Crataegus monogyna</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Crepis biennis</i>	-	5	5	6	5	5	5	5	5	5	5	5	stable		

Statut en Franche-comté	espèces	1843	1845	1864	1865- 1875	1890	1995	(1)	(2)	Commentaires et remarques
indigène	<i>Cruciata laevipes</i>	-	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Cucubalus baccifer</i>	2	4	3	2	-	3	stable		présent uniquement dans la partie méridionale de la région, en limite d'aire de répartition
indigène	<i>Cuscuta europaea</i> *	4	3	4	4	3	3	stable		
indigène	<i>Dactylis glomerata</i>	6	6	6	5	6	6	stable		
indigène	<i>Daucus carota</i>	6	5	6	5	6	5	stable		
indigène	<i>Dipsacus fullonum</i>	5	5	6	5	5	4	stable		
indigène	<i>Dipsacus laciniatus</i>	-	2	3	2	-	3	stable		
indigène	<i>Dipsacus pilosus</i> *	2	3	4	4	4	3	stable		
indigène	<i>Epilobium angustifolium</i>	5	5	3	5	5	5	stable		
indigène	<i>Epilobium hirsutum</i>	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Epilobium montanum</i>	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Epilobium parviflorum</i>	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Epilobium tetragonum</i>	4	4	5	5	5	4	stable		
indigène	<i>Equisetum arvense</i>	-	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Erigeron acer</i>	6	4	4	5	4	5	stable		
indigène	<i>Eryngium campestre</i> *	5	4	5	5	4	4	stable		
indigène	<i>Euonymus europaeus</i>	5	3	5	5	4	5	stable		
indigène	<i>Eupatorium cannabinum</i>	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Euphorbia cyparissias</i>	6	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Euphorbia flavicoma</i> subsp. <i>verrucosa</i>	6	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Euphorbia stricta</i>	5	4	5	4	4	5	stable		
indigène	<i>Filipendula ulmaria</i>	5	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Fragaria vesca</i>	5	5	6	6	5	6	stable		
indigène	<i>Galeopsis tetrahit</i>	6	5	5	5	6	5	stable		
indigène	<i>Galium mollugo</i> subsp. <i>erectum</i>	5	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Geranium lucidum</i>	1	4	4	3	1	3	stable		
indigène	<i>Geranium robertianum</i>	6	5	6	5	5	6	stable		
indigène	<i>Geranium sylvaticum</i> **	4	4	4	3	4	3	stable		
indigène	<i>Geum urbanum</i>	5	5	5	5	4	5	stable		
indigène	<i>Glechoma hederacea</i>	6	5	6	5	6	5	stable		
indigène	<i>Hedera helix</i>	6	4	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Heracleum sphondylium</i>	6	6	5	5	6	5	stable		
indigène	<i>Holcus lanatus</i>	6	6	5	5	6	5	stable		
indigène	<i>Humulus lupulus</i>	5	5	5	5	5	4	stable		
indigène	<i>Hypericum perforatum</i>	4	6	6	5	6	5	stable		
indigène	<i>Inula conyza</i>	-	4	5	5	3	5	stable		
indigène	<i>Juncus inflexus</i>	-	5	6	4	5	5	stable		

Statut en Franche-comté	espèces	1843	1845	1864	1865- 1875	1890	1995	(1)	(2)	Commentaires et remarques
indigène	<i>Knautia arvensis</i>	5	5	6	5	4	5	stable		
indigène	<i>Lactuca saligna</i>	3	3	3	3	-	2	stable		
indigène	<i>Lactuca virosa</i>	3	3	1	1	1	3	stable		
indigène	<i>Lamium maculatum</i>	6	5	6	4	5	5	stable		
indigène	<i>Lapsana communis</i>	6	5	6	5	4	5	stable		
indigène	<i>Lathyrus pratensis</i>	6	5	5	5	6	5	stable		
indigène	<i>Leontodon autumnalis</i>	6	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Leontodon saxatilis</i> subsp. <i>saxatilis</i> **	4	3	3	3	4	2	stable		
indigène	<i>Leucanthemum vulgare</i> subsp. <i>vulgare</i> var. <i>vulgare</i>	6	6	6	5	6	5	stable		
indigène	<i>Linaria vulgaris</i>	6	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Lolium perenne</i>	6	6	6	5	6	5	stable		
indigène	<i>Lotus corniculatus</i>	6	5	6	5	6	5	stable		
indigène	<i>Malva alcea</i> *	5	5	4	4	4	4	stable		
indigène	<i>Malva moschata</i>	4	5	4	3	4	5	stable		
indigène	<i>Medicago lupulina</i>	5	5	6	5	6	6	stable		
indigène	<i>Mellilotus altissimus</i>	5	4	4	5	4	3	stable		
indigène	<i>Mentha longifolia</i> (subsp. <i>longifolia</i>)	-	6	5	5	6	5	stable		
indigène	<i>Ononis spinosa</i>	5	4	4	5	4	5	stable		
indigène	<i>Origanum vulgare</i>	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Parietaria judaica</i>	4	4	4	-	-	4	stable		
indigène	<i>Pastinaca sativa</i>	5	5	-	5	4	5	stable		
indigène	<i>Picris hieracioides</i>	6	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Plantago lanceolata</i>	6	6	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Plantago major</i>	6	6	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Plantago media</i>	6	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Poa annua</i>	6	6	6	6	6	6	stable		
indigène	<i>Poa compressa</i>	4	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Poa pratensis</i>	4	5	6	5	6	5	stable		
indigène	<i>Poa trivialis</i>	-	5	5	5	6	5	stable		
indigène	<i>Potentilla anserina</i>	5	5	6	6	5	5	stable		
indigène	<i>Potentilla reptans</i>	6	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Prunella vulgaris</i>	6	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Prunus spinosa</i> *	6	6	6	6	5	5	stable		
indigène	<i>Pulicaria dysenterica</i> *	4	5	5	4	4	4	stable		
indigène	<i>Ranunculus bulbosus</i>	5	5	6	6	6	5	stable		
indigène	<i>Ranunculus repens</i>	5	6	6	6	5	5	stable		
indigène	<i>Rosa canina</i>	6	5	6	6	6	5	stable		

Statut en Franche-comté	espèces	1843	1845	1864	1865- 1875	1890	1995	(1)	(2)	Commentaires et remarques
indigène	<i>Rubus caesius</i>	4	5	5	5	4	5	stable		
indigène	<i>Rumex conglomeratus</i>	6	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Rumex crispus</i>	-	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Rumex obtusifolius</i>	5	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Rumex sanguineus</i>	2	3	-	3	5	3	stable		
indigène	<i>Sambucus ebullus</i>	6	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Sambucus nigra</i>	4	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Sanguisorba minor</i> subsp. <i>minor</i> var. <i>minor</i>	6	5	5	-	6	5	stable		
indigène	<i>Saponaria officinalis</i>	5	5	4	5	4	4	stable		
indigène	<i>Scrophularia nodosa</i>	5	5	5	5	4	5	stable		
indigène	<i>Securigera varia</i> *	4	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Senecio erucifolius</i>	5	3	6	4	5	5	stable		
indigène	<i>Senecio jacobaea</i> (subsp. <i>jacobaea</i>)	6	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Senecio viscosus</i> **	3	3	2	3	4	4	stable		
indigène	<i>Silene dioica</i> var. <i>dioica</i>	5	5	-	2	3	4	stable		
indigène	<i>Silene latifolia</i> [subsp. <i>alba</i>] **	-	3	3	-	2	3	stable		
indigène	<i>Silene vulgaris</i> subsp. <i>vulgaris</i>	6	5	6	6	6	5	stable		
indigène	<i>Solanum dulcamara</i>	5	3	4	4	5	4	stable		
indigène	<i>Sonchus arvensis</i>	5	4	5	5	4	4	stable		
indigène	<i>Stachys recta</i>	6	5	6	4	4	5	stable		
indigène	<i>Stachys sylvatica</i>	5	4	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Stellaria graminea</i>	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Symphytum officinale</i>	3	3	3	4	4	3	stable		
indigène	<i>Tanacetum vulgare</i> *	4	4	4	5	4	5	stable		
indigène	<i>Taraxacum</i> agg.	5	5	5	5	6	6	stable		
indigène	<i>Torilis japonica</i>	1	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Tragopogon pratensis</i>	5	5	6	5	5	4	stable		
indigène	<i>Trifolium campestre</i>	6	5	6	6	4	5	stable		
indigène	<i>Trifolium fragiferum</i> **	6	5	5	6	5	5	stable		
indigène	<i>Trifolium pratense</i>	6	5	6	6	6	5	stable		
indigène	<i>Trifolium repens</i>	6	6	6	5	6	5	stable		
indigène	<i>Tussilago farfara</i>	6	5	6	5	6	5	stable		
indigène	<i>Urtica dioica</i>	6	5	6	5	6	6	stable		
indigène	<i>Verbascum blattaria</i>	3	5	4	4	4	4	stable		
indigène	<i>Verbascum densiflorum</i>	-	-	5	4	5	3	stable		
indigène	<i>Verbascum lychnitis</i>	6	5	5	4	4	4	stable		
indigène	<i>Verbascum nigrum</i>	5	3	4	4	5	5	stable		

Statut en Franche-comté	espèces	1843	1845	1864	1865- 1875	1890	1995	(1)	(2)	Commentaires et remarques
indigène	<i>Verbascum pulverulentum</i>	-	3	1	3	-	3	stable		
indigène	<i>Verbascum thapsus</i> subsp. <i>thapsus</i>	4	4	3	4	5	3	stable		
indigène	<i>Veronica chamaedrys</i>	6	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Veronica officinalis</i>	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Veronica serpyllifolia</i>	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Vicia cracca</i>	5	5	6	4	6	6	stable		
indigène	<i>Vicia sepium</i>	6	5	6	5	6	6	stable		
indigène	<i>Viola hirta</i>	6	5	6	6	5	5	stable		
néophyte	<i>Amaranthus caudatus</i>	-	2	-	-	-	2	stable	1845	espèce cultivée dans les parcs et jardins
néophyte	<i>Amaranthus graecizans</i> subsp. <i>silvestris</i>	3	2	1	2	-	2	stable		
néophyte	<i>Borago officinalis</i>	3	4	4	4	4	3	stable	1810	
néophyte	<i>Capsella rubella</i>	-	-	4	3	6	4	stable	1864	
néophyte	<i>Consolida ajacis</i>	-	3	-	3	-	3	stable	1845	cultivé dans les jardins
néophyte	<i>Datura stramonium</i> **	3	3	4	3	4	4	stable	1760	naturalisé et cultivé en Allemagne vers la fin du XVI ^e siècle / Cultivé pour ses alcaloïdes qui servent à traiter l'asthme (Preston et alii, 2002) paraît importé par le chemin de fer (Parisot, 1856) cultivé dans les jardins
néophyte	<i>Diptotaxis muralis</i> (subsp.)	-	-	1	1	1	2	stable	1856	
néophyte	<i>Echinops sphaerocephalus</i>	2	-	-	-	-	2	stable	1810	
néophyte	<i>Erucastrum gallicum</i> **	-	3	3	4	3	3	stable	1758	
néophyte	<i>Euphorbia esula</i>	3	3	2	2	-	3	stable		probablement introduit par la navigation sur le Doubs, la Loue (Prost, 2000)
néophyte	<i>Geranium pyrenaicum</i> **	3	4	4	5	4	5	stable		
néophyte	<i>Hesperis matronalis</i>	-	-	2	2	2	2	stable		
néophyte	<i>Lepidium graminifolium</i>	-	2	1	1	-	2	stable	1845	
néophyte	<i>Linaria repens</i> var. <i>repens</i>	3	3	3	3	2	3	stable	XIX ^e siècle	
néophyte	<i>Melissa officinalis</i>	3	4	4	3	-	4	stable		cultivé, se naturalise facilement plaine
néophyte	<i>Mentha spicata</i>	-	-	3	2	3	3	stable		cultivé dans les jardins
néophyte	<i>Oenothera biennis</i> **	2	3	3	3	4	3	stable	1758	plante d'Amérique du nord, connue en Europe dès 1614 et déjà répandue vers la fin du XVI ^e siècle (Prost, 2000)
néophyte	<i>Picris echioides</i>	-	-	2	4	3	3	stable	1860	introduite au XIX ^e siècle par les semences utilisées par les agriculteurs pour leurs champs de moissons et de luzerne (Prost, 2000)
néophyte	<i>Poa supina</i>	-	-	-	-	-	0	stable		

