

## GRADIENT ALTITUDINAL DE RICHESSE EN PLANTES INVASIVES À L'ÎLE DE LA RÉUNION (ARCHIPEL DES MASCAREIGNES, OCÉAN INDIEN)

Jacques TASSIN<sup>1</sup>, & Jean-Noël RIVIÈRE<sup>1</sup>

### SUMMARY

The variation of the specific richness of plant invaders with elevation is poorly documented. During March and April 1998, floristic data were collected along three altitudinal transects on the leeward side of La Réunion Island (Mascarene archipelago, Indian Ocean). The variation of the specific richness of plant invaders with altitude is hump-shaped, with a maximum on the band 1 300-1 400 m, nearby the medium altitude of the gradient. Richness and altitude are strongly negatively correlated ( $r = -0.934$ ;  $p < 0.001$ ) in the upper part of the gradient. On the whole gradient, elevation amplitude and maximal altitude are positively correlated ( $r = 0.758$ ;  $p < 0.001$ ). The elevation amplitude of about 25 % of the plant invaders ranks between 500 m and 1 000 m. The shape of the altitudinal variation of the specific richness of plant invaders is determined by at least three mean factors : (1) physic permanent factors (thermic gradient, occurrence of frost), (2) historic factors (decreasing introduction and cultivation pressure from low to high altitude), and (3) geometric effects which maximize the probability of occurrence of plants in the centre of the gradient.

### RÉSUMÉ

La variation altitudinale de la richesse spécifique des plantes invasives reste mal documentée. En mars et avril 1998, des données ont été recueillies le long de trois transects altitudinaux parcourus dans la partie sous le vent de l'île de La Réunion (archipel des Mascareignes, océan Indien). La courbe de tendance de variation de la richesse en plantes invasives avec l'altitude présente une forme très arquée, avec un maximum observé à mi-altitude, dans la bande 1 300-1 400 m. La richesse et l'altitude sont fortement et négativement corrélées dans la partie supérieure du gradient ( $r = -0,934$ ;  $p < 0,001$ ). De même, l'amplitude altitudinale est corrélée avec l'altitude maximale des espèces rencontrées sur l'ensemble du gradient ( $r = 0,758$ ;  $p < 0,001$ ). Un quart des espèces ont une amplitude comprise entre 500 m et 1 000 m. L'allure de la variation de la richesse spécifique des plantes invasives avec l'altitude résulte d'au moins trois facteurs principaux : (1) facteurs physiques permanents (gradient thermique, gel), (2) facteurs historiques (pression d'introduction et de mise en culture décroissant du bas vers le haut du gradient), (3) et enfin de simples effets d'ordre géométrique qui maximisent la probabilité de présence des espèces à mi-hauteur du gradient.

---

<sup>1</sup> CIRAD, Département Forêt, 7 chemin de l'IRAT, Ligne Paradis, 97410 Saint-Pierre. Nouvelle adresse : CIRAD-Forêt, B.P. 10001, 98805 Nouméa cedex, Nouvelle-Calédonie. E-mail : [tassin@cirad.fr](mailto:tassin@cirad.fr)

## INTRODUCTION

Les invasions biologiques procèdent de l'extension durable de l'aire de répartition d'espèces animales ou végétales, dites invasives (Williamson, 1996). Aujourd'hui principalement consécutives à l'effacement des frontières biogéographiques par le jeu des migrations humaines (Elton, 1958), elles représentent un changement global de premier ordre (Vitousek *et al.*, 1997). En effet, bien que restant le plus souvent sans conséquence fâcheuse (Williamson, 1996), elles peuvent parfois avoir des incidences majeures sur les systèmes écologiques. Les invasions de plantes exotiques, en particulier, peuvent durablement affecter la structure et le fonctionnement des écosystèmes naturels (Versfeld & Van Wilgen, 1986 ; Simberloff, 1990 ; Mack & D'Antonio, 1998) ou entraîner d'importantes pertes pour la production agricole (Hughes & Styles, 1989) ou forestière (Miguet, 1980).

En écologie, la variation de la structure des communautés animales ou végétales le long de gradients écologiques constitue un domaine d'étude privilégié dans la mesure où ces gradients permettent d'explorer selon une progression continue de larges éventails de situations groupées au sein de petites régions (Whittaker & Niering, 1975 ; Patterson *et al.*, 1998). En particulier, les gradients altitudinaux offrent la possibilité de couvrir de grandes amplitudes écologiques sur de courtes distances (Baruch, 1984 ; Kitayama, 1992 ; Auerbach & Shmida, 1993 ; Davis & Scholtz, 1999). Ainsi, l'étude de la distribution des invasions le long d'un gradient altitudinal est susceptible d'apporter des éléments nouveaux sur l'invasibilité d'une gamme continue de milieux, naturellement ordonnés selon la température ambiante. L'île de La Réunion, soumise à des invasions biologiques nombreuses (Macdonald *et al.*, 1991 ; Mandon-Dalger *et al.*, 1999 ; Tassin & Rivière, 1999), et disposant d'un puissant gradient altitudinal, constitue un modèle biologique convenant précisément à ce type d'étude.

