

Jacques TASSIN¹
Jean-Michel SARRAILH²
Jean-Noël RIVIÈRE²

¹ Cirad
TA C-37/D, Upr 37
34398 Montpellier Cedex 5
France

² Cirad
Umr 53
7, chemin de l'Irat
Ligne Paradis
97410 Saint-Pierre
France

Essences forestières et invasions : des systèmes de prédiction toujours plus fiables

Le contrôle des invasions biologiques

représente une composante majeure du développement durable dans un contexte de redistribution du vivant lié à la mondialisation des échanges. En particulier, prédire quelles espèces forestières sont susceptibles de devenir invasives après leur introduction constitue aujourd'hui un enjeu véritable. Or, les méthodes qualitatives de prédiction des invasions de plantes, en particulier de plantes ligneuses (arbres et arbustes), ont bénéficié d'avancées très significatives ces dernières années.



Photo 1.

De nombreux sites d'une biodiversité remarquable sont actuellement mis à mal par des invasions d'espèces forestières. Les sites les plus isolés ne sont pas épargnés : départ d'invasion de *Robinia pseudoacacia* sur les flancs du Rano Kao (île de Pâques). Photo J. Tassin.

RÉSUMÉ

INVASIONS D'ESSENCES FORESTIÈRES : DES SYSTÈMES DE PRÉDICTION TOUJOURS PLUS FIABLES

Les invasions biologiques constituent l'une des sources principales d'érosion de la biodiversité. Or, une partie des essences ligneuses régulièrement introduites pour la foresterie tropicale sont potentiellement invasives. Des systèmes de prédiction fondés sur des méthodes qualitatives permettent actuellement d'identifier de telles espèces avant même qu'elles ne soient introduites ou qu'elles ne deviennent invasives. L'article fait le point sur l'évolution des méthodes qui ont concouru à l'élaboration de tels systèmes, depuis les travaux de Baker jusqu'aux systèmes intégrés conçus en Australie, récemment réajustés avec succès à d'autres régions du monde. Les méthodes fondées sur l'analyse exclusive des traits biologiques ont rapidement cédé le pas à des systèmes plus élaborés qui prennent également en compte des éléments déterminants relevant de la zone d'accueil de l'espèce. Le fait qu'une espèce forestière ait déjà été invasive en un autre lieu constitue un facteur généralement déterminant pour évaluer son potentiel invasif en tout autre lieu. Néanmoins, des études récentes montrent que la pression d'introduction d'une espèce forestière (nombre de sites plantés, surface totale plantée) constitue également un critère majeur de prédiction de ce potentiel invasif. Un exemple fourni par l'île de la Réunion montre comment de tels critères doivent être réexaminés dans leur ensemble, dans le contexte géographique qui leur est propre. Enfin, l'accent est mis sur certains paramètres qui, conventionnellement, conduisent, dans le domaine de la foresterie tropicale, à sélectionner des espèces à croissance rapide et résistant bien aux perturbations, de ce fait *a priori* prédisposées à devenir invasives.

Mots-clés : espèce invasive, introduction, foresterie tropicale, analyse de risques, perturbation, île de la Réunion.

ABSTRACT

INVASIVE FOREST SPECIES: DEVELOPING INCREASINGLY RELIABLE PREDICTION SYSTEMS

Biological invasions are among the main sources of biodiversity loss, and some of the woody species that are regularly introduced into tropical forests are potentially invasive. Prediction systems based on qualitative methods are now helping to identify such species even before they are introduced or become invasive. This article reviews advances in the methods that have contributed to the development of these systems, from the work carried out by Baker up to the integrated systems designed in Australia and successfully adapted to other regions of the world in recent years. Methods exclusively based on analyses of biological characteristics were soon superseded by more elaborate systems that include determining factors of the host area. The fact that a given forest species has already proved to be invasive in one place is generally a determining factor in assessing its invasive potential in other areas. Nevertheless, recent studies show that pressures arising from the introduction of forest species (number of sites planted, total area planted) are also important criteria for predicting potential invasiveness. One example from the island of la Reunion shows how these criteria need to be re-examined in their entirety within their specific geographical context. Finally, attention is drawn to certain parameters which, in the tropical forestry sector, are conducive to the selection of species that are fast-growing and resistant to disturbance, and therefore inherently likely to become invasive.

Keywords: invasive species, introduction, tropical forestry, risk analysis, disturbance, island of la Reunion.

