

Analyse de la terminologie relative aux plantes vasculaires exogènes : application à l'inventaire des archéophytes et néophytes de France hexagonale

Guillaume FRIED, Laurence AFFRE, Arnaud ALBERT,
Philippe ANTONETTI, François BRETAGNOLLE, Aurélien CAILLON,
Laurent CHABROL, Cyril COTTAZ, Jérôme DAO, Benoît DELANGUE,
Fabien DORTEL, Guillaume DECOCQ, Fanny DOMMANGET,
Julien GESLIN, Christophe GIROD, Johan GOURVIL, Francis KESSLER,
James MOLINA, Yohan PETIT, Fabrice PERRIAT, Jean-Marc TISON,
Benoît TOUSSAINT, Jérémie VAN ES, Marc VUILLEMENOT,
Véronique ZECH-MATTERNE & Cécile BRUN

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Gilles Bloch,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Luc Abbadie (UPMC, Paris)
Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colémbert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Patrick De Wever (MNHN, Paris)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)
Frédéric Gosselin (INRAE, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)
Isabelle Le Viol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Hauts-de-France, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (PatriNat, Paris)
Laurent Tillon (ONF, Paris)
Julien Touroult (PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

Solanum elaeagnifolium Cav. (Solanaceae), la Morelle à feuilles de chalef, espèce originaire d'Amérique du Nord et naturalisée en France hexagonale, notamment dans l'Hérault, ici à Vic-la-Gardiole. Crédit photo: Guillaume Fried – Anses.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish*:
Adansonia, Zoosystema, Anthrozoologica, European Journal of Taxonomy, Geodiversitas, Cryptogamie sous-sections *Algologie, Bryologie, Mycologie, Comptes Rendus Palevol*.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

© Cet article est sous licence Creative Commons Attribution 4.0 International License. (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)
ISSN (électronique / electronic) : 2553-8756

Analyse de la terminologie relative aux plantes vasculaires exogènes: application à l'inventaire des archéophytes et néophytes de France hexagonale

Guillaume FRIED

ANSES, Laboratoire de la Santé des Végétaux, Unité entomologie et botanique,
755 Avenue du Campus Agropolis, F-34988 Montferrier-sur-Lez cedex (France)
guillaume.fried@anses.fr

Laurence AFFRE

Institut méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE),
Aix Marseille Université, Avignon Université, CNRS, IRD,
Avenue Escadrille Normandie Niemen, F-13397 Marseille cedex 20 (France)
laurence.affre@imbe.fr

Arnaud ALBERT

Office français de la Biodiversité, Direction Recherche et Appui scientifique,
Service Conservation et Gestion des Espèces à Enjeux,
Site de Nantes, 8 boulevard Albert Einstein, F-44300 Nantes (France)
arnaud.albert@ofb.gouv.fr

Philippe ANTONETTI

Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité (ISYEB),
Muséum national d'Histoire naturelle, 45 rue Buffon, CP 56, F-75005 Paris (France)
philippe.antonetti@mnhn.fr

François BRETAGNOLLE

Biogéosciences, Université de Bourgogne,
6 boulevard Gabriel, F-21000 Dijon (France)
francois.bretagnolle@u-bourgogne.fr

Aurélien CAILLON

Conservatoire botanique national Sud-Atlantique,
Domaine de Certes, 47 avenue de Certes, F-33980 Audenge (France)
a.caillon@cbnsa.fr

Laurent CHABROL

CPIE de la Corrèze, Rue de l'Église, F-19160 Neuvic (France)
l.chabrol@cpiecorreze.com

Cyril COTTAZ

Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles,
34 avenue Gambetta, F-83400 Hyères (France)
cyril.cottaz@espaces-naturels.fr

Jérôme DAO

Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées,
Pôle Conservation & Restauration écologique, Vallon de Salut,
BP 70315, F-65203 Bagnères-de-Bigorre cedex (France)
jerome.dao@cbnmpm.fr

Benoît DELANGUE

Conservatoire botanique national de Bailleul,
Hameau de Haendries, F-59270 Bailleul (France)
b.delangue@cbnbl.org

Fabien DORTEL

Conservatoire botanique national de Brest, Antenne Pays de la Loire
28 bis rue Baboneau, F-44100 Nantes (France)
f.dortel@cbnbrest.com

Guillaume DECOCQ

Écologie et Dynamique des Systèmes anthropisés (EDYSAN),
CNRS, Université de Picardie Jules Verne,
1 rue des Louvels, F-80037 AMIENS Cedex 1 (France)
guillaume.decocq@u-picardie.fr

Fanny DOMMANGET

Université Grenoble Alpes, INRAE, UR LESSEM,
2 rue de la Papeterie, BP 76, F-38402 St-Martin-d'Hères (France)
fanny.dommanget@inrae.fr

Julien GESLIN

Conservatoire botanique national de Brest,
52 allée du Bot, F-29200 Brest (France)
j.geslin@cbnbrest.com

Christophe GIROD

Egis, Immeuble Le Carat, 170 Avenue Thiers, F-69006 Lyon (France)
christophegirod.dermaptera@gmail.com

Johan GOURVIL

Office français de la Biodiversité, Direction Recherche et Appui scientifique,
Service Conservation et Gestion des Espèces à Enjeux,
Site de Vincennes, « Le Nadar » Hall C,
5 square Félix Nadar, F-94300 Vincennes (France)
johan.gourvil@ofb.gouv.fr

Francis KESSLER

Conservatoire botanique national du Massif central,
Le Bourg, F-43230 Chavaniac-Lafayette (France)
fran6kess@gmail.com

James MOLINA

Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles,
Antenne Languedoc-Roussillon, Parc scientifique Agropolis
Bât. 7, 2214 Boulevard de la Lironde, F-34980 Montferrier-sur-Lez (France)
j.molina@cbnmed.fr

Yohan PETIT

Conservatoire botanique national de Corse,
Office de l'Environnement de la Corse, 14 Avenue Jean Nicoli, F-20250 Corte (France)
yohan.petit@oec.fr

Fabrice PERRIAT

Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées,
Pôle Connaissance, CRE, 1 rue de la Chapelle F-82160 Caylus (France)
fabrice.perriat@cbnmp.fr

Jean-Marc TISON

Chemin du Valentier, F-38540 Heyrieux (France)
jmltison@gmail.com

Benoît TOUSSAINT

Conservatoire botanique national de Bailleul,
Hameau de Haendries, F-59270 Bailleul (France)
b.toussaint@cbnbl.org

Jérémie VAN ES

Conservatoire botanique national alpin, Domaine de Charance, F-05000 Gap (France)
j.van-es@cbn-alpin.fr

Marc VUILLEMENOT

Conservatoire botanique national de Franche-Comté, Observatoire régional des invertébrés,
9 rue Jacquard, BP 61738, F-25043 Besançon Cedex (France)
marc.vuillemenot@cbnfc.org

Véronique ZECH-MATTERNE

Archéozoologie-Archéobotanique, sociétés, pratiques, environnements,
Muséum national d'Histoire naturelle, 55 rue Buffon, CP 56, F-75005 Paris (France)
veronique.zech@mnhn.fr

Cécile BRUN

GEODE, Université Toulouse 2 Jean Jaurès,
5 Allées A. Machado, F-31058 Toulouse (France)
et Nantes Université, Département de Biologie,
2 rue de la Houssinière, F-44322 Nantes (France)
cecile.brun@univ-nantes.fr

Soumis le 23 janvier 2023 | Accepté le 27 septembre 2023 | Publié le 6 mars 2024

Fried G., Affre L., Albert A., Antonetti P., Bretagnolle F., Caillon A., Chabrol L., Cottaz C., Dao J., Delangue B., Dortel F., Decocq G., Dommanget F., Geslin J., Girod C., Gourvil J., Kessler F., Molina J., Petit Y., Perriat F., Tison J.-M., Toussaint B., Van Es J., Vuillemenot M., Zech-Matterne V. & Brun C. 2024. — Analyse de la terminologie relative aux plantes vasculaires exogènes : application à l'inventaire des archéophytes et néophytes de France hexagonale. *Naturae* 2024 (4): 69-97. <https://doi.org/10.5852/naturae2024a4>

RÉSUMÉ

L'étude des plantes vasculaires introduites par les humains hors de leur aire de répartition naturelle a généré une terminologie très prolifique qui est souvent devenue absconse et inutilement complexe. Durant les dernières décennies, l'écologie des invasions a cherché, au contraire, à replacer les processus d'introduction, de naturalisation et d'invasion des taxons au sein d'un cadre théorique unifié. Dès lors, la terminologie qui décrit le statut d'un taxon le long de la séquence introduction-naturalisation-invasion peut être clarifiée et simplifiée. Dans le cadre du projet d'inventaire des plantes vasculaires exogènes de France hexagonale, nous proposons de moderniser et d'harmoniser la terminologie française avec celle de la littérature internationale en se fondant, autant que possible, sur des processus écologiques. Ce travail a conduit à approfondir des notions telles que néotaxon, ainsi qu'à préciser le sens de « plante invasive » et de « plante exotique envahissante » en fonction des abondances locale (au niveau d'une population) et régionale (au niveau d'un territoire) et de la prise en compte ou non de leurs impacts. Une terminologie clarifiée devrait aussi permettre aux gestionnaires de mieux cibler et optimiser leurs stratégies de gestion.

MOTS CLÉS

Invasive,
naturalisée,
néo-indigène,
néotaxon.

ABSTRACT

Analysis of the terminology relating to exogenous vascular plants: application to the inventory of archaeophytes and neophytes of metropolitan France.

The study of vascular plants introduced by humans outside their natural range has generated a prolific terminology that has often become abstruse and unnecessarily complex. In recent decades, invasion ecology has sought, instead, to place the processes of introduction, naturalization and invasion of taxa within a unified theoretical framework. As a result, the terminology that describes the status of a taxon along the introduction-naturalisation-invasion sequence can be clarified and simplified. As part of the project to inventory exogenous vascular plants in mainland France, we propose to modernise and harmonise the French terminology with that of the international literature by basing it, as far as possible, on ecological processes. This work has led to the development of concepts such as neotaxon, as well as to clarify the meaning of “invasive plant” and “invasive alien plant” according to local (population level) and regional (territory level) abundances and whether or not their impacts are taken into account. Clarified terminology should also allow managers to better target and optimise their management strategies.

KEY WORDS

Invasive,
naturalized,
neo-indigenous,
neotaxon.

INTRODUCTION

Les plantes vasculaires importées volontairement par les humains sur un nouveau territoire manifestent des comportements très variables. Certaines nécessitent obligatoirement l'aide des humains pour se maintenir grâce à un arrosage approprié ou aux conditions optimales de température et d'humidité offertes par une serre, par un jardin ou par un aquarium, ou encore par la lutte contre des espèces plus compétitives ou contre des ravageurs. D'autres parviennent à s'échapper et s'établissent parfois durablement et sans intervention humaine en dehors des lieux où elles sont cultivées. Il en va de même pour les plantes introduites involontairement avec des marchandises importées : certaines diaspores introduites ne produiront jamais d'individus matures quand d'autres seront à même d'installer plus ou moins durablement des populations. Que leur introduction soit volontaire ou non, le devenir des plantes introduites dans l'environnement d'un nouveau territoire peut se concrétiser par leur disparition, leur extension rapide et pérenne, ou toute autre situation intermédiaire. En outre, certaines populations de ces plantes seront aptes à coloniser des habitats naturels ou semi-naturels, c'est-à-dire des milieux qui ne sont pas fortement influencés par les humains, tandis que d'autres se cantonneront toujours à des milieux fortement anthropisés ou régulièrement perturbés naturellement ou artificiellement.

Depuis plus d'un siècle et à une échelle internationale, les botanistes et les écologues spécialistes des invasions biologiques ont développé une terminologie détaillée pour décrire ces différents stades, depuis les plantes strictement cultivées jusqu'aux plantes évaluées comme invasives (Watson 1847; Godron 1854; de Candolle 1855; Rikli 1903; Thellung 1905, 1912; Holub & Jirásek 1967; Schroeder 1968; Richardson *et al.* 2000; Pyšek *et al.* 2004). Même si d'un point de vue biologique la séquence introduction-naturalisation-invasion doit être envisagée comme un *continuum* (Blackburn *et al.* 2011), les botanistes ont pris l'habitude, par commodité, de classer les plantes introduites au sein de catégories discrètes appelées statuts (Toussaint *et al.* 2007) : e.g., espèces cultivées* *versus* spontanées*, espèces occasionnelles* *versus* naturalisées*, etc. (les termes suivis d'un astérisque lors de leur première mention dans le texte sont définis dans les Tableaux 1 à 6). Devant la profusion de termes utilisés et les modifications de leur sens au cours du temps ou selon les auteurs, il est parfois devenu difficile de s'y retrouver. Certains termes sont synonymes, d'autres se recoupent partiellement. Alors que dans la littérature scientifique internationale un effort de synthèse et de clarification de la terminologie a été réalisé et se poursuit depuis les années 2000 (Davis & Thompson 2000; Richardson *et al.* 2000; Daehler 2001; Pyšek *et al.* 2004; Falk-Petersen *et al.* 2006; Valéry *et al.* 2008; Essl *et al.* 2018, 2019), il existe encore une grande confusion à ce sujet en France entre les différents acteurs (gestionnaires, scientifiques, collectivités, public, etc.). Des clarifications ont été proposées (Toussaint *et al.* 2007; Magnanon *et al.* 2008), certaines incluant également le règne animal (Thévenot 2013), mais des termes franco-français persistent dans les usages et un travail d'harmonisation avec les standards désormais acceptés dans la littérature internationale est nécessaire (Richardson *et al.* 2000; Pyšek *et al.* 2004; Essl *et al.* 2018).

Depuis 2016, un groupement de recherche (GdR intitulé «Archéophytes et Néophytes de France») s'est constitué afin de réaliser un inventaire des taxons végétaux exogènes* de France hexagonale (Corse comprise; Brun & Fried comm. pers.) comme il en existe déjà dans la plupart des pays européens, suite notamment à la dynamique initiée par le projet européen DAISIE (Hulme 2009) : Allemagne (Kühn *et al.* 2004), Autriche (Essl *et al.* 2002), Belgique (Verloove 2006), Grèce (Arianoutsou *et al.* 2010), Italie (Celesti-Grapow *et al.* 2009; Galasso *et al.* 2018), République tchèque (Pyšek *et al.* 2002; Pyšek *et al.* 2012), Royaume-Uni (Stace & Crawley 2015), etc. Ce type d'inventaire regroupe des plantes ayant des statuts différents, qu'il est utile de distinguer, notamment en fonction de leur date d'introduction (archéophyte* *versus* néophyte*), leur degré d'autonomie (occasionnelle *versus* naturalisée), leur abondance locale (dominante ou non) et leur fréquence régionale (répandue ou localisée). Dans le cadre du programme d'inventaire des plantes vasculaires exogènes de France hexagonale, il a été jugé nécessaire par le GdR «Archéophytes et Néophytes de France» de lister des statuts de référence et de préciser les définitions associées. Il s'agit aussi d'une opportunité pour proposer de manière plus générale une synthèse sur la terminologie associée aux espèces végétales introduites et de générer de nouvelles pistes de réflexions.

Le principal objectif du présent travail est de proposer des définitions claires, résultant d'un consensus au sein de la communauté scientifique travaillant sur les plantes vasculaires exogènes réunissant botanistes, écologues, archéobotanistes et chercheurs travaillant dans le domaine des invasions biologiques en France. Au cours de ces travaux, un approfondissement de certaines notions s'est avéré nécessaire, concernant en particulier la notion de néotaxon* et les statuts à appliquer aux taxons hybridogènes formés sur notre territoire à partir d'au moins un parent d'origine exotique ou, plus généralement, aux taxons ayant suffisamment évolué sur leur territoire d'introduction par rapport à leur zone d'origine pour mériter un statut particulier.

Les définitions proposées dans ce travail résultent d'une synthèse de la bibliographie internationale et nationale. La recherche de consensus entre les auteurs a fait l'objet d'une première réunion plénière du GdR à Toulouse en 2016, suivie de plusieurs ateliers de discussion qui ont eu lieu à l'antenne de Montpellier du Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles et au laboratoire Population Environnement Développement (LPED) à Marseille en 2017, ainsi qu'au pôle de Vincennes de l'Office français de la Biodiversité en 2018.

PROPOSITION D'UNE TERMINOLOGIE HARMONISÉE

STATUT D'INDIGÉNAT DU TAXON

La définition du statut d'indigénat repose sur deux facteurs essentiels : un facteur spatial (aire de répartition naturelle ou originelle) et un facteur de déplacement (par les activités humaines) qui comportent tous les deux implicitement une dimension temporelle. Les principales définitions relatives au statut d'indigénat sont données dans le Tableau 1.

TABLEAU 1. — Définitions relatives aux statuts d'indigénat.

Termes	Définitions	Exemples
Indigène [anglais : <i>indigenous</i>] Termes synonymes : autochtone [anglais : <i>native</i>]	Se dit d'un taxon dont les populations se sont développées sur le territoire concerné sans intervention humaine, ou qui ont migré sur le territoire concerné sans intervention humaine depuis un territoire voisin où le taxon est considéré comme indigène. <i>Nota bene</i> : cette définition inclut les taxons présents depuis longtemps sur le territoire mais aussi les taxons néo-indigènes arrivés de manière spontanée à n'importe quelle date, par des vecteurs de dispersion naturelle, sans l'aide directe des humains.	<i>Fagus sylvatica</i> L. ; <i>Prunus spinosa</i> L. ; <i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl
Néo-indigène [anglais : <i>neonative</i>] dans un sens plus large que donné par Essl <i>et al.</i> (2019)	Se dit d'un taxon dont les populations sont apparues spontanément dans le territoire concerné, par extension de l'aire de répartition car le taxon est considéré indigène dans un territoire voisin et aucun facteur anthropique direct n'est impliqué dans l'extension d'aire. <i>Nota bene</i> : le terme de néo-indigène a été utilisé dans des sens variables selon les auteurs (Toussaint <i>et al.</i> 2007 ; Geslin <i>et al.</i> 2011 ; Essl <i>et al.</i> 2019). Certains auteurs limitent la définition de néo-indigène aux taxons dont l'extension d'aire suit les modifications bio-physiques de l'environnement induites par les humains (Essl <i>et al.</i> 2019). Il s'agit alors généralement de taxons à comportement rudéral. D'autres auteurs considèrent plutôt comme néo-indigènes les taxons des habitats naturels et semi-naturels (Toussaint <i>et al.</i> 2007 ; Geslin <i>et al.</i> 2011). Il s'agit alors, en majorité, d'espèces hydrochores, thalassochores, anémochores ou zoochores permettant un transport sur de longues distances sans intervention humaine (en particulier l'ornithochorie). À l'ère Anthropocène, il est toutefois devenu délicat de déceler l'influence anthropique dans l'effet de certains phénomènes globaux, comme les changements climatiques. Les effets de tels phénomènes globaux comprennent une part anthropique mais qui n'est qu'indirecte sur les populations des taxons. Il est donc préférable de définir les néo-indigènes comme des taxons indigènes qui étendent leur aire historique sans intervention directe des humains, mais sans faire dépendre la définition de l'existence ou non d'une aide indirecte des humains. La notion de nouveauté (néo) a été précédemment appréhendée en fixant une date d'arrivée sur le territoire, très variable selon les auteurs : 1500 (Geslin <i>et al.</i> 2011), 1900 (Toussaint <i>et al.</i> 2007), 1950 (Essl <i>et al.</i> 2019). Le processus d'extension naturelle d'aire des taxons ayant toujours existé, nous considérons ici qu'il est inutile de préciser une date. En revanche, on peut suggérer une durée de présence sur le nouveau territoire au-delà de laquelle un taxon néo-indigène perd sa nouveauté et ne justifie plus l'utilisation du préfixe « néo ». Ainsi, nous proposons d'attribuer le statut de néo-indigène pour les espèces arrivées au cours des 50 dernières années.	<i>Andryala integrifolia</i> L. dans le Bassin parisien (Jauzein & Nawrot 2011) ; <i>Oenanthe crocata</i> L. sur le littoral du Pas-de-Calais (Toussaint <i>et al.</i> 2007) ; <i>Serapias parviflora</i> Parl. dans le Finistère (Geslin <i>et al.</i> 2011)
Exogène [anglais : <i>alien</i>] Termes synonymes : allochtone, étrangère, exotique, introduite, non-indigène [anglais : <i>exotic, alien, introduced, non-indigenous, or non-native</i>]	Se dit d'un taxon dont la présence sur le territoire concerné est due à une intervention humaine directe (qu'elle soit intentionnelle ou accidentelle) ou qui est arrivé sur le territoire concerné sans intervention humaine à partir d'un territoire où ce taxon était déjà exogène (dispersion/propagation secondaire naturelle post-introduction).	<i>Acer negundo</i> L. ; <i>Agrostemma githago</i> L. ; <i>Ambrosia artemisiifolia</i> L. ; <i>Baccharis halimifolia</i> L. ; <i>Papaver rhoeas</i> L. ; <i>Sporobolus indicus</i> (L.) R.Br.
Cryptogène [anglais : <i>cryptogenic</i>]	Se dit d'un taxon dont les modalités d'arrivée d'individus ou de populations sur le territoire étudié ne sont pas explicites et pour lequel il n'est donc pas possible d'attribuer un statut d'indigénat sur le territoire étudié.	<i>Artemisia absinthium</i> L. ; <i>Schoenoplectus pungens</i> (Vahl) Palla ; <i>Trisetaria loeflingiana</i> (L.) Paunero