Dans cet article, nous employons le terme *invasif* pour traduire le terme *invader* utilisé par Williamson (1996) dans la désignation d'espèces introduites dont l'aire de répartition s'accroît naturellement, indifféremment du niveau de leur fréquence et de leur impact au sein des milieux nouvellement colonisés. En étudiant la variation de la richesse spécifique des plantes invasives le long d'un gradient altitudinal complet de la côte sous le vent de La Réunion, nous nous sommes ici fixé pour objectifs (1) de caractériser la variation altitudinale de cette richesse, (2) puis d'en dégager les principaux facteurs explicatifs.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### SITE D'ÉTUDE

Avec Maurice et Rodrigues, La Réunion (21° 05' S ; 55° 30' E) est rattachée à l'archipel volcanique des Mascareignes (océan Indien occidental). Emergée il y a trois millions d'années, cette île résulte de la juxtaposition de deux édifices volcaniques (Piton des Neiges, 3 069 m ; La Fournaise, 2 631 m). De forme ovoïde (40 km x 60 km), elle couvre une superficie de 2 510 km<sup>2</sup>. La dissection du relief est très active, aussi bien sur les flancs externes que dans le cœur du massif éventré en cirques coalescents. Son climat tropical océanique est rythmé par deux saisons

bien marquées : une saison fraîche et sèche de mai à octobre, et une saison chaude et pluvieuse allant de novembre à avril. Il est caractérisé par de très forts gradients de pluviosité conditionnés par l'exposition aux alizés, l'altitude et l'orographie, par des périodes cycloniques violentes et souvent destructrices, et par un fort gradient de température étroitement lié à l'altitude. L'amplitude moyenne annuelle est de 5,5° C quelle que soit l'altitude. Le gradient thermique moyen est compris entre 0,65° C et 0,75° C pour 100 m de dénivellation (Raunet, 1991).

Cette variabilité climatique confère à La Réunion un paysage végétal très hétérogène depuis la forêt tropicale jusqu'à la prairie de type alpin (Cadet, 1980). La végétation est zonée grossièrement en ceintures sub-circulaires s'étageant en fonction de l'altitude et de l'exposition. Aux paysages urbains des zones littorales de l'ouest succèdent des étendues de savane herbeuse jusqu'à 300 m, surmontées d'une vaste zone cannrière ceinturant l'île jusqu'à 800 m. Dans la partie sous le vent s'étend ensuite une mosaïque constituée de cultures agricoles vivrières, de friches et de pâtures. Au-delà (800 m dans la partie au vent, 1 600 m sur le versant sous le vent) et jusqu'à 1 900 m dominant les formations forestières, surmontées de landes éricoides disparaissant elles-mêmes vers 2 600 m.

À la végétation indigène, remarquable par son taux d'endémisme d'environ 30 % pour les plantes à fleurs (Cadet, 1980), s'est adjointe une flore exotique abondante et diversifiée. L'histoire des introductions de plantes exotiques sur cette île est ancienne. La Réunion était déjà connue au Moyen-Âge par les navigateurs arabes. Le premier débarquement portugais connu remonte à la première moitié du XVI<sup>e</sup> siècle, et c'est dès 1665 que s'installèrent les premiers colons français. Parallèlement aux prélèvements importants opérés sur les communautés de plantes et d'animaux, et aux ouvertures créées par l'agriculture (Defos du Rau, 1960) ou plus récemment la sylviculture (Miguet, 1980), de nombreuses plantes ont été introduites. Dans cette île qui a longtemps constitué un carrefour humain et commercial au sein de l'océan Indien, on relève aujourd'hui plus de 1 100 espèces végétales introduites dans les espaces de vie sauvage, dont au moins 460 sont naturalisées (MacDonald *et al.*, 1991).

## MÉTHODES

Les relevés de végétation ont été réalisés en mars et avril 1998 sur le versant de l'île situé sous le vent, le long de trois transects altitudinaux allant du Grand-Bénare (2 896 m) à l'embouchure de la Grande Ravine, du Petit Bénare (2 543 m) à l'exutoire de la Ravine des Avirons, et du Nez de Bœuf (2 136 m) jusqu'à Terre Rouge (Fig. 1). Pour chaque transect, la progression s'est effectuée le long de sentiers pédestres situés à l'écart des routes. Les relevés floristiques ont été notés en présence-absence dans un rayon de 10 m autour d'un point central. Seules les plantes exotiques non délibérément multipliées par l'homme au sein des placettes étudiées ont été notées. Un altimètre électronique de précision a été utilisé pour positionner les relevés de 10 m en 10 m d'altitude. Seule l'altitude a été notée parmi les caractéristiques du milieu dans la mesure où la composition de la flore restait fortement marquée par la présence des sentiers et traduisait donc mal la nature des milieux traversés. Les relevés ont porté sur un ensemble de 803 placettes circulaires de 314 m<sup>2</sup> chacune.

De manière à exprimer au mieux le gradient altitudinal de variation de la richesse en espèces invasives, seules les 120 espèces observées dans cinq relevés

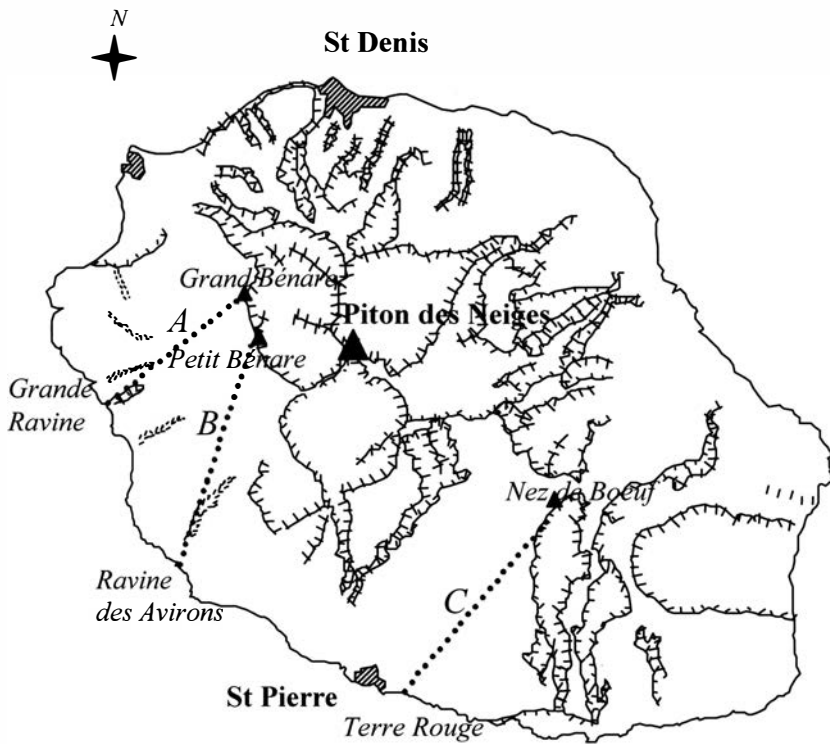


Figure 1. — Positionnement des trois transects altitudinaux étudiés sur la façade sous le vent de l'île de La Réunion (total : 803 relevés).

