Détection précoce du risque d'invasion par des espèces végétales exotiques introduites en arboretum forestier dans le Sud-Est de la France. Émergence des espèces du genre Hakea. Mesures de gestion

Catherine Ducatillion, Vincent Badeau, Richard Bellanger, Sophie Buchlin, Katia Diadema, Aurore Gili, Jean Thevenet

▶ **To cite this version:**

Catherine Ducatillion, Vincent Badeau, Richard Bellanger, Sophie Buchlin, Katia Diadema, et al.. Détection précoce du risque d'invasion par des espèces végétales exotiques introduites en arboretum forestier dans le Sud-Est de la France. Émergence des espèces du genre Hakea. Mesures de gestion. Revue d'Écologie, 2015, Sup12, pp.139-150. hal-03530719

HAL Id: hal-03530719
https://hal.science/hal-03530719

Submitted on 17 Jan 2022

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.

Revue d'Ecologie (Terre et Vie), Vol. 70 (suppt 12 « *Espèces invasives* »), 2015 : 139-150

DÉTECTION PRÉCOCE DU RISQUE D'INVASION PAR DES ESPÈCES VÉGÉTALES EXOTIQUES INTRODUITES EN ARBORETUM FORESTIER DANS LE SUD-EST DE LA FRANCE. ÉMERGENCE DES ESPÈCES DU GENRE *HAKEA*. MESURES DE GESTION

Catherine DUCATILLION[1], Vincent BADEAU[2], Richard BELLANGER[1], Sophie BUCHLIN[1], Katia DIADEMA[3], Aurore GILI[1] & Jean THÉVENET[4]

[1] Unité expérimentale Villa Thuret, INRA Centre de Recherche Provence-Alpes-Côte d'Azur. 90 chemin Raymond. F-06160 Juan-les-Pins. E-mail: catherine.ducatillion@paca.inra.fr

[2] Unité Écologie et Écophysiologie Forestières, INRA Centre de Nancy. F-54280 Champenoux. E-mail: vincent.badeau@nancy.inra.fr

[3] Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles (CBNMed). Bureau Alpes-Maritimes, Villa Thuret. 90, chemin Raymond. F-06160 Juan-les-Pins. E-mail: k.diadema@cbnmed.fr

[4] Unité expérimentale Entomologie et forêt méditerranéenne. INRA Centre de recherche Provence-Alpes-Côte d'Azur. Domaine Saint Paul- Site Agroparc, 228, route de l'Aérodrome. F-84914 Avignon Cedex 9. E-mail: jean.thévenet@paca.inra.fr

SUMMARY.— *Early detection of invasion risk by exotic plant species introduced in forest arboretum in south-eastern France. Emergence of species of the genus* Hakea. *Measures for management*.— The introduction and acclimatization of exotic plant species in the South-East of France, in particular since the second half of the nineteenth century, have contributed to the domestication of wild species used in ornamental horticulture, perfume industry and landscape. A few species have naturalized, some have become invasive and are impacting the highly endemic indigenous flora. Early detection of naturalizing species and evaluation of biological invasion risk are useful for control or eradication operations. The question arises for woody plant species introduced since 1973 in a forest arboretum of the Esterel Mountains. Out of 400 species planted initially, 13 are naturalizing, among which several species of *Hakea* genus (Proteaceae) native of Australia. This study aims to assemble useful data for the invasion risk evaluation. These data include reproduction traits, seed bank, dispersion system and introduction history. Risk analysis confirmed that several species can become a threat to the environment if they naturalize outside the arboretum. Two of them (*Hakea salicifolia* (Vent.) B.L. Burtt and *Hakea sericea* Schrad. & J.C. Wendl.) already have an invasive status in other Mediterranean countries. Studies lead to the production of a technical itinerary and to the local operators' awareness to organize control. This method could be applied to other arboretums, especially those situated in the Mediterranean region.

RÉSUMÉ.—L'acclimatation d'espèces végétales exotiques dans le sud-est de la France, en particulier depuis la 2ème moitié du XIXème siècle, a contribué à la domestication d'espèces sauvages destinées à l'horticulture ornementale, l'industrie de la parfumerie ou le paysage. Quelques espèces exotiques se sont naturalisées ; certaines sont devenues envahissantes et impactent la flore indigène à fort taux d'endémisme de cette région. La détection précoce d'espèces en cours de naturalisation et l'évaluation des risques d'invasion biologique permettent d'alerter les politiques publiques pour la mise en place d'opérations de contrôle ou d'éradication. La question est posée pour des espèces végétales ligneuses introduites à partir de 1973 dans un arboretum forestier du massif de l'Estérel. Sur 400 espèces plantées initialement, 13 se naturalisent, parmi lesquelles plusieurs espèces du genre *Hakea* (Proteaceae), originaires d'Australie. L'objectif de cette étude était de rassembler les données utiles à l'évaluation du risque d'invasion : traits de reproduction, banque de graines, modalités de dispersion, histoire de l'introduction. L'analyse de risque a confirmé que plusieurs espèces peuvent devenir une menace pour l'environnement si elles se naturalisent à l'extérieur de l'arboretum. Deux d'entre elles (*Hakea salicifolia* (Vent.) B.L. Burtt et *Hakea sericea* Schrad. & J.C. Wendl.) ont déjà un statut d'espèces exotiques envahissantes dans d'autres pays méditerranéens. L'étude a conduit à la réalisation d'un itinéraire technique et à la sensibilisation des opérateurs locaux pour mettre en place des actions de contrôle. La méthode pourra être appliquée à d'autres arboretums, en particulier ceux qui sont situés en région méditerranéenne.

L'acclimatation d'espèces végétales exotiques a été particulièrement active depuis la seconde moitié du XIXème siècle sur le littoral du sud-est de la France, entre Hyères et Menton. Le processus a été favorisé par la situation biogéographique de ce territoire, par l'afflux de

populations sur le littoral méditerranéen et par la croissance d'une économie horticole locale basée sur l'exotisme. L'acclimatation d'espèces exotiques issues du sauvage a permis de diversifier les gammes de plantes ornementales pour le paysage, la parfumerie ou les bouquets (Ducatillion *et al*., 2010). Des plantations de production ont été réalisées en plein air, en limite de milieu naturel, favorisant la naturalisation d'espèces bien adaptées à leur milieu d'accueil. Certaines d'entre elles sont devenues envahissantes, comme *Acacia dealbata* Link (Kull *et al*., 2011).