RESUMEN

INVASIONES DE ESPECIES FORESTALES: UNOS SISTEMAS DE PREDICCIÓN CADA VEZ MÁS FIABLES

Las invasiones biológicas constituyen una de las principales fuentes de degradación de la biodiversidad. Una parte de las especies leñosas regularmente introducidas por la dasonomía tropical son potencialmente invasoras. Algunos sistemas de predicción, basados en métodos cualitativos, ya permiten identificar tales especies, incluso antes de que se introduzcan o que se vuelvan invasoras. El artículo analiza la evolución de los métodos que han servido para la elaboración de estos sistemas, desde los trabajos de Baker hasta los sistemas integrados concebidos en Australia, recientemente adaptados con éxito a otras regiones del mundo. Los métodos basados únicamente en el análisis de las características biológicas cedieron rápidamente el paso a sistemas más elaborados que también toman en cuenta elementos determinantes que dependen de la zona de acogida de la especie. El hecho de que una especie forestal ya haya sido invasora en un sitio constituye un factor generalmente determinante para evaluar su potencial invasor en cualquier otro lugar. Sin embargo, algunos estudios recientes ponen de manifiesto que la presión de introducción de una especie forestal (número de sitios plantados, área total plantada) constituye también un criterio principal de predicción de este potencial invasor. Un ejemplo proporcionado por la isla de la Reunión muestra cómo estos criterios deben reexaminarse en su conjunto, dentro de su propio contexto geográfico. Por último, se insiste en algunos parámetros que, en el ámbito de la dasonomía tropical, llevan a seleccionar especies de crecimiento rápido y que resistan bien a las perturbaciones y que, por esta razón, muestran *a priori* una predisposición para volverse invasoras.

Palabras clave: especie invasora, introducción, dasonomía tropical, análisis de riesgos, perturbación, isla de la Reunión.

Introduction

L'objet de cette note de synthèse est d'établir un bilan de ces méthodes et d'en dégager les principales perspectives. On considère ici comme invasive toute espèce qui, à la suite de son introduction, prolifère, s'étend et persiste au détriment des écosystèmes et des espèces indigènes (MACK *et al.*, 2000).

L'introduction de plusieurs centaines d'essences forestières au cours de la seconde moitié du XX^e siècle au sein de la zone intertropicale a déclenché d'intenses controverses. Celles-ci ont trait à l'ensemble des conséquences environnementales de ces introductions et à l'analyse de la balance entre les biens et les services attendus d'un côté, les nuisances écologiques de l'autre (RICHARDSON, 1998). L'impact des plantations d'espèces forestières non indigènes sur la conservation de la biodiversité et sur la gestion des ressources en eau en constitue un élément essentiel (ARMSTRONG, HENSBERGEN, 1996 ; DYE, 1996). Ce point devient crucial lorsque certaines de ces espèces « échappent » à la sylviculture et deviennent invasives (photo 1). Leurs effets sur le fonctionnement des écosystèmes engendrent, alors, des conflits d'intérêts majeurs entre sylviculteurs et gestionnaires des milieux naturels (BINGGELI, HAMILTON, 1993 ; HUGHES, 1994). De telles mésententes ont été largement soulignées à propos de l'introduction généralisée, au cours des années 1980, de légumineuses ligneuses utilisées en agroforesterie (GELDENHUYS, 1986 ; HUGHES, STYLES, 1989 ; BINGGELI, 1996 ; RICHARDSON, 1998). Pour autant, ces conflits d'intérêt s'étendent à d'autres familles botaniques, et l'inventaire des genres recouvrant des essences forestières potentiellement invasives est indicatif de l'ampleur du problème et des



Photo 2.

Le genre *Pinus* est l'un des premiers à avoir fait l'objet de méthodes de prédiction d'espèces d'invasives. L'espèce *P. caribaea* est très invasive et se présente en peuplements denses à proximité de la réserve botanique des chutes de la Madeleine, en Nouvelle-Calédonie.
Photo J. Tassin.

polémiques qu'il soulève (HUGHES, 1994). Cette liste inclut notamment les genres suivants : *Acacia*, *Acer*, *Albizia*, *Cedrela*, *Eucalyptus*, *Grevillea*, *Leucaena*, *Maesopsis*, *Melaleuca*, *Pinus*, *Prosopis*, *Robinia*, *Sesbania*, *Swietenia* et *Toona*.