au moins ont été prises en compte au sein d'un total de 180. Ces espèces regroupent 26,1 % (120/460) de la flore naturalisée sur l'ensemble de l'île. La richesse spécifique cumulée ainsi que le turnover des espèces ont été calculés au sein de bandes altitudinales successives de 100 m de dénivellation. Ce turnover correspond, pour une bande altitudinale donnée, au total des espèces ayant leur limite altitudinale inférieure ou supérieure au sein de cette bande (Odland & Birks, 1999). Pour mettre en évidence les tendances de variation de la richesse spécifique le long du gradient altitudinal, un lissage des données de type DWLS (distance weighted least squares) a été effectué, la courbure obtenue correspondant à une puissance de 0,5. Les corrélations ont été traduites par le coefficient de Pearson, la validité de l'hypothèse nulle étant éprouvée par la probabilité de Bonferroni. La comparaison des richesses spécifiques moyennes entre les plantes d'origine tropicale ou tempérée a été effectuée à l'aide du test t de Student. Ces analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel SYSTAT (Wilkinson *et al*, 1990).

## RÉSULTATS

La richesse spécifique moyenne des relevés sur l'ensemble du gradient est de  $7,0 \pm 4,3$  espèces, pour une médiane de 6,7. La richesse spécifique cumulée au sein

de chaque bande altitudinale de 100 m atteint des valeurs maximales de 63 et 62 espèces, respectivement dans les bandes 300-400 m et 1 300-1 400 m (Fig. 2). Sept espèces seulement, toutes herbacées, ont été rencontrées au-delà de 2 800 m d'altitude : *Conyza sumatrensis*, *Erigeron karvinskianus*, *Hypochaeris radicata*, *Holcus lanatus*, *Eragrostis pilosa*, *Rumex crispus* et *Verbascum pulverulentum*. Les quatre espèces ligneuses atteignant les altitudes les plus élevées sont *Acacia mearnsii* (2 060 m), *Solanum mauritianum* (2 030 m), *Ulex europaeus* (1 960 m) et *Rubus alceifolius* (1 860 m).

La courbe de tendance exprimant la variation de la richesse spécifique cumulée au sein des bandes altitudinales de 100 m d'amplitude est fortement arquée (Fig. 2). Lorsque l'on progresse en altitude depuis le niveau de la mer, cette courbe traduit d'abord une augmentation rapide du nombre d'espèces jusqu'à la bande 300-400 m d'altitude. La richesse spécifique croît ensuite plus lentement jusqu'à la manifestation d'un pallier. Un maximum se manifeste alors dans la bande 1 300-1 400 m, au milieu du gradient. Au-delà de cette valeur, la richesse spécifique décroît rapidement et se montre négativement corrélée à la valeur supérieure de chaque bande altitudinale correspondante ( $r = -0,934$  ;  $p < 0,001$ ). Dans cette partie supérieure du gradient, la flore exotique invasive s'appauvrit d'une espèce tous les 32 m. Parallèlement, le turnover décroît d'abord rapidement du niveau de la mer jusqu'à 600-700 m pour se stabiliser jusqu'à 2 000 m environ avant de décroître à nouveau pour s'annuler dans la bande 2 400-2 500 m (Fig. 2).

L'amplitude altitudinale est bien corrélée à l'altitude maximale des espèces ( $r = 0,758$  ;  $p < 0,001$ ). Les plantes invasives rencontrées à haute altitude sont donc préférentiellement des ubiquistes. Seules six espèces, toutes herbacées, ont une

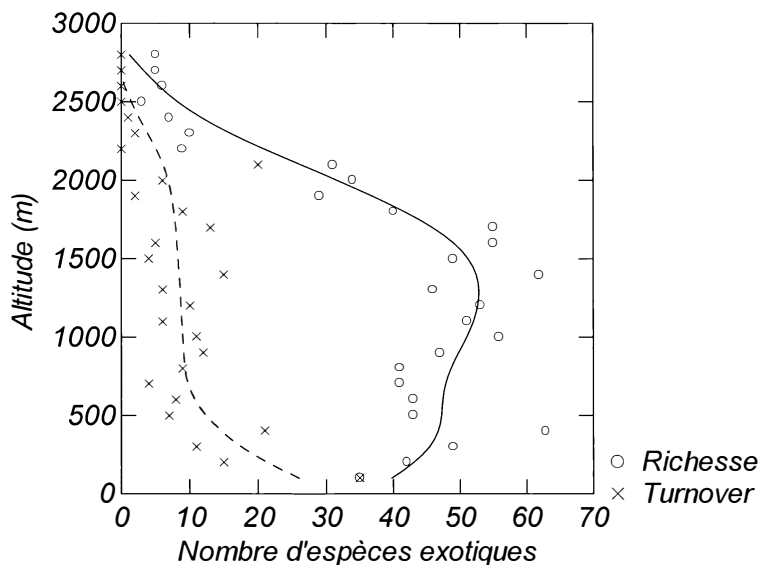


Figure 2. — Variation avec l'altitude de la richesse spécifique et du turnover des plantes exotiques invasives. Les valeurs sont établies pour des bandes de 100 m de dénivellation. Lissage DWLS, tension 0,5.