À partir de 1973, des arboretums forestiers d'élimination ont été réalisés en région méditerranéenne française. L'objectif initial était de tester et de repérer des espèces d'arbres et d'arbustes exotiques susceptibles de répondre à des problèmes de régénération de la forêt naturelle (Allemand, 1989). Les changements globaux, les nouveaux besoins en espèces ligneuses adaptées à ces changements, l'émergence de la problématique des plantes envahissantes suscitent l'intérêt de la communauté scientifique pour ces dispositifs aujourd'hui âgés de plusieurs décennies. Que sont devenues ces plantes? Parmi les espèces qui se régénèrent naturellement, trois espèces d'origine australienne appartenant à la famille des *Proteaceae*: *Hakea sericea* Schrad. & J.C. Wendl., *Hakea salicifolia* (Vent.) B.L. Burtt et *Hakea dactyloides* (Gaertn.) Cav. se propagent à l'intérieur et en périphérie immédiate de l'arboretum. L'augmentation des effectifs, par rapport à ceux plantés initialement dans l'arboretum, a permis d'alerter et de mobiliser les institutions, plusieurs espèces du genre *Hakea* étant envahissantes (Richardson *et al*., 2011), notamment au Portugal (Marchante *et al.*, 2005). Peut-on évaluer le risque d'invasion qu'elles représentent dans le sud de la France? Le cas échéant, la détection précoce d'espèces végétales exotiques envahissantes émergentes permet-elle d'alerter les gestionnaires d'espaces naturels avant que la pression de propagules ne soit trop importante (Moodley *et al.,* 2014) et d'empêcher leur propagation tant que c'est encore possible techniquement et économiquement ? Cette étude préliminaire propose des éléments de réponse et teste un modèle de prévention du risque d'invasion, simple et robuste, applicable à d'autres arboretums, en particulier ceux qui sont situés en région Provence-Alpes-Côte d'Azur qui compte déjà 17 % d'espèces exotiques dans le milieu naturel (Noble *et al.,* 2013).

La terminologie se rapportant aux espèces végétales exotiques envahissantes est complexe ; elle a été discutée par Richardson *et al.* (2000). Colautti et Maclsaac (2004) proposent également une terminologie sur les invasions et distinguent des étapes successives et obligatoires dans le processus d'invasion. Richardson *et al.* (2011) proposent un glossaire sur les concepts et la terminologie de l'écologie des invasions. Nous adopterons les définitions suivantes, en lien avec la stratégie régionale en région PACA sur les espèces végétales exotiques envahissantes (Terrin *et al.* 2014) : l'indigénat d'un taxon peut être défini suivant la présence du taxon au sein ou en dehors de son aire de répartition naturelle au regard du territoire considéré et suivant son temps de résidence sur ce territoire. Ainsi une espèce est indigène si elle est naturellement présente dans la région ou le pays considéré ou arrivée dans la région avant 1500. La définition adoptée ici inclut les archéophytes qui ont été introduites entre le Néolithique et 1492. Une espèce est considérée comme exotique ou néophyte si sa présence est due à l'implication, intentionnelle ou non, de l'homme après 1492 sur le territoire considéré. Une fois que l'espèce végétale est à même de se reproduire et de se maintenir depuis au moins 10 ans sans intervention directe de l'homme, on considère qu'elle est naturalisée car elle a réussi à surmonter les barrières environnementales et les obstacles à la reproduction régulière (Pysek *et al.,* 2004). Ces espèces naturalisées produisent souvent leurs descendants près des plants adultes et n'envahissent pas nécessairement les écosystèmes naturels, semi-naturels ou construits par l'homme. Les espèces exotiques envahissantes peuvent créer une descendance nombreuse car elles assurent une reproduction végétative ou sexuée efficace et ont une dynamique d'expansion rapide sur le territoire d'introduction (Richardson *et al.*, 2000). Elles sont au centre des préoccupations écologiques, étant l'une des causes majeures d'appauvrissement de la biodiversité au niveau mondial après la destruction des habitats naturels (Meerts *et al.,* 2004). Le processus d'invasion est complexe et peu

d'espèces introduites parviennent au stade d'invasion. Le succès écologique d'une espèce exotique dans son aire d'introduction dépend de ses caractéristiques intrinsèques. Il dépend aussi, et surtout, de ses interactions avec l'écosystème de l'aire d'introduction, à la fois biotiques et abiotiques (Meerts *et al.*, 2004). Certaines espèces naturalisées deviennent envahissantes plusieurs dizaines d'années après la naturalisation. Elles sont appelées espèces dormantes (Grice & Ainsworth, 2003) lorsque la durée entre la naturalisation et l'invasion excède 50 ans (Groves, 2006). Pour mieux expliquer le processus d'invasion, de nombreuses hypothèses ont été formulées quant aux facteurs permettant sa réussite. Elles ont été détaillées par Hierro *et al.* (2005) et schématisées pour l'espèce exotique envahissante *Lantana camara* L. par Sharma *et al.* (2005), puis pour *Acacia dealbata* Link par Lorenzo *et al.* (2010). La plupart des auteurs s'appuient sur des critères écologiques et biogéographiques et définissent les espèces exotiques envahissantes comme des espèces exotiques qui maintiennent des populations autonomes à une distance considérable de leur site d'introduction (Richardson *et al.*, 2011 ; Blackburn *et al.*, 2011). Si la proportion d'espèces exotiques envahissantes paraît relativement faible par rapport au nombre d'espèces introduites, une seule espèce devenue envahissante peut perturber gravement les écosystèmes. L'Union européenne a récemment estimé le coût des dommages causés par les espèces exotiques envahissantes de son territoire à 12 milliards d'euros par an (Parlement européen, 2014). Les coûts de gestion de ces espèces sont importants (Le Maitre *et al.*, 2002) et les moyens de lutte complexes (Esler *et al.*, 2010).

L'objectif de ce travail est (i) d'inventorier les espèces introduites capables de se reproduire naturellement dans un arboretum forestier où elles ont été plantées et/ou dans sa périphérie, (ii) de les caractériser, (iii) de les analyser dans un but de prévention de risques éventuels d'évasion du site afin d'identifier les espèces potentiellement envahissantes et (iv) de proposer des modalités d'alerte à destination des gestionnaires et des mesures de gestion adaptées. Les résultats obtenus dans l'arboretum conduiront à l'analyse des espèces du genre *Hakea*.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