Il est aujourd'hui établi que les invasions d'espèces ligneuses sont les plus dommageables à l'égard du fonctionnement des écosystèmes et du maintien de la biodiversité. Cela est notamment dû à l'importance de leur biomasse, leur compétitivité vis-à-vis d'autres types biologiques, et leur capacité à transformer les milieux (BINGGELI, 1996 ; CRONK, FULLER, 1997 ; REJMÁNEK *et al.*, 2005). La réalité des faits d'invasion découlant de l'introduction d'essences forestières dans la zone intertropicale place aujourd'hui comme un enjeu majeur l'évaluation *ex ante* (prédiction) du potentiel d'invasion des espèces forestières appelées à être introduites (REICHARD, HAMILTON, 1997 ;

DAEHLER *et al.*, 2004 ; REJMÁNEK *et al.*, 2005 ; THUILLER *et al.*, 2005). Dans la mesure où il est le plus souvent impossible d'éradiquer une espèce invasive déjà implantée dans son milieu d'accueil, il est en effet judicieux d'intervenir le plus en amont possible. Une simple mise en quarantaine des essences forestières destinée à appréhender leur « invasivité », c'est-à-dire leur capacité à devenir invasive, est au demeurant inenvisageable puisque, chez les espèces ligneuses, plusieurs décennies peuvent séparer l'introduction du début de l'invasion (KOWARIK, 1995 ; CRONK, FULLER, 1997 ; REICHARD, HAMILTON, 1997).

Les méthodes de prédiction du potentiel d'invasion d'une espèce végétale appelée à être introduite au sein d'un environnement donné se sont considérablement affinées au cours des dernières années, pour devenir de plus en plus fiables.

**Photo 3.**

Casuarina equisetifolia bloque les successions de végétation sur les coulées de lave de l'île de la Réunion, où cette espèce est devenue très invasive. Elle est également invasive en Afrique du Sud, aux Bahamas, en Floride, à Hawaii et sur l'île de Juan de Nova (îles Eparses).

Photo J.-M. Sarrailh.

Limites des méthodes exclusivement fondées sur les traits biologiques

La caractérisation des traits biologiques présumés propres aux espèces invasives constitue le socle des systèmes de prédiction des invasions biologiques. La réalisation d'un « portrait robot » de telles plantes avait été entreprise dès les années 1960 (BAKER, 1965). Le modèle idéal apparaissait, alors, comme une espèce pérenne dotée d'une bonne plasticité édaphique, capable de germer dans une large gamme de situations, de croissance rapide, de floraison précoce, auto-compatible, produisant d'abon-

dantes semences aisément dispersées, dotée de procédés de multiplication végétative, et se révélant être une bonne compétitrice (BAKER, 1965). Sous ce portrait aux contours assez flous, se retrouvaient, en fait, essentiellement les mauvaises herbes rattachées à l'agriculture et aux zones rurales. De fait inopérant dans la plupart des autres situations, ce premier système de prédiction a été largement critiqué par la suite (WILLIAMSON, FITTER, 1996).

L'idée était néanmoins lancée, et la prise en compte des traits biologiques dans le domaine de la prédiction de l'invasion des essences forestières a connu ses premières heures de gloire avec les travaux de REJMÁNEK et RICHARDSON (1996). En effet, ces auteurs ont montré que, en Afrique du Sud, au sein du genre *Pinus* (photo 2), trois para-

mètres seulement (masse moyenne des semences, durée minimale de la phase juvénile, et délai entre deux productions abondantes de fruits) permettaient de distinguer les espèces invasives des autres espèces (REJMÁNEK, RICHARDSON, 1996). Cependant, il leur a fallu admettre que, en se positionnant au sein d'un même taxon, ils contournaient un certain nombre de difficultés. En outre, MORTENSON et CLARK (2006), s'intéressant au devenir des espèces de gymnospermes introduites en Amérique du Nord, ont constaté qu'aucune d'entre elles n'y était devenue invasive. Ils ont ainsi confirmé que le modèle prédictif de REJMÁNEK et RICHARDSON rattaché au genre *Pinus* n'était aucunement généralisable à d'autres zones géographiques (MORTENSON, MACK, 2006).

Au cours de la dernière décennie, l'enrichissement des bases de données relatives aux espèces invasives a favorisé la mise au point de nouvelles procédures de criblage visant à maintenir hors des frontières les plantes présentant un potentiel d'invasion. Certains traits biologiques sont apparus déterminants. La tolérance à l'ombre et la capacité à être dispersé par les oiseaux constituent, par exemple, deux traits essentiels des essences forestières invasives en milieu naturel (KOIKE, 2001 ; REJMÁNEK, 1996). De même, les essences à croissance rapide et produisant de nombreuses semences apparaissent particulièrement aptes à devenir invasives (REICHARD, HAMILTON, 1997). On observe ici que la rapidité de croissance constitue précisément l'un des critères majeurs de présélection des espèces en foresterie tropicale (HUGHES, 1994).