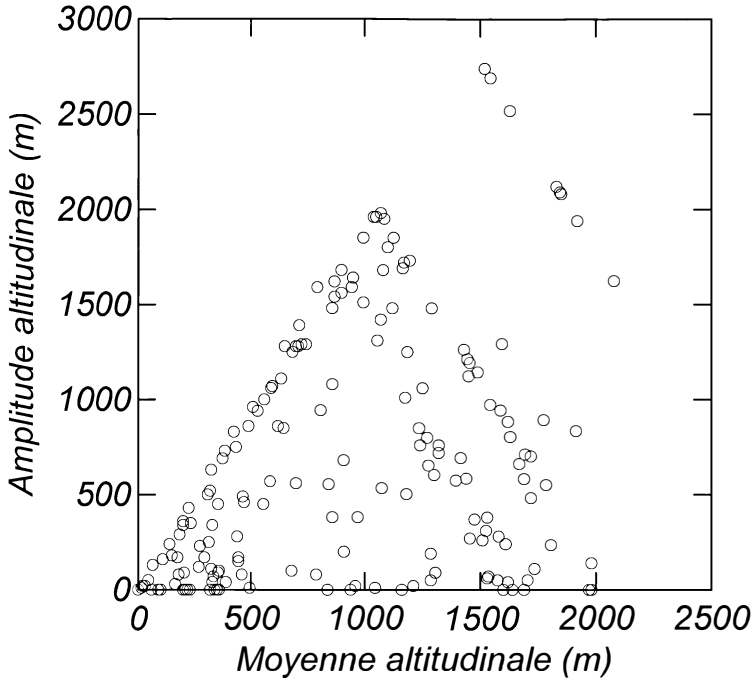


Figure 3. — Graphe de correspondance entre l'amplitude altitudinale et la position altitudinale moyenne des 120 espèces invasives étudiées.

amplitude altitudinale supérieure à 2 000 m : *Eragrostis tenuifolia* (2 740 m), *Conyza sumatrensis* (2 690 m), *Eragrostis pilosa* (2 590 m), *Erigeron karvinskianus* (2 120 m), *Hypochoeris radicata* (2 090 m) et *Holcus lanatus* (2 080 m). On retrouve ici six des sept espèces observées au-dessus de 2 700 m d'altitude. Un quart des espèces ont une amplitude comprise entre 500 et 1 000 m.

Pour la grande majorité d'entre elles, les plantes invasives dont le positionnement moyen se situe à l'une ou l'autre extrémité du gradient ont une faible altitude altitudinale (Fig. 3). A l'inverse, celles dont la position moyenne est intermédiaire peuvent présenter une amplitude altitudinale élevée. Ainsi, les plantes dont l'altitude moyenne se situe dans la bande 1 000-1 200 m ont, pour certaines d'entre elles, une amplitude altitudinale supérieure à 1 500 m. Huit plantes ont une position très particulière au sein du graphe de correspondance entre l'amplitude altitudinale et la position moyenne des espèces sur le gradient (Fig. 3). Elles recouvrent les six espèces d'amplitude altitudinale supérieure à 2 000 m, auxquelles s'adjoignent également *Rumex crispus* et *Verbascum pulverulentum*.

Parmi les 120 plantes invasives rencontrées, 74 sont natives de régions tropicales et 35 de zones tempérées. Les 11 autres plantes sont des espèces à caractère cosmopolite, ou d'origine méditerranéenne ou incertaine. Les richesses moyennes en plantes invasives tropicales et tempérées sur l'ensemble du gradient sont significativement différentes (respectivement 4,50 et 2,47 ;  $p < 0,001$ ). Les graphes de variation de la richesse spécifique selon ces deux domaines climatiques d'origine

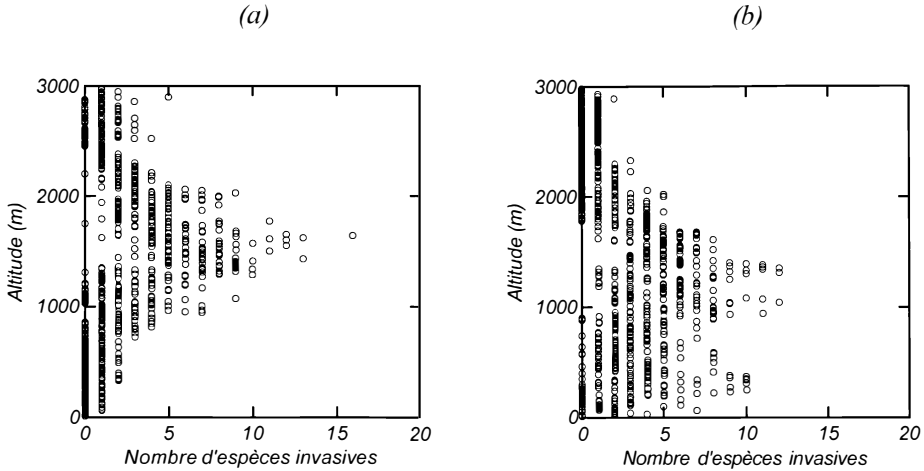


Figure 4. — Variation altitudinale de la richesse spécifique en plantes exotiques envahissantes : (a) espèces de zones tempérées ; (b) espèces de zones tropicales.

ont une allure différente l'un de l'autre mais montrent tous deux un plafonnement à mi-altitude (Fig. 4). Le nombre d'espèces d'origine tropicale varie peu jusqu'à 1 350 m environ, puis décroît rapidement au-delà de cette altitude. En revanche, les espèces d'origine tempérée apparaissent centrées autour de 1 650 m.

Sur l'ensemble des relevés, sept espèces s'observent avec une fréquence au moins égale à 0,2 : *Hypochoeris radicata* (0,47), *Lantana camara* (0,37), *Solanum auriculatum* (0,35), *Erigeron karvinskianus* (0,27), *Acacia mearnsii* (0,25), *Sporobolus indicus* (0,21) et *Ipomea tricolor* (0,20). *Acacia mearnsii* constitue le seul arbre relevant de cette catégorie. Les six espèces ligneuses observées avec une fréquence moyenne supérieure ou égale à 0,1 sur l'ensemble du gradient sont *L. camara* (0,37), *Solanum mauritianum* (0,35), *A. mearnsii* (0,25), *Leucaena leucocephala* (0,16), *Litsea glutinosa* (0,14) et *Rubus alceifolius* (0,12).