CONTEXTE

Neuf arboretums forestiers d'élimination, créés à partir de 1973, ont permis de tester et d'identifier des essences ligneuses capables de s'acclimater dans des contextes pédoclimatiques difficiles et contrastés. Il s'agit de collections dendrologiques comparatives comportant des espèces exotiques et des espèces indigènes (témoins). Outre une base génétique aussi large que possible, l'homologie écologique entre les aires d'origine des espèces et de la zone d'introduction a servi de guide ; cette notion a parfois été dépassée, certains pools génétiques se révélant particulièrement plastiques (Allemand, 1989). Avec une superficie de 5 ha, l'arboretum du Caneiret est le plus grand et le plus riche des arboretums forestiers méditerranéens d'élimination mis en place par l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) en région méditerranéenne française ; il est situé dans le massif de l'Estérel (Var) à 43°29'47'' Nord et 6°49'58'' Est (Fig. 1). Son altitude est comprise entre 260 et 320 m. Il possède trois pentes principales exposées au nord, sud, sud-est se rejoignant en un ravin central. Le sol pauvre et caillouteux est composé de rhyolite amarante, avec un mull acide bien structuré. Au départ, 12 395 plants représentant 398 espèces ont été installés dans l'arboretum ; les graines ont été récoltées principalement dans le milieu naturel, parfois en jardins botaniques. Une même espèce peut correspondre à plusieurs accessions (= lot de graines) et plusieurs provenances ; chaque accession peut avoir été plantée dans plusieurs placettes comprenant chacune une trentaine d'arbres, soit pour tester leur tolérance relative aux conditions d'exposition, soit pour comparer des provenances. Il n'y a pas de répétition au sens strict. Quelques placettes, situées en lisière « hors dispositif », comptent des effectifs initiaux inférieurs à 30 arbres. L'arboretum a été débroussaillé tous les deux ans à l'intérieur des placettes jusqu'en 1987. Aujourd'hui, seuls le pare-feu périphérique et les chemins d'accès sont débroussaillés. L'arboretum du Caneiret est isolé en conditions forestières, au cœur du massif de l'Estérel, à proximité de l'arboretum du Plan Estérel dans lequel une partie des espèces et des accessions du Caneiret est dupliquée.

BILAN DES ESSAIS D'INTRODUCTION

L'inventaire complet des espèces présentes sur le site a été réalisé et comparé aux listes de plantation et aux plans initiaux. La survie est interprétée ici comme effective à partir d'un individu vivant, quel que soit le nombre de plants initiaux. Les espèces produisant des fruits et des graines ont été inventoriées, les fruits récoltés et la capacité germinative des semences testée en pépinière administrative. Pour cela, les graines des espèces du genre *Acacia* ont subi au préalable un

choc thermique (elles ont été ébouillantées durant 5 à 10 secondes, refroidies à l'eau froide et trempées pendant 24 heures); les graines des cônes ont été extraites par passage à l'étuve à 40°C pendant 48 à 72 heures.

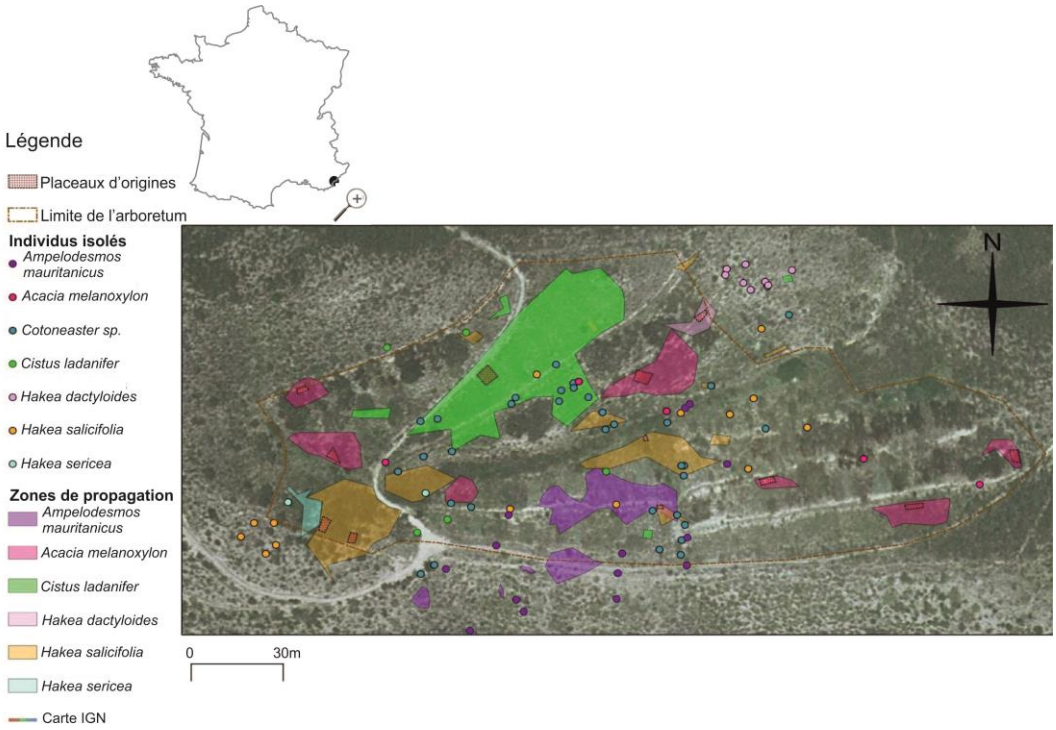

Figure 1.— Carte de la zone de propagation des espèces exotiques par rapport à leur emplacement d'origine.

INVENTAIRE DES PROPAGULES, CARTOGRAPHIE ET ANALYSE DE RISQUE

La capacité de reproduction naturelle et la capacité de dissémination *in situ* ont été évaluées pour chaque espèce. L'inventaire exhaustif des propagules de régénération issues des espèces plantées initialement a été réalisé ; les plantules ont été échantillonnées et déterminées. L'herbier est déposé à la Villa Thuret à Antibes (*Index Herbarium* : VTA). En raison de contraintes du terrain (topographie, hétérogénéité et densité de végétation), il n'a pas été possible d'effectuer un maillage régulier pour l'inventaire des propagules. Leur abondance a été évaluée et leur zone de dissémination cartographiée selon les modalités suivantes. Le nombre de plants issus de semis naturels a été estimé pour chaque espèce : comptage des plants atteignant une hauteur au moins égale à 50 cm et des plantules visibles et individualisables ; estimation du nombre de plantules en cas de semis très serré. Le nombre de propagules a été rapporté à 3 classes d'importance numérique : de 1 à 5, de 5 à 50 et supérieure à 50. La zone périphérique a également été explorée sur une largeur de 50 mètres. Concernant la cartographie, les bordures des zones de présence des propagules de régénération naturelle ont été mesurées par GPS. La distance de dissémination de chaque espèce a été mesurée par rapport à la placette initiale, au décamètre quand elle était inférieure à 20 m ou au GPS pour les distances supérieures à 20 m.

S'il n'existe pas de « portrait-robot » universel des espèces exotiques envahissantes (Rejmanek & Richardson, 1996), les traits morphologiques, physiologiques, d'histoire de vie et de reproduction ont permis de caractériser les espèces qui se régénèrent naturellement dans l'arboretum en fonction des facteurs-clés suivants :

- origine de l'espèce : indigène ou exotique pour la France ou pour le massif de l'Estérel ;
- histoire d'invasion, si l'espèce en est pourvue ;
- modalités de reproduction (sexuée et végétative) ;
- abondance des propagules dans l'arboretum et en périphérie (Lockwood *et al.*, 2005) ;
- capacité de dissémination (mesure de la distance de propagation par rapport aux placettes de plantation initiale) ;
- allocation de ressources, évaluée par la mesure de biomasse relative de l'appareil végétatif et de l'appareil reproducteur pour 3 espèces du genre *Hakea* ;
- temps de résidence dans l'arboretum, à la date de l'étude : 38 ans ;
- calcul de l'indice de risque selon Weber & Gut (2004).