En utilisant un jeu de douze traits biologiques, étendu à deux critères de distribution géographique, une équipe de chercheurs américains a testé le pouvoir prédictif de cet ensemble de paramètres sur un ensemble de 235 espèces ligneuses introduites en Amérique du Nord avant les années 1930 (REICHARD, HAMILTON, 1997). Une analyse discriminante a permis de positionner correctement 86 % de ces espèces. Cependant, les détracteurs de ce type d'approche notaient qu'on était loin des 100 % espérés (WILLIAMSON, FITTER, 1996). D'autres faisaient remarquer que certains paramètres relevant de la biologie de la reproduction pouvaient différer au sein d'une même espèce, selon qu'ils étaient observés dans son aire indigène ou dans un environnement prédisposant à son invasion (CRONK, FULLER, 1995). Pour ces raisons, le recours à un jeu exclusif de traits biologiques s'est révélé une impasse, et les comparaisons biologiques entre espèces invasives et non invasives se sont alors recentrées sur l'étude de pools d'espèces relevant d'un même type d'habitat (REJMÁNEK, 2000) ou d'un même taxon (SCHMITT, RIVIÈRE, 2002).

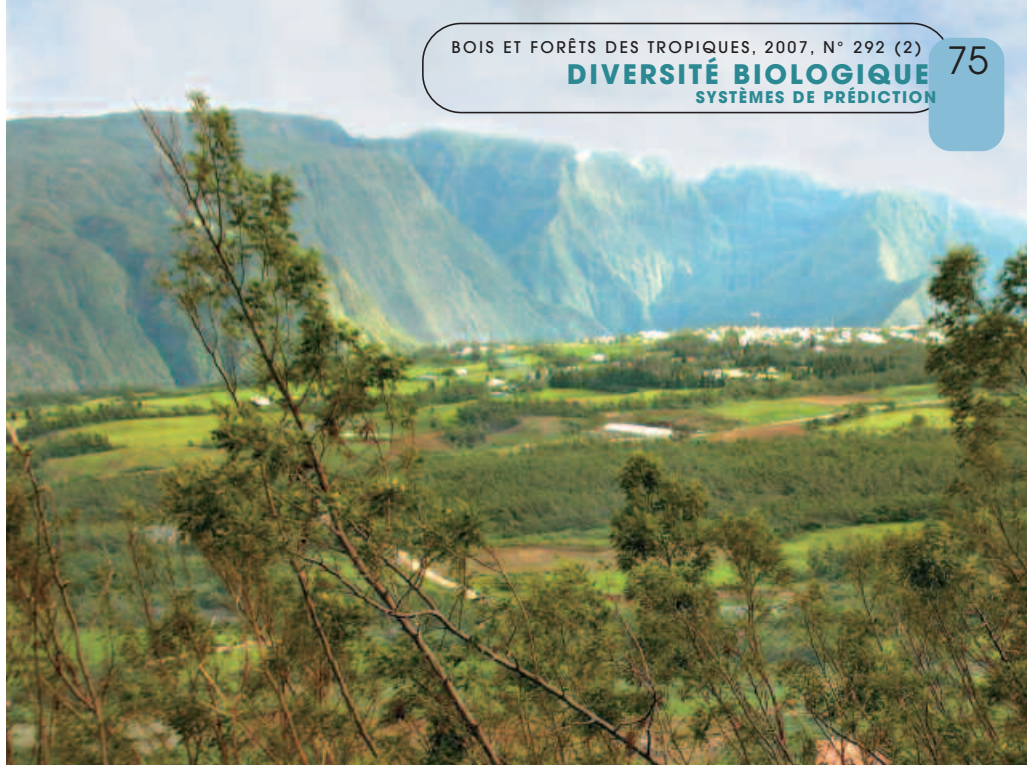


Photo 4.

Dans l'île de la Réunion, entre 800 et 1 500 m, *Acacia mearnsii* a colonisé l'ensemble des parcelles abandonnées après le déclin de la culture du géranium, soit une surface de plus de 5 000 ha (2 % de la surface de l'île). Cette espèce est également invasive en Afrique du Sud, à Hawaii, en Inde, en Nouvelle-Zélande et en Tanzanie.

Photo J.-M. Sarrailh.

Il apparaissait, en fait, que la véritable question était d'être en mesure de prédire quelles espèces étaient capables d'envahir un type de milieu donné (HIGGINS, RICHARDSON, 1998). Parallèlement, on a ainsi vu émerger le concept d'invasibilité, défini comme la susceptibilité intrinsèque d'un habitat ou d'un écosystème à être envahi (LONSDALE, 1999). C'est dans ce creuset que, dès la fin des années 1980, Noble se situait déjà dans la mesure où il considérait qu'une invasion résultait de la confrontation unique d'un ensemble de traits biologiques et de conditions d'environnement favorables à cette invasion (NOBLE, 1989). Des travaux successifs ont, de fait, montré qu'une invasion était « *context-dependent* », c'est-à-dire qu'elle s'inscrivait nécessairement dans la spécificité d'un contexte environnemental et historique donné (HIGGINS, RICHARDSON, 1998). Devant l'impossibilité d'explorer en détail l'ensemble de ces contextes, soumis de surcroît à des séries d'événements imprévisibles susceptibles de déclencher une invasion (feux, inondations...), cette voie guidée par le bon sens est, dans un premier temps, restée sans issue.