## DISCUSSION

Les analyses montrent que le patron général de variation altitudinale de la richesse spécifique en plantes invasives à l'île de La Réunion présente un pic à mi-altitude. A partir de ce pic, l'appauvrissement est rapide lorsque l'on gagne en altitude, faible lorsque l'on descend vers la mer, ce patron de variation prenant toutefois une allure différente pour les espèces d'origine tempérée et tropicale. En outre, on observe qu'à l'exception de quelques espèces de haute altitude, les espèces dont le positionnement moyen se situe en bout de gradient présentent une faible amplitude altitudinale, contrairement à la plupart des espèces situées plutôt à mi-altitude. L'ensemble de ces éléments nous amène à considérer que les patrons de variation altitudinale de la richesse en plantes invasives relèvent de l'articulation de facteurs

du milieu et d'effets de nature probabiliste, liés au centrage en milieu de gradient d'espèces à forte amplitude altitudinale.

#### PATRON GÉNÉRAL DE VARIATION ALTITUDINALE DE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE

Rahbek a avancé l'idée qu'un patron de variation altitudinale de la richesse spécifique présentant une forme en cloche pouvait s'expliquer par de simples effets de géométrie liés à la plasticité altitudinale des espèces, selon lesquels la probabilité de présence est nécessairement plus élevée à mi-gradient et tend à accentuer le pic de richesse spécifique que l'on y observe habituellement (Rahbek, 1997). A La Réunion, le nombre élevé d'espèces de grande amplitude altitudinale renforce l'émergence d'un tel pic, d'autant plus que les espèces dont la position moyenne se situe à mi-altitude ont pour la plupart une forte amplitude altitudinale (Fig. 3). Ces éléments permettent d'expliquer le pic à mi-altitude observé sur les figures 2 et 4, et donc indifféremment de la distinction ou non de l'origine biogéographique des espèces.

Mais le pic de richesse spécifique observé à mi-altitude peut également trouver son origine dans la diversité des habitats présents. A La Réunion, ce pic correspond à une zone de forte activité économique, lieu de transition entre la forêt et l'espace rural, au sein duquel on observe une véritable mosaïque de milieux, et où le gel ne se manifeste pas encore. A l'inverse de ce que l'on observe en bout de gradient où les unités de milieu restent homogènes sur de vastes surfaces (ex : plantations cannières de basse altitude, espaces naturels de haute altitude), cette zone à mi-altitude recouvre des unités le plus souvent hétérogènes et de petite taille. Les relevés intégrant trois transects différents, ceci a en outre probablement contribué à maximiser la richesse des plantes invasives présentes dans cette frange altitudinale. A l'inverse, ce biais ne s'est pas produit aux extrémités des gradients où les formes d'occupation des sols sont pratiquement identiques pour une même altitude. C'est tout particulièrement le cas pour la ceinture cannière, au-dessous de 800 m d'altitude, et la zone des formations éricoïdes d'altitude, entre 1 900 et 2 600 m.

Il est en outre admis que la pression d'introduction constitue l'une des clés d'explication de la fréquence des invasions biologiques (Noble, 1989 ; Williamson, 1996). La composition d'un territoire en plantes invasives résulte en grande partie de l'histoire de son occupation par l'homme (Di Castri, 1989). Cette pression d'introduction peut s'envisager à l'échelle de l'île tout entière comme à celle des différents étages altitudinaux où ces plantes ont été propagées par le biais des activités humaines (agriculture, jardinage, sylviculture et élevage). Au-delà des conditions intrinsèques d'invasibilité du gradient altitudinal se manifeste donc le jeu d'une pression inégale d'implantation de plantes par l'homme, probablement plus élevée à mi-altitude, où les actions de mise en valeur sont plus récentes et ont fait l'objet de nombreuses importations liées à la facilitation des transports au cours du XX<sup>e</sup> siècle. A basse altitude, les importations de plantes ont été certes plus précoces, mais elles restent cependant moins nombreuses puisque l'aménagement des milieux correspondants remonte à des périodes anciennes (XVIII<sup>e</sup> et XIX<sup>e</sup> siècle) pour lesquelles les échanges avec d'autres pays étaient moins nombreux (Trouette, 1898).

Il faut en particulier considérer qu'à La Réunion, les zones soumises au gel sont longtemps restées inoccupées. Ainsi, dans toute la partie occidentale du versant sous le vent, aucune agglomération urbaine n'est présente dans les zones expo-



sées au gel. A la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, le front de défrichement s'arrêtait à 900 m environ (Defos du Rau, 1960), avant de progresser dans la première moitié du XX<sup>e</sup> siècle jusqu'à 1 400 m environ, à la faveur de la culture du géranium (Raunet, 1991). Beaucoup plus récemment, depuis les années 1970, de nombreuses prairies ont été aménagées jusqu'à 2 000 m d'altitude environ (Belon, 1999), soit au-dessus de la limite du gel qui se situe vers 1 500 m (Raunet, 1991). La pauvreté en plantes invasives au-delà de cette dernière limite paraît donc liée non seulement à l'effet direct du gel sur les possibilités d'acclimatation et de naturalisation des plantes introduites, mais également à une moindre activité économique. La distribution altitudinale des zones d'activité économique, et tout particulièrement d'activité rurale, apparaît donc comme un facteur d'explication du patron de variation altitudinale de la richesse spécifique en plantes invasives.

#### PATRONS SPÉCIFIQUES LIÉS À L'ORIGINE GÉOGRAPHIQUE DES ESPÈCES

Il n'est pas surprenant de constater que cette pression d'introduction et de mise en culture, fortement centrée à La Réunion sur des espèces d'origine tropicale de par l'histoire même des introductions de plantes sur cette île (Trouette, 1898 ; Dequaire, 1984), a généré un déséquilibre entre les effectifs de plantes tempérées et de plantes tropicales. Celui-ci se manifeste néanmoins surtout dans les zones de basse altitude, et beaucoup moins dans la moitié supérieure du gradient (Fig. 4).