CAS PARTICULIER DES ESPÈCES DU GENRE *HAKEA*

Les fruits sont des follicules persistant jusqu'à la mort de la branche (ou de la plante) ; celle-ci est donc nécessaire à la libération de deux graines ailées (sérotinie). Les arbrisseaux des deux espèces *H. sericea* et *H. salicifolia* plantés initialement ont gelé lors des froids exceptionnels de 1985/86 et ont disparu. En conséquence, la population aujourd'hui présente dans l'arboretum ou sa périphérie immédiate, est exclusivement issue de régénération naturelle. Les plants initiaux de l'espèce *Hakea dactyloides* ont en revanche gelé sans être détruits. La banque aérienne de graines a été mesurée sur un individu «adulte» de chaque espèce. L'ensemble des fruits a été prélevé, séché, pesé. Trois lots de 3 kg ont été comptés pour chaque espèce ; la moyenne obtenue a permis d'estimer le nombre total de follicules.

RÉSULTATS

INVENTAIRE ET CARACTÉRISATION DES ESPÈCES QUI SE REPRODUISENT (TABLEAU I)

Sur les 398 espèces de départ, environ 50% (200 espèces) sont encore présentes aujourd'hui, 12,6% (50 espèces) produisent des graines fertiles (test de germination positifs) et 4,5% (18 espèces) se régénèrent spontanément. Parmi celles-ci 13 sont exotiques et 5 sont autochtones pour la France, dont 2 ne sont pas présentes naturellement dans le massif de le massif de l'Estérel.

TABLEAU I

Liste des espèces qui se ressèment naturellement dans l'arboretum du Caneiret

Taxon	Famille	Origine de l'espèce	Effectifs			Mode de régénération		Test de Weber	Statut de l'espèce dans l'arboretum
			Nb. plants initiaux	% survie	Nb. propagules	Semis	Drageons	score	
Acacia implexa Benth.	Fabaceae Mimosoideae	Australie	30	33,3	Entre 5 et 50		x	22	Naturalisée
Acacia melanoxylon R. Br.	Fabaceae Mimosoideae	Australie	98	91,8	Supérieur à 50	x	x	28	Envahissante
Arbutus canariensis Veillard ex Duhamel	Ericaceae	Iles canaries	100	17,0	De 1 à 5	x		11	Anecdotique
Banksia integrifolia L. f.	Proteaceae	Australie	9	11,1	De 1 à 5	x		22	Anecdotique
Callitris rhomboidea R. Br. ex Rich.	Cupressaceae	Australie	60	6,0	De 1 à 5	x		15	Anecdotique
Cotoneaster spp.	Rosaceae	Asie tempérée et tropicale	60	0	Supérieur à 50	x		-	Naturalisée
Cupressus spp.	Cupressaceae	Hemisphère nord	Supérieur à 100	nc	De 1 à 5	x		-	Anecdotique
Eucalyptus spp.	Myrtaceae	Australie	100	nc	Entre 5 et 50	x		-	Naturalisée
Hakea dactyloides (Gaernt.) Cav.	Proteaceae	Australie	5	80,0	Entre 5 et 50	x		24	Envahissante
Hakea salicifolia (Vent.) B.L. Burtt	Proteaceae	Australie	48	0	Supérieur à 50	x		36	Envahissante
Hakea sericea Schrad. & J.C. Wendl.	Proteaceae	Australie	50	0	Supérieur à 50	x		36	Envahissante
Prunus serotina Ehrh.	Rosaceae	Amérique du Nord	90	22,2	De 1 à 5	x		18	Fugace
Robinia pseudoacacia L.	Fabaceae Faboideae	Amérique du Nord	53	0	Entre 5 et 50	x	x	34	Naturalisée

● Principales espèces ligneuses indigènes : *Arbutus unedo* L. (Ericaceae), *Ficus carica* L. (Moraceae), *Quercus suber* L. (Fagaceae). Elles se disséminent au fur et à mesure que leur habitat naturel se reconstitue. Le taux de survie de *Ficus carica* est très faible ; quelques individus demeurent à proximité du ravin et de la ressource en eau où ils parviennent à se reproduire.

● Espèces indigènes en France, absentes naturellement du massif de l'Estérel, introduites volontairement dans l'arboretum pour tenir les talus : *Ampelodesmos mauritanicus* (Poir.) T. Durand & Schinz (Poaceae) et *Cistus ladanifer* L. (Cistaceae). Ces deux espèces sciaphiles et méso-oligotrophes ont trouvé ici un habitat favorable à leur développement et à leur extension. Elles prolifèrent.

● Espèces qui germent mais ne se maintiennent pas : *Prunus serotina* Ehrh. (Rosaceae). Cette espèce est une exotique envahissante avérée dans presque tous les pays du nord de l'Europe et pousse principalement sur des sols acides, pauvres et sablonneux dans son aire d'introduction. Dans l'arboretum, 22 % des arbres initiaux ont survécu et se sont bien développés ; des semis naturels démarrent chaque année à la faveur des hivers doux et humides et meurent durant l'été. L'espèce est qualifiée de fugace ou accidentelle (Terrin *et al.,* 2014).

● Espèces dont ne persistent que quelques individus issus de semis naturel : *Arbutus canariensis* Duhamel (Ericaceae), *Banksia integrifolia* L.f. (Proteaceae), *Callitris rhomboidea* R.Br. ex A.Rich. & Rich. (Cupressaceae), *Robinia pseudoacacia* L. (Fabaceae - Faboideae), *Cupressus* spp[1]. (Cupressaceae). Ces espèces ont produit une faible descendance par rapport au temps de résidence. Pour *Banksia integrifolia*, planté en 1974, une seule plante issue de semis naturel a été trouvée, bien qu'il soit considéré comme envahissant en Europe (Delivering alien invasive species, 2008). Les espèces de *Callitris rhomboidea* et du genre *Cupressus* n'ont pas d'histoire d'invasion connue ; elles se régénèrent très peu dans l'arboretum. Ces espèces sont qualifiées d'anecdotiques ou accidentelles (Terrin *et al*., 2014). *Robinia pseudoacacia* est envahissant en Europe. Dans l'arboretum, les plants initiaux n'ont pas survécu mais l'espèce se reproduit dans le ravin où elle a été plantée.

● Espèces se ressemant bien dans l'arboretum, à proximité des emplacements d'origine et ne se disséminant pas à l'extérieur, dans le milieu naturel : *Acacia implexa* Benth. (Fabaceae – Mimosoideae) et *Acacia melanoxylon* R. Br. (Fabaceae – Mimosoideae) qui se multiplient aussi végétativement), *Cotoneaster* spp. (Rosaceae), *Eucalyptus* spp. (Myrtaceae). Les deux espèces du genre *Acacia* se sèment activement, à faible distance de la zone d'origine (19 m en moyenne pour *A. melanoxylon*). Les brosses de semis ne survivent pas, concurrencées par la flore indigène herbacée. Concernant les genres *Eucalyptus* et *Cotoneaster* également signalés comme envahissants, les plantules issues de semis sont relativement peu nombreuses et éparpillées. Ces espèces présentent un comportement autonome dans l'arboretum dont elles ne sortent pas.