Aspects temporels

La notion de plante indigène* d'un territoire peut paraître difficile à établir. En effet, à l'échelle des temps géologiques, les migrations végétales ont été permanentes, notamment en réponse à l'alternance de périodes glaciaires et interglaciaires au cours de l'ère du Quaternaire. La flore d'un territoire donné a de tout temps changé et toute flore indigène d'un territoire n'est finalement que la somme d'anciennes migrations et de

processus de spéciation. Néanmoins, en se plaçant à l'échelle de quelques générations humaines, il reste possible de dresser un état des lieux actuel des plantes indigènes et exogènes (Jauzein 2001). Distinguer ces deux types de plantes revient finalement à s'interroger sur le rôle des humains dans la présence d'une espèce sur un territoire (Figs 1, 2). La définition largement acceptée d'espèce exogène repose essentiellement sur la notion d'introduction (volontaire ou involontaire) par

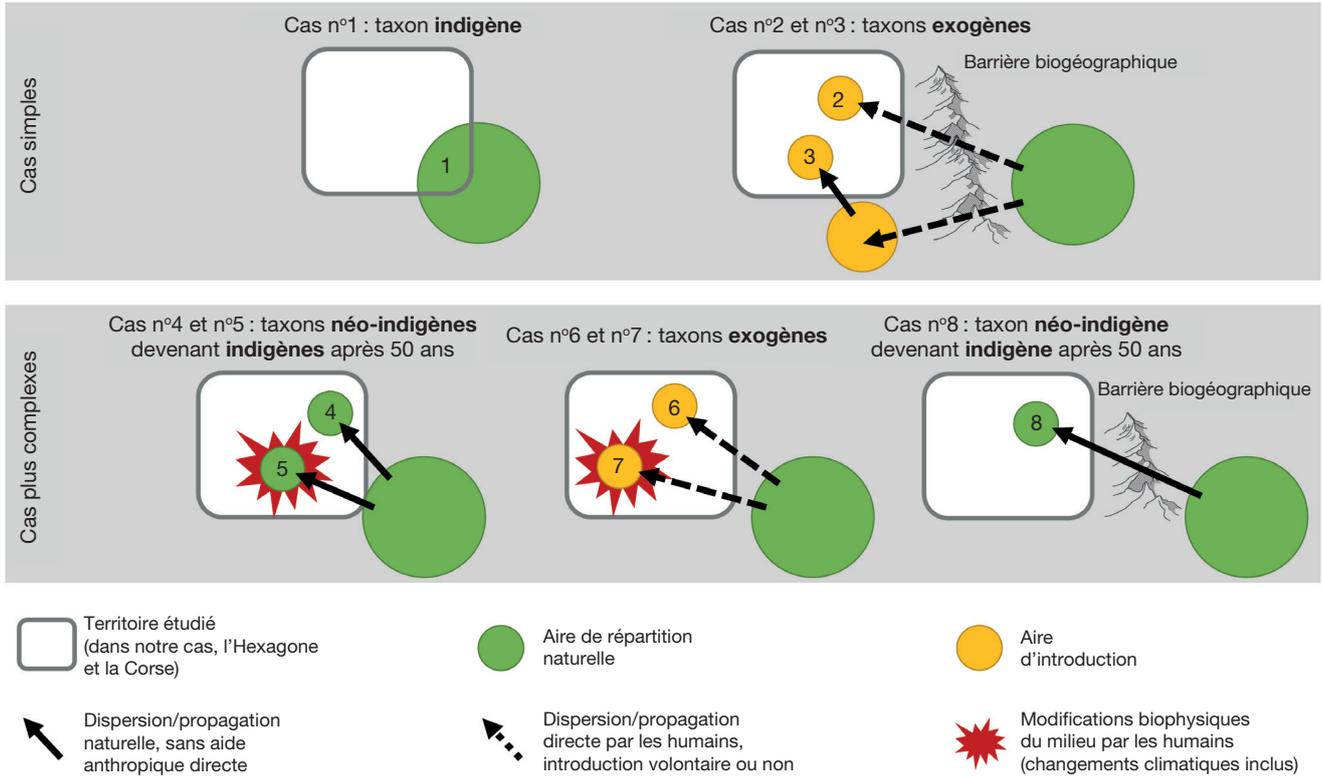


Fig. 1. — Principaux cas de figure illustrant les statuts d'indigénats en fonction des aspects spatiaux et de la dispersion naturelle ou anthropique des individus et populations d'un taxon.

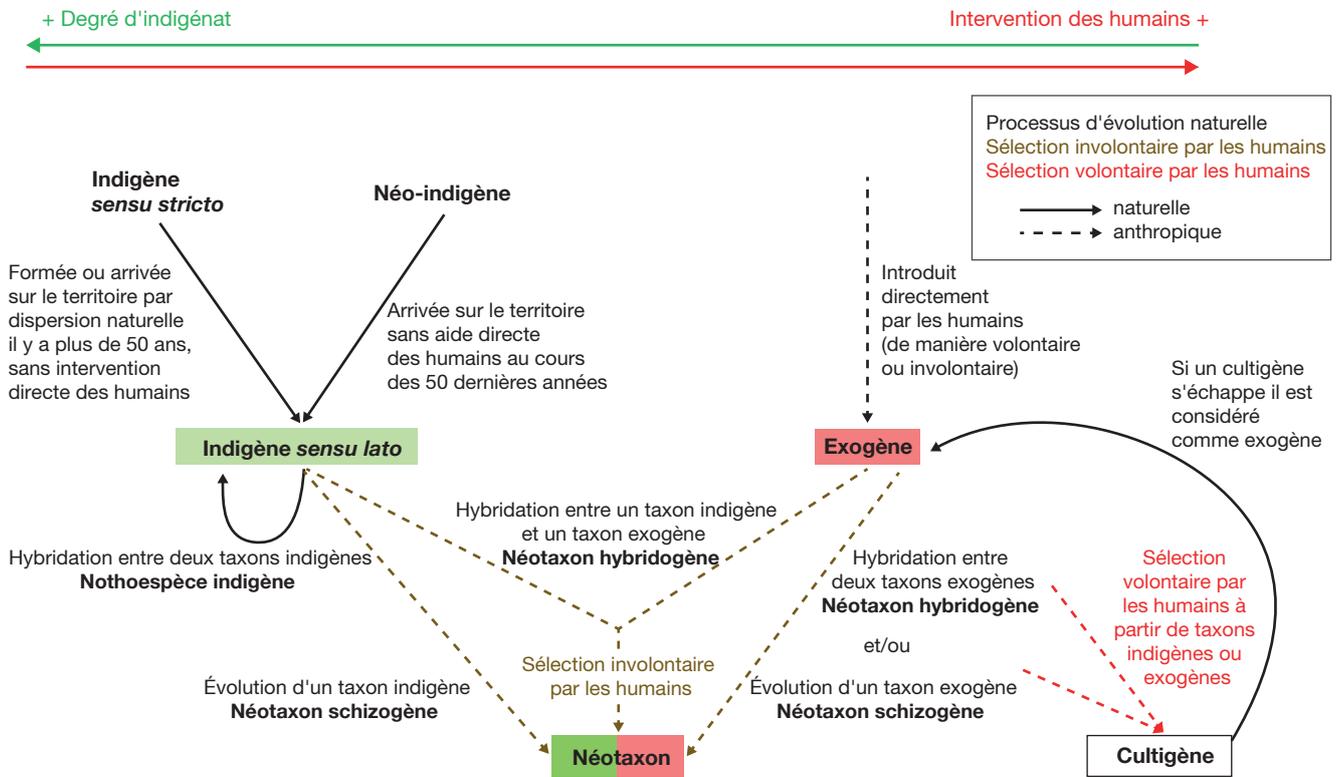


Fig. 2. — Position des statuts relatifs à l'indigénat et au statut évolutif sur un gradient d'intervention des activités humaines. Les deux flèches pointillées en rouge vers cultigène rappellent qu'un cultigène peut être obtenu à partir d'espèces indigènes ou exogènes (ou d'hybrides entre les deux). Les néotaxons peuvent être indigènes ou exogènes; leur position intermédiaire sur la figure illustre aussi le fait que ces taxons ne sont ni tout à fait indigènes ni tout à fait exogènes.

les activités humaines. Si la définition d'exogène ne fait pas référence à une date précise, on peut situer le début possible des introductions de plantes vasculaires lors de l'arrivée de l'agriculture sur un territoire. Théoriquement, la liste des espèces indigènes (*sensu stricto*) d'un territoire pourrait être directement obtenue à partir de la liste des espèces présentes sur ce territoire avant le début de l'agriculture, la néolithisation correspondant aux premiers déplacements intentionnels de plantes. Il faut noter qu'il y a eu d'importants flux migratoires humains antérieurs au Néolithique qui ont sûrement permis à quelques espèces ectozoochores attachées aux fourrures d'être déplacées. Mais cela reste sûrement anecdotique par rapport aux déplacements liés à la révolution néolithique. De plus, en pratique, il est peu probable que nous soyons en mesure d'identifier sur la base des preuves actuellement disponibles, des espèces introduites avant le Néolithique. Cette liste étant impossible à établir, le statut d'indigénat restera une suggestion sauf dans le cas où l'on dispose d'éléments précis permettant d'établir la date d'arrivée d'un taxon, notamment grâce aux approches archéobotaniques : palynologie, carpologie, phytolithes, etc. (Leroyer *et al.* 2018). À ce stade de la réflexion, nous admettrons donc comme indigène *sensu stricto* la flore existant en France hexagonale, au début du Néolithique, il y a quelque 8000 ans (– 6000 av. J.-C.), aux prémices de l'agriculture. Cependant, comme le notent Stace & Crawley (2015), une espèce n'a pas besoin d'être présente sur un territoire depuis longtemps pour être considérée comme indigène. Une espèce dispersée naturellement par un oiseau qui arriverait l'an prochain à partir d'un territoire où elle est indigène, sera considérée comme indigène. Ces taxons étaient déjà qualifiés de néo-indigènes* par Toussaint *et al.* (2007) : ils occupent des milieux naturels et semi-naturels dans lesquels ils s'installent sans l'aide des activités humaines. L'apparition de certaines orchidées dont les minuscules graines sont dispersées à grande distance par le vent, correspond bien à ce phénomène (Arditti & Ghani 2000). On pourra citer par exemple l'apparition de *Serapias parviflora* Parl. dans le Massif armoricain (Geslin *et al.* 2011) ou encore *Himantoglossum robertianum* (Loisel.) P. Delforge un peu partout en dehors de la région méditerranéenne. Cela semble être aussi le cas d'*Erucastrum supinum* (L.) Al-Shehbaz & Warwick dispersé par les oiseaux migrateurs dans le Nord de la France à partir de la Fennoscandie (Lawalrée 1969). Plus récemment, Essl *et al.* (2019) ont proposé de définir les néo-indigènes comme des taxons qui, sans avoir été introduits directement par les humains, profitent des modifications bio-physiques de l'environnement générées par les activités humaines, en particulier depuis les années 1950, pour étendre leur aire de répartition depuis un territoire voisin où ils sont indigènes.

Nous retenons ici la partie commune à ces deux définitions de néo-indigène, à savoir : des espèces arrivées sur un territoire récemment et de manière spontanée, sans aide directe des humains, généralement à partir d'un territoire voisin où elles sont indigènes. Il semble en revanche trop complexe de faire dépendre cette notion de la naturalité de l'habitat, modifié ou non par les humains et, donc, du degré d'influence indirect des humains dans le néo-indigénat de l'espèce (Tableau 1).

En effet, les humains ont probablement eu un impact sur la distribution (locale) des espèces indigènes depuis des millénaires : les chasseurs-cueilleurs ont pu favoriser les espèces adaptées aux feux ou modifier la pression d'herbivorie avec la disparition de la mégafaune (Essl *et al.* 2019). L'apparition de l'agriculture et les déforestations conséquentes ont profondément modifié les paysages depuis le Néolithique avec une accélération massive des défrichements durant les âges des Métaux. Cependant, c'est à partir de la révolution industrielle à la fin du XVIII^e siècle que des changements globaux débutent réellement : les populations humaines s'accroissent de manière exponentielle et avec elles, la multiplication des échanges et des voies de communication, ainsi que l'artificialisation et la perturbation des sols. Enfin, les industries diffusent une quantité croissante de polluants chimiques et l'agriculture commence à s'industrialiser, phénomènes qui se sont encore accélérés après la seconde guerre mondiale. La date de 1950 a récemment été proposée comme une date possible de début de l'Anthropocène (Zalasiewicz *et al.* 2015 ; Waters *et al.* 2016). Cette date a été proposée comme seuil pragmatique pour distinguer les néo-indigènes qui ont profité des activités humaines pour étendre leur aire de répartition (Essl *et al.* 2019). Plutôt que de proposer une borne fixe comme 1950, nous préférons attribuer le statut de néo-indigène pour les espèces arrivées au cours des 50 dernières années. Cette approche permet de reconnaître que des espèces aujourd'hui considérées comme indigènes ont pu être à un moment de leur histoire des espèces néo-indigènes.

Aspects spatiaux

Pour qu'un taxon puisse être considéré comme indigène en France hexagonale, au moins une population de son aire de répartition naturelle doit y être présente (Fig. 1, cas n° 1, 4, 5 et 8). Inversement, un taxon sera considéré comme exogène dès lors que l'ensemble de son aire de répartition naturelle est situé en dehors de la France hexagonale (Fig. 1, cas n° 2, 3, 6 et 7). Autrement dit, « il n'est indigène nulle part dans le territoire considéré », ici la France hexagonale (Greuter *et al.* 1984).

L'événement d'introduction par les humains signifie que la plante (ou ses diaspores) a franchi une barrière biogéographique importante (Richardson *et al.* 2000 ; Essl *et al.* 2018) qui, jusque-là, l'avait isolée de la flore du territoire considéré (France hexagonale) : océan, chaîne montagneuse d'altitude élevée (qui peut toutefois être contournée ou franchie au niveau de certains cols), etc. (Fig. 1). En l'absence d'une telle barrière, la plupart des taxons auraient pu atteindre la France hexagonale de proche en proche de manière naturelle au cours du Quaternaire, période durant laquelle les migrations naturelles à l'échelle de l'Europe ont eu largement le temps de se stabiliser (Jauzein 2001). Il faut cependant noter que des taxons à très faible capacité de dispersion n'ont peut-être pas encore colonisé tous les sites potentiellement favorables (Van der Veken *et al.* 2007). L'introduction de taxons exogènes se caractérise par un transport à longue distance *via* les activités humaines, qui se traduit en principe par un hiatus important dans la distribution globale de l'espèce (Fig. 1, cas

n° 2 et 3). S'il existe bien des cas de taxons dispersés à longue distance par des moyens naturels, comme par exemple *via* des graines accrochées au plumage d'oiseaux migrateurs (Vivian-Smith & Stiles 1994; Raulings *et al.* 2011), ou *via* des vents forts ou des courants marins, ces phénomènes restent rares et doivent être traités comme des processus naturels (espèces néo-indigènes, Fig. 1, cas n° 8).

Dans l'immense majorité des cas, la prise en compte de l'aire de répartition naturelle et des capacités de dispersion (naturelle et assistée par les humains) d'un taxon, permet de distinguer sans trop d'ambiguïté son statut d'indigénat sur un territoire donné (Courchamp *et al.* 2020) (Fig. 1, cas n° 1 *versus* cas n° 2 et 3). Cependant l'intervention humaine peut aussi se manifester de manière indirecte, dans la modification des habitats, le réchauffement climatique, les pluies acides, les dépôts d'azote atmosphériques, etc. (Pyšek *et al.* 2004). Ces modifications des conditions biophysiques induites par les activités humaines entraînent des changements chorologiques qui se traduisent par une extension ou une réduction de l'aire de distribution favorable à certaines espèces. Les espèces qui verraient leur aire de répartition naturelle évoluer en raison de changements globaux induits par les activités humaines ne sont pas considérées comme exogènes s'il n'y a pas eu un transport direct (volontaire ou involontaire) par les humains et un saut important dans la distribution (Pyšek *et al.* 2004) (Fig. 1, différences entre les cas n° 5 et 7). Ces espèces qui ont établi des populations et étendu leur aire naturelle de proche en proche grâce à des modifications induites par les activités humaines (changement d'usage des terres, eutrophisation, changement climatique, canaux) doivent être considérées comme des espèces néo-indigènes (cas n° 5 de la Figure 1 correspondant à la définition de néo-indigène de Essl *et al.* [2019]). Comme pour les taxons néo-indigènes *sensu* Toussaint *et al.* (2007) (cas n° 4, Fig. 1), ces taxons proviennent d'un territoire voisin où ils sont indigènes. Cependant, ils en diffèrent par leur association nette avec les activités humaines, perceptible à travers leur présence dans des habitats plus ou moins perturbés. À l'échelle régionale, les exemples abondent : *Asphodelus fistulosus* L. qui remonte du littoral vers l'intérieur des terres le long des axes routiers ; *Dittrichia graveolens* (L.) Greuter qui par les mêmes voies, se propage vers le nord, ainsi que les nombreuses espèces halophiles (*Cochlearia*, *Salicornia*, *Puccinellia*) qui rentrent dans les terres en suivant les routes, profitant du salage hivernal.

En l'absence de preuves d'un vecteur d'introduction anthropique direct, il peut être délicat de statuer sur le statut néo-indigène ou exogène d'un taxon, surtout si le territoire considéré est proche de l'aire de répartition naturelle du taxon (Fig. 1, cas n° 4 & 5 *versus* cas n° 6 & 7). Dans ce cas, un saut important dans la répartition peut être un élément pour exclure, *a priori*, une dispersion naturelle y compris dans des milieux anthropiques (voies de communications). Plusieurs biologistes des invasions ont proposé une distance de 100 km tout en reconnaissant le côté arbitraire et approximatif de cette distance, mais en insistant sur le côté pratique de cette proposition dans la plupart des cas (Richardson *et al.* 2000). Par exemple, *Antirrhinum barleri* Boreau, espèce du nord-est de l'Espagne récemment

signalée à proximité de Montpellier (Coulot & Rabaute 2017), dans le même domaine ouest-méditerranéen, est cependant considérée comme exogène en France hexagonale car sa présence dans l'Hérault implique un saut de plusieurs centaines de kilomètres par rapport aux populations les plus proches de Catalogne. Dans ce cas, l'espèce a très vraisemblablement été introduite par les humains avec l'apport de matériaux liés à la construction d'une autoroute (cas n° 7 de la Figure 1). Des cas similaires ont été documentés sur le littoral atlantique : *Corema alba* (L.) D. Don ou encore *Stauracanthus genistoides* (Brot.) Samp., etc. (A. Caillon com. pers.). À l'inverse, certains taxons sont peut-être arrivés spontanément de territoires voisins de la France où ils sont indigènes, on peut citer *Barbarea bracteosa* Guss. venu dans les Alpes internes à partir du versant italien, ou encore *Magydaris pastinacea* (Lam.) Paol. & Bég et *Verbasicum conocarpum* Moris subsp. *conocarpum* dans le sud de la Corse, venus de Sardaigne (cas n° 8 de la Figure 1). Dans le doute, on considérera ces taxons comme cryptogènes* (Tableau 1). Cependant, dans certaines circonstances, des distances critiques plus courtes doivent être envisagées (par exemple 30 km, puisque 32 km séparent la Grande-Bretagne du reste du continent européen). En réalité, il semble difficile d'édicter une règle générale sur ce point. D'une part, il faudra relativiser la distance en fonction de la biologie de la dispersion des espèces. Aux deux extrémités des capacités de dispersion, on peut citer d'une part certaines orchidées ou certaines hydrophytes qui peuvent faire des sauts de plus de 500 km de manière naturelle, tandis que d'autre part, des plantes sans moyen efficace de propagation comme *Linnaea borealis* L. ou *Lysimachia europaea* (L.) U. Manns & Anderb. pourront vraisemblablement être considérées comme introduites à quelques dizaines de kilomètres d'une station indigène connue. D'autre part, l'exemple de la Manche montre qu'il est important de considérer des ruptures dans la continuité des habitats (montagnes, mers, etc.) et/ou des changements de bioclimats.