Les différences observées dans la variation de la richesse spécifique pour les plantes tempérées et tropicales suggèrent plusieurs éléments de discussion. Si les espèces tempérées apparaissent clairement centrées autour de 1 650 m, un tel centrage n'apparaît pas pour les espèces tropicales. Dans la partie altitudinale correspondant à la ceinture cannière, on observe une moindre richesse en espèces invasives d'origine tropicale, mais sans décroissance régulière de cette richesse au fur et à mesure que l'on rejoint la mer. L'omniprésence de la canne à sucre au-dessous de 900 m paraît ainsi conditionner fortement l'expression du gradient altitudinal de richesse en espèces invasives d'origine tropicale. Il est probable qu'en l'absence de cette monoculture, on aurait observé un profil semblable à celui observé pour les espèces d'origine tempérée, mais avec un pic de richesse se situant à plus basse altitude.

On retrouverait alors dans les deux groupes de plantes un profil altitudinal de richesse qui pourrait résulter des oscillations climatiques au sein des ensembles biogéographiques d'origine correspondants, ces oscillations conduisant à réduire la richesse en espèces dans les espaces où les changements climatiques ont été les plus intenses. Le pic observé pour la variation altitudinale de la richesse en plantes invasives d'origine tempérée correspondrait alors aux caractéristiques thermiques de refuges biogéographiques. En retour, ce serait dans ces zones refuges que les plantes exprimeraient le mieux et en plus grand nombre leur potentiel de colonisation, comme cela s'observe aujourd'hui à l'échelle du gradient altitudinal de La Réunion.

En outre, on déduit de ces éléments de discussion que la disparition de la culture de la canne dans les Bas de La Réunion pourrait se traduire par une augmentation rapide du nombre d'espèces invasives d'origine tropicale, le pic potentiel de richesse à basse altitude restant inexprimé.

## CONCLUSION

La variation de la richesse spécifique des plantes invasives avec l'altitude à La Réunion rencontre plusieurs jeux d'explications possibles : (i) des facteurs d'ordre physique (gradient thermique, contrainte du gel), (ii) des facteurs liés aux dynamiques d'aménagement du milieu (occupation irrégulière des étages altitudinaux, pression d'introduction également irrégulière selon ces mêmes étages, poids de la canne à sucre dans la distribution altitudinale des espèces d'origine tropicale), (iii) des effets de géométrie liés à la prédominance d'espèces à forte amplitude altitudinale en milieu de gradient, favorisant l'expression d'un pic à mi-altitude. Cette combinaison de plusieurs jeux de facteurs vient confirmer l'idée exprimée par différents auteurs (Rosenzweig, 1992 ; Rahbek, 1997), selon laquelle la variabilité de ces facteurs d'une situation à l'autre rend illusoire la recherche d'un modèle de variation valide en tout lieu.

Aussi, nous distinguons de manière plus générale, au-delà du seul cas de La Réunion, trois groupes de facteurs dans la répartition des plantes invasives le long d'un gradient altitudinal :

- des facteurs pérennes liés à la géographie physique du milieu considéré,
- des facteurs transitoires liés aux perturbations d'origine anthropique,
- des facteurs d'ordre purement géométrique, reposant sur une répartition irrégulière des amplitudes altitudinales au sein d'une communauté d'espèces.

Enfin, il semblerait qu'en milieu tropical, la valorisation privilégiée des zones de basse altitude par l'homme modifie fortement la distribution altitudinale attendue des espèces invasives d'origine tropicale.

## REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée avec le soutien financier de la Région Réunion. Nous remercions Gérard Balent pour ses suggestions, les deux lecteurs anonymes qui ont évalué le manuscrit, ainsi que Jean-Michel Médoc et Vincent Bénard qui nous ont assistés dans le recueil des données.

## RÉFÉRENCES

- AUERBACH, M. & SHMIDA, A. (1993). — Vegetation change along an altitudinal gradient on Mt Hermon, Israel — no evidence for discrete communities. *J. Ecol.*, 81 : 25-33.
- BARUCH, Z. (1984). — Ordination and classification of vegetation along an altitudinal gradient in the Venezuelan paramos. *Vegetatio*, 55 : 115-126.
- BELON, D. (1999). — *Tableau économique de La Réunion : édition 2000*. INSEE, Saint-Denis de La Réunion.
- CADET, T. (1980). — *La végétation de l'île de la Réunion : étude phytoécologique et phytosociologique*. Thèse Doct. Univ., Aix-Marseille III.
- DAVIS, A. & SCHOLTZ, C. (1999). — Species turnover, community boundaries and biogeographical composition of dung beetle assemblages across an altitudinal gradient in South Africa. *J. Biogeogr.*, 26 : 1039-1055.