Statut en Franche-comté		espèces										Commentaires et remarques
		1843	1845	1864	1865- 1875	1890	1995	(1)	(2)			
néophyte	<i>Rumex patientia</i>	-	3	3	3	2	3	stable		cultivé dans les jardins, et employé comme l'oseille, le parenchyme des feuilles possédant une saveur acidulée peu intense		
néophyte	<i>Solidago canadensis</i>	-	-	-	-	3	2	stable	1840	Contejean (1892) : sans doute naturalisée à Montbéliard vers 1840 (échappée des jardins) / toujours cultivé aujourd'hui		
néophyte	<i>Syringa vulgaris</i>	-	3	3	3	-	3	stable		cultivé dans les jardins		
néophyte	<i>Xanthium spinosum</i> **	-	-	1	2	-	1	stable	1864	introduit avec les graines semées dans les prairies artificielles		
néophyte	<i>Amaranthus retroflexus</i>	3	3	3	3	3	5	progresse	1845	plante mexicaine introduite en France en 1778, n'est arrivée qu'en 1850 ds la région Contejean (1892)		
néophyte	<i>Artemisia verlotiorum</i>	-	-	-	-	-	2	progresse	1895			
néophyte	<i>Buddleja davidii</i>	-	-	-	-	-	3	progresse	XX ^e siècle	cultivé dans les parcs et jardins se naturalise très facilement (Prost, 2000)		
néophyte	<i>Bunias orientalis</i>	-	-	-	-	-	4	progresse	seconde moitié du XX ^e siècle			
néophyte	<i>Eragrostis minor</i>	-	-	-	-	-	3	progresse	1895	rare dans le Jura méridional en 1895 (Parmentier), en extension régulière depuis		
néophyte	<i>Erigeron annuus</i> subsp. <i>annuus</i>	-	-	-	-	-	4	progresse	Première moitié du XIX ^e siècle			
néophyte	<i>Galega officinalis</i>	-	1	1	2	-	4	progresse	première moitié du XIX ^e siècle	ancienne espèce cultivée (parfois dans les jardins), rare au XIX ^e siècle qui s'est propagée grâce aux travaux (Prost, 2000)		
néophyte	<i>Galinsoga quadriradiata</i>	-	-	-	-	-	4	progresse	XIX ^e siècle ?	plante en voie d'extension		
néophyte	<i>Juncus tenuis</i>	-	-	-	-	-	5	progresse	1859	trouvé pour la première fois en 1859 à Luxeuil (Vendrey)		
néophyte	<i>Lepidium draba</i>	-	-	1	1	2	3	progresse	1858	Parisot / disséminé par les grands travaux		
néophyte	<i>Matricaria discoidea</i>	-	-	-	-	-	5	progresse				
néophyte	<i>Medicago arabica</i>	-	1	3	3	-	4	progresse		espèce qui s'est beaucoup répandue depuis 1970 dans les prés, les cultures, au bord des chemins (Prost, 2000)		
néophyte	<i>Melilotus albus</i>	-	3	3	3	3	5	progresse		Quélet : devient fréquente (1872)		
néophyte	<i>Oenothera glazioviana</i>	-	-	-	-	-	3	progresse	XX ^e siècle	commence à s'implanter ds le Jura (Prost, 2000)		
néophyte	<i>Oxalis corniculata</i>	1	-	-	-	-	3	progresse	1843			
néophyte	<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	-	2	2	-	-	4	progresse				

Statut en Franche-comté	espèces	1843	1845	1864	1865- 1875	1890	1995	(1)	(2)	Commentaires et remarques
néophyte	<i>Reynoutria japonica</i>	-	-	-	-	-	4	progresse	début XX ^e siècle	
néophyte	<i>Rumex longifolius</i>	-	-	-	-	-	3	progresse	XX	échappé des jardins et subspontané çà et là dans le jura.
néophyte	<i>Salvia verticillata</i>	-	-	-	2	1	3	progresse	1865	Contejean : se propage depuis 1898
néophyte	<i>Veronica persica</i>	-	2	1	2	3	5	progresse	1845	Jauzein (2001a) : arrivée de l'Orient au début du XIX ^e siècle.

Annexe 6c

Evolution de la fréquence des espèces communes aux lieux cultivés et rudéraux entre 1843 et nos jours en Franche-Comté

(Pour plus de détails voir les notes à la fin des tableaux).

Statut en Franche-comté	espèces	1843	1845	1864	1865-1875	1890	1995	(1)	(2)	Commentaires et remarques
archéophyte	<i>Chenopodium hybridum**</i>	3	4	3	3	3	1	régresse		
étranger	<i>Veronica polita</i>	-	6	6	4	5	3	régresse		semble en voie de régression lente
indéterminé										
archéophyte	<i>Aethusa cynapium</i>	6	6	6	5	4	5	stable		
archéophyte	<i>Atriplex patula</i>	6	6	6	5	5	4	stable		
archéophyte	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	6	5	6	6	6	5	stable		
archéophyte	<i>Chenopodium polyspermum*</i>	5	5	6	5	4	4	stable		
archéophyte	<i>Euphorbia exigua</i>	5	6	6	6	5	5	stable		
archéophyte	<i>Euphorbia helioscopia</i>	6	5	6	6	5	5	stable		
archéophyte	<i>Euphorbia pepus</i>	5	5	5	5	5	5	stable		
archéophyte	<i>Euphorbia platyphyllos</i>	4	3	4	4	4	4	stable		
archéophyte	<i>Fallopia convolvulus</i> var. <i>convolvulus</i>	-	5	5	5	5	5	stable		
archéophyte	<i>Geranium dissectum</i>	3	5	5	5	5	5	stable		
archéophyte	<i>Lamium purpureum</i>	6	5	6	5	5	5	stable		
archéophyte	<i>Lepidium campestre</i>	6	5	5	6	5	5	stable		
archéophyte	<i>Matricaria perforata</i>	4	4	5	4	5	4	stable		
archéophyte	<i>Mercurialis annua</i>	6	5	5	5	6	5	stable		
archéophyte	<i>Myosotis arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i>	5	5	5	5	5	4	stable		
archéophyte	<i>Papaver dubium</i>	5	3	4	4	4	3	stable		
archéophyte	<i>Papaver rhoeas</i>	6	5	6	5	5	5	stable		après une forte période de régression dans les années 70-80, la situation s'est stabilisée et le coquelicot s'étend à nouveau (Prost, 2000)
archéophyte	<i>Polygonum aviculare</i>	5	5	6	6	6	5	stable		
archéophyte	<i>Portulaca oleracea**</i>	-	3	3	3	3	3	stable		
archéophyte	<i>Senecio vulgaris</i>	6	6	6	5	6	5	stable		anciennement cultivé dans les jardins
archéophyte	<i>Solanum nigrum</i>	4	3	4	4	5	4	stable		
archéophyte	<i>Sonchus asper</i>	6	5	5	5	5	4	stable		
archéophyte	<i>Sonchus oleraceus</i>	6	5	6	5	5	5	stable		
archéophyte	<i>Veronica arvensis</i>	6	5	5	5	5	4	stable		
étranger	<i>Crepis pulchra</i>	-	2	2	2	-	1	stable		
indéterminé										

Statut en Franche-comté	espèces	1843	1845	1864	1865- 1875	1890	1995	(1)	(2)	Commentaires et remarques
étranger indéterminé	<i>Geranium rotundifolium</i>	5	5	5	5	4	5	stable		
étranger indéterminé	<i>Lamium hybridum</i>	-	2	3	4	-	3	stable		
indigène	<i>Atriplex prostrata</i> Boucher	3	2	4	3	4	4	stable		
indigène	<i>Chenopodium album</i>	6	5	5	5	6	5	stable		
indigène	<i>Convolvulus arvensis</i>	5	5	5	5	5	5	stable		
indigène	<i>Crepis capillaris</i>	5	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Elytrigia repens</i> subsp. <i>repens</i>	6	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Galium aparine</i>	5	5	6	5	5	5	stable		
indigène	<i>Lathyrus hirsutus</i> *	4	5	5	4	4	3	stable		
indigène	<i>Polygonum persicaria</i>	5	5	6	5	5	6	stable		
indigène	<i>Rumex acetosella</i>	4	5	5	5	3	4	stable		
indigène	<i>Spergularia rubra</i>	3	4	4	4	4	4	stable		
indigène	<i>Stellaria media</i>	6	5	6	5	6	5	stable		
néophyte	<i>Coryza canadensis</i>	4	4	6	4	4	5	stable	1758	cette plante était cultivée au jardin de Blois en 1665. On l'indique comme naturalisée dans le midi de l'Europe en 1864 (Contejean, 1892)

Notes :

1843 : Charles Grenier, Catalogue des plantes phanérogames du Département du Doubs.

1845 : C.-M. Philibert Babey, Flore Jurassienne, ou description des plantes vasculaires croissant naturellement dans les montagnes du Jura et les plaines qui sont au pied.

1864 : Eugène Michalet, Histoire naturelle du Jura et des départements voisins – par le frère Ogérien. Vol. 2 : Botanique.

1865-1875 : Charles Grenier, Flore de la chaîne jurassique, précédée de la Revue de la flore des monts Jura.

1892 : Charles Contejean, Revue de la flore de Montbéliard.

1995 : Jean-François Prost, Catalogue des plantes vasculaires de la Chaîne jurassienne + pour certaines espèces des corrections de l'auteur (en effet même, si elles ont disparu du Jura, des espèces comme *Arnooseris minima* etc. se trouvent encore en Haute-Saône au pied des Vosges).

L'échelle de fréquence des espèces est indiquée dans le Tableau 1.

Accolé au nom des espèces une * signale celles connues de Jean Baulhin (entre 1570 et 1612), ** signale celles connues des Berdot (entre 1758 et 1763).

(1) dynamique floristique depuis 1843, 4 statuts ont été déterminés : disparu, en régression, en progression et stable.

(2) date de la première occurrence connue dans la région pour les néophytes et certaines étrangers indéterminés.

Commentaires et remarques : ce champ contient des données sur les causes probables de régression, de disparition, d'introduction de certaines espèces. Ces commentaires sont pour la plupart tirés de Prost (2000), de Contejean (1892) ou sont de l'auteur.

Remarque : les espèces sont classées selon l'évolution de leur fréquence depuis 1843, puis selon leur statut (archéophyte...) et enfin par ordre alphabétique.

ANNEXE 7

Les types polliniques attendus dans les lieux cultivés et rudéraux, les espèces qu'ils représentent et leurs statuts.

Annexe 7a : les types polliniques attendus dans les lieux cultivés.

Annexe 7b : les types polliniques attendus dans les lieux rudéraux.

Annexe 7a

Les types polliniques attendus dans les lieux cultivés, les espèces qu'ils représentent et leurs statuts

Détermination pollinique	espèces de la flore des lieux cultivés qui appartiennent au type pollinique	Statut en Franche- Comté
Inconnu	<i>Lamium hybridum</i> , <i>Lathyrus angulatus</i> , <i>Medicago arabica</i> , <i>Medicago polymorpha</i> , <i>Medicago tuberculata</i> , <i>Portulaca oleracea</i>	mixte
Aconitum -Groupe	<i>Consolida regalis</i> subsp. <i>regalis</i>	archéophyte
<i>Adonis aestivalis</i> -Type	<i>Adonis aestivalis</i> , <i>Adonis annua</i> L. subsp. <i>annua</i> , <i>Adonis flammea</i>	archéophyte
<i>Agrostemma githago</i>	<i>Agrostemma githago</i>	archéophyte
<i>Allium ursinum</i> -Type	<i>Allium carinatum</i> , <i>Allium oleraceum</i>	indigène
<i>Allium vineale</i> -Type	<i>Allium vineale</i> L.	indigène
<i>Anagallis</i> -Type	<i>Anagallis arvensis</i> , <i>Anagallis foemina</i> , <i>Centunculus minimus</i>	mixte
<i>Antirrhinum</i> -Type	<i>Misopates orontium</i>	archéophyte
<i>Aphanes arvensis</i> -Type	<i>Aphanes arvensis</i> L.	indigène
Apiaceae	<i>Aethusa cynapium</i> , <i>Ammi majus</i> , <i>Bunium bulbocastanum</i> var. <i>bulbocastanum</i> , <i>Bupleurum rotundifolium</i> , <i>Caucalis platycarpos</i> , <i>Falcaria vulgaris</i> , <i>Orlaya grandiflora</i> , <i>Scandix pecten-veneris</i> , <i>Torilis arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i> , <i>Turgenia latifolia</i>	mixte
<i>Arnoseris minima</i>	<i>Arnoseris minima</i>	indigène ?
Brassicaceae	<i>Alyssum alyssoides</i> , <i>Arabidopsis thaliana</i> , <i>Camelina alyssum</i> subsp. <i>alyssum</i> , <i>Camelina sativa</i> , <i>Capsella bursa-pastoris</i> , <i>Cardamine hirsuta</i> , <i>Coincya cheiranthos</i> subsp. <i>cheiranthos</i> , <i>Conringia orientalis</i> , <i>Erophila verna</i> , <i>Erysimum cheiranthoides</i> , <i>Hirschfeldia incana</i> , <i>Iberis amara</i> , <i>Iberis pinnata</i> , <i>Kandis perfoliata</i> subsp. <i>perfoliata</i> , <i>Lepidium campestre</i> , <i>Myagrum perfoliatum</i> , <i>Neslia paniculata</i> , <i>Raphanus raphanistrum</i> , <i>Teesdalia nudicaulis</i> , <i>Thlaspi arvense</i>	mixte
<i>Centaurea cyanus</i>	<i>Centaurea cyanus</i>	archéophyte
<i>Centaurea jacea</i> -Type	<i>Centaurea solstitialis</i>	néophyte
<i>Cerastium</i> -Type	<i>Cerastium brachypetalum</i> , <i>Cerastium glomeratum</i> , <i>Cerastium semidecandrum</i> , <i>Holosteum umbellatum</i> , <i>Sagina procumbens</i> , <i>Stellaria media</i>	indigène
<i>Chaenorrhinum minus</i>	<i>Chaenorrhinum minus</i> subsp. <i>minus</i>	archéophyte
Chenopodiaceae / <i>Amaranthus</i>	<i>Atriplex patula</i> , <i>Atriplex prostrata</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Chenopodium hybridum</i> , <i>Chenopodium polyspermum</i>	mixte
<i>Convolvulus arvensis</i> -Type	<i>Convolvulus arvensis</i>	indigène ?
<i>Crepis</i> -Type	<i>Crepis capillaris</i> , <i>Crepis pulchra</i> , <i>Hypochaeris glabra</i>	mixte
<i>Erodium</i>	<i>Erodium cicutarium</i>	archéophyte ?
<i>Euphorbia</i>	<i>Euphorbia exigua</i> , <i>Euphorbia falcata</i> , <i>Euphorbia helioscopia</i> , <i>Euphorbia peplus</i> , <i>Euphorbia platyphyllus</i>	mixte
<i>Fallopia</i>	<i>Fallopia convolvulus</i> var. <i>convolvulus</i>	archéophyte
<i>Fumaria</i>	<i>Fumaria officinalis</i> , <i>Fumaria vaillantii</i>	archéophyte
<i>Gagea</i> -Type	<i>Gagea pratensis</i> , <i>Gagea villosa</i> , <i>Tulipa sylvestris</i> subsp. <i>sylvestris</i>	mixte
<i>Galeopsis/Balota</i> -Groupe	<i>Ajuga chamaepitys</i> , <i>Galeopsis angustifolia</i> , <i>Galeopsis ladanum</i> , <i>Galeopsis segetum</i> , <i>Lamium amplexicaule</i> , <i>Lamium purpureum</i> , <i>Stachys annua</i> , <i>Stachys arvensis</i>	mixte
<i>Geranium</i>	<i>Geranium dissectum</i> , <i>Geranium rotundifolium</i>	mixte
<i>Heliotropium europaeum</i>	<i>Heliotropium europaeum</i>	archéophyte
<i>Herniaria glabra</i> - Type	<i>Herniaria glabra</i> , <i>Herniaria hirsuta</i>	mixte