Aspects évolutifs

Une fois isolés des populations indigènes de l'aire d'origine, les individus des populations introduites peuvent évoluer et/ou s'hybrider et former des taxons suffisamment différents pour mériter un nouveau statut : c'est le cas notamment lors de processus d'hybridation entre une espèce exogène et une espèce indigène ou entre deux espèces exogènes. Le statut d'indigénat de ces taxons hybridogènes ne fait pas consensus. Pyšek *et al.* (2004) les considèrent comme exogènes, estimant que sans l'aide des humains – et l'introduction du ou des parents exogène(s) – ces taxons n'auraient pas pu se former. Cette opinion est suivie par le règlement n° 1143/2014 de l'Union européenne sur les espèces exotiques envahissantes qui inclut parmi les espèces exogènes : « tout spécimen vivant d'une espèce, d'une sous-espèce ou d'un taxon de rang inférieur d'animaux, de végétaux, de champignons ou de micro-organismes introduit en dehors de son aire de répartition naturelle, y compris toute partie, gamète, semence, œuf ou propagule de cette espèce, ainsi

TABLEAU 2. — Définitions relatives au statut évolutif des taxons.

Termes	Définitions	Exemples
Sauvage [anglais : <i>wild</i>]	Se dit d'un taxon qui n'a pas fait l'objet d'une sélection (volontaire ou involontaire) par les humains conduisant à le modifier par rapport à son état d'origine. <i>Nota bene</i> : un taxon sauvage peut être indigène ou exogène.	–
Néotaxon [anglais : <i>neotaxa</i>] Termes synonymes : anécophytes <i>sensu</i> Scholz (2007) [anglais : <i>anecophytes</i>]	Se dit d'un taxon qui s'est formé par l'action involontaire des humains soit i) par des processus d'hybridation rendus possibles par l'introduction d'un ou des deux parents qui étaient initialement allopatriques (néotaxon hybridogène) soit ii) par une pression de sélection imposée par les activités humaines, notamment par les pratiques agricoles (néotaxon schizogène). <i>Nota bene</i> : un néotaxon peut être indigène ou exogène. On peut considérer qu'il est indigène dans le territoire où il s'est formé (Scholz 2007).	i) néotaxons hybridogènes : <i>Mentha</i> × <i>smithiana</i> R.A.Graham (1 parent exogène); <i>Reynoutria</i> × <i>bohemica</i> Chrtek & Chrtková (hybride entre deux espèces exogènes); <i>Spartina anglica</i> C.E.Hubb. (1 parent exogène et une mutation post-hybridation), etc. Diverses onagres (<i>Oenothera</i> spp.) sont également dans ce cas (13 taxons sur 24 présents en France et d'origine non américaine, d'après <i>Flora Gallica</i>). ii) néotaxons schizogènes : <i>Amaranthus hybridus</i> L. subsp. <i>bouchonii</i> (Thell.) O.Bolòs & Vigo (évolution à partir d'une souche américaine); <i>Camelina sativa</i> (L.) Crantz subsp. <i>sativa</i> (Brock <i>et al.</i> 2018); <i>Camelina alyssum</i> (Mill.) Thell. (Brock, comm. pers. 2019) ainsi que plusieurs bromes annuels inféodés aux moissons (<i>Bromus grossus</i> Desf. ex DC., <i>Bromus secalinus</i> L.) sont considérés comme des espèces nées en Europe dans les céréales (Scholz 2008) par un processus de mimétisme vavilovien (McElroy 2014; Mahaut <i>et al.</i> 2020)
Cultigène [anglais : <i>cultigen</i>]	Se dit d'un taxon inconnu à l'état sauvage, qui provient d'une sélection volontaire exercée par les humains à des fins d'amélioration de la production ou de la valeur ornementale du taxon. <i>Nota bene</i> : bien que Bailey (1923) n'ait pas été clair à ce sujet, il est possible que cultigène corresponde à une contraction des mots « <i>cultivated gens/gentes</i> » (Stout 1940). Comme cultigènes, Bailey (1923) cite, entre autres : le maïs, l'avoine, l'orge, la laitue, le pommier et le pêcher. Lorsque l'on se réfère à ces taxons de manière générale on utilise leur binôme latin selon le Code international de la nomenclature botanique. Mais on peut aussi se référer à deux catégories de classification (rangs) plus précises, utilisées pour désigner les cultigènes – le cultivar et le Groupe. Dans ce cas, la formation et l'emploi de ces noms est régie par le Code international pour la nomenclature des plantes cultivées (Brickell <i>et al.</i> 2016). <i>Nota bene 2</i> : un cultivar issu d'un taxon indigène ne peut être considéré comme indigène.	<i>Hordeum vulgare</i> L.; <i>Triticum aestivum</i> L.; <i>Zea mays</i> L.; etc.

que tout hybride ou toute variété ou race susceptible de survivre et, ultérieurement, de se reproduire». À l'inverse, Stace & Crawley (2015) notent que ces taxons se sont formés et n'existent que dans leur territoire d'introduction où ils peuvent donc être considérés comme endémiques! Cela rejoint la position de Scholz (2007) qui propose que les taxons anécophytiques (Tableau 2) soient indigènes là où ils se sont formés. Stace & Crawley (2015) ont proposé le terme de *neonative* pour les distinguer à la fois des espèces exogènes et des espèces indigènes. Malheureusement, ce terme de *neonative* (que l'on peut traduire par néo-indigène) est

déjà utilisé dans d'autres sens (Toussaint *et al.* 2007; Essl *et al.* 2019) comme nous l'avons exposé plus haut. Nous proposons par conséquent de qualifier ces nouveaux taxons hybridogènes de néotaxons (Tableau 2). Ce terme nous semble plus approprié que *neonatives* pour souligner la formation récente (à l'échelle des temps géologiques) de ces taxons et parce que comme dans la proposition de Stace & Crawley (2015), il n'implique pas *a priori* sur l'appartenance aux taxons indigènes ou exogènes. En revanche, le terme de néotaxon ne sera évidemment pas utilisé pour deux espèces indigènes qui s'hybrident naturellement pour former un

TABLEAU 3. — Définitions des statuts de résidence.

Termes	Définitions	Exemples
Archéophyte [anglais : <i>archaeophyte</i>]	Se dit d'un taxon exogène dont l'introduction de populations ou d'individus sur le territoire considéré est antérieure à 1500 ans après J.-C. (pour l'Europe occidentale).	<i>Agrostemma githago</i> L. ; <i>Cyanus segetum</i> Hill ; <i>Gypsophila vaccaria</i> (L.) Sm.
Néophyte [anglais : <i>neophyte</i>]	Se dit d'un taxon exogène dont l'introduction de populations ou d'individus sur le territoire considéré est postérieure à 1500 ans après J.-C. (pour l'Europe occidentale).	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L. ; <i>Baccharis halimifolia</i> L. ; <i>Reynoutria japonica</i> Houtt.

taxon hybridogène, le processus d'hybridation étant très courant et à l'origine d'une grande partie de la diversité des espèces observées (Abbott *et al.* 2013).

La notion de néotaxon permet aussi d'inclure plus largement les taxons qui ont évolué en réponse à des pressions de sélection d'origine anthropique, notamment dans les milieux agricoles (mais aussi urbains), pour donner naissance à des taxons qui n'existent pas dans les milieux naturels : *Bromus grossus* Desf. ex DC., *Lolium temulentum* L. (Jauzein 2001 ; Vigueira *et al.* 2013). Si l'on considère comme Scholz (2007) que ces espèces sont indigènes là où elles se sont formées, on pourrait distinguer des néotaxons indigènes (e.g., *Bromus grossus*) et d'autres, exogènes (e.g., *Echinochloa oryzicola* (Vasinger) Vasinger [Barrett 1983 ; Ye *et al.* 2019]). On pourrait aussi considérer que ces taxons involontairement sélectionnés par les humains et dont la persistance est intimement liée aux activités humaines ne sont indigènes nulle part et donc également exogènes nulle part comme le suggère la notion de « heimatlose Pflanzen » popularisée par Thellung (1925).

En résumé, la notion de néotaxon recouvre des espèces formées suite à une évolution impliquant l'action indirecte et involontaire des humains, soit par l'introduction et la mise en contact de taxons précédemment isolés (néotaxons hybridogènes* : *Oenothera glazioviana* Micheli, *Reynoutria* × *bohemica* Chrtek & Chrtková), soit par l'isolement de populations et la création de nouvelles pressions de sélection comme celles associées aux pratiques agricoles (Mahaut *et al.* 2020) (néotaxons schizogènes* nés dans les champs cultivés et conséquence d'un isolement prolongé de leur parent sauvage* : *Bromus grossus*, *Camelina alyssum* (Mill.) Thell., *Lolium temulentum*). Notre définition de néotaxon est très proche de la notion d'anécophytes (Zohary 1962) telle que précisée par Scholz (2007).

Par ailleurs, les humains ont volontairement sélectionné des nouveaux taxons cultivés. Nous proposons de suivre Spencer & Cross (2007) et de les regrouper sous le terme de cultigène* (Tableau 2). Alors que les néotaxons peuvent être indigènes ou exogènes, les taxons cultigènes, par leur nature artificielle, seront toujours considérés comme exogènes (Kowarik 2003). Ainsi, si le taxon sauvage *Eudianthe coelirosa* (L.) Rchb. est indigène sur le littoral corse, ailleurs on peut trouver ce taxon sous forme de cultivars échappés des jardins qui seront considérés comme exogènes. Il est possible de positionner l'ensemble des définitions relatives aux statuts d'indigénat et évolutifs décrits ci-dessus le long d'un gradient d'intervention des humains (Fig. 2).

TEMPS DE RÉSIDENCE

En France hexagonale, les taxons exogènes définis au paragraphe précédent ont été introduits entre – 6000 ans av. J.-C. (début de l'agriculture) et nos jours. Les botanistes ont pris pour habitude de distinguer les espèces introduites anciennement, appelées archéophytes (Tableau 3), et les espèces introduites plus récemment, appelées néophytes (Rikli 1903). Diverses propositions ont été faites pour fixer une date charnière entre ces deux types d'espèces introduites allant de la fin du Moyen Âge aux années 1800 (Jauzein & Nawrot 2011).

Une rupture évidente doit permettre de justifier cette date limite. Le nombre d'introductions de plantes exogènes a évolué au cours du temps car il est intimement lié au volume d'activités économiques d'un territoire (Levine & D'Antonio 2003 ; Brun 2009). Ainsi, les introductions d'espèces ont régulièrement augmenté suite aux grandes périodes de mondialisation. Les historiens distinguent généralement une première mondialisation aux xv^e et xvi^e siècles avec la découverte des Amériques, et la création des premières routes commerciales entre l'Europe, l'Asie, l'Afrique et l'Amérique ; une seconde mondialisation entre la seconde moitié du xix^e et les années 1930 liée à la seconde révolution industrielle ; et enfin, une troisième mondialisation allant des années 1970 à nos jours avec la financiarisation de l'économie et les flux commerciaux, technologiques, informationnels, décisionnels, culturels qui l'accompagnent (Rennen & Martens 2003).

Certains auteurs proposent la date de 1800 qui correspond effectivement à une rupture importante avec une nette augmentation du rythme des introductions (Seebens *et al.* 2017), le xix^e siècle étant marqué par l'activité des botanistes explorateurs qui ont ramené en Europe des plantes du monde entier à des fins ornementales et économiques (Fry 2009). Cependant la date de la première mondialisation autour de 1500 fait l'objet d'un large consensus (Pyšek *et al.* 2004 ; Stace & Crawley 2015). Nous suivons donc ici la tradition européenne qui considère qu'une espèce introduite avant la date de référence de 1500 après J.-C. est une archéophyte et qu'une espèce introduite après 1500 après J.-C. est une néophyte (Pyšek *et al.* 2004 ; Stace & Crawley 2015). Correspondant à la Renaissance en Europe, à la découverte des Amériques et donc au début du flux d'introductions depuis le continent américain, cette date constitue la première césure sans équivalent avec les

périodes plus anciennes (Brun 2009). La date limite de 1500 a pour conséquence que tout taxon provenant des Amériques est admis ici comme une espèce néophyte tandis que les archéophytes sont surtout des espèces originaires du Bassin méditerranéen, d'Europe ou de l'ouest de l'Asie. Dans d'autres territoires du globe, la rupture correspond à l'arrivée des Occidentaux. Par exemple, à Hawaï, la séparation des espèces introduites par les Polynésiens (au moins 14 espèces) avant la « découverte » des îles par le capitaine James Cook en 1778 correspond à cette approche (Webster 1992). La logique reste la même en fixant la date au moment d'une rupture suivie d'un accroissement des introductions.

Il serait possible d'affiner encore et d'identifier parmi les archéophytes et les néophytes des subdivisions en fonction de grandes périodes d'introduction. Les introductions d'espèces archéophytes couvrent plusieurs millénaires avec probablement des vagues et des caractéristiques d'espèces différentes entre introductions préhistoriques, antiques et médiévales. La première vague d'introduction correspond essentiellement aux messicoles qui ont suivi les courants de diffusion de l'agriculture à partir du début du Néolithique (exemples : *Agrostemma githago* L., *Delphinium consolida* L., *Papaver argemone* L., etc.). Entre la fin du Néolithique et la fin de l'âge du Bronze (environ – 800 av. J.-C.), l'augmentation simultanée de la pression démographique, du spectre des espèces cultivées et des échanges entre civilisations est sûrement à l'origine de la naturalisation à l'échelle nationale (et européenne) de ces espèces messicoles qui forment le premier pool d'archéophytes (Brun 2007). La fin de la Protohistoire et la période antique sont marquées par de nouvelles introductions mais surtout par l'augmentation continue des mentions de toutes les archéophytes à l'échelle du territoire considéré, à mettre en relation avec l'intensification du commerce et des échanges à l'échelle du monde romain. Au Moyen Âge, les introductions se poursuivent et il est souvent fait mention de plantes ramenées du Proche-Orient ou du bassin méditerranéen par les Croisés (exemple : *Bunias orientalis* L.). De même, parmi les néophytes, certains auteurs comme Fuchs (2008) proposent de distinguer les industriophytes introduites plus récemment, depuis la révolution industrielle, soit autour des années 1840. À ce stade des connaissances, nous proposons cependant d'en rester à une dichotomie large opposant les archéophytes aux néophytes, sans dénommer des subdivisions plus fines. Lorsqu'elle est connue, la mention de première introduction pourra être mentionnée (Néolithique, âge du Bronze, âge du Fer, Moyen Âge, etc.) dans le catalogue des végétaux exogènes de France hexagonale (voir « Applications à l'inventaire des archéophytes et néophytes de France »).

Certains auteurs confondent le temps de résidence et le degré de naturalisation (Preston *et al.* 2002). Ainsi pour Preston *et al.* (2002), les archéophytes sont des plantes qui se sont naturalisées entre le Néolithique et 1500 après J.-C. (exclusion des espèces cultivées et occasionnelles, voir les Tableaux 4 et 5 pour les définitions de ces termes). Il nous semble plus cohérent de suivre Pyšek *et al.* (2004) qui proposent que le temps de résidence ne dépende que de la date

d'introduction et soit donc indépendant du degré de naturalisation du taxon. Selon cette conception, on peut donc qualifier des espèces d'occasionnelles et de naturalisées aussi bien parmi les archéophytes que les néophytes (Fig. 3B). Si la date d'introduction définit la nature archéophytique ou néophytique des taxons, tant qu'ils restent strictement cultivés on les qualifie rarement d'archéophytes ou de néophytes. Stace & Crawley (2015) qualifient le blé, l'orge, le noyer ou encore le poirier d'archéophytes cultivées mais dans notre dition, ces taxons sont plutôt occasionnels à naturalisés. On ne parle en principe d'archéophyte, et surtout de néophyte, que lorsqu'une espèce commence à s'échapper ou éventuellement lorsqu'elle persiste là où elle a été plantée (notion de relique culturelle*, voir la partie « Statut de spontanéité »).

Notons que les informations sont souvent manquantes pour trancher entre le statut « indigènes » et « archéophytes » et qu'au bénéfice du doute les archéophytes sont parfois considérés comme « assimilés indigènes » (Euro+Med Plant-Base, <http://www.europlusmed.org>, dernière consultation le 23 janvier 2023 ; Toussaint *et al.* 2007). Le statut « assimilés indigènes » permet d'attribuer un statut sur les listes rouges UICN (Union internationale pour la Conservation de la Nature) des espèces menacées pour des archéophytes en régression, notamment les espèces messicoles qui font l'objet d'un plan national de conservation (Cambecède *et al.* 2012). Cependant, une archéophyte avérée reste par définition une espèce exogène. On peut toutefois aisément admettre que nombre d'archéophytes font partie du « paysage culturel » (Preston *et al.* 2002) et peuvent mériter à ce titre un statut de protection et/ou des actions de conservation. Ces actions de conservation s'étendent même dans certains cas à des espèces néophytes dont certaines sont protégées au niveau national ou régional, ou bénéficient d'un statut sur la liste rouge des espèces menacées de France (UICN France *et al.* 2018). On peut citer *Bellevalia ciliata* (Cirillo) Nees (classée en danger critique d'extinction sur la liste rouge), *Nectaroscilla hyacinthoides* (L.) Parl. ou encore *Tulipa sylvestris* L. subsp. *sylvestris* (introduite au XVI^e siècle), protégées au niveau national en France. Le cas des tulipes de Maurienne est à part : elles correspondent à une émanation européenne du taxon asiatique *Tulipa gesneriana* L., sous forme de clones absents ou non repérés dans l'aire d'indigénat. Par conséquent, ces « néo-tulipes » sont à la fois naturalisées et endémiques, un statut paradoxal qui a conduit à de nombreuses actions pour leur conservation. Leur traitement au rang spécifique reste toutefois controversé (Tison & de Foucault 2014).

DEGRÉ D'AUTONOMIE DU TAXON

Statut de spontanéité

La spontanéité d'un taxon représente le degré d'indépendance de ses individus et populations vis-à-vis des activités humaines quant à son développement et la capacité des individus à effectuer un cycle de vie entier. À l'extrême, la notion de spontanéité oppose les taxons strictement cultivés aux taxons dits spontanés (Fig. 4). Les individus des premiers nécessitent absolument les soins des humains pour

TABLEAU 4. — Définitions des statuts de spontanéité.

Termes	Définitions	Exemples
Cultivé [anglais : <i>cultivated</i>]	Se dit d'un taxon indigène ou exogène dont les individus font l'objet d'une culture volontaire, généralement dans les milieux dédiés (terrains agricoles, horticoles, sylvicoles ou domestiques y compris aquariums ou bassins aquatiques), les prairies, les vergers et les plantations forestières (à des fins de production) ou dans les jardins, les parcs, les espaces urbains, les bords de routes (à des fins décoratives, pédagogiques ou conservatoires). Il peut s'agir d'une plante sélectionnée par l'être humain (artificielle, cf. cultigène) ou pas (sauvage). <i>Nota bene</i> : les taxons cultivés sont généralement exogènes (cultures maraîchères, céréalières, etc.), mais certaines cultures (sylviculture en particulier) peuvent se faire à partir d'espèces indigènes (chênes rouvres, peupliers, noisetiers, etc.).	<i>Triticum turgidum</i> subsp. <i>durum</i> (Desf.) Husn.
Relique culturelle [anglais : <i>survivor</i>]	Se dit d'un individu d'un taxon exogène qui ne survit que là où il a été introduit du fait de sa longévité mais sans se reproduire sexuellement ou végétativement. <i>Nota bene</i> : cela concerne surtout des espèces ligneuses sans moyen de multiplication végétative qui ont été délibérément plantées puis laissées sans soins.	<i>Aloysia citriodora</i> Palau ; <i>Artemisia ludoviciana</i> Nutt. ; <i>Bougainvillea spectabilis</i> Willd. ; <i>Crataegus crus-galli</i> L. ; <i>Diospyros kaki</i> L. f. ; <i>Echinops bannaticus</i> Rochel ex Schrad. ; <i>Morus nigra</i> L. ; <i>Olearia virgata</i> (Hook.f.) Hook.f. ; <i>Sarracenia flava</i> L. ; <i>Populus nigra</i> var. <i>italica</i> Du Roi ; certains <i>Vitis</i> hybrides clones mâles ; <i>Salix babylonica</i> L. ; <i>Sequoia sempervirens</i> (D.Don) Endl., etc.
Spontané [anglais : <i>spontaneous</i>]	Se dit d'un taxon indigène ou exogène croissant naturellement, sans intervention intentionnelle des humains sur le territoire considéré.	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L. ; <i>Legousia hybrida</i> (L.) Delarbre ; <i>Ranunculus acris</i> L.

se maintenir et se développer tandis que les individus des seconds peuvent se développer sans son aide (ou en dépit de l'action humaine, par exemple, malgré le désherbage ou tout autre type de gestion).