Vers des approches de plus en plus intégrées

Pour autant, l'approche « *context-dependent* » des invasions a fait son chemin avec le développement de systèmes complémentaires de prédiction fondés sur la confrontation de la zone climatique de l'aire d'origine de la plante considérée et les caractéristiques climatiques de sa future zone d'accueil. Le logiciel Climex (SUTHERST *et al.*, 1999), conçu à cette fin, intègre d'une part les connaissances sur la répartition des principales invasives dans le monde et, d'autre part, les données d'une base précisant, pour environ 2 500 sites, les moyennes mensuelles de paramètres climatiques majeurs (températures maximale et minimale, humidité relative, précipitations). Une telle approche, nécessairement incomplète puisqu'elle ne prend en compte que les paramètres climatiques de la zone d'accueil de l'espèce en question, permet néanmoins



Photo 5.

Les essences forestières à croissance rapide et qui résistent bien aux perturbations sont prédisposées à être invasives. *Acacia dealbata*, devenu invasif en Afrique du Sud, dans le bassin méditerranéen, au Canada, à Madagascar et en Nouvelle-Zélande, en est un bon exemple.
Photo J. Tassin.

de prédire la distribution potentielle de l'espèce introduite, à défaut d'attester son « invasivité ».

À la fin des années 1990, un vaste consensus a consisté à reconnaître qu'aucune des approches précédentes n'était en elle-même satisfaisante. Des démarches plus intégrées se sont donc imposées, mettant simultanément l'accent sur des traits biologiques particuliers (persistance, reproduction, dispersion) et sur les conditions climatiques ou d'environnement caractérisant les principaux écosystèmes de la zone d'accueil (REJMÁNEK, 2000). Aussi l'enjeu majeur consiste-t-il, désormais, à combiner au mieux ces paramètres de manière à bâtir un système d'évaluation qui se révèle efficace à l'égard du plus grand nombre possible d'espèces et de situations (DAEHLER *et al.*, 2004).

Des progrès notables ont été réalisés dans ce sens durant les années 2000. L'outil de prédiction actuellement le plus performant est le système Wra (*Weed risk assessment*) mis au point dans les années

1990 par le ministère de l'Agriculture, de la Pêche et de la Forêt, en Australie (PHELOUNG, 1995). Par la suite, ce système a été révisé pour être également utilisable en Nouvelle-Zélande, ce qui l'a rendu applicable en l'état à d'autres régions du monde (PHELOUNG *et al.*, 1999). Les 49 questions qu'il recouvre portent sur les exigences climatiques de la plante, ses traits biologiques indésirables, son type biologique, et ses stratégies de reproduction et de dispersion. Le système Wra attribue un score final à chaque espèce :

- un score élevé (> 6) caractérise une espèce dont l'importation doit être prohibée ;
- un score bas (< 1) correspond aux espèces non susceptibles de devenir invasives ;
- un score intermédiaire (1-6) sollicite des études complémentaires (PHELOUNG *et al.*, 1999).

Ce système de prédiction a été ajusté et testé rétrospectivement avec succès dans plusieurs îles du Pacifique (DAEHLER *et al.*, 2004), puis tout récemment en République

Tchèque (KFIIVÁNEK *et al.*, 2006). Cette procédure remaniée – rapide, objective et peu coûteuse – a permis d'écarter 85 % des espèces invasives majeures dans le premier cas (en suggérant des études complémentaires pour les autres espèces), et 100 % dans le second. Ce type d'outil reste actuellement le plus prometteur, sous réserve de nouveaux ajustements pour répondre aux spécificités de chaque territoire. En Australie, le Wra a lui-même évolué en divers systèmes spécifiques des grandes unités géographiques du pays. L'Usda en a également développé une variante (FOWLER, 2004).

Parmi les 49 points traités par le système Wra, cinq se rattachent au fait que l'espèce évaluée est ou non invasive dans un quelconque autre endroit du monde (PHELOUNG *et al.*, 1999). DAEHLER (2004), puis REJMÁNEK et leurs collaborateurs (2005) ont eux-mêmes souligné le poids prédictif de ce seul critère au sein du système Wra, déjà pressenti quelques années plus tôt par REICHARD et HAMILTON (1997). En revanche, il faut également considérer qu'une grande partie des espèces potentiellement invasives dans le monde reste à identifier, s'agissant d'introductions non encore réalisées ou d'origine récente (REJMÁNEK *et al.*, 2005). Or, les essences forestières longévives, dont le délai entre introduction et invasion est particulièrement long (KOWARIK, 1995), se situent, de fait, en bonne partie dans cette même fraction. Au demeurant, il est inquiétant d'observer que l'ancienneté de l'introduction puisse, au moins dans certains cas, se révéler comme un bon prédicteur des invasions d'essences forestières (KFIIVÁNEK, PYZEK, 2006). En raison du long délai séparant habituellement l'introduction de l'invasion d'une espèce ligneuse, les conséquences écologiques de la vague d'introductions qui a touché la zone intertropicale au cours de la seconde moitié du XX^e siècle ne sont encore aujourd'hui que partiellement exprimées.