Détermination pollinique	espèces de la flore des lieux cultivés qui appartiennent au type pollinique	Statut en Franche-Comté
<i>Hypericum perforatum</i> -Type	<i>Hypericum humifusum</i>	indigène
Juncaceae	<i>Juncus bufonius</i>	indigène
Kickxia	<i>Kickxia elatine</i> subsp. <i>elatine</i> , <i>Kickxia spuria</i> subsp. <i>spuria</i>	archéophyte
<i>Lathyrus</i> -Type	<i>Lathyrus aphaca</i> , <i>Lathyrus cicera</i> , <i>Lathyrus hirsutus</i> , <i>Lathyrus nissolia</i> , <i>Lathyrus tuberosus</i>	mixte
<i>Legousia</i> -Type	<i>Legousia hybrida</i> , <i>Legousia speculum-veneris</i>	archéophyte
<i>Linum alpinum</i> -Type	<i>Linum trigynum</i>	étranger
<i>Lithospermum arvense</i>	<i>Lithospermum arvense</i>	archéophyte
<i>Lycopsis arvensis</i> -Type	<i>Anchusa arvensis</i>	archéophyte
<i>Maiva sylvestris</i> -Type	<i>Althaea hirsuta</i>	néophyte
<i>Matricaria</i> -Type	<i>Anthemis arvensis</i> , <i>Anthemis cotula</i> , <i>Anthemis nobilis</i> , <i>Glebionis segetum</i> , <i>Matricaria perforata</i> , <i>Matricaria recutita</i>	mixte
<i>Melampyrum</i>	<i>Melampyrum arvense</i>	archéophyte ?
<i>Melandrium</i>	<i>Silene noctiflora</i>	archéophyte
<i>Mentha</i> -Type	<i>Acinos arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i> , <i>Mentha arvensis</i>	indigène
<i>Mercurialis annua</i>	<i>Mercurialis annua</i>	archéophyte
<i>Minuartia verna</i> -Type	<i>Gypsophila muralis</i> , <i>Minuartia hybrida</i> subsp. <i>tenuifolia</i>	indigène
<i>Montia fontana</i>	<i>Montia fontana</i> subsp. <i>chondrosperma</i>	indigène
<i>Muscari</i>	<i>Muscari comosum</i> , <i>Muscari neglectum</i>	néophyte ?
<i>Myosotis discolor</i>	<i>Myosotis discolor</i> subsp. <i>discolor</i>	indigène ?
<i>Nigella</i>	<i>Nigella arvensis</i>	archéophyte
<i>Odonites</i> -Type	<i>Odonites vernus</i> subsp. <i>serotinus</i> , <i>Odonites vernus</i> subsp. <i>vernus</i>	indigène
<i>Omphalodes</i> -Type	<i>Myosotis arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i> , <i>Myosotis ramosissima</i> subsp. <i>ramosissima</i> , <i>Myosotis stricta</i>	mixte
<i>Ornithogalum umbellatum</i> -Type	<i>Ornithogalum umbellatum</i>	indigène
<i>Ornithopus</i>	<i>Ornithopus perpusillus</i>	indigène
<i>Oxalis stricta</i> -Type	<i>Oxalis fontana</i>	néophyte
<i>Papaver argemone</i>	<i>Papaver argemone</i>	archéophyte
<i>Papaver rhoeas</i> -Type	<i>Papaver dubium</i> , <i>Papaver rhoeas</i>	archéophyte
<i>Persicaria maculosa</i> -Type	<i>Polygonum lapathifolium</i> subsp. <i>lapathifolium</i> , <i>Polygonum persicaria</i>	indigène
Poaceae	<i>Alopecurus myosuroides</i> , <i>Apera spica-venti</i> , <i>Arrhenatherum elatius</i> subsp. <i>bulbosum</i> , <i>Avena fatua</i> , <i>Bromus arvensis</i> , <i>Bromus commutatus</i> subsp. <i>repens</i> , <i>Bromus secalinus</i> , <i>Digitaria ischaemum</i> , <i>Digitaria sanguinalis</i> , <i>Echinochloa crus-galli</i> subsp. <i>crus-galli</i> , <i>Elytrigia repens</i> subsp. <i>repens</i> , <i>Lolium remotum</i> , <i>Lolium rigidum</i> , <i>Lolium temulentum</i> , <i>Panicum capillare</i> , <i>Panicum dichotomiflorum</i> , <i>Setaria pumila</i> , <i>Setaria verticillata</i> , <i>Setaria viridis</i> , <i>Vulpia bromoides</i> , <i>Vulpia myuros</i>	mixte
<i>Polycnemum</i>	<i>Polycnemum arvense</i> , <i>Polycnemum majus</i>	archéophyte
<i>Polygonum aviculare</i> -Type	<i>Polygonum aviculare</i>	archéophyte ?
<i>Pulmonaria</i> -Groupe	<i>Anchusa italica</i>	néophyte
<i>Radiola linoides</i>	<i>Radiola linoides</i>	indigène
<i>Ranunculus acris</i> -Type	<i>Myosurus minimus</i> , <i>Ranunculus sardous</i> subsp. <i>sardous</i>	indigène
<i>Ranunculus arvensis</i> -Groupe	<i>Ranunculus arvensis</i>	archéophyte
<i>Rhinanthus</i> -Type	<i>Rhinanthus alectorolophus</i>	indigène

Détermination pollinique	espèces de la flore des lieux cultivés qui appartiennent au type pollinique	Statut en Franche-Comté
Rubiaceae	<i>Asperula arvensis</i> , <i>Galium aparine</i> , <i>Galium parisiense</i> , <i>Galium spurium</i> , <i>Galium tricomutum</i> , <i>Sherardia arvensis</i>	mixte
<i>Rumex acetosa</i> - Type	<i>Rumex acetosella</i>	indigène
<i>Sagina apetala</i> - Type	<i>Sagina apetala</i> subsp. <i>apetala</i>	archéophyte ?
<i>Scleranthus</i>	<i>Scleranthus annuus</i>	archéophyte
<i>Sedum</i> - Type	<i>Sedum rubens</i> subsp. <i>rubens</i>	étranger
<i>Senecio</i> - Type	<i>Bombycilaena erecta</i> , <i>Calendula arvensis</i> , <i>Conyza canadensis</i> , <i>Filago pyramidata</i> , <i>Filago vulgaris</i> , <i>Galinsoga quadriradiata</i> , <i>Gnaphalium uliginosum</i> , <i>Logfia arvensis</i> , <i>Logfia gallica</i> , <i>Logfia minima</i> , <i>Pseudognaphalium luteoalbum</i> , <i>Senecio vulgaris</i>	mixte
<i>Silene</i> - Type	<i>Silene gallica</i>	archéophyte
<i>Sinapis</i>	<i>Sinapis alba</i> , <i>Sinapis arvensis</i>	mixte
<i>Solanum nigrum</i> - Type	<i>Solanum nigrum</i>	archéophyte
<i>Sonchus</i> - Type	<i>Sonchus asper</i> , <i>Sonchus oleraceus</i>	archéophyte ?
<i>Spergula arvensis</i>	<i>Spergula arvensis</i>	archéophyte
<i>Spergularia</i> - Type	<i>Spergularia rubra</i> , <i>Spergularia segetalis</i>	indigène
<i>Teucrium botrys</i>	<i>Teucrium botrys</i>	indigène
<i>Thymelaea passerina</i>	<i>Thymelaea passerina</i>	indigène
<i>Trifolium repens</i> - Type	<i>Trifolium arvense</i>	indigène
<i>Vaccaria hispanica</i>	<i>Vaccaria hispanica</i>	archéophyte
<i>Valerianella</i>	<i>Valerianella carinata</i> , <i>Valerianella dentata</i> , <i>Valerianella eriocarpa</i> , <i>Valerianella locusta</i> , <i>Valerianella rimosa</i>	mixte
<i>Veronica</i> - Type	<i>Veronica acinifolia</i> , <i>Veronica agrestis</i> , <i>Veronica arvensis</i> , <i>Veronica hederifolia</i> , <i>Veronica persica</i> , <i>Veronica polita</i> , <i>Veronica triphyllos</i>	mixte
<i>Vicia</i> - Type	<i>Vicia ervilia</i> , <i>Vicia hirsuta</i> , <i>Vicia lutea</i> , <i>Vicia parviflora</i> , <i>Vicia sativa</i> s subsp. <i>nigra</i> , <i>Vicia tetrasperma</i> , <i>Vicia villosa</i> s subsp. <i>varia</i>	mixte
<i>Viola tricolor</i> - Type	<i>Viola arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i> , <i>Viola tricolor</i>	mixte

Annexe 7b

Les types polliniques attendus dans les lieux rudéraux, les espèces qu'ils représentent et leurs statuts

Détermination pollinique	espèces de la flore des lieux rudéraux qui appartiennent au type pollinique	Statut en Franche- Comté
Inconnu	<i>Buddleja davidii</i> , <i>Lamium hybridum</i> , <i>Medicago arabica</i> , <i>Portulaca oleracea</i> , <i>Reynoutria japonica</i>	mixte
Aconitum -Groupe	<i>Consolida ajacis</i>	néophyte ?
Agrimonia -Type	<i>Agrimonia eupatoria</i>	indigène
Alchemilla pentaphyllea -Type	<i>Alchemilla monticola</i> , <i>Alchemilla xanthochlora</i>	indigène
Apiaceae	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Aethusa cynapium</i> , <i>Anthriscus sylvestris</i> , <i>Carum carvi</i> , <i>Chaerophyllum aureum</i> , <i>Chaerophyllum temulum</i> , <i>Conium maculatum</i> , <i>Daucus carota</i> , <i>Eryngium campestre</i> , <i>Falcaria vulgaris</i> , <i>Foeniculum vulgare</i> s. subsp. <i>vulgare</i> , <i>Pastinaca sativa</i> , <i>Petroselinum crispum</i> , <i>Torilis japonica</i>	mixte
Artemisia	<i>Artemisia absinthium</i> , <i>Artemisia verlotiorum</i> , <i>Artemisia vulgaris</i>	mixte
Asparagus officinalis -Type	<i>Asparagus officinalis</i>	étranger ?
Astragalus-Type	<i>Melilotus albus</i> , <i>Melilotus altissimus</i> , <i>Melilotus officinalis</i> , <i>Ononis spinosa</i>	mixte
Borago	<i>Borago officinalis</i>	néophyte
Brassicaceae	<i>Alliaria petiolata</i> , <i>Arabis glabra</i> , <i>Armoracia rusticana</i> , <i>Barbarea vulgaris</i> , <i>Brassica nigra</i> , <i>Bunias orientalis</i> , <i>Capsella bursa-pastoris</i> , <i>Capsella rubella</i> , <i>Descurainia sophia</i> , <i>Diploxaxis muralis</i> , <i>Erucastrum gallicum</i> , <i>Hesperis matronalis</i> , <i>Isatis tinctoria</i> , <i>Lepidium campestre</i> , <i>Lepidium draba</i> , <i>Lepidium graminifolium</i> , <i>Lepidium ruderale</i> , <i>Lepidium sativum</i> , <i>Lepidium squamatum</i> , <i>Sisymbrium officinale</i>	mixte
Bryonia	<i>Bryonia dioica</i>	indigène ?
Calystegia	<i>Calystegia sepium</i> subsp. <i>sepium</i>	indigène
Campanula trachelium -Type	<i>Campanula rapunculoides</i>	indigène
Cannabaceae	<i>Humulus lupulus</i>	indigène
Carduus -Type	<i>Carduus acanthoides</i> , <i>Carduus crispus</i> , <i>Carduus nutans</i> , <i>Silybum marianum</i>	mixte
Centaurea jacea -Type	<i>Centaurea calcitrapa</i>	étranger
Cerastium -Type	<i>Cerastium arvense</i> , <i>Cerastium fontanum</i> subsp. <i>vulgare</i> , <i>Stellaria graminea</i> , <i>Stellaria media</i>	indigène
Chelidonium majus	<i>Chelidonium majus</i> L.	archéophyte
Chenopodiaceae / Amaranthus	<i>Amaranthus blitum</i> , <i>Amaranthus caudatus</i> , <i>Amaranthus graecizans</i> subsp. <i>silvestris</i> , <i>Amaranthus retroflexus</i> , <i>Atriplex patula</i> , <i>Atriplex prostrata</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Chenopodium bonus-henricus</i> , <i>Chenopodium botrys</i> , <i>Chenopodium glaucum</i> , <i>Chenopodium hybridum</i> , <i>Chenopodium murale</i> , <i>Chenopodium polyspermum</i> , <i>Chenopodium urticum</i> , <i>Chenopodium vulvaria</i>	mixte
Cirsium	<i>Cirsium arvense</i> , <i>Cirsium eriophorum</i> , <i>Cirsium vulgare</i> subsp. <i>vulgare</i>	indigène
Convolvulus arvensis -Type	<i>Convolvulus arvensis</i>	indigène ?
Cornus sanguinea	<i>Cornus sanguinea</i>	indigène
Coronilla -Type	<i>Securigera varia</i>	indigène
Crepis -Type	<i>Chondrilla juncea</i> , <i>Cichorium intybus</i> , <i>Crepis biennis</i> , <i>Crepis capillaris</i> , <i>Crepis foetida</i> , <i>Crepis pulchra</i> , <i>Lapsana communis</i> , <i>Leontodon autumnalis</i> , <i>Leontodon saxatilis</i> subsp. <i>saxatilis</i> , <i>Picris echinoides</i> , <i>Picris hieracioides</i> , <i>Picris hieracioides</i> , <i>Taraxacum</i>	mixte