Les reliques culturelles. On peut éventuellement identifier des niveaux intermédiaires entre cultivé et spontané (Fig. 4). Le niveau le plus proche du statut « cultivé » est celui de « relique culturelle ». Il s'agit d'individus d'une espèce qui ne sont plus entretenus et qui se maintiennent uniquement par longévité mais qui ne se reproduisent pas par voie sexuée ou végétative (cela correspond au stade C1 dans le schéma de Blackburn *et al.* [2011], Fig. 5). Cela peut concerner n'importe quelle espèce incapable par reproduction sexuée ou végétative d'établir des populations filles à côté du pied mère planté mais il s'agit la plupart du temps d'espèces ligneuses, en particulier des arbres, sans moyen de multiplication végétative, et qui ont initialement été plantées de manière volontaire. Stace & Crawley (2015) en font une sous-catégorie des espèces néophytes (surviving plants ou survivors) à côté des espèces à populations occasionnelles et naturalisées. Ils précisent qu'il s'agit d'un statut qui peut être classé aussi bien parmi les espèces occasionnelles que parmi les espèces naturalisées. On peut comprendre le

choix de positionner ce statut au sein des néophytes mais considérant la longévité de certains arbres (*Olea europaea* L. par exemple), on ne peut totalement exclure l'existence de relique culturelle plantée avant 1500, soit des archéophytes. Mais surtout, dans la mesure où ces individus sont ceux qui ont été plantés initialement et qu'ils ne produisent pas de descendants dans les environs immédiats (comme des espèces occasionnelles ou naturalisées), il s'agit pour nous d'une sous-catégorie à la fois distincte des espèces dont les individus sont cultivés (ces derniers sont incapables de survivre seuls) et de certaines espèces dont les individus sont occasionnels (capables de s'échapper de leur lieu de culture et de persister temporairement à distance du lieu d'introduction ; Tableau 5). Cette distinction est cohérente avec la différence entre les stades B1-B2 (stades cultivés en milieu plus ou moins confinés), C1 (survie là où introduit, sans reproduction = relique culturelle) et C2 (occasionnelle qui peut éventuellement se reproduire mais sans réussir à former une population autonome ; Tableau 5) dans le schéma de Blackburn *et al.* (2011) (Fig. 5). Il peut donc être intéressant de noter ce statut de « relique culturelle » qui indique une certaine tolérance aux conditions abiotiques (climat, substrat) du lieu de plantation, différant en cela d'espèces dont les individus sont strictement cultivés qui

TABLEAU 5. — Définitions des degrés de naturalisation.

Termes	Définitions	Exemples
Occasionnel [anglais : <i>casual</i>] Termes synonymes : diaphyte [anglais : <i>diaphyt</i>]; hyponymes : subspontanée, adventice [anglais : <i>subspontaneous, adventive</i>]	Se dit d'un taxon exogène dont les individus spontanés présents sur le territoire peuvent fleurir, voire éventuellement se reproduire (par voie sexuée ou asexuée) mais qui ne parviennent pas à former une population qui se maintient durablement (i.e. sur plus de 10 générations pour les taxons à reproduction sexuée) de manière autonome, leur persistance dépendant d'introductions répétées. <i>Nota bene</i> : cette définition inclut les termes adventice/accidentel et subspontané (Annexe 1) qui correspondent respectivement à des taxons occasionnels introduits accidentellement ou volontairement. Les introductions répétées assurant l'apparente persistance des espèces occasionnelles peuvent correspondre à l'importation accidentelle de semences dans des marchandises (adventices/accidentelles) ou à la progéniture d'individus plantés (subspontanés). Les termes accidentel et instable ont le même sens mais sont plutôt à utiliser pour les espèces indigènes. Par exemple <i>Ophrys speculum</i> Link est considéré comme instable dans l'Ouest, le Midi et en Corse en dehors des îles Lavezzi seule zone en France hexagonale où la présence de son pollinisateur permet sa reproduction et une présence stable.	En 2024 sont considérés comme occasionnels : <i>Dryopteris cycadina</i> (Franch. & Sav.) C.Chr. ; <i>Plagiobothrys scouleri</i> (Hook. & Arn.) I.M. Johnst. ; <i>Polystichum luctuosum</i> (Kunze) T.Moore ; <i>Triphysaria pusilla</i> (Benth.) T.I.Chuang & Heckard
Naturalisé [anglais : <i>naturalized</i>] Termes synonymes : métaphytes [anglais : <i>metaphyt</i>]	Se dit d'un taxon exogène dont au moins une population spontanée présente sur le territoire est capable de se reproduire (par voie sexuée ou asexuée) et de se maintenir durablement (i.e. sur plus de 10 générations pour les taxons à reproduction sexuée) de manière autonome (sans intervention humaine). <i>Nota bene</i> : la notion de « 10 générations » a été préférée à celles de « 10 années » (Richardson <i>et al.</i> 2000 ; Pyšek <i>et al.</i> 2004) car elle permet de nuancer selon les types biologiques des plantes. Cependant, dans les deux cas, il est conseillé de suivre l'esprit de la règle plutôt que la règle au sens strict : il n'est pas toujours nécessaire d'attendre 10 ans ou 10 générations pour statuer lorsque des preuves évidentes d'une naturalisation sont visibles (par exemple dans le cas des espèces à reproduction asexuée). Le terme « établi » a le même sens que « naturalisé » mais est utilisé pour les espèces indigènes.	<i>Amorpha fruticosa</i> L. ; <i>Arundo donax</i> L. ; <i>Impatiens glandulifera</i> Royle ; <i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) P.H.Raven

disparaissent rapidement dès qu'ils ne sont plus entretenus (exemple : individus d'espèces d'origine tropicale qui ne seraient pas arrosés en climat méditerranéen par exemple).

Les messicoles « cultivées » involontairement. Le second niveau sur le gradient « cultivé-spontané » concerne les espèces qui, sans faire l'objet de soins directs, se maintiennent uniquement grâce à une action régulière des humains qui les favorise indirectement. Il s'agit essentiellement de certaines messicoles *sensu strictissimo* (Jauzein 1997) qui ne se sont probablement jamais véritablement naturalisées (Verloove 2006) et qui ne se sont maintenues que grâce à un réensemencement annuel (espèces mimétiques des cultures dont les graines contaminent les lots de semences de céréales) dans des parcelles dont le sol est maintenu cultivé (i.e. travail du sol et semis d'une culture). Comme l'indique Jauzein (1997), ces messicoles au sens le plus strict du terme, peuvent être considérées comme des espèces involontairement cultivées par les humains. C'est le cas d'*Agrostemma githago*, de *Gypsophila vaccaria* (L.) Sm., de *Silene muscipula* L., ou encore de nombreuses espèces linicoles (comme *Camelina alyssum*), incapables de se naturaliser hors du milieu cultivé (sauf en de très rares stations pour *A. githago*). De fait, ces espèces ont aussi été les plus fragiles lors des changements de pratiques agricoles au cours du xx^e siècle, car elles ne disposent pas de milieu refuge

en dehors du champ cultivé et n'ont pas de banque de semences à long terme. Stace & Crawley (2015) définissent ces espèces messicoles, et plus largement les espèces inféodées aux bords de routes ou à proximité des habitations, comme des *colonists* reprenant la terminologie de Watson (1847). Il est étonnant que ces auteurs réservent ce statut aux espèces archéophytes. Cette situation peut également correspondre à certaines espèces néophytes inféodées au blé (*Litwinowia tenuissima* (Pall.) Woronow ex Pavlov dans les Hautes-Alpes) ou aux rizières dans le sud de la France (e.g., *Echinochloa hispidula* (Retz.) Nees ex Royle). Il semble, comme l'indiquent ces auteurs eux-mêmes, que ce statut de *colonists* est largement équivalent à la notion d'espèces occasionnelles (voir la partie « Degré de naturalisation »).

Le rôle des humains dans le maintien des populations : habitats anthropiques versus naturels. La différence entre le concept de *colonists sensu* Stace & Crawley (2015) et celui d'espèce occasionnelle est que les *colonists* sont restreintes à un type d'habitat (milieu cultivé, bord de routes, zone proche des habitations) dont l'entretien par les activités humaines est essentiel à leur maintien. D'ailleurs, pour certains auteurs, seules peuvent être considérées comme naturalisées des espèces qui s'établissent dans des milieux (semi-)naturels. Ou plutôt, les espèces qui ne persistent apparemment que dans des milieux

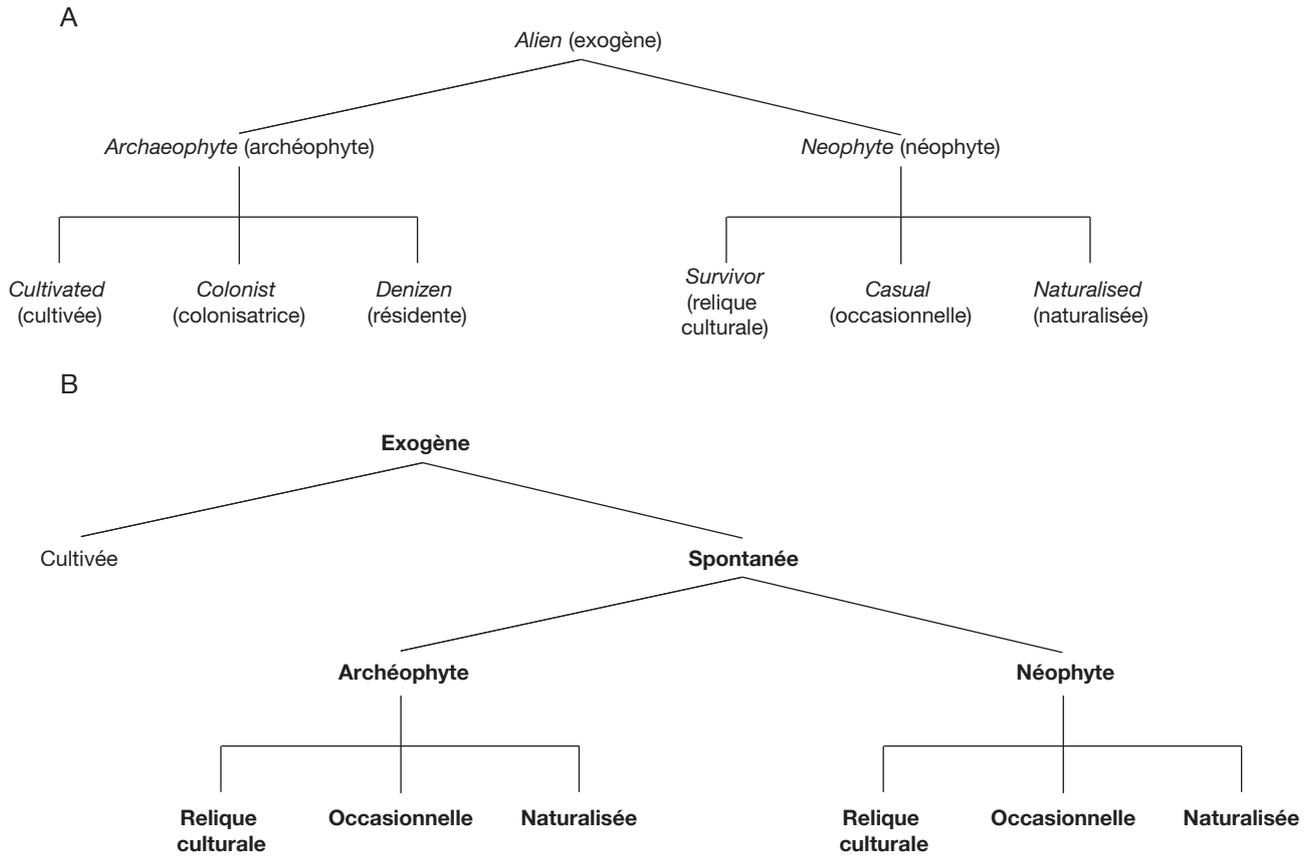


FIG. 3. — **A**, distinction des archéophytes et des néophytes et de leurs sous-catégories selon Stace & Crawley (2015); **B**, distinction des archéophytes et des néophytes selon la terminologie adoptée ici (en **gras** les espèces concernées par l’inventaire des végétaux exogènes de France hexagonale).

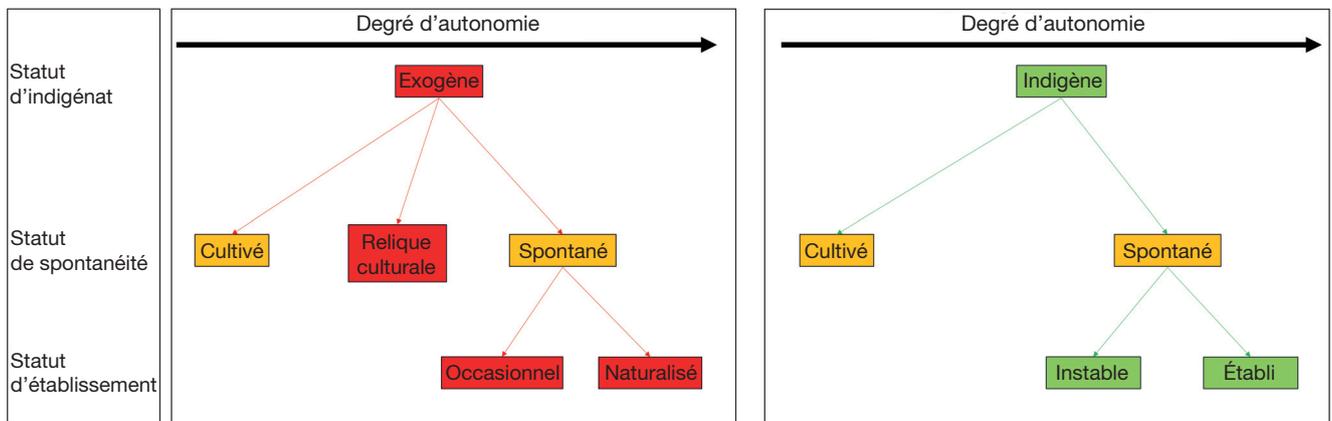


FIG. 4. — Statuts en fonction du degré d'autonomie des taxons. Les termes sur fond rouge concernent des taxons exogènes, les termes sur fond vert les taxons indigènes et les termes sur fond orange s'appliquent aux deux types de taxons.

fortement artificialisés ne peuvent pas être considérées comme véritablement naturalisées. Pour nous, toujours dans l'idée directrice de maintenir les différents statuts indépendants, ce n'est pas tellement l'habitat qui compte que les preuves d'une réelle autonomie. Il est vrai que pour les messicoles qui ne sont jamais observées durablement en dehors d'une parcelle cultivée (*Gypsophila vaccaria*, *Nigella arvensis* L.), de même que pour certaines espèces inféodées aux rizières (*Echinochloa*

hispidula, *Echinochloa oryzicola*, *Echinochloa oryzoides* (Ard.) Fritsch), qui ont une faible longévité des graines (< 5 ans), donc sans banque de graines durable dans le sol (Telewski & Zeevaart 2002) et qui se maintiennent uniquement par l'introduction répétée de semences dans les lots de semences de la plante cultivée, la notion d'espèces occasionnelles semblerait mieux s'appliquer que celle d'espèces naturalisées (Verloove 2006; voir aussi le Tableau 5).

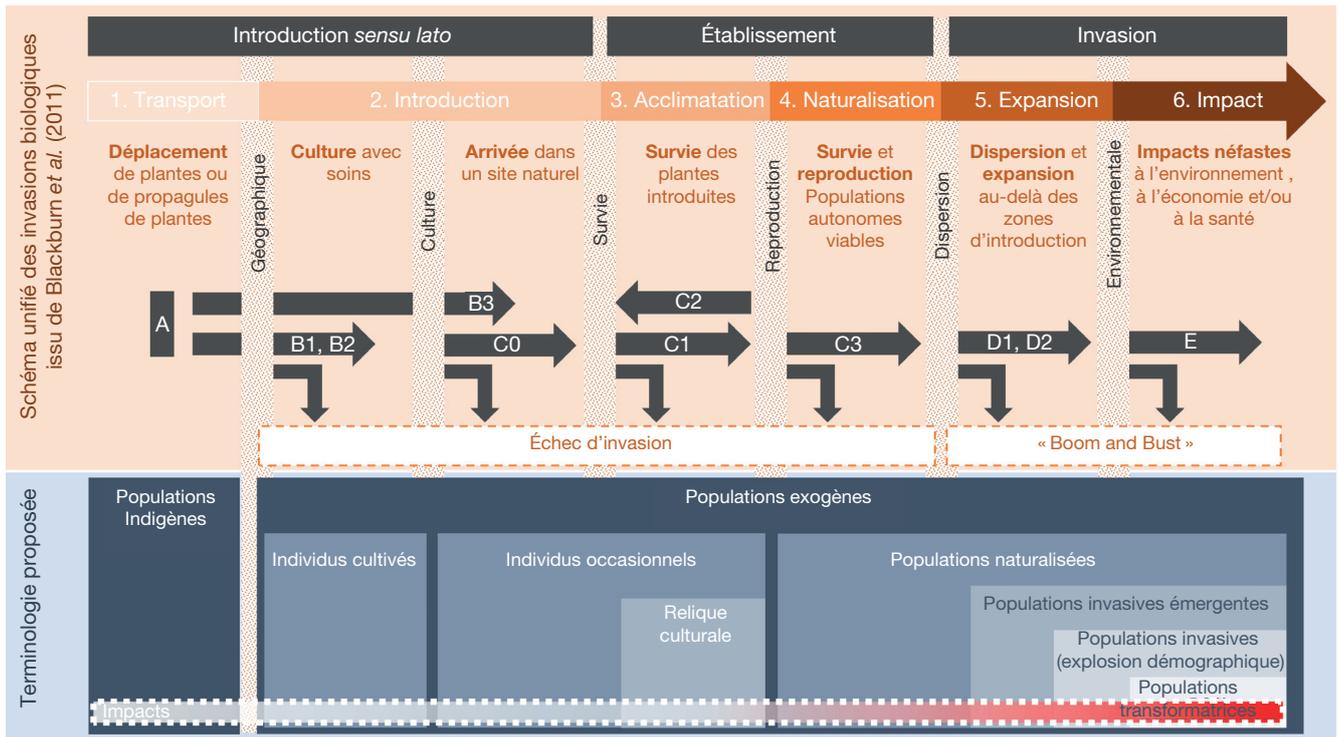


FIG. 5. — Positionnement de la terminologie proposée avec le schéma unifié des invasions biologiques proposé par Blackburn *et al.* (2011). Abréviations : **A**, population indigène non transportée au-delà des limites de l'aire de répartition naturelle de l'espèce ; **B1**, individus transportés au-delà des limites de l'aire de répartition naturelle de l'espèce, en culture confinée (avec des conditions qui leur conviennent, des mesures explicites de confinement sont en place, par exemple en serres ou des plantes d'intérieur) ; **B2**, individus transportés au-delà des limites de l'aire de répartition naturelle de l'espèce et en culture (bénéficiant de conditions qui leur conviennent mais des mesures explicites visant à prévenir la dispersion sont au mieux limitées : culture en jardins, parcs, plantes d'extérieur) ; **B3**, individus transportés au-delà des limites de l'aire de répartition naturelle de l'espèce et directement introduits dans un nouvel environnement naturel ; **C0**, individus introduits dans la nature (c'est-à-dire en dehors de milieux cultivés), mais incapables de survivre pendant une période significative dans le lieu où ils ont été introduits ; **C1**, individus survivant dans la nature (c'est-à-dire en dehors de milieux cultivés) dans le lieu où ils ont été introduits, pas de reproduction ; **C2**, individus survivant à l'état sauvage dans le lieu où ils ont été introduits, se reproduisant, mais la population n'est pas autonome ; **C3**, individus survivant à l'état sauvage dans le lieu d'introduction, reproduction et autonomie de la population ; **D1**, population autonome à l'état sauvage, les individus survivant sans se reproduire à une distance importante du point d'introduction initial ; **D2**, population autonome à l'état sauvage, dont les individus survivent et se reproduisent à une distance importante du point d'introduction initial ; **E**, espèces totalement envahissantes, dont les individus se dispersent, survivent et se reproduisent sur de multiples sites couvrant une gamme plus ou moins large d'habitats et une étendue plus ou moins importante. Les impacts étant souvent densité-dépendants, ces espèces ont généralement un impact environnemental et/ou économique.