● Espèces qui ont tendance à l'expansion, dont les propagules se trouvent à des distances supérieures à 100m de leurs parents (Richardson *et al*., 2000) : *Hakea salicifolia*, *Hakea sericea* et *Hakea dactyloides.* Ces espèces qualifiées d'exotiques envahissantes ont une descendance nombreuse, en forte progression. Des sujets adultes d'*H. salicifolia* et *H. sericea* de deuxième génération commencent à dépérir, libérant leurs graines. *H. salicifolia*, est un arbuste ou un arbrisseau originaire de l'Est de l'Australie (New South Wales et Queensland) en bord de mer où il atteint 3 à 5 m de haut. Il compte actuellement une centaine de sujets adultes, tous issus de semis naturels suite au gel de 1985-86. *H. sericea* est un arbuste ou un arbrisseau australien pouvant atteindre 2 à 4 m de haut dans l'arboretum ; il compte une vingtaine d'adultes. Chez *H. dactyloides*, phanérophyte australienne comparable aux deux précédents, cinq arbustes ont été plantés initialement, dont il reste un seul individu. Pour les trois espèces, le vent assure la dissémination des graines ailées.

[1]Les plantules des genres *Cupressus*, *Cotoneaster* et *Eucalyptus* n'ont pas permis de déterminer les espèces.

La pérennité des plants issus de semis naturel a toutefois été perturbée par le débroussaillage de l'arboretum jusqu'en 1987.

DISTANCES DE PROPAGATION

Les distances de propagation ont été mesurées et représentées pour chaque espèce par rapport à l'emplacement de plantation initiale (Fig. 1). *Ampelodesmos mauritanicus* et *Cistus ladanifer* se sont largement disséminés à la faveur des espaces laissés libres par les débroussaillages successifs. Les espèces du genre *Cotoneaster* se disséminent de manière aléatoire dans tout l'arboretum. Les deux espèces du genre *Acacia* demeurent concentrées autour de la zone de plantation, la distance moyenne de propagation atteignant 16 m pour *Acacia melanoxylon*. *Hakea sericea* et *H. dactyloides* se propagent relativement peu ; le processus devrait s'intensifier avec la mort de quatre pieds de *H. sericea* et des branches de *H. dactyloides*. Les semis naturels de l'espèce *H. dactyloides* s'effectuent préférentiellement dans la zone pare-feu où le milieu est totalement ouvert ; c'est aussi le cas des semis naturels d'*H. sericea* et d'*H. salicifolia* se situant à l'ouest de l'arboretum qui tendent à sortir à la faveur du coupe-feu, dans le sens de la pente. Si *Hakea salicifolia* présente une distance moyenne de propagation de 48 m, plusieurs sujets dépassent les 100 m, avec un maximum de 229 m ; les distances moyennes de propagation (moyenne des mesures effectuées pour chaque plant) sont données dans le tableau II pour les principales espèces.

TABLEAU II

Estimation de la banque de graines aérienne initiale et distances moyennes de propagation chez trois espèces du genre Hakea

	Hakea dactyloides	*Hakea salicifolia*	*Hakea sericea*
Nombre de graines récoltées sur un individu	50 000	2 000	52 000
Nombre d'individus initiaux	5	48	50
Banque de graines aérienne initiale estimée	250 000	96 000	2 600 000
Distance moyenne de propagation (en m)	26	48	31

CARACTÉRISATION DE LA BANQUE AÉRIENNE DE GRAINES DES ESPÈCES DU GENRE *HAKEA*

L'inventaire des propagules et la mesure des distances de dissémination ont mis en évidence le caractère potentiellement envahissant des espèces du genre *Hakea*. La population initiale de *H. dactyloides* étant peu importante, les propagules sont encore peu nombreuses. Le nombre d'individus plantés initialement pour *Hakea salicifolia et Hakea sericea* sont presque identiques (48 et 50 individus respectivement, Tab. I). En revanche, la banque de graines aérienne comptée chez *H. sericea* est 26 fois supérieure à celle trouvée chez *H. salicifolia.* Le nombre de graines produites par les plants initiaux est estimé à 250 000 chez *H. dactyloides*, 96 000 chez *H. salicifolia* et 2 600 000 chez *H. sericea* (Tab. II). La proportion de réussite des graines, suite au gel de 1985, s'est donc avérée relativement faible. Néanmoins, la banque de graines aérienne est désormais considérable et les sujets adultes de deuxième génération commencent à mourir.

ELÉMENTS HISTORIQUES DE L'INTRODUCTION DES ESPÈCES DU GENRE *HAKEA* EN FRANCE

Des échantillons du genre *Hakea* ont été rapportés en France pour la première fois par Guichenot lors de l'expédition du capitaine Baudin à la Nouvelle Hollande sur les bateaux « Le Géographe » et « Le Naturaliste » (1800-1804), sans précision des espèces (Société nationale de protection de la nature (France), 1861). La première introduction de *Hakea saligna* (syn. *H. salicifolia*) a été effectuée à la Villa Thuret en 1858, en provenance du Jardin des Plantes de Paris (*Enumeratio Plantarum in horto Thuretiano cultarum*, 1872. Archives INRA Villa Thuret,

Antibes). La présence d'*Hakea salicifolia* est signalée dans la Flore des serres et des jardins de l'Europe (1861). G. Thuret écrit plus tard à J. Decaisne: « des plants de *H. saligna* sont élevés par milliers par les jardiniers de Cannes » (Correspondance, 1867, Bibliothèque de l'Institut de France, Paris). La présence de cette espèce est attestée dans la région de Cannes depuis la moitié du XIXème siècle, ce qui n'est pas le cas des deux autres. Enfin, *Hakea sericea* a été signalée par A. Martel en 1917 à Saint-Raphaël « sur une des pointes du Cap Roux (pointe de Maubois) rocher du Trayas » où il s'est maintenu depuis (base de données SILENE-flore des Conservatoires botaniques nationaux méditerranéen et alpin, flore.silene.eu), puis par divers naturalistes en forêt de Théoule au début des années 2000 (http://www.tela-botanica.org/bdtfx-nn-30807-synthese; flore.silene.eu).

ÉVALUATION ET GESTION DU RISQUE

La méthode de cotation de Weber & Gut (2004) est habituellement utilisée pour l'évaluation du risque d'invasion, y compris par les Conservatoires botaniques Nationaux (Terrin *et al.*, 2014) ; proche de celle développée en Australie par Phelloung en 1999 (cité dans Fried, 2009), elle a été appliquée pour *Hakea sericea* et *Hakea salicifolia* qui ont toutes deux obtenu le score de 36. Ce score correspond aux espèces à risque élevé, soit à des espèces qui ont des chances de devenir une menace sur l'environnement si elles se naturalisent. *Hakea dactyloides* a obtenu un score de 24, correspondant aux espèces à risque intermédiaire, nécessitant d'aller plus loin dans les observations.