Détermination pollinique	espèces de la flore des lieux rudéraux qui appartiennent au type pollinique	Statut en Franche-Comté
Cuscuta europaea - Type	Cuscuta europaea	indigène
Cynoglossum	Cynoglossum officinale	indigène
Datura stramonium	Datura stramonium	néophyte
Dipsacus/Cephalaria	Dipsacus fullonum, Dipsacus laciniatus, Dipsacus pilosus	indigène
Echinops	Echinops sphaerocephalus	néophyte
Echium	Echium vulgare	archéophyte ?
Epilobium	Epilobium angustifolium, Epilobium hirsutum, Epilobium montanum, Epilobium parviflorum, Epilobium tetragonum	indigène
Equisetum	Equisetum arvense	indigène
Euonymus	Euonymus europaeus	indigène
Euphorbia	Euphorbia cyparissias, Euphorbia esula, Euphorbia exigua, Euphorbia flavicoma subsp. verrucosa, Euphorbia helioscopia, Euphorbia lathyris, Euphorbia peplus, Euphorbia platyphyllos, Euphorbia stricta	mixte
Fallopia	Fallopia convolvulus var. convolvulus	archéophyte
Filipendula	Filipendula ulmaria	indigène
Galega officinalis	Galega officinalis	néophyte
Galeopsis/Ballota - Groupe	Ajuga reptans, Ballota nigra, Galeopsis tetrahit, Lamium purpureum, Leonurus cardiaca, Stachys germanica, Stachys recta, Stachys sylvatica	mixte
Geranium	Geranium columbinum, Geranium dissectum, Geranium lucidum, Geranium molle, Geranium pyrenaicum, Geranium robertianum, Geranium rotundifolium, Geranium sylvaticum	mixte
Geum - Type	Geum urbanum	indigène
Hedera helix	Hedera helix	indigène
Heracleum sphondylium	Heracleum sphondylium	indigène
Herniaria glabra - Type	Herniaria hirsuta	étranger
Hyoscyamus_niger	Hyoscyamus niger	archéophyte
Hypericum perforatum - Type	Hypericum perforatum	indigène
Juncaceae	Juncus inflexus, Juncus tenuis	mixte
Knautia	Knautia arvensis	indigène
Lactuca - Type	Lactuca perennis, Lactuca saligna, Lactuca serriola, Lactuca virosa	mixte
Lamium album - Type	Lamium album, Lamium maculatum	mixte
Lappula	Lappula squarrosa	étranger ?
Lathyrus - Type	Lathyrus hirsutus, Lathyrus pratensis, Vicia sepium,	indigène
Lavatera - Type	Malva alcea, Malva moschata	indigène
Ligustrum - Type	Syringa vulgaris	néophyte
Linaria - Type	Linaria repens var. repens, Linaria vulgaris	mixte
Lotus - Type	Lotus corniculatus	indigène

Détermination pollinique	espèces de la flore des lieux rudéraux qui appartiennent au type pollinique	Statut en Franche-Comté
<i>Malva neglecta</i> -Type	<i>Malva neglecta</i>	archéophyte
<i>Malva sylvestris</i> -Type	<i>Malva sylvestris</i>	archéophyte
<i>Marrubium</i>	<i>Marrubium vulgare</i>	archéophyte
<i>Matricaria</i> -Type	<i>Achillea millefolium</i> , <i>Leucantherum vulgare</i> subsp. <i>vulgare</i> var. <i>vulgare</i> , <i>Matricaria discoidea</i> , <i>Matricaria parthenium</i> , <i>Tanacetum vulgare</i>	mixte
<i>Medicago lupulina</i> -Type	<i>Medicago lupulina</i>	indigène ?
<i>Medicago sativa</i> -Type	<i>Medicago sativa</i>	archéophyte
<i>Melandrium</i>	<i>Silene dioica</i> var. <i>dioica</i> , <i>Silene latifolia</i> subsp. <i>alba</i>	indigène
<i>Mentha</i> -Type	<i>Clinopodium vulgare</i> , <i>Mentha longifolia</i> , <i>Mentha spicata</i> , <i>Origanum vulgare</i>	mixte
<i>Mercurialis annua</i>	<i>Mercurialis annua</i>	archéophyte
<i>Oenothera biennis</i>	<i>Oenothera biennis</i> , <i>Oenothera glazioviana</i>	néophyte
<i>Omphalodes</i> -Type	<i>Myosotis arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i>	archéophyte
<i>Oxalis stricta</i> -Type	<i>Oxalis corniculata</i>	néophyte
<i>Papaver rhoeas</i> -Type	<i>Papaver dubium</i> , <i>Papaver rhoeas</i> , <i>Papaver somniferum</i>	archéophyte
<i>Parthenocissus</i>	<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	néophyte
<i>Persicaria maculosa</i> -Type	<i>Polygonum persicaria</i>	indigène
<i>Phyteuma</i> -Type	<i>Campanula rapunculus</i>	indigène
<i>Plantago lanceolata</i> -Type	<i>Plantago lanceolata</i>	indigène
<i>Plantago/major-media</i> -Type	<i>Plantago major</i> , <i>Plantago media</i>	indigène
Poaceae	<i>Agrostis capillaris</i> , <i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Arrhenatherum elatius</i> subsp. <i>elatius</i> , <i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Bromus hordeaceus</i> subsp. <i>hordeaceus</i> , <i>Bromus sterilis</i> , <i>Cynodon dactylon</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Elytrigia repens</i> subsp. <i>repens</i> , <i>Eragrostis minor</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>Hordeum murinum</i> , <i>Lolium perenne</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Poa compressa</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Poa supina</i> , <i>Poa trivialis</i>	mixte
<i>Polygonum aviculare</i> -Type	<i>Polygonum aviculare</i>	archéophyte ?
<i>Potentilla</i> -Type	<i>Fragaria vesca</i> , <i>Potentilla anserina</i> , <i>Potentilla reptans</i>	indigène
<i>Prunella</i> -Type	<i>Glechoma hederacea</i> , <i>Melissa officinalis</i> , <i>Nepeta cataria</i> , <i>Prunella vulgaris</i>	mixte
<i>Prunus</i> -Type	<i>Crataegus laevigata</i> , <i>Crataegus monogyna</i> , <i>Prunus spinosa</i>	indigène
<i>Ranunculus acris</i> -Type	<i>Clematis vitalba</i> , <i>Ranunculus bulbosus</i> , <i>Ranunculus repens</i>	indigène
<i>Reseda</i>	<i>Reseda lutea</i> , <i>Reseda luteola</i>	archéophyte
<i>Rosa</i>	<i>Rosa canina</i>	indigène
Rubiaceae	<i>Cruciata laevipes</i> , <i>Galium aparine</i> , <i>Galium mollugo</i> subsp. <i>erectum</i>	indigène
<i>Rubus</i>	<i>Rubus caesius</i>	indigène
<i>Rumex acetosa</i> -Type	<i>Rumex acetosella</i> , <i>Rumex conglomeratus</i> , <i>Rumex crispus</i> , <i>Rumex pulcher</i> , <i>Rumex sanguineus</i>	indigène
<i>Rumex obtusifolius</i> -Type	<i>Rumex longifolius</i> , <i>Rumex obtusifolius</i> , <i>Rumex patientia</i>	indigène
<i>Salvia verticillata</i>	<i>Salvia verticillata</i>	mixte
		néophyte

Détermination pollinique	espèces de la flore des lieux rudéraux qui appartiennent au type pollinique	Statut en Franche-Comté
<i>Sambucus ebulus</i>	<i>Sambucus ebulus</i>	indigène
<i>Sambucus nigra</i> -Type	<i>Sambucus nigra</i>	indigène
<i>Sanguisorba minor</i> -Type	<i>Sanguisorba minor</i> subsp. <i>minor</i> var. <i>minor</i>	indigène
<i>Saussurea</i> -Type	<i>Arctium lappa</i>	archéophyte
<i>Saussurea</i> -Type	<i>Arctium minus</i> , <i>Arctium tomentosum</i> , <i>Carlina vulgaris</i> , <i>Onopordum acanthium</i>	mixte
<i>Scrophularia</i> -Type	<i>Scrophularia nodosa</i>	indigène
<i>Senecio</i> -Type	<i>Bellis perennis</i> , <i>Conyza canadensis</i> , <i>Erigeron acer</i> , <i>Erigeron annuus</i> subsp. <i>annuus</i> , <i>Eupatorium cannabinum</i> , <i>Galinoga quadriradiata</i> , <i>Inula conyza</i> , <i>Inula helenium</i> , <i>Pulicaria dysenterica</i> , <i>Senecio erucifolius</i> , <i>Senecio jacobaea</i> , <i>Senecio viscosus</i> , <i>Senecio vulgaris</i> , <i>Solidago canadensis</i> , <i>Tussilago farfara</i>	mixte
<i>Silene</i> -Type	<i>Arenaria serpyllifolia</i> , <i>Cucubalus baccifer</i> , <i>Saponaria officinalis</i> , <i>Silene vulgaris</i> subsp. <i>vulgaris</i>	indigène
<i>Solanum dulcamara</i>	<i>Solanum dulcamara</i>	indigène
<i>Solanum nigrum</i> -Type	<i>Physalis alkekengi</i> , <i>Solanum nigrum</i>	mixte
<i>Sonchus</i> -Type	<i>Sonchus arvensis</i> , <i>Sonchus asper</i> , <i>Sonchus oleraceus</i>	mixte
<i>Spergularia</i> -Type	<i>Spergularia rubra</i>	indigène
<i>Symphytum</i>	<i>Symphytum officinale</i>	indigène
<i>Tragopogon</i>	<i>Tragopogon pratensis</i>	indigène
<i>Trifolium pratense</i> -Type	<i>Trifolium pratense</i>	indigène
<i>Trifolium repens</i> -Type	<i>Trifolium campestre</i> , <i>Trifolium fragiferum</i> , <i>Trifolium repens</i>	indigène
<i>Urtica</i>	<i>Parietaria judaica</i> , <i>Parietaria officinalis</i> , <i>Urtica dioica</i> , <i>Urtica urens</i>	indigène
<i>Verbascum</i>	<i>Verbascum blattaria</i> , <i>Verbascum densiflorum</i> , <i>Verbascum lychmitis</i> , <i>Verbascum nigrum</i> , <i>Verbascum pulverulentum</i> , <i>Verbascum thapsus</i> subsp. <i>thapsus</i>	mixte
<i>Verbena officinalis</i>	<i>Verbena officinalis</i>	indigène
<i>Veronica</i> -Type	<i>Veronica arvensis</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> , <i>Veronica officinalis</i> , <i>Veronica persica</i> , <i>Veronica polita</i> , <i>Veronica serpyllifolia</i>	archéophyte
<i>Vicia</i> -Type	<i>Vicia cracca</i>	mixte
<i>Viola odorata</i> -Type	<i>Viola hirta</i>	indigène
<i>Xanthium spinosum</i> -Type	<i>Xanthium spinosum</i>	indigène
<i>Xanthium strumarium</i> -Type	<i>Xanthium strumarium</i>	néophyte
		archéophyte

Notes :

Le statut mixte signifie que le type pollinique est composé d'espèces aux statuts différents (archéophyte, indigène, néophyte...)

ANNEXE 8

(Appendix A)

Relationship between pollen types and species present in the 14 plots of the cultivated field data-set.

*Pollen types which are only present in modern-pollen samples.