La prise en compte du milieu pour définir le statut renvoie en partie à la classification proposée par différents auteurs d'Europe centrale (Holub & Jirásek 1967 ; Schroeder 1968) qui ont développé la terminologie de Thellung (1905) en distinguant les espèces exogènes selon leur habitat, avec les agriophytes se développant dans les milieux naturels ou semi-naturels et les épéocophytes se développant uniquement dans les habitats anthropiques. Cette terminologie inutilement complexe et absconse n'est pas nécessaire si l'on retient l'idée directrice de conserver un seul critère pour chaque type de statut (Annexe 1), i.e. le ou les habitats préférentiels d'une espèce pouvant être précisés dans un inventaire indépendamment de son degré d'autonomie (Pyšek *et al.* 2012).

Contrairement à ce qui est sous-entendu par certaines définitions, la spontanéité n'est pas nécessairement liée à l'indigénat (Geslin *et al.* 2011). Une plante indigène peut dans certains lieux être uniquement cultivée où elle ne pourra alors pas être considérée comme spontanée. Par ailleurs, une plante exogène échappée de culture, n'est plus cultivée mais devient spontanée au sens de « sauvage » (lorsqu'elle n'est pas

complètement naturalisée, on parle d'ailleurs de subspontanée, soit littéralement « presque spontanée »). D'après le Centre national de ressources textuelles et lexicales (CNRTL) du CNRS, la définition de « spontané » est « qui croît naturellement, sans être cultivé », avec pour synonyme : « sauvage » et pour antonyme : « cultivé ». Pour certaines espèces indigènes également cultivées, la spontanéité de certaines populations peut être difficile à déterminer : cela reste parfois incertain et est source de confusion (Geslin *et al.* 2011). Une approche pratique combinant des données phytosociologiques, écologiques, phytogéographiques et historiques peut permettre d'élucider certains cas (Decocq *et al.* 2004 ; Decocq 2019).

Degré de naturalisation

Parmi les taxons exogènes spontanés, deux grandes catégories d'espèces sont distinguées selon leur degré d'autonomie et la stabilité de leurs populations dans le temps. Cette distinction correspond à la capacité à franchir la barrière de la reproduction (Richardson *et al.* 2000 ; Blackburn *et al.* 2011). Les taxons qualifiés d'occasionnels, même s'ils peuvent parfois

fleurir, voire même produire une descendance viable sur un faible nombre de générations (< 10), finissent par disparaître (stades B3, C0, C1, et C2 de la Fig. 5). Dans certains cas, leur apparente stabilité n'est due qu'à une source continue d'évènements d'introduction. Cette incapacité à se reproduire durablement peut avoir de multiples causes liées à une mauvaise adaptation aux conditions environnementales du site d'introduction : climat défavorable, compétition avec les autres espèces, absence d'un pollinisateur, etc. La distinction entre espèces occasionnelles et naturalisées implique un aspect temporel qui a pour but de pouvoir mesurer la capacité des populations à se maintenir suffisamment longtemps dans un site afin d'y endurer les effets négatifs possibles d'évènements « catastrophiques » qui ne se produisent pas chaque année, tels que certains extrêmes climatiques (gel, sécheresse estivale, etc.), la pullulation de parasites et/ou d'agents pathogènes, etc. Dans *Flora Europaea* (Tutin *et al.* 1964-1980), une période de 25 ans est utilisée. Plus récemment les écologues des invasions (Richardson *et al.* 2000 ; Pyšek *et al.* 2004) ont proposé une période de 10 ans, qui reflète raisonnablement la capacité à passer les barrières environnementales à la reproduction. Théoriquement, nous pensons que 10 générations seraient toutefois plus appropriées que 10 années. Cela permettrait de prendre en compte le cycle de vie très différent entre une espèce annuelle pour qui 10 années représentent beaucoup par rapport à des espèces ligneuses, notamment certains arbres, pour qui 10 années peuvent ne représenter aucune ou très peu de nouvelles générations (e.g., *Fagus sylvatica* L. ne commence à fleurir pour la première fois qu'après 15-20 ans). Raisonner en nombre de générations pose toutefois le problème des espèces ne se reproduisant que par voie asexuée. Molinier (1980) avait d'ailleurs proposé le terme de pseudo-naturalisés pour distinguer les taxons autonomes mais qui ne se maintiennent que par reproduction végétative. La tendance actuelle est plutôt de considérer que le statut naturalisé peut s'obtenir aussi bien par reproduction sexuée qu'asexuée. Dans ce cas (et de manière générale), il convient de suivre l'esprit de la règle plutôt que la règle au sens strict. Ainsi, pour la plupart des herbacées à reproduction sexuée, 10 générations équivaldront à 10 ans. Dans ce cas, pour des herbacées à reproduction asexuée, la persistance sur 10 ans pourra aussi constituer une preuve suffisante d'autonomie et donc de naturalisation. Par opposition, on considère que les espèces dont les populations ne persistent pas sur 10 ans sont occasionnelles.

Parmi les espèces occasionnelles, la littérature française distingue les espèces adventices (Toussaint *et al.* 2007) ou accidentelles (Jauzein & Nawrot 2011 ; Geslin *et al.* 2011) d'une part, et les espèces subspontanées d'autre part, qui diffèrent par leur mode d'introduction. On parle d'adventices ou d'accidentelles pour qualifier des espèces occasionnelles introduites accidentellement par les activités humaines et de subspontanées pour des espèces occasionnelles qui s'échappent des lieux où elles ont été introduites volontairement comme plantes cultivées (Tableau 5). Nous proposons de ne plus utiliser le terme adventice au sens biogéographique car il peut prêter à confusion. Premièrement, dans les ouvrages du XIX^e

et du début du XX^e siècle le terme adventice a souvent été utilisé dans un sens beaucoup plus large que celui d'espèce introduite accidentellement, correspondant plus ou moins à celui d'exogène ou de néophyte, par exemple dans Thellung (1912). Deuxièmement, le sens agronomique et malherbologique de ce terme, qui désigne toutes les plantes d'une parcelle cultivée hormis l'espèce cultivée elle-même (Chauvel *et al.* 2018), est aujourd'hui beaucoup plus largement utilisé que son sens biogéographique, car il a permis de remplacer dans les travaux d'agro-écologie le terme de « mauvaise herbe » connoté négativement (voir « Impacts négatifs : mauvaises herbes et plantes transformatrices »). Nous préconisons l'adoption du terme occasionnelle, déjà retenu dans *Flora Gallica* (Tison & de Foucault 2014) et dans la *Flore de la France méditerranéenne continentale* (Tison *et al.* 2014). L'avantage de ce terme est qu'il se réfère uniquement au degré de naturalisation sans faire référence au mode d'introduction.

ABONDANCE LOCALE ET FRÉQUENCE RÉGIONALE

Plante exogène envahissante ou plante invasive

Parmi les espèces exogènes naturalisées, certaines présentent une expansion rapide – au moins temporairement – sur leur territoire d'introduction. Ces espèces ont été qualifiées d'envahissantes ou d'invasives, notions compliquées en partie à cause de l'absence de l'appropriation d'une définition précise de la notion de plante envahissante/invasive* telle qu'elle existe dans la littérature internationale anglophone (Richardson *et al.* 2000 ; Pyšek *et al.* 2004). Sans même parler de la connotation négative qui serait associée à l'idée d'invasion qui renvoie à un champ lexical guerrier (Tassin 2014), les botanistes francophones doivent faire face au choix (inexistant en anglais) entre le terme de plante envahissante et de plante invasive.

Pour certains botanistes, comme Girerd (2004), le terme invasif est un anglicisme et il ne devrait être réservé en français qu'à un usage médical (dans ce contexte, l'adjectif invasif a deux sens : « se dit d'une méthode d'exploration médicale ou de soins nécessitant une lésion de l'organisme » (i.e. une chirurgie classique) et « se dit d'une tumeur qui s'étend et envahit les tissus voisins » [Collectif 2022]). Ils considèrent que la notion de plante envahissante est suffisante et qu'elle peut s'appliquer sans distinction entre espèces indigènes et exogènes. L'introduction d'une nouvelle notion, celle de plante invasive, apparaît néanmoins utile à d'autres botanistes (Muller 2004, 2005 ; Fried 2012) car elle permet justement de faire la distinction entre le phénomène d'invasion biologique et le simple envahissement par des espèces indigènes, qui n'a pas la même signification biogéographique et écologique, ni généralement les mêmes conséquences (Muller 2005). En ce sens, Richardson *et al.* (2000) puis Pyšek *et al.* (2004) ont proposé une définition claire de la notion de plante invasive qui s'appuie explicitement sur la capacité à franchir différentes barrières (Fig. 5). Les plantes invasives correspondent à des espèces introduites en dehors de leur aire de distribution naturelle (exogènes), qui se reproduisent de manière autonome (naturalisées) et qui produisent beaucoup de diaspores pouvant elles-mêmes se reproduire, ce qui confère à ces espèces une forte capacité d'expansion spatiale (Tableau 6).

TABLEAU 6. — Définitions relatives à la prolifération des taxons.

Termes	Définitions	Exemples
Plante invasive [anglais : <i>invasive (alien) plant</i>] Termes synonymes : plante exotique envahissante	Se dit d'un taxon naturalisé qui produit des descendants capables de se reproduire, souvent en très grand nombre, à des distances considérables des plantes mères et ont donc le potentiel de s'étendre de manière rapide sur une aire considérable. La production d'un grand nombre de diaspores se traduit par une forte croissance de l'abondance locale (populations devenant dominantes) et de la fréquence régionale (expansion régionale). <i>Nota bene</i> : cette définition s'inspire directement de celle proposée par Richardson <i>et al.</i> (2000). Ces auteurs tiennent à séparer les notions d'invasive et d'impact. La dernière phrase de la définition donnée ici (notre ajout) implique toutefois que les populations invasives ont généralement un impact sur la biodiversité et les services écosystémiques associés. Toutefois ce n'est pas obligatoirement le cas. Si l'on pense à une petite annuelle invasive représentant une faible proportion de la biomasse de la communauté envahie, son impact sera sûrement négligeable.	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L. ; <i>Reynoutria japonica</i> Houtt. ; <i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.
Plante exotique envahissante au sens du règlement de l'UE [anglais : <i>invasive alien plant</i>]	Se dit d'un taxon exogène « dont l'introduction, ou la propagation, s'est révélée constituer une menace pour la biodiversité et les services écosystémiques associés, ou avoir des effets néfastes sur la biodiversité et lesdits services » (règlement (UE) n° 1143/2014 du Parlement européen et du Conseil du 22/10/14 relatif à la prévention et à la gestion de l'introduction et de la propagation des espèces exotiques envahissantes). <i>Nota bene</i> : la définition adoptée par l'UE correspond donc à un sous-ensemble de la définition de plante invasive proposée ici, et vise les taxons qui ont un impact sur la biodiversité et les services écosystémiques. Sauf exception, une plante exotique envahissante au sens de l'UE est aussi une plante invasive au sens proposé ici mais l'inverse n'est pas toujours vrai.	<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle ; <i>Baccharis halimifolia</i> L. ; <i>Ludwigia grandiflora</i> (Michx.) Greuter & Burdet
Plante invasive émergente [anglais : <i>emergent invasive plant</i>]	Se dit d'un taxon exogène qui présente une tendance récente à devenir invasif <i>via</i> une forte expansion régionale à partir de quelques sites où il était déjà abondant.	<i>Alternanthera philoxeroides</i> (Mart.) Griseb. ; <i>Humulus japonicus</i> Siebold & Zucc. ; <i>Sesbania punicea</i> (Cav.) Benth.
Plante post-invasive [anglais : <i>post-invasive plant</i>]	Se dit d'un taxon anciennement classé comme invasif et qui, après avoir atteint un pic de distribution dans le passé, est dans une phase de régression, ou plus ou moins stable – c'est-à-dire qu'il ne se propage plus.	<i>Elodea canadensis</i> Michx.
Plante transformatrice [anglais : <i>transformer</i>]	Se dit d'un sous-ensemble de plantes invasives capables de modifier le caractère, l'état, la forme ou la nature des écosystèmes où elles sont présentes, sur une superficie importante par rapport à l'étendue de cet écosystème.. <i>Nota bene</i> : le terme de plante transformatrice semble peu employé en France. À quelques exceptions près, cela correspond souvent aux espèces qui ont été nommées comme espèces exotiques envahissantes avérées (CBN du Bassin parisien), espèces exotiques envahissantes avérées installées (CBN de Brest), taxons très envahissants (Lavergne comm. pers.), ou encore espèces exotiques envahissantes majeures (CBN Franche-Comté).	<i>Carpobrotus edulis</i> (L.) N.E.Br. ; <i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) P.H. ; <i>Reynoutria japonica</i> Houtt. ; <i>Robinia pseudoacacia</i> L.

Cette définition comprend deux points importants qui sont inclus dans le terme « invasive » mais pas nécessaires dans le terme « envahissant » : l'introduction du taxon par les humains en dehors de son aire d'origine et son expansion rapide sur le nouveau territoire à l'échelle régionale. À l'inverse de cette définition scientifique précise, le mot « envahissant » reste un terme du langage courant qui, appliqué à une espèce, désigne une expansion importante en nombre d'individus et/ou en surface. Le terme envahissant est généralement appliqué à une espèce devenant localement dominante suite « à la disparition

des obstacles naturels à sa prolifération » (Valéry *et al.* 2008), une situation qui peut aussi bien se rencontrer pour des plantes indigènes (*Urtica dioica* L., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) qu'introduites (Branquart & Fried 2016).

Si l'usage fait la règle, force est de constater que les deux termes coexistent avec une synonymie entre « plante invasive » et « plante exotique envahissante* ». Dans l'administration et la réglementation française, c'est d'ailleurs le terme d'espèce exotique envahissante (EEE) qui s'est imposé ces dernières années, comme la traduction d'*invasive alien species* (IAS)

qui figure par exemple dans le Règlement de l'Union européenne (Regulation [EU] n° 1143/2014). Il existe cependant différentes définitions d'espèces exotiques envahissantes qui incluent ou non les impacts négatifs (Falk-Petersen *et al.* 2006).

Expansion rapide ou impact? L'analyse de 14 définitions d'organismes invasifs (*invasive organisms*) montre que huit d'entre-elles incluent la notion d'impacts négatifs et huit incluent l'idée d'une extension d'aire (Falk-Petersen *et al.* 2006). Pour l'UICN, une espèce exotique envahissante est « une espèce introduite par les humains en dehors de son aire de répartition naturelle (volontairement ou fortuitement) et dont l'implantation et la propagation menacent les écosystèmes, les habitats ou les espèces indigènes avec des conséquences écologiques et/ou économiques et/ou sanitaires négatives » (IUCN 1999). Pour la Convention sur la Diversité biologique (CDB), les espèces exotiques envahissantes (EEE) sont « des espèces dont l'introduction et/ou la propagation en dehors de leur répartition naturelle passée ou présente menace la diversité biologique ». De même, dans le cadre du règlement de l'Union européenne n° 1143/2014 relatif à la prévention et à la gestion de l'introduction et de la propagation des espèces exotiques envahissantes, une espèce exotique envahissante est une espèce exotique dont l'introduction, ou la propagation, s'est révélée constituer une menace pour la biodiversité et les services écosystémiques associés, ou avoir des effets néfastes sur la biodiversité et lesdits services. Dans toutes ces définitions « utilitaristes », les EEE ont nécessairement des impacts négatifs.

À l'inverse, le site de l'Inventaire national du Patrimoine naturel (INPN) donne une définition d'espèce exotique envahissante qui ne mentionne pas les impacts mais uniquement l'extension d'aire et l'augmentation de la taille des populations : « Il s'agit d'un taxon (espèce, sous-espèce, etc.) appartenant au règne du vivant (par exemple une espèce animale ou végétale), introduit par l'Homme en dehors de son aire de répartition ou de dispersion naturelle, qui s'établit (reproduction sans intervention humaine) et qui étend son aire de distribution (avec en général une augmentation des effectifs des populations) » (Inventaire national du Patrimoine naturel, <https://inpn.mnhn.fr/programme/especes-exotiques-envahissantes>, dernière consultation le 23 janvier 2023). Cette définition est très proche de celle que nous avons donnée plus haut pour « plante invasive » selon Richardson *et al.* (2000) et Pyšek *et al.* (2004) (voir aussi le Tableau 6) et rejoint celles d'ouvrages d'écologie générale qui n'incluent pas la notion d'impacts négatifs (Gurevitch *et al.* 2002; MacDonald 2003).

En résumé, les définitions réglementaires ou celles d'ONG (donc d'acteurs liés à des actions de gestion) précisent que les « espèces exotiques envahissantes » ou « espèces invasives » ont des impacts négatifs tandis que les définitions basées sur des processus écologiques excluent la notion d'impacts. Plusieurs arguments ont été avancés pour dissocier la notion de « plantes invasives » et celle d'« impacts négatifs » (Richardson *et al.* 2000; Daehler 2001; Pyšek *et al.* 2004; Falk-Petersen *et al.* 2006) :

– toute introduction d'un nouvel organisme dans un écosystème aura forcément un impact (négatif et/ou positif) si on considère toutes les interactions directes et indirectes entre les espèces et avec leur milieu. Cependant les impacts négatifs présentent une magnitude allant d'effets à peine détectables à des altérations à grande échelle avec déplacement ou perte de biodiversité, réduction de la valeur économique, etc. ;

– des plantes naturalisées non invasives voire des plantes occasionnelles peuvent également avoir des impacts sans atteindre le stade de plante invasive. À titre d'exemple, certaines espèces naturalisées sans dynamique d'extension régionale rapide ont des impacts locaux *via* une reproduction végétative importante (*Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. *ex* Vent., *Phyllostachys* spp., *Rhus typhina* L., etc.). Lors d'étés chauds, *Pistia stratiotes* L. a pu atteindre des forts recouvrements dans des sites où elle n'était qu'occasionnelle (e.g., en Gironde en 2003), engendrant néanmoins des impacts ponctuels ;

– définir les plantes invasives comme les espèces ayant les impacts les plus importants inclura toujours une part de subjectivité. Certes, de grand progrès ont été réalisés ces dernières années pour mesurer quantitativement les impacts négatifs (et positifs) des plantes exogènes sur les communautés et les écosystèmes envahis (Parker *et al.* 1999; Kumschick *et al.* 2014; Barney *et al.* 2015). De même, le coût économique des invasions a récemment fait l'objet de nombreuses estimations chiffrées (Renault *et al.* 2021). Cependant, même avec de telles valeurs quantitatives d'impacts, décider quels impacts sont importants ou non reste basé sur un critère largement subjectif et dépend de valeurs humaines qui varient considérablement d'une personne à l'autre.

En conclusion, le statut invasif d'une espèce dans un territoire donné ne devrait être basé que sur des mesures de croissance et de propagation des populations dans le territoire d'introduction. Les conséquences des invasions et la façon dont elles sont perçues ne devraient pas être incluses dans la définition des termes « invasive » ou « exotique envahissante ».