Évolutions en cours et perspectives

Un courant très récent consiste à mieux intégrer dans ces approches la prise en compte des premières phases de l'invasion (PUTH, POST, 2005). Ce type de démarche reste encore essentiellement utilisé dans le monde animal, la « pression d'introduction » apparaissant aujourd'hui comme le meilleur prédicteur dans le domaine des invasions animales (JESCHKE, STRAYER, 2006). Elle traduit l'intensité avec laquelle l'introduction d'une espèce a été entreprise et peut donc s'exprimer sous différentes formes. Dans le domaine des essences forestières, elle peut être caractérisée par le nombre de plantations réalisées ou la surface totale de ces plantations (KFIVÁNEK, PYZEK, 2006). Les études dans ce sens restent à effectuer, sous réserve de documenter les introductions d'essences forestières faites par le passé dans divers pays (cf. l'encadré 1, sur le cas particulier de l'île de la Réunion). Le cas de Madagascar apparaît, à ce titre, tout à fait intéressant, dans la mesure où les introductions réalisées dans les arboretums malgaches ont fait l'objet de plusieurs synthèses très détaillées. Le nombre d'arboretums abritant chaque essence forestière pourrait alors être envisagé comme un indicateur de cette pression d'introduction (TASSIN, BELLEFONTAINE, *in prep.*). En République Tchèque, le nombre de plantations effectuées s'est également révélé être un bon critère de prédiction (KFIVÁNEK, PYZEK, 2006).

À l'exception de rares études (voir, par exemple, HIGGINS, RICHARDSON, 1998), les grandes absentes des modèles prédictifs restent les perturbations, dans leur fréquence et leur intensité, qu'elles soient ou non d'origine humaine, et dont on sait qu'elles agissent comme des facteurs prédisposants, voire déclenchants des invasions (HOBBS, HUMPHRIES, 1995). Or,

la connaissance de l'histoire d'un milieu donné reste indissociable de l'analyse de son invasibilité. C'est donc vers un meilleur couplage espèce-milieu qu'il s'agit de s'orienter afin de prédire le caractère invasif d'une espèce. Dans le même ordre d'idée mais de manière encore inexploitée, il apparaît que des taxons réputés hautement invasifs dans certains pays ne le sont jamais dans d'autres pays comparables (voir, par exemple, MORTENSON, MACK, 2006). Ces types de situations, connus mais encore très peu décrits ou expliqués, devraient s'avérer très informatifs à l'avenir.

Dans le cadre spécifique de la sylviculture en milieu tropical, les espèces pionnières, capables de réagir favorablement aux perturbations que représentent par exemple le travail du sol, l'apport d'intrants, ou l'exposition au feu ou à la dent du bétail, figurent aujourd'hui parmi les plus recherchées (HUGHES, 1994). Le biais que représente un tel critère de sélection, en même temps que la recherche d'essences à croissance rapide, contribue à accroître le risque d'invasion. Il faut également souligner qu'une des spécificités des essences forestières est qu'elles sont souvent localisées dans des espaces forestiers situés à proximité des milieux naturels, ce qui accroît d'autant les risques d'invasion dans ces mêmes milieux (FOXCROFT *et al.*, 2006). Les critères conventionnels de choix d'espèces et de sélection de sites de plantation utilisés en foresterie tropicale sont dorénavant appelés à être examinés sous l'éclairage complémentaire des risques d'invasion qu'ils recouvrent (photo 5).

Des améliorations sont attendues dans les prochaines années pour ajuster ces systèmes de prédiction aux différentes situations géographiques rencontrées, afin d'obtenir une fiabilité

proche de 100 %. Il faut observer qu'à défaut d'avoir été disponibles quelques décennies plus tôt, ces systèmes permettent déjà actuellement, en toute région du monde, d'identifier une proportion significative des espèces à risques parmi celles qui y ont déjà été introduites dans un passé assez récent. C'est là l'un des prochains champs d'application de tels systèmes, qui pourront déboucher sur l'abandon de l'utilisation d'espèces à haut risque, voire leur éradication à un stade où cela est encore possible (DAEHLER *et al.*, 2004).