Pollen Type or spore	Species found inside the plots
<i>Allium ursinum</i> -Type	<i>Allium oleraceum</i>
<i>Anagallis</i> -Type	<i>Anagallis arvensis</i> , <i>A. foemina</i>
<i>Antirrhinum</i> -Type	<i>Misopates orontium</i>
<i>Aphanes arvensis</i> -Type	<i>Aphanes arvensis</i>
Apiaceae	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Aethusa cynapium</i> , <i>Daucus carota</i> , <i>Pastinaca sativa</i> subsp. <i>sativa</i>
<i>Artemisia</i> *	
<i>Astragalus</i> -Type	<i>Melilotus officinalis</i> , <i>Ononis repens</i>
Brassicaceae	<i>Brassica juncea</i> , <i>B. napus</i> , <i>B. nigra</i> , <i>B. sp.</i> , <i>Capsella bursa-pastoris</i> , <i>Lepidium densiflorum</i> , <i>Raphanus raphanistrum</i> , <i>Rorippa palustris</i> , <i>Thlaspi alliaceum</i> , <i>T. arvense</i>
<i>Bryonia</i> *	
<i>Calystegia</i> *	
<i>Carduus</i> -Type*	
<i>Centaurea cyanus</i>	<i>Centaurea cyanus</i>
<i>Centaurea jacea</i> -Type	<i>Centaurea jacea</i>
<i>Centaurea scabiosa</i> -Type	<i>Centaurea scabiosa</i>
<i>Cerastium</i> -Type	<i>Cerastium arvense</i> subsp. <i>arvense</i> , <i>C. fontanum</i> subsp. <i>vulgare</i> , <i>C. glomeratum</i> , <i>Myosoton aquaticum</i> , <i>Sagina procumbens</i> , <i>Stellaria graminea</i> , <i>S. media</i>
<i>Cerealialia</i>	<i>Avena sativa</i> , <i>Hordeum distichon</i> subsp. <i>distichon</i> , <i>H. vulgare</i> subsp. <i>hexastichum</i> , <i>Triticum aestivum</i> , <i>T. monococcum</i>
<i>Chaenorrhinum minus</i>	<i>Chaenorrhinum minus</i>
Chenopodiaceae p.p./Amaranthus	<i>Amaranthus cruentus</i> , <i>A. sp.</i> , <i>Atriplex patula</i> , <i>Beta vulgaris</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>C. polyspermum</i>
Cichorioideae	<i>Arnoseris minima</i> , <i>Crepis capillaris</i> , <i>Hypochaeris radicata</i> , <i>Lactuca serriola</i> , <i>L. virosa</i> , <i>Lapsana communis</i> , <i>Leontodon autumnalis</i> , <i>Picris echioides</i> , <i>P. hieracioides</i> , <i>Sonchus asper</i> , <i>S. oleraceus</i> , <i>Taraxacum officinalis</i> , <i>Tragopogon pratensis</i>
<i>Cirsium</i>	<i>Cirsium arvense</i> , <i>C. eriophorum</i>
<i>Consolida</i> -Type	<i>Consolida regalis</i>
<i>Convolvulus arvensis</i> -Type	<i>Convolvulus arvensis</i>
Cyperaceae*	
<i>Epilobium</i>	<i>Epilobium angustifolium</i> , <i>E. hirsutum</i> , <i>E. tetragonum</i> subsp. <i>tetragonum</i>
<i>Equisetum</i>	<i>Equisetum arvense</i>
<i>Euphorbia</i>	<i>Euphorbia exigua</i> , <i>E. helioscopia</i> , <i>E. platyphyllos</i> , <i>E. sp.</i>
<i>Fallopia</i>	<i>Fallopia convolvulus</i>
<i>Filipendula</i> *	
<i>Fumaria</i>	<i>Fumaria officinalis</i>
<i>Galeopsis/Ballota</i> -Group	<i>Ajuga chamaepitys</i> , <i>Galeopsis angustifolia</i> , <i>G. bifida</i> , <i>G. segetum</i> , <i>G. tetrahit</i> , <i>Lamium purpureum</i> , <i>Stachys annua</i> , <i>S. arvensis</i> , <i>S. palustris</i>
<i>Gentianella germanica</i> -Type*	
<i>Geranium</i>	<i>Geranium columbinum</i> , <i>G. dissectum</i> , <i>G. molle</i> , <i>G. pusillum</i> , <i>G. pyrenaicum</i> , <i>G. robertianum</i>
<i>Gypsophila repens</i> -Type*	
<i>Helianthemum nummularium</i> -Group*	
<i>Heracleum sphondylium</i>	<i>Heracleum sphondylium</i> subsp. <i>sphondylium</i>
<i>Hypericum perforatum</i> -Type	<i>Hypericum perforatum</i>
Juncaceae	<i>Juncus bufonius</i>
<i>Kickxia</i>	<i>Kickxia elatine</i> , <i>K. spuria</i>
<i>Knautia</i> *	
<i>Lamium album</i> -Type*	
<i>Lathyrus/Vicia</i> -Type	<i>Lathyrus aphaca</i> , <i>L. sp.</i> , <i>L. tuberosus</i> , <i>Vicia cracca</i> subsp. <i>cracca</i> , <i>V. faba</i> , <i>V. hirsuta</i> , <i>V. sativa</i> subsp. <i>nigra</i> , <i>V. sp.</i> , <i>V. tetrasperma</i> , <i>V. villosa</i> subsp. <i>varia</i>
<i>Legousia</i> -Type	<i>Legousia speculum-veneris</i>
<i>Linaria</i> -Type	<i>Linaria vulgaris</i>
<i>Lithospermum arvense</i>	<i>Lithospermum arvense</i>
<i>Lotus</i> -Type	<i>Lotus corniculatus</i>
<i>Lythrum</i>	<i>Lythrum hyssopifolia</i> , <i>L. salicaria</i>

Pollen Type or spore	Species found inside the plots
<i>Malva neglecta</i> -Type	<i>Malva neglecta</i>
<i>Malva sylvestris</i> -Type	<i>Malva sylvestris</i>
<i>Matricaria</i> -Type	<i>Achillea millefolium</i> , <i>Anthemis arvensis</i> , <i>Leucanthemum vulgare</i> subsp. <i>vulgare</i> , <i>Matricaria recutita</i> , <i>M. perforata</i>
<i>Medicago lupulina</i> -Type	<i>Medicago lupulina</i>
<i>Medicago sativa</i> -Type	<i>Medicago polymorpha</i> , <i>M. sativa</i>
<i>Mentha</i> -Type*	
<i>Minuartia verna</i> -Type	<i>Gypsophila muralis</i>
<i>Myosotis</i>	<i>Myosotis arvensis</i>
<i>Oxalis stricta</i> -Type	<i>Oxalis fontana</i>
<i>Papaver rhoeas</i> -Group	<i>Papaver dubium</i> , <i>P. rhoeas</i> , <i>P. somniferum</i>
<i>Phacelia tanacetifolia</i>	<i>Phacelia tanacetifolia</i>
<i>Plantago lanceolata</i> -Type	<i>Plantago lanceolata</i>
<i>Plantago major/media</i> -Type	<i>Plantago major</i> , <i>P. media</i>
Poaceae	<i>Agropyron caninum</i> , <i>A. repens</i> , <i>Agrostis capillaris</i> , <i>A. stolonifera</i> , <i>Alopecurus myosuroides</i> , <i>Apera spica-venti</i> , <i>Arrhenatherum elatius</i> , <i>Avena fatua</i> , <i>Bromus arvensis</i> , <i>B. sp.</i> , <i>B. sterilis</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Digitaria sanguinalis</i> , <i>Echinochloa crus-galli</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>H. mollis</i> , <i>Lolium multiflorum</i> , <i>L. perenne</i> , <i>Panicum capillare</i> , <i>P. dictomiflorum</i> , <i>Poa annua</i> , <i>P. pratensis</i> , <i>P. sp.</i> , <i>P. trivialis</i> , <i>Setaria pumila</i>
<i>Polygonum aviculare</i> -Type	<i>Polygonum aviculare</i>
<i>Polygonum persicaria</i> -Type	<i>Polygonum persicaria</i>
<i>Potentilla</i> -Type*	
<i>Prunella</i> -Type	<i>Glechoma hederacea</i> , <i>Prunella vulgaris</i>
<i>Pulmonaria</i> -Group*	
<i>Ranunculus acris</i> -Type	<i>Ranunculus bulbosus</i> , <i>R. repens</i>
Rubiaceae	<i>Galium aparine</i> , <i>G. mollugo</i> subsp. <i>erectum</i> , <i>Sherardia arvensis</i>
<i>Rumex acetosa</i> -Type	<i>Rumex acetosa</i> , <i>R. acetosella</i> , <i>R. conglomeratus</i> , <i>R. crispus</i>
<i>Rumex obtusifolius</i> -Type	<i>Rumex obtusifolius</i>
<i>Sanguisorba minor</i> -Type	<i>Sanguisorba minor</i>
<i>Saxifraga aizoides</i> -Group*	
<i>Saxifraga hirculus</i> -Type*	
<i>Scleranthus</i>	<i>Scleranthus annuus</i> subsp. <i>annuus</i>
<i>Scrophularia</i> -Type	<i>Scrophularia nodosa</i>
<i>Secale</i> *	
<i>Senecio</i> -Type	<i>Conyza canadensis</i> , <i>Erigeron annuus</i> subsp. <i>annuus</i> , <i>Gnaphalium uliginosum</i> , <i>Helianthus annuus</i> subsp. <i>annuus</i> , <i>Logfia arvensis</i> , <i>Senecio jacobaea</i> , <i>S. vulgaris</i>
<i>Silene</i> -Type	<i>Arenaria leptoclados</i> , <i>A. serpyllifolia</i> , <i>Silene gallica</i> , <i>S. pratensis</i> , <i>S. sp.</i> , <i>S. vulgaris</i>
<i>Sinapis</i>	<i>Sinapis arvensis</i>
<i>Solanum nigrum</i> -Type	<i>Solanum nigrum</i>
<i>Spergula arvensis</i>	<i>Spergula arvensis</i>
<i>Teucrium</i>	<i>Teucrium botrys</i>
<i>Trifolium pratense</i> -Type	<i>Trifolium pratense</i>
<i>Trifolium repens</i> -Type	<i>Trifolium arvense</i> , <i>T. campestre</i> , <i>T. repens</i> , <i>T. resupinatum</i> , <i>T. resupinatum</i> subsp. <i>suaevolens</i>
<i>Urtica</i> *	
<i>Valeriana officinalis</i> -Type*	
<i>Valerianella</i>	<i>Valerianella dentata</i> , <i>V. locusta</i> , <i>V. ramosa</i> , <i>V. sp.</i>
<i>Verbena officinalis</i> *	
<i>Veronica</i> -Type	<i>Veronica arvensis</i> , <i>V. officinalis</i> , <i>V. persica</i> , <i>V. serpyllifolia</i>
<i>Viola tricolor</i> -Type	<i>Viola arvensis</i>
<i>Xanthium spinosum</i> -Type*	
<i>Zea mays</i>	<i>Zea mays</i>

ANNEXE 9

(Appendix B)

Details of the pollen type composition of each group of relevés defined from the vegetation data set (Groups 1 to 6).

Theoretical pollen type composition

Group 1 is characterized by pollen taxa that only occur in this sample: *Scleranthus*, *Secale*, *Pteridium*, *Erodium*, *Rhinanthus*-Type, *Odontites*-Type, *Antirrhinum*-Type. Other taxa are also common in that group, such as *Spergula arvensis*, *Pisum sativum*, *Centaurea cyanus*, *Oxalis stricta*-Type.

Group 2 is characterized by the dominance of taxa, such as *Myosotis*, *Sinapis*, *Geranium*, *Mentha*-Type, *Valerianella*, *Aphanes arvensis*-Type, *Papaver rhoeas*-Group, *Euphorbia*, *Lathyrus*-Type, Rubiaceae, *Legousia*-Type, *Consolida*-Type, *Lithospermum arvense*, *Fumaria*, etc.

Group 3 differs from the others by the presence of Juncaceae, *Minuartia verna*-Type, *Lavatera*-Type, *Epilobium* for example. Some pollen taxa are preferentially present in this unit: *Rumex acetosa*-Type, *Trifolium repens*-Type, *Cirsium*, etc.

Group 4 presents some differential taxa, such as *Solanum nigrum*-Type, *Lythrum*, *Polygonum persicaria*-Type, *Rumex obtusifolius*-Type, Chenopodiaceae p.p./*Amaranthus* are preferential taxa of this unit.

Group 5 can be individualized by only very few preferential taxa: *Linaria*-Type, *Centaurea jacea*-Type, *Astragalus*-Type and *Malva neglecta*-Type.

Group 6, relevé number nine cannot be distinguished by own taxa, it is still characterized by poor pollen taxa richness (see Table 1).

Pollen type composition of the modern-pollen samples

Group 1 (sample 7). Pollen assemblages from the arable weed flora of acid soil are dominated by Poaceae (46.3%), Cichorioideae (17.2%) and Cerealia (8.7%). Few differential taxa found in floristic data are present, such as *Antirrhinum*-Type, *Scleranthus*, *Centaurea cyanus* which are present in small quantities (less than 1%) but only in this relevé.

Group 2 (samples 20, 22, 25, 34, 35 and 36). 6 pollen surface samples were collected in this group. Poaceae, *Sinapis*, Rubiaceae and *Papaver rhoeas*-Group are the dominant taxa in the pollen spectra of this unit. The pollen representation of these taxa varies greatly between sites. Poaceae pollen percentages fluctuate between 22.9% and 73.4% (mean 42.9%), *Sinapis* pollen varies between 0% and 40.4% (mean 8.7%), Rubiaceae pollen varies between 0% and 28.3% (mean 8.2%) and *Papaver rhoeas*-Group pollen varies between 1.2% et 11.4% (mean 5.1%). Cerealia (mean 1.8%), *Plantago lanceolata*-Type (4.4%), Chenopodiaceae p.p./*Amaranthus* (4.1%), *Polygonum aviculare*-Type (1.65%), Brassicaceae (1.6%),

Matricaria-Type (3.5%), Cichorioideae (2.6%) and *Cerastium*-Type are some of the pollen taxa present. Many other characteristic taxa occur frequently in low percentages (< 1%): *Anagallis*-Type, *Geranium*, *Veronica*-Type, *Valerianella*, *Euphorbia*, *Medicago sativa*-Type. Pollen of non-local taxa are also locally present but in insignificant quantities, such as *Artemisia*, etc.

Group 3 (samples 21 and 40). The two surface samples are characterized by high percentages of Poaceae, Asteraceae (*Matricaria*-Type, Cichorioideae and *Senecio*-Type) pollen taxa. Poaceae pollen varies between 24.6% and 38.2% (mean 31.4%), Asteraceae with *Matricaria*-Type pollen accounts for 10.9-22.1% (mean 16.5%), Cichorioideae pollen for 4.2% and *Senecio*-Type pollen for 3.1%. *Polygonum aviculare*-Type, *Polygonum persicaria*-Type, *Plantago major/media*-Type, Cerealia, *Ranunculus acris*-Type, *Rumex acetosa*-Type, *Lathyrus/Vicia*-Type, *Galeopsis/Ballota*-Groupe and *Minuartia verna*-Type are some of the frequent and characteristic pollen taxa present in small percentages (mean < to 4%).

Group 4 (samples 6, 11 and 13). Poaceae (mean 35.9%), Chenopodiaceae and Rubiaceae dominate the pollen spectra of these three samples. Like in the vegetation, Cerealia are well represented in the pollen spectra, pollen accounts for 1.8-10.5% (mean 5%). Other important contributors, locally present in the vegetation, are Cichorioideae (mean 8.5%), *Matricaria*-Type (3.5%), *Polygonum aviculare*-Type (1.7%), Brassicaceae (1.1%). Pollen of non-local taxa are also locally present: *Urtica* (mean 5%), *Plantago lanceolata*-Type, *Ranunculus acris*-Type.