- DEFOS du RAU, J. (1960). — *L'île de La Réunion, étude de géographie humaine*. Faculté des Lettres, Bordeaux.
- DEQUAIRE, M. (1984). — *Guide du Jardin de l'Etat de Saint-Denis*. SREPEN, Saint-Denis, France.
- DI CASTRI, F. (1989). — History of biological invasions with special emphasis on the old world. Pp. 1-30, in : J. A. Drake, H. A. Mooney, F. di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmanek & M. Williamson (eds). *Biological invasions : a global perspective*. J. Wiley & Sons, Chichester.
- ELTON, C. (1958). — *The ecology of invasions by animals and plants*. The University of Chicago Press, Londres.
- HUGHES, C.E. & STYLES, B.T. (1989). — The benefits and risks of woody legume introductions. *Adv. Leg. Biol.*, 29 : 505-531.
- KITAYAMA, K. (1992). — An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio*, 102 : 149-171.
- MACDONALD, I. A.W., THÉBAUD, C., STRAHM, W. & STRASBERG, D. (1991). — Effects of alien plant invasions on native vegetation remnants on La Réunion (Mascarene Islands, Indian Ocean). *Environ. Conserv.*, 18 : 51-61.
- MACK, M.C. & D'ANTONIO, C.M. (1998). — Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends Ecol. Evol.*, 13 : 195-197.
- MANDON-DALGER, I., LE CORRE, M., CLERGEAU, P., PROBST, J.-M. & BESNARD, N. (1999). — Modalités de la colonisation de l'île de la Réunion par le Bulbul Orphée (*Pycnonotus jocosus*). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 54 : 283-295.
- MIGUET, J. M. (1980). — Régénération et reconstitution de forêts naturelles à l'île de la Réunion. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 34 : 3-22.
- NOBLE, I.R. (1989). — Attributes of invaders and the invading process : terrestrial and vascular plants. Pp. 301-313, in : J. A. Drake, H. A. Mooney, F. di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmanek & M. Williamson (eds). *Biological invasions : a global perspective*. J. Wiley & Sons, Chichester.
- ODLAND, A. & BIRKS, J.B. (1999). — The altitudinal gradient of vascular plant richness in Aurland, western Norway. *Ecography*, 22 : 548-566.
- PATTERSON, B., STOTZ, D., SOLARI, S. & FITZPATRICK, J. (1998). — Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *J. Biogeogr.*, 25 : 593-607.
- RAHBEK, C. (1997). — The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *Am. Nat.*, 149 : 875-902.
- RAUNET, M. (1991). — *Le milieu physique et les sols de l'île de la Réunion : conséquences pour la mise en valeur agricole*. CIRAD, Montpellier.
- ROSENZWEIG, M. (1992). — Species diversity gradients : we know more and less than we thought. *J. Mammal.*, 73 : 715-730.
- SIMBERLOFF, D. (1990). — Community effects of biological introductions and their implications for restoration. Pp. 128-136, in : D. R. Towns, C. H. Daugherty & I. A. E. Atkinson (eds). *Ecological restoration of New Zealand Island*. Department of Conservation, Wellington, Nouvelle-Zélande.
- TASSIN, J. & RIVIÈRE, J.-N. (1999). — Plantes invasives à La Réunion. *Courr. Nat.*, 177 : 28-33.
- TROUETTE, E. (1898). — *Introduction des végétaux à l'île de La Réunion*. Imprimerie Lahuppe, Saint-Denis de La Réunion.
- VERSFELD, D.B. & VAN WILGEN, B.W. (1986). — Impact of woody aliens on ecosystem properties. Pp. 239-246, in : I. A. W. Macdonald, F. J. Kruger & A. A. Ferrar (eds). *The ecology and management of biological invasions in Southern Africa*. Oxford University Press, Cape Town.
- VITOUSEK, P.M., D'ANTONIO, C.M., LOOPE, L.L., REJMANEK, M. & WESTBROOKS, R. (1997). — Introduced species : a significant component of human-caused global change. *New Zeal. J. Ecol.*, 21 : 1-16.
- WHITTAKER, R.H. & NIERING, W.A. (1975). — Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, production, and diversity along the elevation gradient. *Ecology*, 56 : 771-790.
- WILKINSON, L., HILL, M., WELNA, J.P. & BIRKENBEUEL, G.K. (1990). — *SYSTAT for Windows : statistics, Version 5*. SYSTAT Inc., Evanston.
- WILLIAMSON, M. (1996). — *Biological invasions*. Chapman & Hall, Londres.

## ANNEXE 1

### LISTE DES 120 ESPÈCES VÉGÉTALES RETENUES DANS L'ANALYSE

*1 : plantes natives de régions tropicales ; 2 : plantes natives de régions tempérées ;  
3 : autres plantes, natives de régions méditerranéennes, cosmopolites ou d'origine  
incertaine*

Nom botanique	Famille	Origine
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	Mimosacées	1
<i>Acacia mearnsii</i> De Wild.	Mimosacées	3
<i>Achyranthes aspera</i> L.	Amaranthacées	1
<i>Ageratum conyzoides</i> L.	Composées	1
<i>Albizia lebbek</i> (L.) Willd.	Mimosacées	1
<i>Amaranthus dubius</i> Mart. ex Thell.	Amaranthacées	1
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	Graminées	2
<i>Antigonon leptopus</i> Hook. et Arn.	Polygonacées	1
<i>Bidens pilosa</i> L.	Composées	1
<i>Boehmeria macrophylla</i> Hornem.	Urticacées	1
<i>Boehmeria penduliflora</i> Wedd. ex D.G. Long	Urticacées	1
<i>Brachiaria mutica</i> (Forssk.) Stapf	Graminées	1
<i>Brassica juncea</i> (L.) Czern.	Crucifères	1
<i>Bromus erectus</i> Huds.	Graminées	2
<i>Canna indica</i> L.	Cannacées	1
<i>Cardamine hirsuta</i> L.	Crucifères	2
<i>Cardiospermum halicacabum</i> L. var. <i>microcarpum</i> (Kunth) Blume	Sapindacées	1
<i>Carex paniculata</i> L.	Cypéracées	2
<i>Cassia occidentalis</i> (L.) Link	Césalpiniacées	1
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	Caryophyllacées	2
<i>Colocasia antiquorum</i> Schott	Aracées	1
<i>Commelina benghalensis</i> L.	Commelinacées	1
<i>Conyza sumatrensis</i> (Retz.) E.H. Walker	Composées	1
<i>Coronopus didymus</i> (L.) Smith	Crucifères	3
<i>Crotalaria retusa</i> L.	Papilionacées	1
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Graminées	2
<i>Cyperus halpan</i> L.	Cypéracées	1
<i>Cyperus rotundus</i> L.	Cypéracées	3
<i>Datura innoxia</i> Mill.	Solanacées	1
<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.	Mimosacées	1
<i>Dichrostachys cinerea</i> (L.) Wight et Arn.	Mimosacées	1
<i>Digitalis purpurea</i> L.	Scrophulariacées	2
<i>Duchesna indica</i> (Andrews) Focke	Rosacées	1
<i>Eleocharis atropurpurea</i> (Retz.) Kunth	Cypéracées	3
<i>Eleutherine bulbosa</i> (Miller) Urban	Iridacées	1
<i>Eragrostis pilosa</i> (L.) P. Beauv.	Graminées	2