DISCUSSION ET PERSPECTIVES

Parmi les nombreux facteurs influençant le succès d'introduction et de propagation des espèces introduites, la biologie et l'écologie de l'espèce, la présence ou l'absence de prédateurs dans la zone d'introduction et la correspondance climatique entre la zone d'origine et la zone d'introduction sont des éléments majeurs (ex. Lambdon *et al.*, 2008 ; Von Holle & Simberloff, 2005 ; Williamson *et al.*, 2009). Ce dernier facteur intervient particulièrement dans le succès d'installation des espèces exotiques nouvellement introduites (acclimatation et reproduction autonome) et influence le temps de latence de chacune des espèces, ou temps durant lequel une espèce introduite reste dans le milieu naturel sans devenir envahissante. Il permet d'expliquer en partie la forte proportion (près de 40 %) en région PACA d'espèces végétales envahissantes originaires de territoires à climat méditerranéen (Terrin *et al.*, 2014), ce qui est également le cas des espèces identifiées à ce jour comme exotiques envahissantes sur le site du Caneiret, toutes originaires du sud de l'Australie. Néanmoins le nombre d'espèces exotiques à caractère envahissant et potentiellement envahissant au sein de l'arboretum du Caneiret est supérieur au nombre que nous aurait donné la règle des 3 x 10 (Williamson *et al.*, 1996) car il atteint 3 % dans cette étude (12 espèces). La majorité des taxons introduits dans l'arboretum avait toutefois réussi une première étape d'acclimatation en jardin botanique et les critères de choix initiaux avaient favorisé ceux ayant de bonnes capacités à s'implanter dans des milieux ouverts et difficiles.

À ce facteur s'ajoute l'implication importante des propagules dans la dynamique d'invasion des trois taxons d'*Hakea* sur le site du Caneiret, dans et à proximité de l'arboretum, montrant que ces espèces ont su s'adapter à leur nouvel habitat. En effet, leur physiologie requiert un sol bien drainant, non calcaire, de préférence à pH acide et s'accommode de la sécheresse et de la canicule estivale, comme d'un sol pauvre en phosphore, grâce à ses racines protéoïdes (Watt & Evans, 1999 ; Sousa *et al.*, 2007). La production de nouvelles propagules et leur libération de plus en plus fréquente à la faveur d'une branche cassée ou de la mort d'un plant adulte, facilite de manière expansive la colonisation du milieu indigène. Les 3 taxons pourraient poursuivre leur dissémination à partir du site d'étude et envahir progressivement le massif de l'Estérel, riche en

espèces indigènes et patrimoniales, notamment à la faveur d'accidents climatiques ou d'incendies. Différents moyens de contrôle biologique, mécanique ou chimique ont déjà été expérimentés en Afrique du Sud ou au Portugal (Le Maitre *et al.*, 2008 ; Gordon *et al.*, 2011 ; Pepo *et al.*, 2009). Ces moyens sont toutefois complexes à mettre en œuvre et coûteux. En conséquence, le choix d'une intervention précoce a été adopté ainsi qu'un ensemble de mesures préventives, avant même d'avoir des résultats quantitatifs statistiques, conformément à la première stratégie européenne relative aux espèces exotiques envahissantes proposée et adoptée en 2004 par la Convention de Berne (Genovesi & Shine, 2004). Parmi les principales recommandations de cette stratégie, on retrouve en effet la détection précoce des nouvelles populations et la réaction rapide avant que l'espèce ne s'installe et provoque des nuisances pour l'environnement ou la biodiversité. Ainsi les priorités sont mises sur la prévention de nouvelles invasions, la mise en œuvre d'actions rapides d'éradication, de confinement et de contrôle des espèces exotiques envahissantes.

L'arboretum du Caneiret a été mis sous contrôle, avec éradication systématique des espèces exotiques se trouvant hors de son périmètre, renforcement des pare-feu périphériques et surveillance accrue par le personnel technique qui a été sensibilisé et formé. La prévention a été étendue à plusieurs autres dispositifs expérimentaux présentant des analogies. Les données historiques laissant craindre la présence d'espèces du genre *Hakea* dans le milieu naturel, nous avons procédé à (i) la recherche et la localisation d'autres stations en conditions naturelles, (ii) la sensibilisation et l'alerte des gestionnaires des espaces naturels concernés, et (iii) la production de fiches techniques. Ces mesures sont en adéquation avec la stratégie régionale relative aux espèces végétales exotiques envahissantes en PACA (Terrin *et al.*, 2014) qui préconise la mise en place d'actions de gestion en fonction des milieux, des territoires et des catégories d'espèces. Les *Hakea* du site du Caneiret, en particulier *H. salicifolia* et *H. sericea*, dont le risque d'invasion est élevé, ont été identifiés comme espèces végétales exotiques envahissantes de la catégorie « émergente » pour la région PACA et des actions de contrôle de ces espèces sont prioritaires, quel que soit le milieu considéré. Celles-ci ont en effet des conséquences néfastes sur l'économie et la sécurité en Afrique du Sud et au Portugal en raison de la formation de fourrés denses et impénétrables qui augmentent les risques et les dangers liés aux incendies (EPPO, 2012). À l'heure actuelle, une des seules propositions de mode de gestion ou d'éradication des *Hakea*, initiée dans les Parcs naturels départementaux gérés par le Conseil départemental des Alpes-Maritimes, est l'arrachage manuel des plantules et la coupe des individus adultes afin de ne pas détériorer la flore indigène alentour. La pression de propagules de ces trois espèces est telle qu'aucune branche portant des fruits ne doit rester sur place et qu'une protection du sol avec des bâches ou du géotextile est nécessaire lors de la coupe d'individus contenant des branches cassées ou dépérissantes, afin de ne pas libérer les graines au sol lors de la coupe. Aucun lieu de stockage des résidus de coupe de l'espèce, lorsque ceux-ci portent des fruits, ne doit être créé. Ainsi la question cruciale des résidus de coupes, réglée en priorité avant toute intervention, ne laisse que peu de choix au vu des caractéristiques de ces espèces. Le transfert en incinérateur des résidus fructifères, préalablement broyés, semble être le seul adapté.

Étant donné l'étendue actuelle de ces trois taxons, l'éradication des taches éparses de petite taille, présentant des individus fructifères et de fortes potentialités d'établissement des propagules, est prioritaire. C'est en particulier le cas pour *H. sericea*, qui se distingue par ses feuilles sessiles cylindriques et très épineuses de 3 à 8 cm de long. Comme les autres espèces du genre *Hakea*, sa production de biomasse ligneuse est conséquente (Tab. III) ; il est particulièrement inflammable tout en ayant une bonne résistance lors d'incendies de faible intensité (l'individu peut se régénérer) et il est qualifié de "*born to burn*". Ainsi une action est à engager en priorité au vu des dangers pour la sécurité incendie que peut poser la présence de la plante sur ce secteur naturel très fréquenté par les touristes. Des populations importantes, antérieures à 50 ans, ont été repérées en forêt de Théoule, en dehors des zones protégées, sur propriétés privées.