Impacts négatifs : mauvaises herbes et plantes transformatrices. Pour les plantes exogènes qui présentent des impacts négatifs, Richardson *et al.* (2000) et Pyšek *et al.* (2004) proposent d'utiliser le terme existant de « mauvaise herbe » (*weed*), soit « une espèce qui se trouve à la mauvaise place ». Le terme de mauvaises herbes reste largement utilisé par les agriculteurs pour désigner les plantes adventices qui envahissent leurs parcelles, qu'elles soient indigènes (*Cirsium arvense* (L.) Scop.) ou exogènes (*Ambrosia artemisiifolia* L.). Le statut de « mauvaise herbe » reste toutefois très subjectif (Pyšek *et al.* 2004; Stace & Crawley 2015) et peut varier pour une même espèce selon les régions, les systèmes de culture et les objectifs de production des agriculteurs. Il faut aussi noter qu'en France, au-delà du monde agricole, le terme de « mauvaise herbe » n'est pas (ou peu) utilisé pour qualifier des plantes invasives impactant des infrastructures ou des milieux naturels là où les Anglo-Saxons parlent plus facilement de *weeds* voire d'*environmental weeds* pour qualifier des plantes invasives qui menacent les habitats

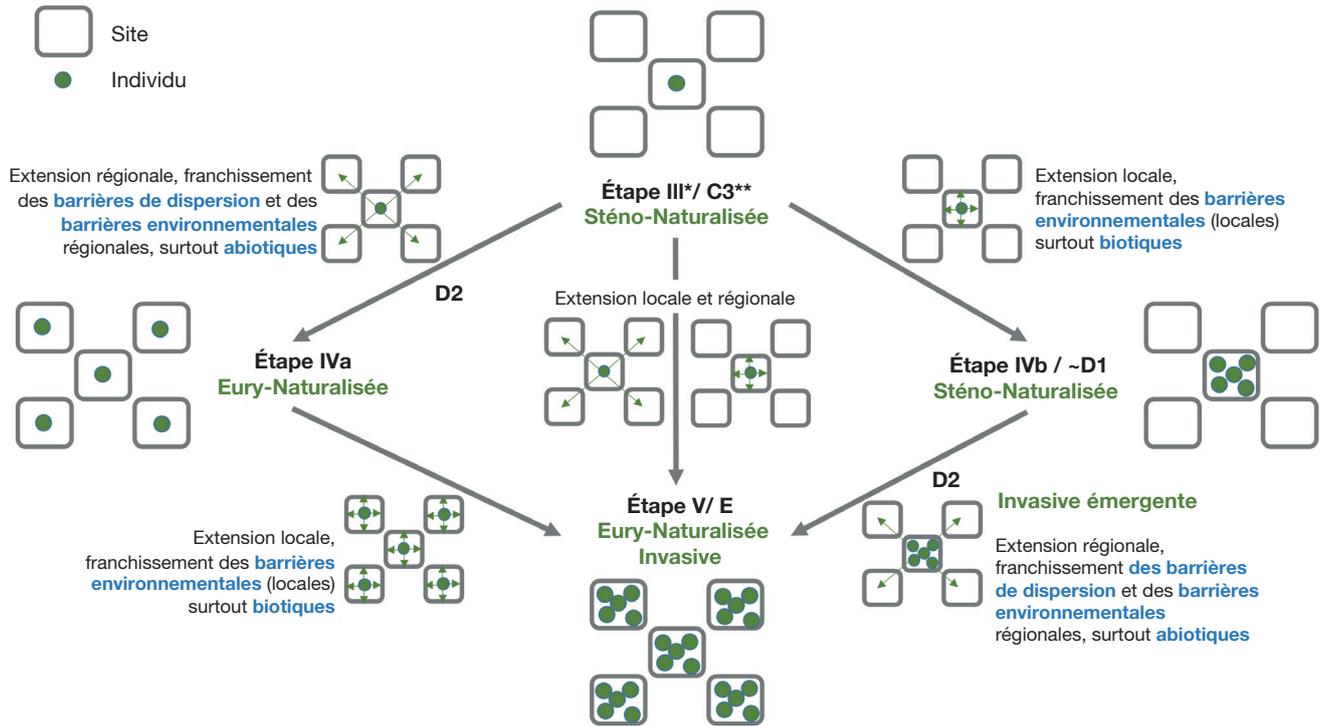


FIG. 6. — Extensions locale et régionale et illustration des concepts d'espèces sténo-naturalisées, eury-naturalisées, invasives émergentes et invasives, selon la dynamique de l'abondance locale et de la fréquence régionale. Abréviations: *, les chiffres romains font référence aux stades d'invasion proposés par Colautti & MacIsaac (2004); **, les codes alpha-numériques renvoient aux étapes du processus d'introduction-naturalisation-invasion de Blackburn *et al.* (2011).

indigènes et la biodiversité. La proposition d'utiliser le terme *weeds* – soit mauvaises herbes en français – pour les plantes invasives qui ont des impacts négatifs n'est donc pas opérante en France, du moins pour les plantes invasives des milieux naturels. Dans ces milieux, le terme de plantes transformatrices* (Tableau 6) pourra être utilisé pour le sous-ensemble des plantes invasives qui modifient profondément la nature des communautés et le fonctionnement des écosystèmes envahis (Richardson *et al.* 2000). Notez que ce terme, comme celui de mauvaises herbes, peut s'appliquer indifféremment à des plantes envahissantes indigènes et exogènes (Pyšek *et al.* 2004).

Clarification de l'échelle d'expansion

L'échelle locale ou régionale à laquelle doit être considérée la dynamique d'expansion n'est pas toujours explicite dans les définitions de plantes invasives, et le terme a été utilisé aux deux échelles. Pour Davis & Thompson (2000), il y a justement deux types d'espèces invasives, celles à dispersion locale, courte, dans les environnements voisins, et celles à dispersion à longue-distance. Stace & Crawley (2015) définissent les plantes invasives comme des taxons « naturalisés qui atteignent une proportion substantielle de la biomasse de la communauté végétale envahie », se plaçant explicitement à l'échelle locale de la communauté végétale. Enfin, la définition de Richardson *et al.* (2000) et Pyšek *et al.* (2004) ne précise pas explicitement d'échelle mais se réfère implicitement à une double expansion locale et régionale.

Comme le relève Colautti & MacIsaac (2004), les processus écologiques sont en partie différents à l'échelle locale et régionale et les traits permettant d'être abondant à ces deux échelles ne sont pas nécessairement les mêmes (Fried *et al.* 2021). La capacité d'un taxon exogène à former des populations localement abondantes traduit le passage des barrières environnementales liées aux conditions abiotiques et biotiques locales (Colautti & MacIsaac 2004; Blackburn *et al.* 2011) avec, à cette échelle (i.e. communauté, écosystème), une importance certainement plus élevée de traits qui permettent de surmonter les barrières biotiques, en particulier la compétition avec les espèces résidentes (Catford *et al.* 2009). La capacité à se répandre régionalement traduit le passage des barrières de dispersion, avec bien souvent une association aux vecteurs de dispersion humains comme lors de l'introduction initiale (Colautti & MacIsaac 2004); cela dénote aussi une plus large niche écologique permettant de coloniser des sites distants avec des conditions abiotiques (e.g., climat, sol) parfois très différentes du site initial d'introduction (Blackburn *et al.* 2011).

L'invasion a lieu quand une espèce est capable de rompre à la fois les barrières de dispersion (pour se propager à l'échelle régionale) et de rompre les barrières environnementales locales (pour devenir dominante dans chaque site où elle s'est propagée) (Fig. 6).

Abondance locale du taxon. L'abondance locale atteinte par un taxon naturalisé est un critère important pour évaluer les risques puisque les impacts sont généralement densité-dépendants (Branquart *et al.* 2016) que ce soit en termes

d'impacts agronomiques (Fried *et al.* 2017) ou en termes d'impacts écologiques (Hejda *et al.* 2009 ; Fried *et al.* 2014). Le critère distinctif retenu dans la méthode de hiérarchisation de l'OEPP (Organisation européenne et méditerranéenne pour la Protection des Plantes), pour distinguer des espèces à risque d'impacts pour l'environnement, est la capacité de former « des populations importantes, denses et persistantes » au sein d'« habitats ayant une valeur pour la conservation de la nature » (Branquart *et al.* 2016). De même, les espèces qui « forment des monocultures importantes et denses » sont celles qui obtiennent le plus grand score de risque dans la méthode de Weber & Gut (2004). Dans celle développée par Lavergne (comm. pers.), le niveau d'envahissement le plus élevé correspond au cas d'une espèce « très envahissante, dominante ou co-dominante à la fois dans les milieux anthropisés, semi-naturels et naturels intacts ou perturbés (perturbations naturelles : chablis et autres trouées, coulées volcaniques, glissements de terrain), avec de fortes densités. Elle occupe des surfaces relativement importantes (plusieurs hectares) et forme de très nombreuses populations (plusieurs localités). » Un seuil de recouvrement supérieur à 50 % de l'aire minimale de la communauté envahie est retenu par Cottaz (2020) pour distinguer les espèces invasives des espèces simplement naturalisées. Dans d'autres méthodes (Bardet 2015 ; Vuilleminot *et al.* 2016), le seuil de 25 % a été retenu. Si l'on se réfère à l'échelle d'abondance-dominance de Braun-Blanquet (1932), cela correspond à des espèces ayant un coefficient de 3 (25-50 % de la surface), 4 (50-75 % de la surface) ou 5 (75-100 % de la surface) dans un relevé phytosociologique, ce qui est cohérent avec l'idée d'une espèce dominante ou co-dominante dans la communauté végétale. Selon la théorie du *mass-ratio*, ce sont les espèces qui ont la plus forte biomasse qui déterminent le plus le fonctionnement de l'écosystème (Grime 1998 ; Garnier *et al.* 2004). On peut donc s'attendre à ce que ces espèces exogènes localement dominantes soient celles considérées comme « transformatrices » (*transformers* ; Richardson *et al.* 2000), qui modifient significativement le biotope colonisé. Pour ces dernières, Brunel & Tison (2005) ont proposé comme seuil l'existence d'au moins une population atteignant 80 % de couverture dans un biotope naturel. Être abondant localement ne suffit cependant pas pour être qualifié de plantes invasives. Les espèces citées plus haut (*Broussonetia papyrifera*, *Phyllostachys* spp., *Rhus typhina*, etc.), connues pour leur forte capacité de multiplication végétative par drageonnement, peuvent être qualifiées d'espèces localement envahissantes mais un écologue ne qualifiera jamais cette situation comme une invasion (Daehler 2001) puisqu'il manque la facette d'expansion régionale.

Fréquence régionale du taxon. La fréquence régionale permet de distinguer, parmi les espèces exogènes, celles restées (à un instant t) très localisées de celles largement répandues qui ont fait la preuve de leur capacité et dynamique d'expansion. Toussaint *et al.* (2007) ont proposé un seuil à 3,5 % d'occupation du territoire pour distin-

guer en deçà les espèces sténo-naturalisées (localisées) et au-delà, les espèces eury-naturalisées (répandues), terme étymologiquement préféré par les auteurs à celui d'amphi-naturalisées utilisé dans la littérature avec le même sens (Fig. 6). Ce seuil correspond aux espèces considérées au minimum comme assez rares (AR) et toutes les espèces ayant des niveaux d'occurrence plus fréquents (PC, AC, C, CC) selon l'échelle de rareté de Boulet (1998) utilisée dans certains atlas régionaux de la flore en France hexagonale. Plus récemment, Cottaz (2020) a introduit un coefficient de distribution qui distingue les taxons exogènes « plus ou moins rares » présents dans moins de 5 % des mailles de 5 × 5 km d'un territoire et les taxons « plus ou moins communs » présents dans plus de 5 % des mailles. Outre cet aspect chorologique, Toussaint *et al.* (2007) intègrent un aspect écologique : les espèces qui ont colonisé une grande partie des sites correspondant à leur habitat potentiel, même si celui-là est rare dans le territoire concerné, sont également considérées comme eury-naturalisées. De manière symétrique à l'échelle locale, une espèce qui n'aurait qu'une expansion régionale sans abondance locale élevée serait plutôt qualifiée de colonisatrice que d'invasive (Davis & Thompson 2000).

Le statut d'invasion : une notion dynamique. En distinguant les espèces naturalisées en fonction de leur abondance locale et de leur fréquence régionale, Colautti & MacIsaac (2004) ont proposé différents scénarios dynamiques pour les espèces naturalisées (Fig. 6). Certaines restent rares à l'échelle locale et régionale (étape III de leur modèle, Fig. 6). On peut citer de nombreux taxons sténo-naturalisés et rares en France hexagonale : *Akebia quinata* Decne., *Centaurea pullata* L., *Orbea variegata* (L.) Haw., etc. Parmi celles présentant une expansion, on peut distinguer :

- des espèces restant localement rares mais devenant répandues à l'échelle régionale : étape IVa (*Juncus tenuis* Willd. subsp. *tenuis*, *Lepidium virginicum* L., etc.) ;
- des espèces devenant localement abondantes mais restant peu répandues (i.e. régionalement rares) : étape IVb (*Pistia stratiotes*) ;
- des espèces devenant à la fois localement abondantes et répandues sur le territoire (dans les habitats favorables) : étape V (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, *Carpobrotus edulis* (L.) N.E.Br.). Une phase de latence – *lag phase* (Elton 1958) – est souvent observée entre le passage de l'étape III à l'étape V. Autrement dit, une espèce introduite peut rester en faible nombre et/ou dans seulement quelques localités pendant plusieurs années ou décennies, avant toute augmentation notable de son abondance et/ou de son occurrence. À titre d'exemple, *Onopordum tauricum* Willd. a été introduit au Port Juvénal au milieu du XIX^e siècle (Godron 1854). Il est longtemps resté discret (étape III) et ce n'est qu'au cours des années 2010 qu'il s'est notablement étendu le long des axes routiers tout autour de Montpellier.

Dans le modèle de Colautti & MacIsaac (2004), la notion d'invasive est retenue pour désigner les espèces qui se situent dans les étapes IVa, IVb et V, autrement dit, des espèces

devenant abondantes à l'échelle locale (transformatrices) ou régionale (colonisatrices). Il nous semble plus pertinent de ne considérer comme espèces invasives, que les seules espèces ayant à la fois une abondance locale et une fréquence régionale élevées (étape V), ce qui est cohérent avec le stade E du continuum introduction-naturalisation-invasion de Blackburn *et al.* (2011). La notion d'espèce invasive émergente* (Tableau 6) s'applique généralement aux espèces rares à l'échelle régionale (sténo-naturalisées) mais déjà localement abondantes, et qui commencent à manifester une dynamique d'expansion régionale (passage de l'étape IVb à l'étape V, Fig. 6). Aux deux échelles, locale et régionale, le point qui nous semble important à souligner est l'aspect dynamique du processus d'invasion. Pour les espèces qui n'ont pas encore colonisé l'ensemble des sites, il semble assez facile de mesurer cette dynamique de colonisation spatio-temporelle. Il est important de noter que les espèces qui sont déjà présentes partout [étape V de Colautti & MacIsaac (2004) ou E de Blackburn *et al.* (2011)] et qui n'ont, par conséquent, plus de dynamique d'expansion (perceptible) restent qualifiées d'invasives si leur élimination locale conduit à une recolonisation (cas par exemple des jussies (*Ludwigia grandiflora* (Michx.) Greuter & Burdet et *Ludwigia peploides* (Kunth) P.H.) dans de nombreuses régions). En revanche, les espèces anciennement invasives qui n'ont plus de dynamique, voire sont en régression (e.g., *Elodea canadensis* Michx.), peuvent être qualifiées de post-invasives* (Pyšek *et al.* 2002, 2012).

En conclusion, les définitions données dans la littérature pour espèce invasive ou espèce exotique envahissante montrent chacune quelques variations mais elles s'accordent sur l'essentiel et sont utilisées pour qualifier des espèces ayant une forte dynamique d'expansion (locale et régionale) dans les territoires où elles ont été introduites par les humains. Pour simplifier, nous proposons de synonymiser les deux termes « plantes invasives » et « plantes exotiques envahissantes » et de ne pas y associer explicitement la notion d'impacts. Les impacts concernent un sous-ensemble des plantes invasives, par exemple les plantes exotiques envahissantes au sens du règlement de l'Union européenne ou les espèces que l'on qualifie de transformatrices (Tableau 6).

APPLICATIONS À L'INVENTAIRE DES ARCHÉOPHYTES ET NÉOPHYTES DE FRANCE

LIMITES TAXINOMIQUES

Quels sont les taxons concernés par l'inventaire ?

Les taxons qui sont strictement cultivés et qui ne se sont jamais échappés de leur lieu de culture ou qui n'ont jamais été directement introduits dans l'environnement ne sont pas pris en compte dans l'inventaire des archéophytes et des néophytes de France. L'inventaire concerne uniquement les trachéophytes exogènes (Tableau 1) et spontanés (Tableau 4), présents ou historiquement présents en France hexagonale. Les cultigènes, par exemple le colza (*Brassica napus* L.) ou le tournesol (*Helianthus annuus* L.) et de nombreuses espèces des genres *Cotoneaster*, *Pyracantha*, etc., sont inclus dans

l'inventaire dès lors qu'ils s'échappent ou sont introduits hors de leur lieu de culture.

Concernant le cas particulier des néotaxons, nous avons vu plus haut qu'ils pouvaient être considérés comme indigènes ou exogènes selon le lieu de leur formation. Comme d'autres auteurs considèrent ces taxons comme exogènes, dès lors qu'un parent est exogène pour les néotaxons hybridogènes ou, plus généralement, dès lors que leur existence n'aurait pas pu se faire sans les humains (néotaxon schizogène), nous les incluons dans l'inventaire en mentionnant leur statut particulier (Tableau 7). Ceci afin que le catalogue français soit plus facilement comparable aux catalogues d'autres pays européens.

Niveau taxinomique renseigné

Les statuts peuvent être attribués à tous les rangs taxinomiques (espèce, sous-espèce, variété, cultivar, hybride). L'espèce est cependant le rang principalement considéré dans l'inventaire. Quand cela se justifie, un rang taxinomique inférieur peut être utilisé. Ainsi la sous-espèce *Lapsana communis* L. subsp. *communis* est considérée comme indigène en France hexagonale tandis que *Lapsana communis* subsp. *intermedia* (M.Bieb.) Hayek, originaire de l'est du Bassin méditerranéen, est considérée comme exogène et naturalisée. La sous-espèce *Amaranthus blitum* L. subsp. *blitum* est considérée comme archéophyte tandis que *Amaranthus blitum* subsp. *emarginatus* (Salzm. ex Uline & W.L.Bray) Carretero, Muñoz Garm. & Pedrol est néophyte. Pour les cultigènes, si on se place à l'échelle des espèces (option retenue dans la plupart des cas), le blé tendre (*Triticum aestivum* L.) et l'orge (*Hordeum vulgare* L.) seront considérés comme archéophytes. En revanche, si on fait référence à un cultivar récent de blé ou d'orge, ils seront considérés comme néophytes. Le référentiel taxonomique utilisé correspond à la version la plus récente de TaxRef (Gargominy *et al.* 2022).

ÉCHELLES SPATIALE ET TEMPORELLE

Les statuts des plantes peuvent être attribués à tout territoire considéré (pays, région, département, domaine biogéographique, aire protégée, etc.). Ils peuvent être appliqués à différentes échelles (locale ou continentale) et différents types de découpages (naturel ou administratif). Dans le cadre de l'inventaire des archéophytes et néophytes de France, le territoire considéré est la France hexagonale (Corse comprise). Ce travail considère donc uniquement les trachéophytes qualifiées d'exogènes partout en France hexagonale. Les taxons qualifiés d'exogènes seulement dans certaines parties du territoire, donc localement/régionalement indigènes, ne sont pas pris en compte.

Comme pour l'échelle spatiale, les statuts des plantes peuvent être attribués à toute date considérée (2020, 2000, 1800, 1500, etc.). Des espèces introduites peuvent passer du statut d'espèces occasionnelles à celui d'espèces naturalisées au cours du temps. Inversement, des espèces considérées comme parfaitement naturalisées peuvent redevenir occasionnelles voire s'éteindre (Blackburn *et al.* 2011 ; Pyšek *et al.* 2012). Dans ce dernier cas, qui concerne des espèces comme *Cephalaria syriaca* (L.) Schrad. ex Roem. & Schult., *Euphorbia aleppica*

TABLEAU 7. — Extrait du futur catalogue des archéophytes et néophytes de France. Abréviations : *, taxons pouvant être considérés comme indigènes car ils se sont formés en France; **1st**, date de première observation à l'état spontané (pour les archéophytes, la période correspondante est donnée; **néolit.**, introduite au Néolithique); **Ab**, abondance locale (niveau d'abondance maximale observée dans un relevé phytosociologique selon l'échelle de Braun-Blanquet : **5**, recouvrement de plus de 75 % de la surface; **4**, recouvrement de 50 à 75 % de la surface; **3**, recouvrement de 25 à 50 % de la surface; **2**, recouvrement de 5 à 25 % de la surface; **1**, recouvrement inférieur à 5 % de la surface; +, individus rares, recouvrement inférieur à 5 % de la surface); **Evol.**, statut évolutif (**cult.**, cultigène; **n. hyb.**, néotaxon hybridogène; **n. schiz.**, néotaxon schizogène; **sauv.**, taxon sauvage); **Fam.**, famille botanique (**ast**, Asteraceae; **bal**, Balsaminaceae; **bor**, Boraginaceae; **bra**, Brassicaceae; **cary**, Caryophyllaceae; **eup**, Euphorbiaceae; **fab**, Fabaceae; **nyc**, Nyctaginaceae; **ona**, Onagraceae; **pap**, Papaveraceae; **pla**, Plantaginaceae; **poa**, Poaceae; **pol**, Polygonaceae; **sap**, Sapindaceae); **Fr**, fréquence régionale (†, disparu; **AC**, présent dans 51-67 %; **AR**, 34-50 %; **C**, 68-84 %; **CC**, 5-100 % des départements; **R**, 17-33 %; **RR**, 1-16 %); **Habitats**, principaux habitats du taxon en utilisant le niveau 2 de la classification EUNIS des habitats; **ImpEc**, impact économique (incl. agricole et sanitaire); **ImpEn**, impacts environnementaux (**X**, un impact est documenté); **Inv**, étape atteinte dans le processus introduction-naturalisation-invasion (**cas**, occasionnelle; **inv.**, invasive; **nat.**, naturalisée; **van**, espèce éteinte, anciennement naturalisée); **last**, date de dernière observation pour les occasionnelles ou pour les naturalisées éteintes; **Ori.**, origine biogéographique (**Afr**, Afrique; **Am**, Amérique; **As**, Asie; **E**, Europe; **N**, nord; **Te**, tempéré; **S**, sud); **Path**, voie d'introduction (**agric**, introduite volontairement comme plante agricole cultivée en grand; **grain**, introduite accidentellement avec des semences d'espèces cultivées; **hort**, introduite volontairement comme plante ornementale); **Res.**, temps de résidence (**arc.**, archéophyte; **neo.**, néophyte); **T.b.**, type biologique (**geo.**, géophyte; **hem.**, hémicryptophyte; **lia.**, liane; **phan.**, phanérophyte; **n. phan.**, nanophanérophyte; **ther.**, thérophyte); **Taxon**, nom latin suivant TaxRef v.16 (Gargominy *et al.* 2022).