Group 5 (sample 14). Only one relevé was investigated for collecting pollen surface samples. Poaceae and Cerealia are the major components of the pollen spectrum but it is the less amount of Poaceae pollen (22%) of all the samples and the better of Cerealia pollen (22.4%). *Plantago lanceolata*-Type (mean 7.1%), *Plantago major/media*-Type (3.8%), Apiaceae (3.6%), Cichorioideae (5.6%), *Matricaria*-Type (4.2%), Chenopodiaceae p.p/*Amaranthus* (5.3%), *Silene*-Type (1.2%), Brassicaceae (2%), *Astragalus*-Type (1.8%), *Kickxia* (3%), *Convolvulus arvensis*-Type (1.2%), which are present locally, are some of the important contributors. Pollen of non-local taxa are also present: *Ranunculus acris*-Type (mean 3.8%), *Xanthium spinosum*-Type, *Helianthemum nummularium*-Group.

Group 6 (sample 9). This sample cannot be distinguished by its proper taxa, its pollen type composition is very close to that of the fourth group.

ANNEXE 10

Correspondance entre les 465 espèces et les 158 types polliniques des milieux rudéraux

Type pollinique	espèces
<i>Acer</i>	<i>Acer platanoides</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i>
Aconitum groupe	<i>Aquilegia</i> sp.
<i>Aesculus</i>	<i>Aesculus hippocastanum</i>
<i>Agrimonia</i> -Type	<i>Agrimonia eupatoria</i>
<i>Alchemilla pentaphylla</i> -Type	<i>Alchemilla monticola</i> , <i>Alchemilla xanthochlora</i>
<i>Allium ursinum</i> -Type	<i>Allium carinatum</i> subsp. <i>carinatum</i> , <i>Allium oleraceum</i>
<i>Allium vineale</i> -Type	<i>Allium porrum</i> , <i>Allium sativum</i> , <i>Allium vineale</i>
<i>Anagallis</i> -Type	<i>Anagallis arvensis</i>
<i>Anthyllis vulneraria</i>	<i>Anthyllis vulneraria</i> subsp. <i>vulneraria</i>
<i>Antirrhinum</i> -Type	<i>Misopates orontium</i>
Apiaceae	<i>Aegopodium podagraria</i> , <i>Aethusa cynapium</i> , <i>Anethum graveolens</i> , <i>Anthriscus sylvestris</i> , <i>Carum carvi</i> , <i>Chaerophyllum aureum</i> , <i>Chaerophyllum hirsutum</i> , <i>Chaerophyllum temulum</i> , <i>Daucus carota</i> , <i>Eryngium campestre</i> , <i>Pastinaca sativa</i> subsp. <i>sativa</i> , <i>Petroselinum crispum</i> , <i>Peucedanum oreoselinum</i> , <i>Pimpinella major</i> , <i>Torilis arvensis</i> , <i>Torilis japonica</i>
<i>Artemisia</i>	<i>Artemisia absinthium</i> , <i>Artemisia verlotiorum</i> , <i>Artemisia vulgaris</i>
<i>Arum</i>	<i>Arum maculatum</i>
<i>Asparagus officinalis</i> -Type	<i>Asparagus officinalis</i>
<i>Astragalus</i> -Type	<i>Melilotus albus</i> , <i>Melilotus altissimus</i> , <i>Melilotus indicus</i> , <i>Melilotus officinalis</i> , <i>Melilotus</i> sp., <i>Ononis spinosa</i>
Boraginaceae(petite)	<i>Cynoglossum officinale</i> , <i>Myosotis arvensis</i> , <i>Myosotis decumbens</i>
Brassicaceae	<i>Alliaria petiolata</i> , <i>Arabis hirsuta</i> , <i>Arabis sagittata</i> , <i>Barbarea</i> sp., <i>Barbarea vulgaris</i> , <i>Brassica napus</i> , <i>Brassica nigra</i> , <i>Brassica oleracea</i> , <i>Brassica</i> sp., <i>Bunias orientalis</i> , <i>Capsella bursa-pastoris</i> , <i>Hesperis matronalis</i> , <i>Lepidium campestre</i> , <i>Lepidium virginicum</i> , <i>Lunaria annua</i> , <i>Rorippa palustris</i> , <i>Sisymbrium officinale</i> , <i>Thlaspi arvense</i> , <i>Turritis glabra</i> , <i>Velar cheiranthoides</i>
<i>Bryonia</i>	<i>Bryonia dioica</i>
<i>Buddleja</i>	<i>Buddleja davidii</i>
<i>Buxus</i>	<i>Buxus sempervirens</i>
<i>Calystegia</i>	<i>Calystegia sepium</i>
<i>Campanula medium</i>	<i>Campanula medium</i>
<i>Campanula trachelium</i> -Type	<i>Campanula rapunculoides</i>
Cannabinaceae	<i>Humulus lupulus</i>
<i>Carduus</i> -Type	<i>Carduus crispus</i> , <i>Carduus defloratus</i>
<i>Carpinus betulus</i>	<i>Carpinus betulus</i>
<i>Centaurea jacea</i> -Type	<i>Centaurea jacea</i>
<i>Centaurea montana</i> -Type	<i>Centaurea montana</i>
<i>Centaurea scabiosa</i> -Type	<i>Centaurea scabiosa</i>
<i>Centranthus</i>	<i>Centranthus ruber</i>
<i>Cerastium</i> -Type	<i>Cerastium arvense</i> subsp. <i>arvense</i> , <i>Cerastium fontanum</i> subsp. <i>vulgare</i> , <i>Cerastium glomeratum</i> , <i>Cerastium</i> sp., <i>Myosoton aquaticum</i> , <i>Stellaria graminea</i> , <i>Stellaria media</i>
<i>Cerealía</i>	<i>Avena sativa</i> , <i>Hordeum distichum</i> , <i>Triticum aestivum</i>
<i>Chaenorrhinum minus</i>	<i>Chaenorrhinum minus</i>
<i>Chelidonium majus</i>	<i>Chelidonium majus</i>
Chenopodiaceae/Amaranthus	<i>Amaranthus blitum</i> , <i>Amaranthus hypochondriacus</i> , <i>Atriplex patula</i> , <i>Beta vulgaris</i> , <i>Chenopodium album</i> , <i>Chenopodium bonus-henricus</i> , <i>Chenopodium polyspermum</i> , <i>Chenopodium rubrum</i> , <i>Chenopodium urticum</i>
Cichorioideae	<i>Cichorium endiva</i> , <i>Cichorium intybus</i> , <i>Crepis capillaris</i> , <i>Crepis pulchra</i> , <i>Crepis</i> sp., <i>Hieracium lactucella</i> , <i>Hieracium pilosella</i> , <i>Hieracium</i> sp., <i>Lactuca serriola</i> , <i>Lapsana communis</i> , <i>Leontodon autumnalis</i> , <i>Leontodon hispidus</i> , <i>Picris echioides</i> , <i>Picris hieracioides</i> , <i>Sonchus arvensis</i> subsp. <i>arvensis</i> , <i>Sonchus asper</i> , <i>Sonchus oleraceus</i> , <i>Taraxacum officinalis</i> , <i>Tragopogon pratensis</i>
<i>Cirsium</i>	<i>Cirsium arvense</i> , <i>Cirsium eriophorum</i> , <i>Cirsium oleraceum</i> , <i>Cirsium palustre</i> , <i>Cirsium tuberosum</i> , <i>Cirsium vulgare</i>
<i>Colchicum</i> -Groupe	<i>Colchicum autumnale</i>
<i>Consolida</i> -Type	<i>Consolida ajacis</i>
<i>Convolvulus arvensis</i> -Type	<i>Convolvulus arvensis</i>
<i>Cornus</i>	<i>Cornus</i> sp.

Type pollinique	espèces
<i>Cornus mas</i> -Type	<i>Cornus mas</i> , <i>Cornus sericea</i>
<i>Cornus sanguinea</i>	<i>Cornus sanguinea</i>
<i>Coronilla</i> -Type	<i>Hippocrepis comosa</i> , <i>Securigera varia</i>
<i>Corylus</i>	<i>Corylus avellana</i>
<i>Cuscuta europaea</i> -Type	<i>Cuscuta europaea</i>
Cyperaceae	<i>Carex flacca</i> , <i>Carex sp.</i> , <i>Carex spicata</i> , <i>Cyperaceae inconnue</i>
<i>Cytisus</i> -Type	<i>Genista sagittalis</i>
<i>Dianthus</i>	<i>Dianthus armeria</i> , <i>Dianthus sp.</i> , <i>Dianthus superbus</i> , <i>Petrorhagia prolifera</i>
<i>Dipsacus/Cephalaria</i>	<i>Dipsacus fullonum</i> , <i>Dipsacus laciniatus</i>
<i>Echium</i>	<i>Echium vulgare</i>
<i>Epilobium</i>	<i>Epilobium alpestre</i> , <i>Epilobium angustifolium</i> , <i>Epilobium hirsutum</i> , <i>Epilobium montanum</i> , <i>Epilobium parviflorum</i> , <i>Epilobium tetragonum</i>
<i>Equisetum</i>	<i>Equisetum arvense</i>
<i>Euonymus</i>	<i>Euonymus europea</i>
<i>Euphorbia</i>	<i>Euphorbia amygdaloides</i> , <i>Euphorbia cyparissias</i> , <i>Euphorbia exigua</i> , <i>Euphorbia falcata</i> , <i>Euphorbia flavicoma subsp. verrucosa</i> , <i>Euphorbia helioscopia</i> , <i>Euphorbia lathyris</i> , <i>Euphorbia peplus</i> , <i>Euphorbia platyphyllos</i> , <i>Euphorbia stricta</i>
<i>Fallopia</i>	<i>Fallopia convolvulus</i> , <i>Fallopia dumetorum</i>
<i>Filipendula</i>	<i>Filipendula ulmaria</i> , <i>Filipendula vulgaris</i>
<i>Fraxinus excelsior</i> -Type	<i>Fraxinus excelsior</i>
<i>Fumaria</i>	<i>Fumaria officinalis</i>
<i>Galega officinalis</i>	<i>Galega officinalis</i>
<i>Galeopsis-Ballota</i> -Groupe	<i>Ajuga genevensis</i> , <i>Ajuga reptans</i> , <i>Galeopsis ladanum</i> , <i>Galeopsis segetum</i> , <i>Galeopsis tetrahit</i> , <i>Lamium purpureum</i> , <i>Stachys annua</i> , <i>Stachys arvensis</i> , <i>Stachys officinalis</i> , <i>Stachys recta subsp. recta</i> , <i>Stachys sylvatica</i>
<i>Gentiana pneumonanthe</i> -Type	<i>Centaurium erythraea</i>
<i>Geranium</i>	<i>Geranium columbinum</i> , <i>Geranium dissectum</i> , <i>Geranium lucidum</i> , <i>Geranium molle</i> , <i>Geranium pusillum</i> , <i>Geranium pyrenaicum</i> , <i>Geranium robertianum</i> , <i>Geranium rotundifolium</i> , <i>Geranium sp.</i> , <i>Geranium sylvaticum</i>
<i>Geum</i> -Type	<i>Geum urbanum</i>
<i>Hedera helix</i>	<i>Hedera helix</i>
<i>Helianthemum nummularium</i> -Groupe	<i>Helianthemum nummularium subsp. obscurum</i>
<i>Helleborus foetidus</i>	<i>Helleborus foetidus</i>
<i>Heracleum sphondylium</i>	<i>Heracleum sphondylium</i>
<i>Hypericum perforatum</i> -Type	<i>Hypericum maculatum</i> , <i>Hypericum perforatum</i>
<i>Iris</i>	<i>Iris sp.</i>
<i>Juglans</i>	<i>Juglans regia</i>
Juncaceae	<i>Juncus conglomeratus</i> , <i>Juncus effusus</i> , <i>Juncus inflexus</i> , <i>Juncus tenuis</i>
<i>Kickxia</i>	<i>Kickxia elatine</i> , <i>Kickxia spuria</i>
<i>Knautia</i>	<i>Knautia arvensis</i> , <i>Knautia dipsacifolia</i>
<i>Lamium album</i> -Type	<i>Lamium album</i> , <i>Lamium hybridum</i> , <i>Lamium maculatum</i>
<i>Lathyrus</i> -Type	<i>Lathyrus hirsutus</i> , <i>Lathyrus latifolius</i> , <i>Lathyrus pratensis</i> , <i>Lathyrus tuberosus</i> , <i>Vicia sepium</i>
<i>Laurus/Cinnamomum</i>	<i>Laurus nobilis</i>
<i>Lavatera</i> -Type	<i>Malva alcea</i> , <i>Malva moschata</i>
<i>Legousia</i> -Type	<i>Legousia speculum-veneris</i>
<i>Ligustrum</i> -Type	<i>Syringa vulgaris</i>
<i>Linaria</i> -Type	<i>Linaria repens</i> , <i>Linaria vulgaris</i>
<i>Lithospermum arvense</i>	<i>Buglossoides arvensis</i>
<i>Litorea</i> -Type	<i>Plantago atrata</i>
<i>Lonicera</i>	<i>Lonicera sp.</i>
<i>Lotus</i> -Type	<i>Lotus corniculatus</i>
<i>Lysimachia vulgaris</i> -Type	<i>Lysimachia nummularia</i> , <i>Lysimachia vulgaris</i>
<i>Lythrum</i>	<i>Lythrum salicaria</i>
<i>Malva neglecta</i> -Type	<i>Althaea officinalis</i> , <i>Malva neglecta</i>
<i>Malva sylvestris</i> -Type	<i>Malva sylvestris</i>
<i>Matricaria</i> -Type	<i>Achillea millefolium</i> , <i>Leucanthemum vulgare</i> , <i>Matricaria discoidea</i> , <i>Matricaria perforata</i> , <i>Matricaria recutita</i> , <i>Tanacetum parthenium</i> , <i>Tanacetum vulgare</i>
<i>Medicago lupulina</i> -Type	<i>Medicago lupulina</i>
<i>Medicago sativa</i> -Type	<i>Medicago sativa</i>
<i>Melampyrum</i>	<i>Melampyrum cristatum</i>