Remerciements

Le manuscrit a bénéficié des commentaires de Sylvie Gourlet-Fleury et Vincent Blanfort ainsi que de discussions préalables avec E. Bruzese et R. J. Ader (Keith Turnbull Research Institute) : ils en sont ici vivement remerciés.

Encadré 1.**L'exemple de l'île de la Réunion.**

Les études des structures et dynamiques des forêts de l'île de la Réunion, incluant les espèces non indigènes invasives, tendent à montrer que l'invasion d'un milieu est étroitement liée aux traits de vie de l'espèce végétale introduite, aux paramètres climatiques de la zone concernée, au stade de la dynamique du milieu étudié, ainsi qu'au type et au degré des perturbations qui s'y manifestent.

À partir des traits de vie, on a pu mettre en évidence des groupes caractérisant différents stades de la succession de végétation (données non publiées). Ces traits de vie simples à appréhender permettent de classer les espèces indigènes mais également les espèces non indigènes présentes dans les forêts étudiées, et de les positionner au sein de la succession.

Par exemple, en milieu humide de basse altitude, sur les grandes ouvertures provoquées par les coulées de lave récentes, *Casuarina equisetifolia*, classé à partir des traits d'histoire de vie en pionnière à vie courte, colonise largement ces coulées mais n'est jamais dans les forêts limitrophes (photo 3). En milieu de moyenne altitude, *Acacia mearnsii*, classé en post-pionnière grégaire, colonise les petites et moyennes ouvertures et peut, ainsi, s'installer dans des chablis de faible dimension (photo 4). Dans le même type de milieu, *Fraxinus floribonda* classé en dryade (espèce sédentaire et structurante des forêts matures) n'a besoin d'aucune perturbation pour se régénérer et coloniser des habitats plus ou moins fermés.

Le potentiel invasif des espèces forestières non indigènes paraît, dans le contexte réunionnais, d'autant plus élevé que les plantations sont dispersées sur le territoire, sans que la taille de la plantation ne semble *a priori* jouer un véritable rôle. De même, le délai d'entrée en fructification semble plus important que l'ancienneté des plantations. Ainsi, *Grevillea banksii*, planté sur l'est de l'île, a fructifié dès la troisième année et s'est, alors, rapidement dispersé. Une intervention précoce a heureusement permis de juguler ce qui s'apparentait à un début d'invasion. À l'inverse, *Spadothea campanulata*, planté en ornement dans les zones basses de l'île et pollinisé depuis peu par un oiseau indigène (*Zosterops borbonicum*), commence tout juste à fructifier et à se naturaliser, alors que les premières plantations remontent à une trentaine d'années.

L'ensemble de ces hypothèses sur l'importance relative de tel ou tel autre critère de prédiction est appelé à être testé sur l'île de la Réunion. Il s'agira, alors, en se référant à un jeu de paramètres biologiques et écologiques propres au contexte réunionnais, de préciser dans quelle mesure une espèce déjà introduite sur l'île peut présenter le risque de devenir invasive.

Références bibliographiques

ARMSTRONG A. J., VAN HENSBERGEN H. J., 1996. Impacts of afforestation with pines on assemblages of native biota in South Africa. *South African Forestry Journal*, 175 : 35-42.

BINGGELI P., 1996. A taxonomic, biogeographical and ecological overview of invasive woody plants. *Journal of Vegetation Science*, 7 : 121-124.

BINGGELI P., HAMILTON A. C., 1993. Biological invasion by *Maesopsis eminii* in the East Usambara forests, Tanzania. *Opera Botanica Belgica*, 121, 229-235.

CRONK Q. C. B., FULLER J. L., 1995. *Plant invaders*. Chapman and Hall. 241 p.

DAEHLER C. C., DENSLOW J. S., ANSARI S., KUO H.-C., 2004. A risk assessment system for screening out invasive pest plants from Hawai'i and other Pacific Islands. *Conservation Biology*, 18 : 360-368.

DYE P. J., 1996. Climate, forest and stream flow relationships in South African afforested catchments. *Commonwealth Forestry Review*, 75 : 31-38.

FOXCROFT L. C., LOTTER W. D., RUNYORO V. A., MATTAY P. M. C., 2006. A review of the importance of invasive alien plants in the Ngorongoro Conservation Area and Serengeti National Park. *African Journal of Ecology*, 44 : 404-406.

FOWLER L., 2004. Weed-initiated pest risk assessment - guidelines for qualitative assessments. Version 5.3., Washington, D.C., États-Unis d'Amérique, 9 p.