<i>Eragrostis tenuifolia</i> Hochst. ex Steud.	Graminées	2
<i>Erigeron karvinskianus</i> DC.	Composées	1
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	Euphorbiacées	1
<i>Euphorbia hirta</i> L.	Euphorbiacées	1
<i>Fragaria vesca</i> L.	Rosacées	2
<i>Fuchsia magellanica</i> Lam.	Onagracées	3
<i>Fumaria muralis</i> Sonder ex Koch	Papavéracées	2
<i>Furcraea foetida</i> (L.) Haw.	Agavacées	1
<i>Geranium robertianum</i> L.	Géraniacées	2
<i>Grevillea robusta</i> Cunn. ex R. Br.	Protéacées	3
<i>Hedychium flavescens</i> Roscoe	Zingibéracées	1
<i>Hedychium gardnerianum</i> Ker-Gawl.	Zingibéracées	1
<i>Holcus lanatus</i> L.	Graminées	2
<i>Holcus mollis</i> L.	Graminées	2
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	Composées	2
<i>Ipomoea tricolor</i> Cav.	Convolvulacées	1
<i>Juncus bufonius</i> L.	Juncacées	3
<i>Juncus effusus</i> L.	Juncacées	2
<i>Juncus tenuis</i> Willd.	Juncacées	2
<i>Kyllinga elata</i> Steud.	Cypéracées	1
<i>Lantana camara</i> L.	Verbénacées	1
<i>Leonotis nepetifolia</i> (L.) R. Br. ex Aiton	Labiées	1
<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) De Wit	Mimosacées	1
<i>Leucas aspera</i> (Willd.) Link	Labiées	1
<i>Ligustrum robustum</i> Blume var. <i>walkeri</i> (Decaisne) Mansf.	Oléacées	1
<i>Ligustrum sinense</i> Lour.	Oléacées	1
<i>Litsea glutinosa</i> (Lour.) C.B. Robinson	Lauracées	1
<i>Lolium perenne</i> L.	Graminées	2
<i>Malvastrum coromandelianum</i> (L.) Garcke	Malvacées	1
<i>Mariscus compactus</i> (Retz.) Druce	Cypéracées	1
<i>Melia azedarach</i> L.	Méliacées	1
<i>Michelia champaca</i> L.	Magnoliacées	1
<i>Mimosa pudica</i> L.	Mimosacées	1
<i>Mirabilis jalapa</i> L.	Nyctaginacées	1
<i>Moringa oleifera</i> Lam.	Moringacées	1
<i>Morus alba</i> L. var. <i>indica</i>	Moracées	2
<i>Oxalis corniculata</i> L.	Oxalidacées	3
<i>Oxalis latifolia</i> Kunth	Oxalidacées	1
<i>Panicum maximum</i> Jacq.	Graminées	1
<i>Parthenium hysterophorus</i> L.	Composées	1
<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.	Graminées	1
<i>Passiflora foetida</i> L.	Passifloracées	1

<i>Phyllanthus amarus</i> Schum. et Thonn.	Euphorbiacées	1
<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	Mimosacées	1
<i>Plantago lanceolata</i> L.	Plantaginacées	2
<i>Plantago major</i> L.	Plantaginacées	2
<i>Plumbago zeylanica</i> L.	Plombaginacées	3
<i>Polygonum capitatum</i> Buch.-Ham.	Polygonacées	2
<i>Portulaca oleracea</i> L.	Portulacacées	3
<i>Prosopis juliflora</i> (Swartz) DC.	Mimosacées	1
<i>Prunella vulgaris</i> L.	Labiées	2
<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch	Rosacées	2
<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	Myrtacées	1
<i>Psidium guajava</i> L.	Myrtacées	1
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	Crucifères	2
<i>Rhynchelytrum repens</i> (Willd.) Hubb.	Graminées	1
<i>Ricinus communis</i> L.	Euphorbiacées	1
<i>Rubus alceifolius</i> Poir.	Rosacées	1
<i>Rubus rosifolius</i> Sm.	Rosacées	1
<i>Rumex abyssinicus</i> Jacq.	Polygonacées	1
<i>Rumex angiocarpus</i> Murb.	Polygonacées	2
<i>Rumex crispus</i> L.	Polygonacées	2
<i>Schinus terebenthifolius</i> Raddi	Anacardiées	1
<i>Setaria barbata</i> (Lam.) Kunth	Graminées	1
<i>Sida acuta</i> Burm. f.	Malvacées	1
<i>Sigesbeckia orientalis</i> L.	Composées	1
<i>Solanum mauritanum</i> Scop.	Solanacées	1
<i>Solanum nigrum</i> L.	Solanacées	1
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	Composées	2
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Composées	2
<i>Spergula arvensis</i> L.	Caryophyllacées	2
<i>Sporobolus indicus</i> (L.) R. Br.	Graminées	1
<i>Stachys arvensis</i> L.	Labiées	2
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	Caryophyllacées	2
<i>Tibouchina vimenea</i> (D. Don) Cogn.	Mélastomatacées	1
<i>Tribulus cistoides</i> L.	Zygophyllacées	3
<i>Tridax procumbens</i> L.	Composées	1
<i>Trifolium repens</i> L.	Papilionacées	2
<i>Tropaeolum majus</i> L.	Tropéolacées	1
<i>Ulex europaeus</i> L.	Papilionacées	2
<i>Urena lobata</i> L.	Malvacées	1
<i>Verbascum pulverulentum</i> Vill.	Scrophulariacées	2
<i>Verbena bonariensis</i> L.	Verbénacées	1
<i>Zantedeschia aethiopica</i> (L.) Sprengel	Aracées	1