Type pollinique	espèces
<i>Mentha</i> -Type	<i>Acinos arvensis</i> , <i>Clinopodium vulgare</i> , <i>Mentha arvensis</i> , <i>Mentha longifolia</i> , <i>Mentha sp.</i> , <i>Mentha spicata</i> , <i>Origanum vulgare</i> , <i>Thymus polytrichus</i> , <i>Thymus pulegioides</i> , <i>Thymus sp.</i>
<i>Mercurialis</i>	<i>Mercurialis annua</i>
<i>Nigella</i>	<i>Nigella damascena</i>
<i>Oenothera biennis</i>	<i>Oenothera biennis</i> , <i>Oenothera glazioviana</i>
<i>Orobanche</i>	<i>Orobanche sp.</i>
<i>Oxalis stricta</i> -Type	<i>Oxalis fontana</i>
<i>Papaver rhoeas</i> -Groupe	<i>Meconopsis cambrica</i> , <i>Papaver dubium</i> , <i>Papaver rhoeas</i> , <i>Papaver somniferum</i> , <i>Papaver sp.</i>
<i>Parthenocissus</i>	<i>Parthenocissus quinquefolia</i>
<i>Phyteuma</i> -Type	<i>Campanula glomerata</i> subsp. <i>glomerata</i> , <i>Campanula patula</i> , <i>Campanula rapunculus</i> , <i>Campanula rhomboidalis</i> , <i>Campanula rotundifolia</i>
<i>Picea</i>	<i>Picea abies</i>
<i>Plantago lanceolata</i> -Type	<i>Plantago lanceolata</i>
<i>Plantago/major-media</i> -Type	<i>Plantago major</i> , <i>Plantago media</i>
<i>Poaceae</i>	<i>Agrostis capillaris</i> , <i>Alopecurus myosuroides</i> , <i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Apera spica-venti</i> , <i>Arrhenatherum elatius</i> , <i>Avena fatua</i> , <i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Bromus arvensis</i> , <i>Bromus erectus</i> , <i>Bromus hordeaceus</i> , <i>Bromus secalinus</i> , <i>Bromus sp.</i> , <i>Bromus sterilis</i> , <i>Cynodon dactylon</i> , <i>Cynorus echinatus</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Echinochloa crus-galli</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Eragrostis minor</i> , <i>Festuca ovina</i> , <i>Festuca pratensis</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>Festuca sp.</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>Hordeum murinum</i> , <i>Lolium perenne</i> , <i>Phleum pratense</i> , <i>Phragmites australis</i> , <i>Poa annua</i> , <i>Poa compressa</i> , <i>Poa pratensis</i> , <i>Poa sp.</i> , <i>Poa supina</i> , <i>Roegneria canina</i> , <i>Setaria pumila</i> , <i>Setaria viridis</i> , <i>Sorghum halepense</i>
<i>Polygonum aviculare</i> -Type	<i>Polygonum aviculare</i>
<i>Polygonum persicaria</i> -Type	<i>Polygonum persicaria</i>
<i>Populus</i>	<i>Populus nigra</i> , <i>Populus tremula</i>
<i>Potentilla</i> -Type	<i>Fragaria vesca</i> , <i>Potentilla anserina</i> , <i>Potentilla erecta</i> , <i>Potentilla reptans</i>
<i>Primula</i>	<i>Primula sp.</i>
<i>Primula veris</i> -Type	<i>Primula elatior</i>
<i>Prunella</i> -Type	<i>Glechoma hederacea</i> , <i>Melissa officinalis</i> , <i>Prunella vulgaris</i>
<i>Prunus</i> -Type	<i>Crataegus laevigata</i> , <i>Crataegus monogyna</i> , <i>Malus sylvestris</i> , <i>Prunus cerasus</i> , <i>Prunus domestica</i> , <i>Prunus sp.</i> , <i>Prunus spinosa</i>
<i>Quercus</i>	<i>Quercus petraea</i> , <i>Quercus robur</i> , <i>Quercus sp.</i>
<i>Ranunculus acris</i> -Type	<i>Clematis vitalba</i> , <i>Ranunculus acris-friesianus</i> , <i>Ranunculus bulbosus</i> , <i>Ranunculus repens</i>
<i>Reseda</i>	<i>Reseda lutea</i>
<i>Rhinanthus</i> -Type	<i>Rhinanthus alectorolophus</i> , <i>Rhinanthus minor</i> , <i>Rhinanthus sp</i>
<i>Ribes</i>	<i>Ribes nigrum</i> , <i>Ribes rubrum</i>
<i>Robinia pseudo-acacia</i>	<i>Robinia pseudo-acacia</i>
<i>Rosa</i>	<i>Rosa canina</i> , <i>Rosa multiflora</i> , <i>Rosa sp.</i>
<i>Rubiaceae</i>	<i>Asperula cynanchica</i> , <i>Cruciata laevipes</i> , <i>Galium anisophyllum</i> , <i>Galium aparine</i> , <i>Galium mollugo</i> subsp. <i>erectum</i> , <i>Galium verum</i> subsp. <i>verum</i>
<i>Rubus</i>	<i>Rubus bifrons</i> , <i>Rubus caesius</i> , <i>Rubus idaeus</i>
<i>Rumex acetosa</i> -Type	<i>Reynoutria japonica</i> , <i>Rumex acetosa</i> , <i>Rumex acetosella</i> , <i>Rumex alpestris</i> , <i>Rumex conglomeratus</i> , <i>Rumex crispus</i> , <i>Rumex sanguineus</i>
<i>Rumex obtusifolius</i> -Type	<i>Rumex obtusifolius</i> , <i>Rumex patienta</i>
<i>Salix</i>	<i>Salix alba</i> , <i>Salix caprea</i> , <i>Salix cinerea</i> , <i>Salix elaeagnos</i> , <i>Salix purpurea</i> , <i>Salix sp.</i>
<i>Salvia pratensis</i> -Groupe	<i>Salvia verbenaca</i>
<i>Sambucus ebulus</i>	<i>Sambucus ebulus</i>
<i>Sambucus nigra</i> -Type	<i>Sambucus nigra</i> , <i>Sambucus racemosa</i>
<i>Sanguisorba minor</i> -Type	<i>Sanguisorba minor</i>
<i>Sanguisorba officinalis</i>	<i>Sanguisorba officinalis</i>
<i>Saussurea</i> -Type	<i>Arctium lappa</i> , <i>Arctium minus</i>
<i>Scrophularia</i> -Type	<i>Scrophularia nodosa</i>
<i>Sedum</i> -Type	<i>Sedum acre</i> , <i>Sedum album</i> , <i>Sedum telephium</i> subsp. <i>maximum</i>
<i>Senecio</i> -Type	<i>Adenostyles alliariae</i> , <i>Aster sp.</i> , <i>Bellis perennis</i> , <i>Conyza canadensis</i> , <i>Erigeron annuus</i> subsp. <i>annuus</i> , <i>Eupatorium cannabinum</i> , <i>Galinsoga ciliata</i> , <i>Helianthus annuus</i> , <i>Inula conyza</i> , <i>Pulicaria dysenterica</i> , <i>Senecio erucifolius</i> , <i>Senecio jacobaea</i> , <i>Senecio sp.</i> , <i>Senecio vulgaris</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Tussilago farfara</i>
<i>Silene</i> -Type	<i>Arenaria serpyllifolia</i> , <i>Cucubalus baccifer</i> , <i>Petrorhagia saxifraga</i> , <i>Saponaria officinalis</i> , <i>Silene coronaria</i> , <i>Silene dioica</i> , <i>Silene latifolia</i> subsp. <i>alba</i> , <i>Silene vulgaris</i>

Type pollinique	espèces
<i>Sinapis</i>	<i>Sinapis alba</i> , <i>Sinapis arvensis</i>
<i>Solanum dulcamara</i>	<i>Solanum dulcamara</i>
<i>Solanum nigrum</i> -Type	<i>Lycopersicon esculentum</i> , <i>Solanum nigrum</i> , <i>Solanum tuberosum</i>
<i>Sorbus</i>	<i>Sorbus aria</i> , <i>Sorbus sp.</i>
<i>Symphoricarpos</i>	<i>Symphoricarpos albus</i>
<i>Symphytum</i>	<i>Symphytum asperum</i> , <i>Symphytum bulbosum</i>
<i>Teucrium</i>	<i>Teucrium botrys</i> , <i>Teucrium chamaedrys</i>
<i>Trifolium pratense</i> -Type	<i>Trifolium pratense</i>
<i>Trifolium repens</i> -Type	<i>Trifolium arvense</i> , <i>Trifolium campestre</i> , <i>Trifolium fragiferum</i> , <i>Trifolium hybridum</i> , <i>Trifolium repens</i>
<i>Trifolium</i> -Groupe	<i>Trifolium glomeratum</i>
<i>Urtica</i>	<i>Urtica dioica</i> , <i>Urtica urens</i>
<i>Valeriana officinalis</i> -Type	<i>Valeriana officinalis</i>
<i>Valerianella</i>	<i>Valerianella locusta</i> , <i>Valerianella sp.</i>
<i>Verbascum</i>	<i>Verbascum blattaria</i> , <i>Verbascum densiflorum</i> , <i>Verbascum lychnitis</i> , <i>Verbascum nigrum</i> , <i>Verbascum sp.</i> , <i>Verbascum thapsus subsp. crassifolium</i> , <i>Verbascum thapsus subsp. thapsus</i> ,
<i>Verbena officinalis</i>	<i>Verbena officinalis</i>
<i>Veronica</i> -Type	<i>Veronica arvensis</i> , <i>Veronica beccabunga</i> , <i>Veronica chamaedrys</i> , <i>Veronica hederifolia</i> , <i>Veronica officinalis</i> , <i>Veronica persica</i> , <i>Veronica prostrata subsp. prostrata</i> , <i>Veronica serpyllifolia</i>
<i>Viburnum</i>	<i>Viburnum lantana</i> , <i>Viburnum opulus</i>
<i>Vicia</i> -Type	<i>Vicia cracca subsp. cracca</i> , <i>Vicia hirsuta</i> , <i>Vicia sativa subsp. nigra</i> , <i>Vicia sp.</i>
<i>Vincetoxicum</i>	<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>
<i>Viola odorata</i> -Type	<i>Viola hirta</i>
<i>Viola tricolor</i> -Type	<i>Viola arvensis</i>
<i>Vitis</i>	<i>Vitis vinifera</i>

LISTE DES FIGURES, DES TABLEAUX ET DES PHOTOGRAPHIES

LISTE DES FIGURES

Chapitre 1

	Page
Figure 1 : liens dynamiques existant entre les différentes alliances de la flore des milieux cultivés et de la flore rudérale.	41
Figure 2 : niveau de détermination du statut des espèces (sûr ou probable) selon les différents statuts.	58
Figure 3 : structure taxonomique de la flore des milieux cultivés exprimées selon le statut des espèces.	63
Figure 4 : structure taxonomique de la flore étrangère des milieux cultivés exprimée selon le statut des espèces.	64
Figure 5 : distribution de la durée de vie (longévité) des espèces des milieux cultivés selon leur statut.	65
Figure 6 : distribution des types biologiques de Raunkiaer dans la flore des lieux cultivés selon le statut des espèces.	66
Figure 7 : différentes périodes de germination des 204 espèces annuelles des milieux cultivés exprimées selon leur statut.	68
Figure 8 : mois de floraison de 200 des 204 espèces annuelles des milieux cultivés.	69
Figure 9 : répartition des modes de pollinisation des espèces des milieux cultivés au sein de chaque statut.	72
Figure 10 : répartition du mode de dissémination des graines des espèces des milieux cultivés au sein de chaque statut.	74
Figure 11 : structure taxonomique de la flore des milieux rudéraux exprimée selon le statut des espèces.	77
Figure 12 : structure taxonomique de la flore étrangère des milieux rudéraux exprimée selon le statut des espèces.	78
Figure 13 : distribution de la durée de vie (longévité) des espèces de la flore rudérale selon leur statut.	79
Figure 14 : distribution des types biologiques de Raunkiaer dans la flore rudérale selon le statut des espèces.	79
Figure 15 : mois de floraison de 297 des 310 espèces de la flore rudérale.	82
	415

Figure 16 : répartition des modes de pollinisation des espèces rudérales au sein de chaque statut.	84
Figure 17 : répartition des modes de dissémination des graines des espèces rudérales au sein de chaque statut	86
Figure 18 : chorologie actuelle de la flore des milieux cultivés exprimée en fonction du statut des espèces.	88
Figure 19 : distribution des aires de répartition actuelles selon le statut des espèces de la flore des milieux cultivés.	89
Figure 20 : origines des 23 archéophytes cosmopolites des lieux cultivés.	90
Figure 21 : chorologie actuelle de la flore des milieux rudéraux exprimée en fonction du statut des espèces.	93
Figure 22 : distribution des aires de répartition actuelles selon le statut des espèces de la flore rudérale.	94
Figure 23 : origines des 21 archéophytes cosmopolites de la flore rudérale.	95
Figure 24 : degré d'implantation des populations introduites de chaque groupe de la flore étrangère des milieux cultivés et rudéraux.	99
Figure 25 : répartition des espèces indigènes et étrangères dans les différents groupements de la flore des milieux cultivés.	104
Figure 26 : répartition des espèces indigènes et étrangères dans les différents groupements de la flore rudérale.	106
Figure 27 : enrichissement de la flore des milieux anthropisés (lieux cultivés et rudéraux confondus) en archéophytes du Néolithique au XV ^e siècle.	130
Figure 28 : enrichissement de l'ensemble de la flore de la République Tchèque en archéophytes du Néolithique au XV ^e siècle.	131
Figure 29 : espèces stables, en régression, disparues et en progression au sein de la flore des lieux cultivés exprimées selon le statut des espèces.	133
Figure 30 : espèces stables, en régression et progression au sein de la flore rudérale exprimées selon le statut des espèces.	136