Taxon	Fam.	Evol.	Ori.	T.b.	Path	Res.	Inv	1st	Last	Fr	Ab	Habitats	ImpEc	ImpEn
<i>Acer negundo</i> L.	sap	sauv.	N–Am	phan.	hort	neo.	inv.	1785	–	C	5	G1	–	x
<i>Agrostemma githago</i> L.	cary	n. schiz.	As–Te, E	ther.	grain	arc.	nat.	neolit.	–	C	3	I1	–	–
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	ast	sauv.	N–Am	ther.	grain	neo.	inv.	1863	–	C	5	C3, I1, E5	x	–
<i>Amorpha fruticosa</i> L.	fab	sauv.	N–Am	n. phan.	hort	neo.	inv.	1724	–	AR	5	B1, C3, E5	–	x
<i>Arundo donax</i> L.	poa	sauv.	As–Te	geo.	–	arc.	inv.	<1500	–	R	5	C3, E5	–	x
<i>Baccharis halimifolia</i> L.	ast	sauv.	N–Am	n. phan.	hort	neo.	inv.	1903	–	R	5	B3, E3	x	x
<i>Bougainvillea spectabilis</i> Willd.	nyc	sauv.	S–Am	lia.	hort	neo.	cas	2003	2021	RR	1	E5	–	–
<i>Camelina sativa</i> (L.) Crantz subsp. <i>sativa</i>	bra	n. schiz.	As–Te, E	ther.	grain	arc.	nat.	neolit.	–	RR	1	I1	–	–
<i>Crepis juvenalis</i> (Delile) F.W.Schultz	ast	sauv.	N–Afr	ther.	grain	neo.	cas	1828	1853	RR	1	E5	–	–
<i>Cyanus segetum</i> Hill	ast	n. schiz.	As–Te, E	ther.	grain	arc.	nat.	neolit.	–	CC	3	I1	–	–
<i>Euphorbia aleppica</i> L.	eup	sauv.	N–Afr, As–Te, E	ther.	grain	neo.	van	1878	1957	†	?	I1, E5	–	–
<i>Impatiens glandulifera</i> Royle	bal	sauv.	As–Te	ther.	hort	neo.	inv.	1884	–	C	4	C3, G1	–	x
<i>Linaria chalepensis</i> (L.) Mill.	pla	sauv.	N–Afr, As–Te, E	ther.	grain	arc.	van	<1500	1931	†	?	I1	–	–
<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) P.H.Raven	ona	sauv.	Am	hem.	hort	neo.	inv.	1890	–	AR	5	C1, C2	x	x
<i>Oenothera issleri</i> Rostánski *	ona	n. hyb.	E	hem.	–	–	–	1901	–	RR	1	E5	–	–
<i>Papaver rhoeas</i> L.	pap	sauv.	As–Te, E	ther.	grain	arc.	nat.	neolit.	–	CC	4	I1	–	–
<i>Phacelia tanacetifolia</i> Benth.	bor	cult.	N–Am	ther.	agric	neo.	cas	1895	2023	CC	+	I1	–	–
<i>Ptilostemon gnaphaloides</i> (Cirillo) Soják subsp. <i>gnaphaloides</i>	ast	sauv.	E	hem.	hort	neo.	nat.	1938	–	RR	3	F6	–	–
<i>Reynoutria japonica</i> Houtt.	pol	sauv.	As–Te	geo.	hort	neo.	inv.	1880	–	CC	5	C3, G1, E5	x	x
<i>Reynoutria × bohemica</i> Chrtek & Chrtkova *	pol	n. hyb.	E	geo.	–	–	–	1892	–	R	5	C3, G1, E5	x	x
<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.	poa	sauv.	Am	hem.	grain	neo.	inv.	1800	–	AC	5	E5, C3	–	–
<i>Triticum aestivum</i> L.	poa	cult.	As–Te	ther.	agric	arc.	cas	neolit.	2023	C	+	I1	–	–
<i>Wigandia urens</i> (Ruiz & Pav.) Kunth	bor	sauv.	Am	n. phan.	hort	neo.	nat.	1949	–	RR	2	E5	–	–

L., *Haplophyllum linifolium* (L.) G.Don, *Linum nodiflorum* L., il est utile de préciser la mention « éteint, anciennement naturalisé » pour les distinguer des occasionnelles historiques, également disparues mais qui n'ont pas atteint la même étape du processus introduction-naturalisation-invasion (Pyšek *et al.* 2012). La date considérée sera celle de la date de publication de l'inventaire avec des mises à jour des statuts lors de la publication de chaque nouvelle version.

ASPECTS POPULATIONNELS ET RÈGLES DE DÉCISION POUR UN STATUT À L'ÉCHELLE NATIONALE

Fondamentalement, un statut ne s'applique pas à une espèce mais à une population ou à un ensemble de populations d'une région géographique délimitée à un instant t. En effet, les différentes populations d'une même espèce peuvent avoir des statuts différents dans l'espace et dans le temps. Prenons l'exemple d'*Ambrosia artemisiifolia*:

- ses populations nord-américaines sont considérées comme indigènes ;
- ses populations françaises qui ont été introduites dans les années 1860 étaient considérées comme exogènes et occasionnelles (première observation en 1863) ;
- ses populations françaises contemporaines en région Auvergne-Rhône-Alpes sont considérées comme exogènes et naturalisées ;
- ses populations contemporaines en région Normandie sont considérées comme exogènes et occasionnelles (front de colonisation).

Un inventaire national à l'échelle de la France hexagonale ne peut raisonnablement pas détailler cette complexité. Il est donc utile de fixer des règles pour déterminer le statut en fonction des échelles considérées. Autrement dit, à côté de différents statuts régionaux possibles pour une espèce donnée (par exemple *A. artemisiifolia*), un statut national unique doit aussi être déterminé.

À l'échelle de l'espèce ou de la sous-espèce, le statut retenu dans l'inventaire est le statut le plus avancé atteint sur le continuum introduction-naturalisation-invasion par au moins une population contemporaine :

- la majorité des individus de *Cenchrus orientalis* (Pers.) Morrone en France sont cultivés, mais il existe quelques populations occasionnelles en cours de naturalisation. Le statut de cette espèce sera donc « occasionnel » en attendant éventuellement de passer au statut « naturalisé », si les populations échappées des massifs se maintiennent de manière autonome ;

- *Pistia stratiotes* se comporte dans la plupart de ses stations françaises comme un taxon occasionnel. Cependant, des populations se maintiennent de manière autonome dans le contre-canal du Rhône depuis plus de 10 ans. *P. stratiotes* doit donc être considéré comme naturalisé à l'échelle de la France.

Pour le statut de résidence (archéophyte *versus* néophyte), il faut considérer le statut de résidence de la plus ancienne population ascendante directe des populations actuelles. Ainsi, *Agrostemma githago* est un archéophyte à l'échelle des Grands Causses, du Luberon, de la Cerdagne, et des autres zones d'agriculture extensive où les populations de cette espèce se sont maintenues de façon continue depuis le début de l'agriculture (environ 6000 ans av. J.-C. en France). Sur d'autres territoires où elle a disparu au cours du XX^e siècle, sa présence actuelle peut résulter d'une introduction récente et le cas échéant, du fait de cette discontinuité, ces populations doivent alors être considérées comme néophytes. Cependant, à l'échelle de la France hexagonale, les plus anciennes populations initiales ascendantes des populations présentes étant archéophytes, le statut d'*Agrostemma githago* reste archéophyte à cette échelle spatiale. À l'échelle locale, il est souvent délicat de statuer entre le statut archéophyte (introduit depuis longtemps et se maintenant) et néophyte (introduit anciennement puis disparu et réapparu récemment). *Silene muscipula*, très abondant dans les moissons au XIX^e siècle et considéré comme disparu au cours du XX^e, a été retrouvé dans une moisson à Saint-Mathieu-de-Trévières (Hérault). S'agit-il d'une introduction récente comme impureté avec

des semences d'origine étrangère (d'un pays où *S. muscipula* serait présent), ou d'une station s'étant maintenue au fil des temps sans témoignage (relevés de terrain, herbiers) attestant sa présence ? Dans ce type de situations, la pratique est de considérer par défaut l'espèce comme archéophyte.

Le Tableau 7 permet de visualiser un premier extrait du catalogue des archéophytes et des néophytes de France hexagonale et la façon dont les termes et les concepts développés dans cet article sont mobilisés dans ce cadre.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Ce travail permet de préciser certaines définitions (exogènes, indigènes), d'en clarifier d'autres (néo-indigènes) et d'introduire des concepts encore peu utilisés (néotaxons). La terminologie proposée dans cet article a vocation à être utilisée dans les travaux effectués à l'échelle de la France hexagonale, en premier lieu dans le futur catalogue des espèces exogènes (archéophytes et néophytes) de France, dans un souci d'harmonisation entre les statuts actuellement utilisés à l'échelle régionale et ceux utilisés dans le cadre d'inventaires d'autres pays européens. L'Annexe 1 permet en ce sens de retrouver rapidement les principales définitions historiques et celles que nous proposons de retenir à la place. Au-delà de cette utilité technique, nous espérons que ce travail stimulera aussi les réflexions et contribuera aux échanges entre différents acteurs étudiant les plantes exogènes avec des approches différentes.

Remerciements

Nous tenons à remercier Serge Muller et Valéry Malécot pour leurs relectures attentives du manuscrit qui ont permis de clarifier plusieurs notions. Les auteurs tiennent aussi à remercier Pierre Lieutaghi (1939-2023) ainsi que Yorick Ferrez, Sébastien Filoche et Julie Vangendt, du réseau des Conservatoires botaniques nationaux pour leurs remarques sur une version précédente du document ainsi que l'ensemble du Groupement de Recherche sur les « Archéophytes et Néophytes de France » (GdR ANF). Nous remercions également l'INEE-CNRS pour le financement du GdR ANF entre 2016 et 2019, ce qui a permis de réunir des compétences diverses pour produire cet article.

RÉFÉRENCES

- ABBOTT R., ALBACH D., ANSELL S., ARNTZEN J. W., BAIRD S. J. E., BIERNE N., BOUGHMAN J., BRELSFORD A., BUERKLE C. A., BUGGS R., BUTLIN R. K., DIECKMANN U., EROUKHMANOFF F., GRILL A., CAHAN S. H., HERMANSEN J. S., HEWITT G., HUDSON A. G., JIGGINS C., JONES J., KELLER B., MARCZEWSKI T., MALLETT J., MARTINEZ-RODRIGUEZ P., MÖST M., MULLEN S., NICHOLS R., NOLTE A. W., PARISOD C., PEENNIG K., RICE A. M., RITCHIE M. G., SEIFERT B., SMADJA C. M., STELKENS R., SZYMURA J. M., VÄINÖLÄ R., WOLF J. B. W. & ZINNER D. 2013. — Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology* 26 (2): 229-246. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x>

- ARDITTI J. & GHANI A. K. A. 2000. — Tansley Review No. 110. Numerical and physical properties of orchid seeds and their biological implications. *New Phytologist* 145 (3): 367-421. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00587.x>
- ARIANOUTSOU M., BAZOS I., DELIPETROU P. & KOKKORIS Y. 2010. — The alien flora of Greece: taxonomy, life traits and habitat preferences. *Biological Invasions* 12 (10): 3525-3549. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9749-0>
- BAILEY L. H. 1923. — Various cultigens, and transfers in nomenclature. *Gentes Herbarum* 1: 113-136.
- BARDET O. 2015. — *Stratégie de lutte contre les espèces végétales envahissantes en Bourgogne. Méthodologie et schéma d'action*. Conservatoire Botanique national du Bassin parisien, Paris, 37 p.
- BARNEY J. N., TEKIELA D. R., BARRIOS GARCIA M. N., DIMARCO R. D., HUFBAUER R. A., LEIPZIG SCOTT P., NUNEZ M. A., PAUCHARD A., PYSEK P. & VITKOVA M. 2015. — Global Invader Impact Network (GIIN): toward standardized evaluation of the ecological impacts of invasive plants. *Ecology and Evolution* 5 (14): 2878-2889. <https://doi.org/10.1002/ece3.1551>
- BARRETT S. 1983. — Crop mimicry in weeds. *Economic Botany* 37 (3): 255-282. <https://doi.org/10.1007/bf02858881>
- BLACKBURN T. M., PYSEK P., BACHER S., CARLTON J. T., DUNCAN R. P., JAROŠÍK V., WILSON J. R. U. & RICHARDSON D. M. 2011. — A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 26 (7): 333-339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- BOULLET V. 1998. — *Adaptation des catégories et des critères de menaces de l'U.I.C.N. (1994) concernant les plantes vasculaires à l'échelle régionale*. Centre Régional de Phytosociologie/ Conservatoire Botanique national de Bailleul, Bailleul, 21 p.
- BRANQUART E. & FRIED G. 2016. — *Espèces envahissantes d'ici et d'ailleurs : synthèse sur les espèces envahissantes et présentation de 32 espèces*. Éditions du Gerfaud, Paris, 192 p.
- BRANQUART E., BRUNDU G., BUHOLZER S., CHAPMAN D., EHRET P., FRIED G., STARFINGER U., VAN VALKENBURG J. & TANNER R. 2016. — A prioritization process for invasive alien plant species incorporating the requirements of EU Regulation no. 1143/2014. *EPPPO Bulletin* 46 (3): 603-617. <https://doi.org/doi:10.1111/epp.12336>
- BRAUN-BLANQUET J. 1932. — *Plant Sociology. The Study of Plant Communities*. McGraw-Hill Book Company, New York, 472 p.
- BRICKELL C. D., ALEXANDER C., CUBEY J. J., DAVID J. C., HOFFMAN M. H. A., LESLIE A. C., MALÉCOT V. & XIAOBAI J. 2016. — International code of nomenclature for cultivated plants [9th ed.]. *Scripta Horticulturae* 18: 1-190.
- BROCK J. R., DÓNMEZ A. A., BEILSTEIN M. A. & OLSEN K. M. 2018. — Phylogenetics of *Camelina* Crantz. (Brassicaceae) and insights on the origin of gold-of-pleasure (*Camelina sativa*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 127: 834-842. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.06.031>
- BRUN C. 2007. — *Archéophytes et néophytes : pour une nouvelle détermination des marqueurs polliniques de l'anthropisation : le cas des milieux cultivés et rudéraux de Franche-Comté*. Université de Franche-Comté, Besançon, 421 p.
- BRUN C. 2009. — Biodiversity changes in highly anthropogenic environments (cultivated and ruderal) since the Neolithic in eastern France. *The Holocene* 19 (6): 861-871. <https://doi.org/10.1177/0959683609336559>
- BRUNEL S. & TISON J.-M. 2005. — A method of selection and hierarchisation of the invasive and potentially invasive plants in continental Mediterranean France, in BRUNEL S. (éd.), *Invasive Plants in the Mediterranean Type Regions of the World*. Council of Europe, Mèze: 29-63.
- CAMBECÈDES J., LARGIER G. & LOMBARD A. 2012. — *Plan nationale d'actions en faveur de plantes messicoles*. Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées, Fédération des Conservatoires botaniques nationaux, Ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie, Paris, 242 p.
- CANDOLLE A. DE 1855. — *Géographie botanique raisonnée, ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle*. Tome 2. Masson, Paris, 642 p.
- CATFORD J. A., JANSSON R. & NILSSON C. 2009. — Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* 15 (1): 22-40. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00521.x>
- CELESTI-GRAPPO L., ALESSANDRINI A., ARRIGONI P. V., BANFI E., BERNARDO L., BOVIO M., BRUNDU G., CAGIOTTI M. R., CAMARDA I., CARLI E., CONTI F., FASCETTI S., GALASSO G., GUBELLINI L., LA VALVA V., LUCCHESI F., MARCHIORI S., MAZZOLA P., PECCENINI S., POLDINI L., PRETTO F., PROSSER F., SINISCALCO C., VILLANI M. C., VIEGI L., WILHALM T. & BLASI C. 2009. — Inventory of the non-native flora of Italy. *Plant Biosystems* 143 (2): 386-430. <https://doi.org/10.1080/11263500902722824>
- CHAUVEL B., DARMENCY H., MUNIER-JOLAIN N. & RODRIGUEZ A. 2018. — *Gestion durable de la flore adventice des cultures*. Quae, Paris, 354 p.
- COLAUTTI R. I. & MACISAAC H. J. 2004. — A neutral terminology to define "invasive" species. *Diversity and Distributions* 10 (2): 135-141. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00061.x>
- COLLECTIF 2022. — *Dictionnaire de français*. Larousse, Paris, 2112 p.
- COTTAZ C. 2020. — *Actualisation de la liste des espèces végétales exotiques envahissantes de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA) – Avril 2020*. Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles, Hyères, 23 p.
- COULOT P. & RABAUTE P. 2017. — *Antirrhinum litigiosum* Pau (Plantaginaceae), espèce nouvelle pour la flore de France. *Le Monde des Plantes* 516: 37-40.
- COURCHAMP F., HULME P. & PYSEK P. 2020. — Uncertainty in native range definitions and invasion biology: response to Pereyra 2019. *Conservation Biology* 34 (4): 1041-1043. <https://doi.org/10.1111/cobi.13528>
- DAEHLER C. C. 2001. — Two ways to be an invader, but one is more suitable for ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 82 (1): 101-102.
- DAVIS M. A. & THOMPSON K. 2000. — Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America* 81 (3): 226-230.
- DECOCQ G. 2019. — Site conditions and recipient plant communities as indicators of the origin of a cryptogenic species. *Leucocjum vernum* L. in North France as a case study. *Ecological Indicators* 96 (1): 591-599. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.045>
- DECOCQ G., BORDIER D., WATTEZ J.-R. & RACINET P. 2004. — A practical approach to assess the native status of a rare plant species: the controve of *Buxus sempervirens* L. in northern France revisited. *Plant Ecology* 173 (1): 139-151. <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000026337.85794.fb>
- ELTON C. S. 1958. — *The ecology of invasions by animals and plants*. University of Chicago Press, Chicago, 221 p.
- ESSL F., RABITSCH W. & BREUSS O. 2002. — *Neobiota in Österreich*. Umweltbundesamt Wien, 432 p.
- ESSL F., BACHER S., GENOVESI P., HULME P. E., JESCHKE J. M., KATSANEVAKIS S., KOWARIK I., KÜHN I., PYSEK P., RABITSCH W., SCHINDLER S., VAN KLEUNEN M., VILA M., WILSON J. R. U. & RICHARDSON D. M. 2018. — Which taxa are alien? Criteria, applications, and uncertainties. *BioScience* 68 (7): 496-509. <https://doi.org/10.1093/biosci/biy057>
- ESSL F., DULLINGER S., GENOVESI P., HULME P. E., JESCHKE J. M., KATSANEVAKIS S., KÜHN I., LENZNER B., PAUCHARD A. & PYSEK P. 2019. — A conceptual framework for range-expanding