- GELDENHUYS C. J., 1986. Costs and benefits of the Australian blackwood *Acacia melanoxylon* in South African forestry. *In* : Macdonald I. A. W., Kruger F. J., Ferrar A. A. (éd.). The ecology and management of biological invasions in southern Africa. Oxford University Press, Cape Town, Afrique du Sud, 275-284.
- HIGGINS S. I., RICHARDSON D. M., 1998. Pine invasions in the southern hemisphere: modelling interactions between organism, environment and disturbance. *Plant Ecology*, 135 : 79-93.
- HOBBS R. J., HUMPHRIES S. E., 1995. An integrated approach to the ecology and management of plant invasions. *Conservation Biology*, 9 : 761-770.
- HUGHES C. E., STYLES B. T., 1989. The benefits and risks of woody legume introductions. *Monographs in Systematic Botany of the Missouri Botanical Garden*, 29 : 505-531.
- JESCHKE J. M., STRAYER D. L., 2006. Determinants of vertebrate invasion success in Europe and North America. *Global Change Biology*, 12 : 1608-1619.
- KOIKE F., 2001. Plant traits as predictors of woody species dominance in climax forest communities. *Journal of Vegetation Science*, 12 : 327-336.
- KOWARIK I., 1995. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. *In* : Pyšek P., Prach K., Rejmánek M., Wade P. M. (éd.). Plant invasions—general aspects and special problems. SPB Academic Publishing, Amsterdam, Pays-Bas, 15-38.
- KŘIVÁNEK M., PYŠEK P., 2006. Predicting invasions by woody species in a temperate zone : a test of three risk assessment schemes in the Czech Republic (Central Europe). *Diversity and Distributions*, 12 : 319-327.
- KŘIVÁNEK M., PYŠEK P., JAROŠÍK V., 2006. Planting history and propagule pressure as predictors of invasion by woody species in a temperate region. *Conservation Biology*, 20 : 1 487-1 498.
- LONSDALE W. M., 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80 : 1522-1536.
- MACK R. N., SIMBERLOFF D., LONSDALE W. M., EVANS H., CLOUT M., BAZZAZ F. A., 2000. Biotic invasions : causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10 : 689-710.
- MORTENSON M. S. G., MACK R. N., 2006. The fate of alien conifers in long-term plantings in the USA. *Diversity and Distributions*, 12 : 456-466.
- NOBLE I. R., 1989. Attributes of invaders and the invading process : terrestrial and vascular plants. *In* : Drake J. A., Mooney H. A., Di Castri F., Groves R. H., Kruger F. J., Rejmánek M., Williamson M. Chichester (éd.). Biological invasions : a global perspective. Royaume-Uni, John Wiley and Sons, 301-313.
- PHELOUNG P., 1995. Determining the weed potential of new plant introductions to Australia. Australia Weeds Committee and the Plant Industries Committee, Perth, Australie.
- REJMANEK M., 1996. A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation*, 78 : 171-181.
- REJMANEK M., 2000. Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology*, 25 : 497-506.
- REJMANEK M., RICHARDSON D. M., 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, 77 : 1655-1661.
- REJMANEK M., RICHARDSON D. M., HIGGINS S. I., PITCAIRN M., GROTKOPP E., 2005. Ecology of invasive plants : state of the art. *In* : Mooney H. A., Mc Neely J. A., Neville L., Schei P. J., Waage J. (éd.). Invasive alien species : a new synthesis. Island Press, Washington, D.C., 368 p.
- RICHARDSON D. M., 1996. Forestry trees as alien invaders : the current situation and prospects for the future. *In* : Sandlund O. T., Schei P. J., Viken A. (éd.). United Nations-Norway Conference on Alien Species, Norwegian Ministry of Environment, Trondheim, 127-134.
- RICHARDSON D. M., WILLIAMS P. A., HOBBS R. J., 1994. Pine invasions in the Southern Hemisphere : determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography*, 21 : 511-527.
- SCHMITT L., RIVIERE J.-N., 2002. Traits de vie comparés de deux espèces du genre *Syzygium* (Myrtaceae) : l'une exotique envahissante à la Réunion, l'autre indigène. *Acta Botanica Gallica*, 149 : 457-466.
- SUTHERST R.W., 1991. Climate-matching for quarantine, using CLIMEX. *Plant Protection Quarterly*, 6 : 3-7.
- TASSIN J., RIVIERE J.-N., CAZANOVE M., BRUZZESE E., 2006. Ranking of invasive woody plant species for management on Réunion Island. *Weed Research*, 46 : 388-403.
- THUILLER W., RICHARDSON D. M., PYZEK P., MIDGLEY G. F., HUGHES G. O., ROUGET M., 2005. Niche-based modelling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Global Change Biology*, 11 : 2234-2250.
- WILLIAMSON M., FITTER A., 1996. The varying success of invaders. *Ecology*, 77 : 1661-1666.