Chapitre 2

Figure 31. The study area in the eastern part of France, Franche-Comté region.	175
Figure 32. Principal coordinate analysis (PCoA) of the vegetation data-set, with 40 floristic relevés and 226 species.	184

- Figure 33. Procrustean co-inertia analysis (PCIA) of vegetation data. Coupling the results of PCoA with species data (40 samples, 226 species) and with theoretical pollen data (40 samples, 89 pollen types). 185
- Figure 34. Simplified pollen diagram showing percentage values for the 14 moss samples and 52 selected pollen taxa. 187
- Figure 35. Procrustean co-inertia analysis (PCIA) of vegetation and pollen data. Coupling the results of PCoA with vegetation data (14 samples, 70 pollen types) and with modern pollen data (14 samples, 70 pollen types). 188
- Figure 36. Correlation biplot based on PCA showing the relationship between calculated indices (arrows) and the different taxa (points). 190
- Figure 37 : localisation des 101 relevés de végétation faits dans les milieux rudéraux de la région (points noirs et blancs). 201
- Figure 38 : classification ascendante hiérarchique avec un lien de " Ward ", faite à partir de la matrice de similarité de Jaccard, des 101 relevés rudéraux. 204
- Figure 39 : analyse en Coordonnées Principales (ACoP) des données de végétation avec 101 relevés et 465 espèces. 205
- Figure 40 : analyse en Coordonnées Principales (ACoP) des données de végétation avec 101 relevés et 158 types polliniques. 209
- Figure 41 : analyse de co-inertie procrustéenne (PCIA) des données de végétation. 210
- Figure 42 : analyse de co-inertie procrustéenne (PCIA) des données floristiques et polliniques. 214
- Figure 43 : analyse en composante principale (ACP) montrant la relation entre les indices calculés (flèches) et les différents types polliniques (points). 221
- Figure 44 : répartition des tailles des grains de pollen des types polliniques dans les six catégories polliniques définies à partir des indices de Davis (SAT...). 223
- Figure 45 : répartition des modes de pollinisation des types polliniques dans les six catégories polliniques définies à partir des indices de Davis (SAT...). 224

Chapitre 3

- Figure 46 : répartition des espèces vues et non vues dans les 40 relevés effectués dans la région au sein des 225 espèces potentiellement présentes en fonction de leur statut (archéophyte...). 242
- Figure 47 : répartition des espèces vues et non vues dans les 40 relevés effectués dans la région au sein des 225 espèces potentiellement présentes selon les différents groupements de la flore des milieux cultivés. 243

Figure 48 : répartition des espèces vues et non vues dans les 101 relevés effectués dans la région au sein des 310 espèces potentiellement présentes selon leur statut (archéophyte...).	245
Figure 49 : répartition des espèces vues et non vues dans les 101 relevés effectués dans la région au sein des 310 espèces potentiellement présentes selon les différents groupements de la flore des milieux cultivés.	245
Figure 50 : répartition des marqueurs forts de l'anthropisation au sein des lieux cultivés, rudéraux ou des deux, selon leur présence dans la végétation et la pluie pollinique réelle.	251
Figure 51 : répartition des marqueurs mixtes de l'anthropisation au sein des lieux cultivés, rudéraux ou des deux, selon leur présence dans la végétation et la pluie pollinique réelle.	254
Figure 52 : répartition des marqueurs indigènes de l'anthropisation au sein des lieux cultivés, rudéraux ou des deux, selon leur présence dans la végétation et la pluie pollinique réelle.	257
Figure 53a et 53b : analyses en composante principale (ACP) montrant la relation entre les indices (flèches) et les différents types polliniques (points).	261
Figure 54a et 54b : analyses en composante principale (ACP) montrant la relation entre les indices (flèches) et les différents types polliniques (points).	262
Figure 55 : les principaux indicateurs polliniques d'anthropisation et leur occurrence dans des contextes agro-pastoraux variés pour l'Europe au nord des Alpes.	264

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre 1

Tableau 1 : correspondance entre les échelles d'abondance/fréquence couramment utilisées dans les flores et celles choisies pour notre étude.	55
Tableau 2 : exemples d'espèces dont le statut est incertain sur la base de données écologiques et dont le statut dans au moins un autre pays européen diffère de celui attribué.	59
Tableau 3 : répartition des espèces des milieux anthropisés selon leur statut.	60
Tableau 4 : les trois stratégies adaptatives chez les plantes définies par Grime en 1977.	67
Tableau 5 : répartition des principaux modes de pollinisation dans la flore des milieux cultivés et dans la flore de France.	70

Tableau 6 : répartition des principaux modes de dissémination dans la flore des milieux cultivés et dans la flore de France.	73
Tableau 7 : répartition des principaux modes de pollinisation dans la flore rudérale, la flore des milieux cultivés et la flore de France.	83
Tableau 8 : répartition des principaux modes de dissémination dans la flore rudérale, la flore des milieux cultivés et dans la flore de France.	85
Tableau 9 : principales caractéristiques des espèces qui se développent dans les milieux cultivés.	108
Tableau 10 : principales caractéristiques des espèces de la flore rudérale.	109
Tableau 11 : comparaison de quelques caractéristiques de la flore des milieux cultivés et rudéraux.	110
Tableau 12 : espèces cultivées en Franche-Comté et ses marges à chaque période préhistorique et historique.	113
Tableau 13: espèces indigènes et archéophytes de notre cortège de plantes compagnes des cultures trouvées dans des sites néolithiques.	114
Tableau 14 : période d'introduction probable des 106 archéophytes des milieux cultivés.	115
Tableau 15 : période d'introduction probable des 106 archéophytes des milieux rudéraux.	117
Tableau 16 : espèces de la flore des champs cultivés disparues depuis 1845.	134
Tableau 17 : espèces rudérales en voie de régression depuis 1845.	137
Tableau 18 : répartition des archéophytes, indigènes... au sein des types polliniques représentatifs de la flore des champs cultivés.	141
Tableau 19 : les types polliniques attendus de la flore des lieux cultivés composés uniquement d'archéophytes ou de néophytes et leur période d'apparition.	141
Tableau 20 : tableau croisant le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen des types polliniques ne contenant que des archéophytes et qui sont spécifiques des lieux cultivés.	143
Tableau 21 : tableau croisant le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen des types polliniques ne contenant que des archéophytes et qui sont spécifiques des lieux cultivés et rudéraux.	143
Tableau 22 : tableau croisant le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen des types polliniques contenant soit des espèces indigènes soit des espèces d'origines variées et spécifiques des lieux cultivés.	144

Tableau 23 : tableau croisant le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen des types polliniques contenant soit des espèces indigènes soit des espèces d'origines variées et spécifiques des lieux cultivés et rudéraux.	144
Tableau 24 : types polliniques des champs cultivés disparus ou composés d'espèces qui sont en régression.	146
Tableau 25 : répartition des archéophytes, indigènes etc. au sein des types polliniques représentatifs de la flore des lieux rudéraux.	146
Tableau 26 : les types polliniques attendus de la flore rudérale composés uniquement d'archéophytes ou de néophytes et leur période d'apparition.	147
Tableau 27 : tableau croisant le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen des types polliniques ne contenant que des archéophytes et qui sont spécifiques des lieux rudéraux.	148
Tableau 28 : tableau croisant le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen des types polliniques contenant soit des espèces indigènes soit des espèces d'origines variées et spécifiques des lieux rudéraux.	149
Tableau 29 : tableau croisant le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen des types polliniques contenant soit des espèces indigènes soit des espèces d'origines variées et qui sont typiques des activités agropastorales.	150
Tableau 30 : tableau croisant le mode de pollinisation et la taille des grains de pollen des types polliniques contenant soit des espèces indigènes soit des espèces d'origines variées que l'on trouve majoritairement dans les lisières forestières.	150
Tableau 31 : types polliniques des zones rudérales composés d'espèces qui sont en régression.	151
Tableau 32a, 32b et 32c : tableau de synthèse des marqueurs polliniques forts, mixtes et indigènes de l'anthropisation attendus dans les milieux cultivés, rudéraux et autres milieux anthropisés de la région Franche-Comté.	152-153
 <i>Chapitre 2</i>	
Tableau 33 : utilisation du territoire agricole en Franche-Comté.	158
Tableau 34 : répartition des principales cultures céréalières en Franche-Comté.	160
Table 35. Descriptive information of the 40 sites selected for vegetation relevés.	176
Table 36. Indices of association (A), over-representation (O) and under-representation (U) for taxa present in both plant and pollen data-sets.	181
Tableau 37 : description des 101 relevés de végétation faits dans les milieux rudéraux.	202

Tableau 38 : présentation succincte des six groupes de relevés déterminés à partir de la classification ascendante hiérarchique.	206
Tableau 39 : indices d'association (<i>A</i>) de sous- et sur-représentation (<i>U</i> et <i>O</i>) calculés pour les types polliniques présents à la fois dans la végétation (pluie pollinique théorique) et la pluie pollinique réelle des 38 sites échantillonnés.	218
Tableau 40 : types polliniques qui représentent soit des plantes jamais trouvées dans la végétation échantillonnée soit des plantes jamais retrouvées dans la pluie pollinique.	226
Tableau 41 : indices d'association et de représentation issus de différentes études : ceux des milieux rudéraux, des milieux cultivés (Brun <i>et alii</i> , 2007), des milieux fauchés et pâturés de Norvège (Hjelle, 1997) et des milieux pastoraux du pays Basque (Mazier <i>et alii</i> , 2006).	228

Chapitre 3

Tableau 42 : tableau de synthèse des marqueurs polliniques d'anthropisation pour la région Franche-Comté.	250
Tableau 43 : marqueurs polliniques forts de l'anthropisation vus ou non vus dans la végétation et la pluie pollinique.	252
Tableau 44 : marqueurs polliniques mixtes de l'anthropisation vus ou non vus dans la végétation et la pluie pollinique.	255
Tableau 45 : marqueurs polliniques de l'anthropisation composés uniquement d'espèces indigènes vus ou non vus dans la végétation et la pluie pollinique.	258
Tableau 46 : marqueurs polliniques de l'anthropisation utilisés par E. Gauthier (2001) pour interpréter l'évolution de l'anthropisation dans ces analyses polliniques fossiles.	268
Tableau 47 : marqueurs polliniques de l'anthropisation utilisés par E. Gauthier (2001) reclassés dans les catégories que nous avons définies.	270

LISTE DES PHOTOGRAPHIES

Chapitre 2

Planche 1 : deux photos de champs (C. Brun)	182/183
Planche 2 : quatre photos de friches (C. Brun)	206/207
Planche 3 : quatre photos de friches (C. Brun)	208/209

L'intérêt des disciplines du paléoenvironnement pour l'étude des pratiques anthropiques passées, de leurs impacts sur le milieu, suppose une bonne connaissance des écosystèmes actuels. En explorant le lien entre la végétation actuelle et sa pluie pollinique, la palynologie cherche à établir des référentiels pour l'interprétation des spectres fossiles.

La recherche de ces marqueurs polliniques est menée ici dans deux milieux caractérisés par une végétation anthropique très spécifique : la flore adventice des champs cultivés et la flore rudérale, dans une région riche en données fossiles pour une application future, la Franche-Comté.

L'analyse phytogéographique de l'évolution de ces communautés végétales depuis le Néolithique permet d'abord de valider l'analogie. En distinguant espèces indigènes et étrangères (archéophytes et néophytes), en affinant leurs caractéristiques écologiques, elle discrimine aussi des marqueurs « forts » de l'anthropisation.

L'étude de terrain (relevés de végétation, collecte et lecture de données polliniques) permet, elle, d'analyser et de valider la relation végétation/pluie pollinique théorique/pluie pollinique réelle, au moyen d'une série d'analyses statistiques (classifications, ACoP, PCIA, indices de Davis).

Enfin, la comparaison des résultats de ces deux démarches permet une synthèse critique de l'application des marqueurs classiques de l'anthropisation (IPA, Behre...) à la région d'étude ainsi que la mise au jour de nouveaux marqueurs locaux plus spécifiques.

***Archaeophytes and neophytes. A new determination of anthropogenic pollen indicators in arable-weed and ruderal flora.
A case study from the Franche-Comté region.***

The focus of palaeoenvironmental sciences on past human activities and their impact on the environment necessitates a precise understanding of modern ecosystems. By studying the relationships between the present vegetation cover and the resulting pollen rain, palynology aims at establishing a referential for the interpretation of fossil pollen spectra.

In order to create such referential for the Franche-Comté, a region rich in palaeoenvironmental data, we have studied the current pollen signal from two different plant communities characterised by a very specific anthropogenic flora: arable weeds and ruderals.

First, the phytogeographical analysis of the evolution of these plant communities since the Neolithic allows us to validate the comparison. Then, by distinguishing between native and alien species (archaeophytes and neophytes) and by refining their ecological characteristics, the method also allows the discrimination of species that are strong indicators of human activities.

The carrying out of field work (vegetation surveys, pollen collection and identification) allows us to analyse and confirm, through a number of statistical analyses (PCIA, Davis indices), the relationships between a given vegetation community (vegetation data expressed on a species taxonomic level), its theoretical pollen rain (vegetation data expressed as pollen types) and its actual pollen rain (pollen data expressed as pollen types).

Finally, the comparison of the results obtained by these two approaches leads to a critical synthesis of the traditional anthropogenic pollen indicators ("indicators species", Behre) in the study area and to the establishment of new and more specific local indicators.

Flore adventice, flore rudérale, archéophytes, néophytes, relation pollen/végétation, analyses multivariées, indicateurs polliniques d'anthropisation, palynologie.