TABLEAU III

Biomasse comparée des organes végétatifs et reproducteurs chez trois espèces du genre Hakea
(en kg et en pourcentage de plante entière)

	Troncs	Branches (diam. > 1 cm)	Branches (diam. < 1 cm)	Feuilles	Fruits	Poids de 150 graines
H. dactyloides	128 (33%)	43 (11%)	62 (16%)	101 (26%)	56 (14%)	0,003
H. salicifolia	220 (55%)	73 (18%)	66 (16%)	37 (9%)	3 (1%)	0,002
H. sericea	208 (35%)	46 (8%)	43 (7%)	88 (15%)	215 (36%)	0,005

CONCLUSION

La flore de la région PACA comprend 4082 espèces dont près de 687, soit environ 17 % (Noble *et al.* 2014), ont été introduites par l'homme, de manière volontaire ou accidentelle à partir de zones géographiques plus ou moins éloignées, et se retrouvent en milieu naturel. Parmi toutes les espèces exotiques, beaucoup sont mal adaptées à leur nouvel environnement et n'apparaissent que de manière fugace, souvent à la faveur d'introductions successives, sans persister dans l'environnement. D'autres espèces, suffisamment adaptées à leur nouvel environnement pour se reproduire durablement sans l'assistance de l'homme, vont persister dans leur aire d'introduction. Certaines, suffisamment prolifiques et capables de se disperser rapidement à longue distance, vont même étendre leur aire de répartition pour devenir envahissantes. C'est le cas de 127 d'entre elles en région PACA (Terrin *et al.*, 2014) dont les impacts peuvent être négatifs sur la biodiversité et l'environnement (ex. Vilà *et al.*, 2011), sur la santé et la sécurité humaine (ex. source EPPO) ou sur l'économie (Pimentel *et al.*, 2001). Dans ce contexte, la mise en place de suivi dans les arboretums tels que celui du Caneiret est primordiale afin de détecter précocement les espèces arborées qui se naturalisent et peuvent devenir envahissantes et de tester des méthodes de lutte adaptées à chacune d'elles. La détection précoce des espèces exotiques envahissantes émergentes permet de mettre en œuvre une éradication mécanique d'autant moins coûteuse que la population est encore réduite. La méthode utilisée dans cette étude est progressivement étendue aux autres arboretums de l'Estérel (Plan Estérel et Mourlanchin) ; elle permettra de comparer le comportement des espèces sur les différents sites. Enfin, ces actions menées sur les arboretums pourraient répondre à l'attente des gestionnaires de milieux naturels et des politiques publiques, et contribuer à la mise en œuvre de la Stratégie Nationale pour la Biodiversité (2011-2020) et de la Stratégie Globale pour la Biodiversité en région PACA.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient : l'Office National des Forêts (ONF) qui assure aujourd'hui la gestion et l'entretien de l'arboretum forestier du Caneiret, pour son soutien technique et pour la mise en œuvre rapide de mesures de gestion adaptées, en particulier Thierry Lamant (service R & D), Luc Blaison (unité territoriale des Maures) et Patrice Brahic qui a réalisé les tests de germination ; le Conseil départemental des Alpes-Maritimes pour la mise en œuvre rapide de mesures de gestion adaptées au sein des parcs naturels départementaux ; Isabelle Mandon, qui travaillait au CBNMed lors de cette étude, pour ses précieux conseils et pour son aide, en particulier pour l'analyse de risque ; Eléonore Terrin dans le cadre de la Stratégie régionale PACA ; Marc Bottin, naturaliste, membre de l'Association des Amis de la Villa Thuret, pour son accompagnement lors de la prospection des populations sauvages de *Hakea salicifolia* et *Hakea sericea* sur la commune de Théoule (Var).

RÉFÉRENCES

ALLEMAND, P. (1989).— *Espèces exotiques utilisables pour la reconstitution du couvert végétal en région méditerranéenne – Bilan des arboretums forestiers d'élimination.* INRA, Versailles.

BLACKBURN, T.M., PYSEK, P., BACHER, S., CARLTON, J.T., DUNCAN, R.P., JAROSIK, V., WILSON, J.R.U. & RICHARDSON, D.M. (2011).— A proposed unified framework for biological invasions. *TREE,* 26: 333-339.

COLAUTTI, R.L. & MACLSAAC, H.J. (2004).— A neutral terminology to define 'invasive' species. *Divers. & Distrib.*, 10: 135-141.

DELIVERING ALIEN INVASIVE SPECIES (2008).— *Daisie. Handbook of Alien Species in Europe*. Invading Nature - Springer - Series in Invasion Ecology.

DUCATILLION, C., BLANC, Y. & SLAGMULDER, C. (2010).— *L'art d'acclimater les plantes exotiques. Le jardin de la Villa Thuret*. Quae.

EPPO.— https://www.eppo.int

ESLER, K.J., VAN WILGEN, B.W., TE ROLLER, K.S., WOOD, A.R. & VAN DER MERWE, J.H. (2010).— A landscape-scale assessment of the long-term integrated control of an invasive shrub in South Africa. *Biol. Invasions*, 12: 211-218.

FRIED, G., MANDON-DALGER, I. & EHRET, P. (2009).— *L'analyse de risque comme outil dans une stratégie de lutte contre les plantes invasives (émergentes) en France.* XIIIème colloque international sur la biologie des mauvaises herbes.

GENOVESI, P. & SHINE, C. (2004).— *European strategy on invasive alien species. Convention on the conservation of European wildlife and habitats (Bern Convention)*. Nature and environment, No. 137. Strasbourg: Council of Europe.

GORDON, A. J., & FOURIE, A. (2011).— Biological control of *Hakea sericea* Schrad.& J.C. Wendl. and *Hakea gibbosa* (Sm.) Cav.(Proteaceae) in South Africa. *Afr. Entomol.*, 19: 303-314.

GRICE, A. & AINSWORTH, N. (2003).— Sleeper weeds – a useful concept? *Plant Prot. Quart.*, 18: 35-39.

GROVES, R. (2006).— Are some weeds sleeping? Some concepts and reasons. *Euphytica,* 148: 111-120.

HIERRO, J., MARON, J. & CALLAWAY, R. (2005).— A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *J. Ecol.*, 93: 5-15.

KULL, C.A., SHACKLETON, C.M., CUNNINGHAM, P.J., DUCATILLION, C., DUFOUR-DROR, J.-M., ESLER, K.J., FRIDAY, J.B., GOUVEIA, A.C., GRIFFIN, A.R., MARCHANTE, E., MIDGLEY, S.J., PAUCHARD, A., RANGAN, H., RICHARDSON, D.M., RINAUDO, T., TASSIN, J., URGENSON, L.S., MALTITZ, G.P. VON, ZENNI, R.D. & ZYLSTRA, M.J. (2011).— Adoption, use and perception of Australian acacias around the world. *Divers. & Distrib.*, 17: 822-836.