- species that track human-induced environmental change. *BioScience* 69 (11): 908-919. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz101>
- FALK-PETERSEN J., BØHN T. & SANDLUND O. T. 2006. — On the numerous concepts in invasion biology. *Biological Invasions* 8 (6): 1409-1424. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-0710-6>
- FRIED G. 2012. — *Guide des plantes invasives*. Belin, Paris, 272 p.
- FRIED G., LAITUNG B., PIERRE C., CHAGUÉ N. & PANETTA F. D. 2014. — Impact of invasive plants in Mediterranean habitats: disentangling the effects of characteristics of invaders and recipient communities. *Biological Invasions* 16 (8): 1639-1658. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0597-6>
- FRIED G., CHAUVEL B., REYNAUD P. & SACHE I. 2017. — Decreases in crop production by non-native weeds, pests, and pathogens, in VILÀ M. & HULME P. E. (éds), *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services*. Springer International Publishing, Cham: 83-101. https://doi.org/10.1007/978-3-319-45121-3_6
- FRIED G., ARMENGOT L., STORKEY J., BOURGEOIS B., GABA S., VIOLLE C. & MUNOZ F. 2021. — Do ecological specialization and functional traits explain the abundance–frequency relationship? Arable weeds as a case study. *Journal of Biogeography* 48 (1): 37-50. <https://doi.org/10.1111/jbi.13980>
- FRY C. 2009. — *The Plant Hunters: the Adventures of the World's Greatest Botanical Explorers*. Andre Deutsch Ltd, London, 160 p.
- FUCHS R. 2008. — Semi-natural ancient forest in an urban agglomeration area and its neophyte dynamics, in RABITSCH W., ESSL F. & KLINGENSTEIN F. (éds), *Biological Invasions – from Ecology to Conservation*. *NEOBIOTA* 7: 238-249.
- GALASSO G., CONTI F., PERUZZI L., ARDENGHI N., BANFI E., CELESTI-GRAPPO L., ALBANO A., ALESSANDRINI A., BACCHETTA G. & BALLELLI S. 2018. — An updated checklist of the vascular flora alien to Italy. *Plant Biosystems* 152 (3): 556-592. <https://doi.org/10.1080/11263504.2018.1441197>
- GARGOMINY O., TERCERIE S., REGNIER C., RAMAGE T., DUPONT P., DASZKIEWICZ P. & PONCET L. 2022. — *TAXREF v16, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en oeuvre et diffusion*. PatriNat (OFB-CNRS-MNHN), Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 47 p.
- GARNIER E., CORTEZ J., BILLES G., NAVAS M.-L., ROUMET C., DEBUSSCHE M., LAURENT G., BLANCHARD A., AUBRY D., BELLMANN A., NEILL C. & TOUSSAINT J.-P. 2004. — Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85 (9): 2630-2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- GESLIN J., MAGNANON S. & LACROIX P. 2011. — *La question de l'indigénat des plantes de Basse-Normandie, Bretagne et Pays de la Loire. Définitions et critères à prendre en compte pour l'attribution d'un « statut d'indigénat »*. Conservatoire botanique national de Brest, Brest, 19 p.
- GIRERD B. 2004. — Plantes envahissantes et non « plantes invasives ». *Le Monde des Plantes* 484: 14.
- GODRON D. A. 1854. — *Florula juvenalis: ou, Énumération des plantes étrangères qui croissent naturellement au Port Juvénal, près de Montpellier, précédée de considérations sur les migrations des végétaux*. Grimblot et veuve Raybois, Nancy, 110 p.
- GREUTER W., BURDET H. M. & LONG G. 1984. — *Med-checklist. Secretariat Med-Checklist, Botanischer Garten & Botanisches Museum Berlin-Dahlem*. <https://ww2.bgbm.org/mcl/home.asp>, dernière consultation le 23 janvier 2023.
- GRIME J. P. 1998. — Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86 (6): 902-910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>
- GUREVITCH J., SCHEINER S. M. & FOX G. A. 2002. — *The ecology of plants*. Sinauer Associates, Sunderland, 518 p.
- HEJDA M., PYŠEK P. & JAROŠÍK V. 2009. — Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology* 97 (3): 393-403. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01480.x>
- HOLUB J. & JIRÁSEK V. 1967. — Zur Vereinheitlichung der terminologie in der phytogeographie. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 2 (1): 69-113. <https://doi.org/10.1007/BF02851755>
- HULME P. E. 2009. — *Handbook of Alien Species in Europe*. Springer, Dordrecht, 399 p.
- IUCN 1999. — IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss due to biological invasion. *Species* 31 (32): 28-42.
- JAUZEIN P. 1997. — La notion de messicole: tentative de définition et de classification. *Le Monde des Plantes* 458: 19-23.
- JAUZEIN P. 2001. — Biodiversité des champs cultivés: l'enrichissement floristique. *Les Dossiers de l'environnement de l'INRA* 21: 43-64.
- JAUZEIN P. & NAWROT O. 2011. — *Flore d'Île-de-France*. Quae, Toulouse, 970 p.
- KOWARIK I. 2003. — *Biologische Invasionen – Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa*. Ulmer, Stuttgart, 380 p.
- KÜHN I., DURKA W. & KLOTZ S. 2004. — BiolFlor – a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Diversity and Distributions* 10 (5-6): 363-365. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2004.00106.x>
- KUMSCHICK S., GAERTNER M., VILÀ M., ESSL F., JESCHKE J. M., PYŠEK P., RICCIARDI A., BACHER S., BLACKBURN T. M., DICK J. T. A., EVANS T., HULME P. E., KÜHN I., MRUGALA A., PERGL J., RABITSCH W., RICHARDSON D. M., SENDEK A. & WINTER M. 2014. — Ecological impacts of alien species: quantification, scope, caveats, and recommendations. *BioScience* 65 (1): 55-63. <https://doi.org/10.1093/biosci/biu193>
- LAWALRÉE A. 1969. — À propos de *Sisymbrium supinum* L. (Cruciferae): les oiseaux ont-ils introduit des plantes de Fennoscandie en Europe médiane et méridionale? *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique / Bulletin van de Nationale Plantentuin van België* 39 (1): 1-16.
- LEROYER C., MARGUERIE D. & ZECH-MATTERNE V. 2018. — 40 ans d'archéobotanique en France (1977-2017). *ArcheoSciences* 42 (1): 113-134. <https://doi.org/10.4000/archeosciences.5502>
- LEVINE J. M. & D'ANTONIO C. M. 2003. — Forecasting biological invasions with increasing international trade. *Conservation Biology* 17 (1): 322-326. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.02038.x>
- MACDONALD G. 2003. — *Biogeography: Introduction to Space, Time, and Life*. John Wiley & Sons, New York, 528 p.
- MAGNANON S., GESLIN J., LACROIX P. & ZAMBETTAKIS C. 2008. — Examen du statut d'indigénat et du caractère invasif des plantes vasculaires de Basse-Normandie, Bretagne et Pays de la Loire. Proposition d'une première liste d'espèces invasives et potentiellement invasives pour ces régions. *E.R.I.C.A. Bulletin du conservatoire national de Brest* 21: 73-104.
- MAHAUT L., CHEPTOU P.-O., FRIED G., MUNOZ F., STORKEY J., VASSEUR F., VIOLLE C. & BRETAGNOLLE F. 2020. — Weeds: against the rules? *Trends in Plant Science* 25 (11): 1107-1116. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.05.013>
- MC ELROY J. S. 2014. — Vavilovian mimicry: Nikolai Vavilov and his little-known impact on weed science. *Weed Science* 62 (2): 207-216. <https://doi.org/10.1614/ws-d-13-00122.1>
- MOLINIER R. 1980. — *Catalogue des plantes vasculaires des Bouches-du-Rhône*. Imprimerie municipale, Marseille, 376 p.
- MULLER S. 2004. — *Plantes invasives en France*. Muséum national d'Histoire naturelle (coll. Patrimoines naturels), Paris, 168 p.
- MULLER S. 2005. — À propos de plantes invasives et de plantes envahissantes. *Le Monde des Plantes* 486: 15.
- PARKER I. M., SIMBERLOFF D., LONSDALE W. M., GOODELL K., WONHAM M., KAREIVA P. M., WILLIAMSON M. H., VON HOLLE B., MOYLE P. B., BYERS B. E. & GOLDWASSER L. 1999. — Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1 (1): 3-19. <https://doi.org/10.1023/a:1010034312781>
- PRESTON C. D., PEARMAN D. & DINES T. D. 2002. — *New atlas of the British & Irish flora*. Oxford University Press, Oxford, 922 p.

- PYŠEK P., SÁDLO J. & MANDÁK B. 2002. — Catalogue of alien plants of the Czech Republic. *Preslia* 74 (2): 97-186.
- 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* 53 (1): 131-143. <https://doi.org/10.2307/4135498>
- PYŠEK P., DANIHELKA J., SÁDLO J., CHRTEK JR J., CHYTRÝ M., JAROŠÍK V., KAPLAN Z., KRAHULEC F., MORAVCOVÁ L. & PERGL J. 2012. — Catalogue of alien plants of the Czech Republic: checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns. *Preslia* 84 (2): 155-255.
- RAULINGS E., MORRIS K., THOMPSON R. & NALLY R. M. 2011. — Do birds of a feather disperse plants together? *Freshwater Biology* 56 (7): 1390-1402. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02576.x>
- RENAULT D., MANFRINI E., LEROY B., DIAGNE C., BALLESTEROS-MEJIA L., ANGULO E. & COURCHAMP F. 2021. — Biological invasions in France: alarming costs and even more alarming knowledge gaps. *NeoBiota* 67: 191-224. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.59134>
- RENNEN W. & MARTENS P. 2003. — The Globalisation Timeline. *Integrated Assessment* 4 (3): 137-144. <https://doi.org/10.1076/iaij.4.3.137.23768>
- RICHARDSON D. M., PYSEK P., REJMANEK M., BARBOUR M. G., PANETTA F. D. & WEST C. J. 2000. — Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6 (2): 65-112. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>
- RIKLI M. 1903. — Die Anthropochoren und der Formenkreis des *Nasturtium palustre* (Leyss.) DC. *Berichte der Zürcherischen Botanischen Gesellschaft* 13: 71-82. <https://doi.org/10.5169/seals-13224>
- SCHOLZ H. 2007. — Questions about indigenous plants and anecophytes. *Taxon* 56 (4): 1255-1260. <https://doi.org/10.2307/25065917>
- SCHOLZ H. 2008. — Die Gattung *Bromus* (Poaceae) in Mitteleuropa Synopse und tabellarischer Bestimmungsschlüssel. *Kochia* 3: 1-18.
- SCHROEDER F.-G. 1968. — Zur klassifizierung der Anthropochoren. *Vegetatio* 16 (5-6): 225-238.
- SEEBENS H., BLACKBURN T. M., DYER E. E., GENOVESI P., HULME P. E., JESCHKE J. M., PADY S., PYŠEK P., WINTER M. & ARIANOUTSOU M. 2017. — No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature communications* 8: 14435. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- SPENCER R. D. & CROSS R. G. 2007. — The International Code of Botanical Nomenclature (ICBN), the International Code of Nomenclature for Cultivated Plants (ICNCP), and the cultigen. *Taxon* 56 (3): 938-940. <https://doi.org/10.2307/25065875>
- STACE C. A. & CRAWLEY M. J. 2015. — *Alien plants*. Harper-Collins UK, London, 626 p.
- STOUT A. B. 1940 — The nomenclature of cultivated plants. *American Journal of Botany* 27 (5): 339-347.
- TASSIN J. 2014. — *La grande invasion: qui a peur des espèces invasives?* Odile Jacob, Paris, 216 p.
- TELEWSKI F. W. & ZEEVAART J. A. D. 2002. — The 120-yr period for Dr. Beal's seed viability experiment. *American Journal of Botany* 89 (8): 1285-1288. <https://doi.org/10.3732/ajb.89.8.1285>
- THELLUNG A. 1905. — Einteilung der Ruderal- und Adventivflora in genetische Gruppen, in NAEGELI O. & THELLUNG A. (éds), Die Flora des Kantons Zürich, 1. Teil. Die Ruderalund Adventivflora des Kantons Zürich. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich* 50: 232-236.
- THELLUNG A. 1912. — *La flore adventive de Montpellier*. Imprimerie E. Le Maout, Cherbourg, 680 p.
- THELLUNG A. 1925. — Kulturpflanzen-Eigenschaften bei Unkräutern. *Festschrift Schröter, Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich* 3: 745-762.
- THÉVENOT J. 2013. — *Synthèse et réflexions sur des définitions relatives aux invasions biologiques. Préambule aux actions de la stratégie nationale sur les EEE ayant un impact négatif sur la biodiversité*. Service du Patrimoine naturel, Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 31 p.
- TISON J.-M. & DE FOUCAULT B. 2014. — Flora Gallica. *Flore de France*. Biotope, Mèze, 1196 p.
- TISON J.-M., JAUZEIN P. & MICHAUD H. 2014. — *Flore de la France méditerranéenne continentale*. Naturalia publications, Turriers, 2080 p.
- TOUSSAINT B., LAMBINON J., DUPONT F., VERLOOVE F., PETIT D., HENDOUX F., MERCIER D., HOUSSET P., TRUANT F. & DECOCQ G. 2007. — Réflexions et définitions relatives aux statuts d'indigénat ou d'introduction des plantes; application à la flore du nord-ouest de la France. *Acta Botanica Gallica* 154 (4): 511-522. <https://doi.org/10.1080/12538078.2007.10516077>
- TUTIN T. G., HEYWOOD V. H., BURGESS N. A., MOORE D. M., VALENTINE D. H., WALTERS S. M. & WEBB D. A. 1964-1980. — *Flora Europaea*, vols. 1-5. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 2392 p.
- UICN FRANCE, FCBN, AFB & MNHN 2018. — *La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Flore vasculaire de France métropolitaine*. UICN France, FCBN, AFB, MNHN Paris, 32 p.
- VALÉRY L., FRITZ H., LEFEUVRE J.-C. & SIMBERLOFF D. 2008. — In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions* 10 (8): 1345-1351. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9209-7>
- VAN DER VEKEN S., REGISTER J., VERHEYEN K., HERMY M. & NATHAN R. 2007. — Over the (range) edge: a 45-year transplant experiment with the perennial forest herb *Hyacinthoides non-scripta*. *Journal of Ecology* 95 (2): 343-351. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01208.x>
- VERLOOVE F. 2006. — Catalogue of neophytes in Belgium (1800-2005). *Scripta Botanica Belgica* 39: 3-89.
- VIGUEIRA C. C., OLSEN K. M. & CAICEDO A. L. 2013. — The red queen in the corn: agricultural weeds as models of rapid adaptive evolution. *Heredity* 110 (4): 303-311. <https://doi.org/10.1038/hdy.2012.104>
- VIVIAN-SMITH G. & STILES E. W. 1994. — Dispersal of salt marsh seeds on the feet and feathers of waterfowl. *Wetlands* 14 (4): 316-319. <https://doi.org/10.1007/BF03160638>
- VUILLEMENOT M. (COORD.), FERREZ Y., ANDRE M., GILLET F., HENDOUX F., MOULY A., THIERY F., TISON J.-M., VADAM J.-C., 2016. — *Liste hiérarchisée des espèces végétales exotiques envahissantes et potentiellement envahissantes en Franche-Comté et préconisations d'actions, 2016*. Conservatoire botanique national de Franche-Comté – Observatoire régional des Invertébrés, Besançon, 56 p.
- WATERS C. N., ZALASIEWICZ J., SUMMERHAYES C., BARNOSKY A. D., POIRIER C., GAŁUSZKA A., CEARRETA A., EDGEWORTH M., ELLIS E. C. & ELLIS M. 2016. — The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene. *Science* 351 (6269): aad2622. <https://doi.org/10.1126/science.aad2622>
- WATSON H. C. 1847. — *Cybele Britannica: or British Plants and their Geographical Relations*. Longman & Company, London, 486 p.
- WEBER E. & GUT D. 2004. — Assessing the risk of potentially invasive plant species in central Europe. *Journal for Nature Conservation* 12 (3): 171-179. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2004.04.002>
- WEBSTER L. 1992. — Origin and distribution of adventive alien flowering plants in Hawaii, in STONE C. P., SMITH C. W. & TUNISON J. T. (éds), *Alien plant invasions in native ecosystems of Hawaii*. University of Hawaii Press, Honolulu: 99-154.
- YE C.-Y., TANG W., WU D., JIA L., QIU J., CHEN M., MAO L., LIN F., XU H. & YU X. 2019. — Genomic evidence of human

selection on Vavilovian mimicry. *Nature Ecology & Evolution* 3 (10): 1474-1482. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0976-1>
ZALASIEWICZ J., WATERS C. N., WILLIAMS M., BARNOSKY A. D.,
CEARRETA A., CRUTZEN P., ELLIS E., ELLIS M. A., FAIR-
CHILD I. J. & GRINEVALD J. 2015. — When did the Anthro-

pocene begin? A mid-twentieth century boundary level is stratigraphically optimal. *Quaternary International* 383: 196-203. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.11.045>
ZOHARY M. 1962. — *Plant Life of Palestine, Israel and Jordan*. Ronald, New York, 262 p.

*Soumis le 23 janvier 2023;
accepté le 27 septembre 2023;
publié le 6 mars 2024.*

ANNEXE

ANNEXE 1. — Comparaison de la terminologie utilisée traditionnellement en France et en Europe avec la terminologie proposée ici. Les colonnes du milieu indiquent les critères utilisés pour chaque définition. En **gras** les termes principaux retenus pour les statuts de l'inventaire des archéophytes et néophytes de France. En *italique* le critère important qui distingue le terme d'autres termes proches.

Terme de la littérature utilisé pour qualifier une espèce	Critères						Définition succincte avec la terminologie utilisée ici
	Indigénat	Voies introduction	Date introduction/ apparition	Autonomie	Habitat	Dynamique d'abondance	
Accidentelle	x	x	–	x	–	–	Occasionnelle introduite <i>accidentellement</i>
Adventice	x	x	–	x	–	–	Occasionnelle introduite <i>accidentellement</i>
Agriophyte	x	–	x	x	x	–	Néophyte, naturalisée ou invasive , présente dans des <i>habitats semi-naturels ou naturels</i>
Anécophyte	–	–	–	–	x	–	Indigène ou exogène qui n'existe que (et qui s'est formée) dans des <i>habitats anthropiques</i>
Apophyte	x	–	–	–	x	–	Indigène colonisant les <i>habitats anthropiques</i>
Archéonaturalisée	x	–	x	x	–	–	Archéophyte naturalisée
Archéophyte	x	–	x	–	–	–	Exogène introduite <i>avant 1500</i>
Chénophyte (= xénophyte)	x	x	–	–	–	–	Exogène introduite <i>accidentellement</i>
Cultivée	–	–	–	x	–	–	Indigène ou exogène qui pousse avec l'aide des humains
Éciophyte	x	–	–	–	x	–	Indigène colonisant les <i>habitats anthropiques</i>
Émergente (invasive émergente)	x	–	–	x	–	x	Sténo-naturalisée localement abondante et qui commence à s'étendre à l'échelle régionale
Épéchophyte/époécophyte	x	–	x	x	x	–	Néophyte, naturalisée ou invasive , uniquement dans des <i>habitats anthropiques</i>
Éphémérophyte	x	–	x	x	x	–	Néophyte occasionnelle présente uniquement dans des <i>habitats anthropiques</i>
Ergasiophyte	x	x	–	x	–	–	Exogène uniquement cultivée
Ergasiophygophyte	x	x	–	x	–	–	Occasionnelle introduite <i>volontairement</i>
Ergasiolipophyte	x	x	–	x	–	x	Exogène introduite <i>volontairement</i> , naturalisée ou invasive
Eury-naturalisée	x	–	–	x	–	x	Naturalisée à large distribution géographique (fréquente à l'échelle régionale)
Hémérophyte	x	x	–	–	–	–	Exogène introduite <i>volontairement</i>
Hémiagriophyte	x	–	x	x	x	–	Néophyte, naturalisée ou invasive , présente dans des <i>habitats semi-naturels</i>
Holoagriophyte	x	–	x	x	x	–	Néophyte, naturalisée ou invasive , présente dans des <i>habitats naturels</i>
Industriophyte	x	–	x	–	–	–	Néophyte introduite <i>après le début de l'industrialisation ~ 1840</i>

ANNEXE 1. – Suite.

Terme de la littérature utilisé pour qualifier une espèce	Critères						Définition succincte avec la terminologie utilisée ici
	Indigénat	Voies introduction	Date introduction/ apparition	Autonomie	Habitat	Dynamique d'abondance	
Invasive	x	–	–	x	–	x	Exogène naturalisée à expansion rapide et abondance locale et régionale élevée
Naturalisée	x	–	–	x	–	–	Exogène qui se reproduit durablement et forme des populations stables
Néo-indigène	x	–	x	–	–	–	Indigène arrivée par dispersion naturelle durant les 50 dernières années
Néoindigénophyte	x	–	x	x	x	x	Néophyte, naturalisée ou invasive , présente dans des <i>habitats semi-naturels</i> ou <i>naturels</i>
Néophyte	x	–	x	–	–	–	Exogène introduite <i>après 1500</i>
Néotaxon	–	–	–	–	–	–	Indigène ou exogène sélectionnée involontairement par les activités humaines, soit du fait de l'introduction d'un ou deux parents d'un nouvel hybride (néotaxon hybridogène), soit par des pressions de sélection dans un milieu anthropique (néotaxon schizogène = anécophytes)
Obsidionale	x	x	–	–	–	–	Exogène introduite lors d'une guerre
Occasionnelle	x	–	–	x	–	–	Exogène qui ne se reproduit pas durablement et ne se maintient pas où elle a été introduite
Spontanée	–	–	–	x	–	–	Indigène ou exogène qui pousse <i>sans l'aide des humains</i>
Sténo-naturalisée	x	–	–	x	–	x	Naturalisée à distribution géographique localisée (rare à l'échelle régionale)
Subspontanée	x	x	–	x	–	–	Occasionnelle à partir d'une plante cultivée introduite <i>volontairement</i>
Xénophyte	x	x	–	–	–	–	Exogène introduite <i>accidentellement</i>