LAMBDON, P.W., LLORET, F. & HULME, P.E. (2008).— How do introduction characteristics influence the invasion success of Mediterranean alien plants? *Perspect. Plant Ecol., Evol. & Syst.*, 10: 143-159.

LE MAITRE, D.C., KRUG, R.M., HOFFMANN, J.H., GORDON, A.J. & MGIDI, T.N. (2002).— *Hakea sericea* : Development of a model of impacts of biological control on population dynamics and rates of spread of an invasive species. *Ecol. Modell.*, 2012: 342-358.

LOCKWOOD, J., CASSEY, P. & BLACKBURN, T. (2005).— The role of propagule pressure in explaining species invasions. *TREE,* 20 (5): 6p.

LORENZO P., GONZALES L. & REIGOSA M. (2010).— The genus *Acacia* as invader: the characteristic case of *Acacia dealbata* Link in Europe. *Ann. For. Sci.*, 67 (1): 11 p.

MARCHANTE, E., MARCHANTE, H., CARVALHO, V., TAVARES, J. (2005).— *Plantas invasoras em Portugal*. Projecto INVADER (POCTI/BSE/42335/2001), Instituto do Mar, Departamento Botânica, Universidade de Coimbra, DCEA, Escola Superior Agrária de Coimbra.

MEERTS, P., DASSONVILLE, N., VANDERHOEVEN, S., CHAPUIS-LARDY, L., KOUTIKA, L.S. & JACQUEMART, A. (2004).— Les plantes exotiques envahissantes et leurs impacts. Pp 238 *in*: De Boek (ed.) *Biodiversité: État, enjeux et perspectives*. Université, Bruxelles.

MOODLEY, D., GEERTS, S., REBEL, T., RICHARDSON, D.M. & WILSON, J.R.U. (2014).— Site-specific conditions influence plant naturalization: the case of alien Proteaceae in South Africa. *Acta Oecol.*, 59: 62-71.

NOBLE, V., VAN ES, J., MICHAUD, H., GARRAUD, L. & COORD. (2013).— *Catalogue de la flore vasculaire de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur.* Version 1. Conservatoires botaniques nationaux alpin et méditerranéen.

PARLEMENT EUROPÉEN (2014, 16-04-2014).— *Un plan européen contre les espèces exotiques envahissantes.* Communiqué de presse. Repéré à l'URL: http://www.europarl.europa.eu/pdfs/news/expert/infopress/20140411IPR43471/20140411IPR43471_fr.pdf.

PEPO, C., FORTE, P., TEIXEIRA, G. & MONTEIRO, A. (2009).— *Management of the invasive species* Hakea salicifolia *and* Hakea sericea. XII Congresso da Sociedad Española de Malherbologia (SEMh), XIX Congresso da Asociacion Latinoamericana de Malezas (ALAM), II Congresso Iberico de Ciencias de las Malezas (IBCM), Herbologia e Biodiversidade numa Agricultura Sustentável, Lisboa, Portugal, 10 a 13 de Novembro de 2009. Volume 1 and Volume 2.

PHELOUNG, P., WILLIAMS, P. & HALLOY, S. (1999).— A weed risk assessment model for use as a biosecurity tool evaluating plant introductions. *J. Envir. Manage.*, 57: 239-251.

PIMENTEL, D., MCNAIR, S., JANECKA, J., WIGHTMAN, J., SIMMONDS, C., O'CONNELL, C., WONG, E., RUSSEL, L., ZERN, J., AQUINO, T. & TSOMONDO, T. (2001).— Economic and environmental threats of alien plant, animal and microbe invasions. *Agric., Ecosyst. & Envir.*, 84: 120.

PYŠEK, P., RICHARDSON, D.M., REJMÁNEK, M., WEBSTER, G.L., WILLIAMSON, M. & KIRSCHNER, J. (2004).— Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, 131-143.

REJMANEK, M. & RICHARDSON, D.M. (1996).— What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77: 1655-1661.

RICHARDSON, D.M., PYŠEK, P. & CARLTON, J.T. (2011).— A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. Pp 409-420 *In*: D.M. Richardson (ed.). *Fifty years of invasion ecology. The legacy of Charles Elton*. Wiley-Blackwell, Oxford.

RICHARDSON, D.M., PYŠEK, P., REJMÁNEK, M., BARBOUR, M.G., PANETTA, F.D. & WEST, C.J. (2000).— Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Divers. & Distrib*., 6: 93-107.

RICHARDSON, D.M. & REJMÁNEK, M. (2011).— Trees and shrubs as invasive alien species – a global review. *Divers. & Distrib.*, 17: 788-809.

SHARMA, G., RAGHUBANSHI, A. & SINGH, J. (2005).— *Lantana* invasion An overview. *Weed Biol. & Manage.*, 5: 157-165.

SOUSA, M.F., FACANHA, A.R., TAVARES, R.M., LINO-NETO, T. & GEROS, H. (2007).— Phosphate transport by proteoid roots of *Hakea sericea*. *Plant Sci.*, 173: 550-558.

TERRIN, E., DIADEMA, K. & FORT, N. (2014).— *Stratégie régionale relative aux espèces végétales exotiques envahissantes en Provence-Alpes-Côte d'Azur et son plan d'actions*. Conservatoires botaniques nationaux alpin et méditerranéen.

VAN HOUTTE, L. (1861).— *Flore des serres et des jardins de l'Europe*. Journal général d'horticulture. Grande édition. Tome IV (2ème série), quatorzième de l'ouvrage. Gand.

VILÀ, M., ESPINAR, J.L., HEJDA, M., HULME, P.E., JAROSIK, V., MARON, J.L., PERGL, J., SCHAFFNER, U., SUN, Y. & PYŠEK, P. (2011).— Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol. Letters*, 14: 702-708.

VON HOLLE, B. & SIMBERLOFF, D. (2005).— Ecological resistance to biological invasion overwhelmed by propagule pressure. *Ecology*, 86: 3212-3218.

WATT, M. & EVANS, J.R. (1999).— Proteoid roots. Physiology and development. *Plant Physiol.*, 121: 317-323.

WEBER, E. & GUT, D. (2004).— Assessing the risk of potentially invasive plant species in central Europe. *J. Nat. Conserv.*, 12: 171-179.

WILLIAMSON, M., DEHNEN-SCHMUTZ, K., KÜHN, I., HILL, M., KLOTZ, S., MILBAU, A., STOUT, J. & PYŠEK, P. (2009).— The distribution of range sizes of native and alien plants in four European countries and the effects of residence time. *Divers. & Distrib.*, 15: 158-166.

WILLIAMSON, M.H. & FITTER, A. (1996).— The characters of successful invaders. *Biol. Conserv.*, 78: 163-170.